



HAL
open science

Impact de l'eutrophisation sur la capacité des mangroves à stocker du carbone bleu

Mathias Chynel

► **To cite this version:**

Mathias Chynel. Impact de l'eutrophisation sur la capacité des mangroves à stocker du carbone bleu. Ecosystèmes. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2023. Français. NNT : 2023MNHN0006 . tel-04958515

HAL Id: tel-04958515

<https://theses.hal.science/tel-04958515v1>

Submitted on 20 Feb 2025

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

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



MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Ecole Doctorale Sciences de la nature et de l'Homme – ED 227

Année 2023

N°attribué par la bibliothèque



THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Ecologie aquatique et biogéochimie

Présentée et soutenue publiquement par

Mathias CHYNEL

Le 6 Avril 2023

**Impact de l'eutrophisation sur la capacité des mangroves
à stocker du carbone bleu**

Sous la direction de :

M. Meziane, Tarik, Professeur, MNHN

M. Abril, Gwenaël, Directeur de recherche, CNRS

JURY :

M. Meziane, Tarik

Professeur, MNHN, Paris (075)

Directeur de Thèse

M. Abril, Gwenaël

Directeur de recherche, CNRS, Paris

Co-Directeur de Thèse

Mme. Lamy, Dominique

Maitre de conférences, Sorbonne Université, Paris

Co-encadrante

M. Bernardes, Marcelo

Professeur, Université Fédérale de Fluminense, Niteroi, Brésil

Rapporteur

M. Davoult, Dominique

Professeur, Sorbonne Université, Roscoff

Président du Jury

Mme. Leflaive, Joséphine

Maitre de conférences HDR, Université de Toulouse III, Toulouse

Examinatrice

M. Polsenaere, Pierre

Docteur, IFREMER, La Tremblade

Examineur

M. Schaal, Gauthier

Maitre de conférences, Université de Brest, Brest

Examineur

Cette thèse a été financée par la Fondation Total via la cellule mécénat du MNHN

Remerciements

Une personne qui m'est très chère n'a cessé de me répéter que la thèse est un marathon. C'est vrai. Comme le marathon la thèse est une épreuve solitaire mais avant d'arriver au bout, de nombreuses personnes ont été présentes pour m'entraîner, m'encourager et me soutenir. Je tiens donc à remercier, ici, toutes les personnes qui ont participé de près ou de loin au travail qui est présenté dans les pages de ma thèse.

D'abord, mes remerciements vont à Tarik Meziane et Gwenaël Abril qui ont dirigé mes travaux de recherche.

Merci Tarik de m'avoir ouvert les portes de BOREA, et tout au long de ma thèse de m'avoir transmis tes connaissances et ta passion pour les mangroves. Un grand merci pour ta patience pendant la phase (difficile) de rédaction, pour tes conseils avisés et de ta confiance au long de ces 3 ans. Merci aussi d'avoir toujours été disponible pour répondre à mes questions.

Merci Gwen d'avoir enrichi mes écrits au fil des versions (nombreuses) et d'avoir gommé mes maladresses. J'ai le sentiment d'avoir beaucoup progressé grâce à tes corrections et tes conseils même si, à l'évidence, il reste du travail. Merci de ton regard exigeant et de ta disponibilité lors de mes sollicitations.

Merci à Marcelo Bernardes (*muito obrigado Marcelo*) et Dominique Davoult d'avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse. Merci également à Joséphine Leflaive, Pierre Polsenaere, Gauthier Schaal et Dominique Lamy de faire parties du jury. Domy, merci également pour ta gentillesse et tes conseils avisés pour la partie métabarcoding de ma thèse. Merci à Charlotte Dromard et Nicolas Spilmont d'avoir fait partie de mon comité de thèse.

Toute ma reconnaissance va aussi à Mélissa qui m'a accompagnée pendant toutes les missions de terrain, pendant l'expérimentation et pendant une partie des analyses. Tu as été une camarade précieuse tout au long de la thèse allant même jusqu'à me remplacer lorsque je me suis cassé la jambe. Merci de m'avoir accueilli en Guadeloupe et d'avoir été aussi assidue et sérieuse lors de tes stages.

Je tiens également à remercier les membres de l'équipe SOMAQUA. Merci d'abord à Najet Thiney qui m'a formé à l'extraction et à l'analyse des acides gras mais aussi qui

m'a accompagné pendant la période du COVID qui avait vidé les couloirs de tous ses occupants ou presque. Merci pour ton soutien et je m'excuse pour mon mauvais caractère et mes rebuffades. Eric, merci de tes conseils en modélisation et de t'être montré rassurant dans mes moments de doutes. Marion, Joséphine, Arnaud, Valentin, Thomas, Pierre, Alexandre, Raisa (*obrigado Raisa*) merci pour la bonne ambiance qui suit vos pas dans les couloirs de muséum. Merci à tous également pour votre aide et vos conseils sur le manuscrit final. Merci aux stagiaires qui m'ont aidé à analyser les échantillons, dans l'ordre d'arrivée, Antoine, Amélie, Tanguy et Garance. Merci à Malika Rene-Trouillefou, Charlotte Dromard et Etienne Bezault de m'avoir permis de travailler pendant 4 mois au sein de votre laboratoire à Pointe-à-Pitre. Enfin merci à Fred Burner et Sébastien Cordonnier pour leur aide lors des missions d'échantillonnage.

Enfin, merci à mes amis et ma famille avec quelques mentions spéciales. Merci Max pour ton aide dans la confection des bacs expérimentaux et pour la réalisation de certaines des cartes qui sont dans cette thèse. Merci Ju' Barth pour ton aide lors de mon arrivée en Guadeloupe. Merci Caro, Fra, Louison, Marionnette, Carole, Luc, Soraya et Margot pour votre soutien pendant les confinements entre autres ! Merci aux membres de la coloc de l'amour Max, Marie, Lena, Popo de m'avoir rendu les séjours en Guadeloupe doux (quoique légèrement rhumisé). Merci à mes parents de m'avoir soutenu dans mes choix, à mon père David de m'avoir transmis l'art du bricolage et de la débrouille (si si un peu) et à ma mère Laure de m'avoir toujours accompagné et encouragé. Merci aux frangins Yanis et Hugo de toujours me redonner le sourire et d'être des petits génies (je ne le dis pas assez souvent entre deux vannes). Merci mamy, papy, Marie et maman pour le fastidieux (abondant ?) contrôle de l'orthographe.

Pour finir, Lucile. Que dire ? Les mots manquent ! Plus que merci pour tout ! Déjà merci à ton sens de l'orientation et à ta tchatche d'avoir permis notre rencontre. De m'avoir soutenu pendant que j'avais la jambe cassée ! De tes conseils, de ton calme ! De m'avoir changé les idées et d'avoir traqué les fautes dans mes textes.

*“Le désespoir n'a pas de nom
une main agite mou le drapeau de toutes les redditions
c'est le grand anguillard qui nous fait signe
que les gentillesse sont hors de saison
On tourne en rond.
Autour du pot.
Le pot au noir bien sûr.
Noire la mangrove reste un miroir.
Aussi une mangeoire.
La mangrove broie-tapie à part.
La mangrove respire.
Méphitique.
Vasard.
La tourbière serait bien pire.
(Ce n'est rien que du haut : mort à la base même portant
beau)
Au contraire le fruit flotte le poisson grimpe
aux arbres
On peut très bien survivre mou
en prenant assise sur la vase commensale
L'allure est des forêts.
La dodine
celle du balancement des marées”*

La condition-mangrove – Aimé Césaire

Lexique

| | |
|-------------------------|---|
| TN | Azote total/Total nitrogen |
| C | Carbone/Carbon |
| C_{org} | Carbone organique/Organic carbon |
| CID/DIC | Carbone inorganique dissous/Disolved inorganic carbon |
| COD/DOC | Carbone organique dissous/Disolved organic carbon |
| COP/POC | Carbone organique particulaire/Particulate organic carbon |
| COS/SOC | Carbone organique sédimentaire/Sedimentary organic carbon |
| AG/FA | Acide gras/Fatty acids |
| BrFAs | Acides gras ramifiés/Branched fatty acid |
| LCFAs | Acides gras à longue chaine/Long chain fatty acids |
| MUFAs | Acides gras monoinsaturés/Monounsaturated fatty acids |
| PUFAs | Acides gras polyinsaturés/Polyunsaturated fatty acids |
| SCFAs | Acides gras saturés à chaines courtes/Short chain saturated fatty acids |
| SFAs | Acides gras saturés/Saturated fatty acids |
| MO/OM | Matière organique/Organic matter |
| MOP/POM | Matière organique particulaire/Particulate organic matter |
| MOS/SOM | Matière organique sédimentaire/Sedimentary organic matter |
| MES/SPM | Matière en suspension/Suspended particulate matter |
| ²¹⁰Pb | Plomb 210/Lead 210 |
| ¹³⁷Cs | Césium 137/Cesium 137 |

Table des matières

| | |
|---|-----------|
| Remerciements | II |
| Lexique | V |
| Table des matières | VI |
| Introduction générale | 1 |
| 1. Cycle du carbone et matière organique dans les zones côtières | 3 |
| 1.1. Cycle global du carbone | 3 |
| 1.2. Cycle du carbone côtier : puits et sources de CO ₂ | 6 |
| 1.3. Matière organique dans la zone côtière : sources, qualité et devenir | 8 |
| 1.4. Les écosystèmes de la zone côtière et le carbone bleu | 9 |
| 2. Les mangroves | 12 |
| 2.1. Biogéographie, hydrologie et géomorphologie des mangroves | 12 |
| 2.2. Les palétuviers | 14 |
| 2.3. Cycle des nutriments dans les mangroves | 15 |
| 2.4. Cycle du carbone dans les mangroves | 16 |
| 2.5. Matière organique sédimentaire dans les mangroves | 19 |
| 2.6. Diversité microbienne dans les sédiments de mangroves | 21 |
| 2.7. Faune benthique des mangroves | 21 |
| 2.8. Stockage de carbone | 23 |
| 3. Eutrophisation | 24 |
| 3.1. Généralités | 24 |
| 3.2. Origine de l'eutrophisation | 26 |
| 3.3. Impact de l'eutrophisation sur les palétuviers | 27 |
| 3.4. Impact de l'eutrophisation sur la biogéochimie sédimentaire | 27 |
| 3.5. Effet d'amorçage (Priming Effect) | 28 |

| | |
|---|-----------|
| 4. Sites d'études | 30 |
| Le Brésil : | 30 |
| La Guadeloupe : | 33 |
| 5. Questionnements et objectifs | 35 |
| Chapitre 1: Contrasting organic matter composition in pristine and eutrophicated mangroves revealed by fatty acids and stable isotopes (Rio de Janeiro, Brazil)..... | 41 |
| 1. Introduction | 43 |
| 2. Materials and Methods | 45 |
| 2.1 Study sites | 45 |
| 2.2 Sampling | 47 |
| 2.3. Laboratory analysis | 47 |
| 2.3.1. Fatty Acids | 47 |
| 2.3.2. Stable isotopes | 48 |
| 2.4. Statistical analysis | 49 |
| 3. Results | 49 |
| 3.1. Isotopic composition and C/N ratio | 49 |
| 3.1.1. Leaves | 49 |
| 3.1.2. Particulate organic matter (POM) | 50 |
| 3.1.3. Sediments | 51 |
| 3.2. Fatty acids composition | 54 |
| 3.2.1. Mangrove leaves | 54 |
| 3.2.2. Particulate organic matter (POM) | 54 |
| 3.2.3. Sediments | 56 |
| 3.2.3.1. Variations with depth at each site..... | 56 |
| 3.2.3.2. Inter-sites comparison..... | 59 |
| 4. Discussion..... | 61 |
| 4.1. Eutrophication gradient in the coast of Rio de Janeiro | 61 |
| 4.2. Organic matter sources and exchange of OM between waters and mangroves sediments | 63 |

| | |
|--|-----------|
| 4.3. Impact of eutrophication on organic carbon degradation in mangrove sediments | 65 |
| Supplementary data | 68 |
| Chapitre 2 : Sources, labilité, reminéralisation et stockage de carbone sédimentaire dans deux mangroves géomorphologiquement contrastées en Guadeloupe | 69 |
| 1. Introduction | 70 |
| 2. Matériel et méthodes | 72 |
| 2.1. Sites d'études | 72 |
| 2.2. Échantillonnage | 74 |
| 2.3. Analyses d'acides gras | 76 |
| 2.4. Isotopes stables du carbone et de l'azote | 76 |
| 2.5. Analyses des activités radioactives du ²¹⁰ Pb, du ²²⁶ Ra et du ¹³⁷ Cs | 77 |
| 2.6. Analyses statistiques | 78 |
| 3. Résultats | 78 |
| 3.1. ²¹⁰ Pb : Taux d'accrétion et datation | 78 |
| 3.2. Feuilles et racines de palétuviers | 81 |
| 3.3. Matière organique particulaire | 83 |
| 3.4. Sédiments superficiels | 85 |
| 3.4.1. Isotopes | 85 |
| 3.4.2. Concentrations et profils d'acides gras | 87 |
| 3.5. Flux de CO ₂ | 89 |
| 3.6. Sédiments profonds | 91 |
| 3.6.1. Concentrations et signatures du carbone organique et de l'azote total | 91 |
| 3.6.2. Acides gras | 93 |
| 3.7. Stocks de carbone et d'azote | 94 |
| 4. Discussion | 94 |
| 4.1. Des paramètres sédimentaires contrastés | 94 |

| | |
|---|------------|
| 4.2. Sources de la matière organique dans les sédiments de mangroves..... | 96 |
| 4.3. Reminéralisation de la matière organique sédimentaire de surface | 98 |
| 4.4. Stockage de carbone dans les sédiments profonds | 101 |
| 5. Conclusion | 105 |
| Chapitre 3 : Crabs and microbial feeding shifts due to <i>Sargassum</i> beaching on mangrove sediments enhance blue carbon storage | 109 |
| 1. Introduction..... | 111 |
| 2. Material and methods | 113 |
| 2.1. Experimental design | 113 |
| 2.2. Sampling..... | 114 |
| 2.3. Fatty acids analysis..... | 115 |
| 2.4. Isotopic analysis..... | 116 |
| 2.5. Gas analysis | 116 |
| 2.6. Data preprocessing..... | 117 |
| 2.7. Statistical analysis..... | 118 |
| 3. Results | 118 |
| 3.1. Inputs of mangrove leaves and <i>Sargassum</i> thalles..... | 118 |
| 3.2. Initial conditions | 120 |
| 3.3. Litter fragmentation by crabs..... | 122 |
| 3.4. Temporal change of fatty acids concentrations in surface sediments . | 123 |
| 3.5. Concentrations of fatty acids along subsurface sediments | 125 |
| 3.6. Impact of <i>Sargassum</i> in the gain and losses of FAs | 127 |
| 3.7. Incorporation of carbon in surface and its transfer to below layers | 128 |
| 3.8. Export of particulate organic matter from litter | 130 |
| 3.9. Impact of <i>Sargassum</i> inputs on CO ₂ emissions | 131 |
| 3.10. Fatty acids concentrations of crab hepatopancreas..... | 133 |

| | | |
|------|--|-----|
| 4. | Discussion | 133 |
| 4.1. | Sargassum and crabs promote the incorporation of OM from litter to surface sediments | 134 |
| 4.2. | Transfer of organic carbon to subsurface sediments | 136 |
| 4.3. | Sargassum inputs induce a negative priming effect..... | 138 |

Chapitre 4 : Changement du potentiel métabolique des communautés procaryotiques benthiques en lien avec les flux de gaz à effet de serre à l'interface air-sédiments **141**

| | | |
|--------|---|-----|
| 1. | Introduction..... | 142 |
| 2. | Matériel et méthodes..... | 144 |
| 2.1. | Conditions expérimentales | 144 |
| 2.2. | Echantillonnage | 145 |
| 2.3. | Extraction et séquençage illumina de l'ADNr 16S | 146 |
| 2.4. | Analyse des séquences ADNr 16S..... | 147 |
| 2.5. | Enzymes d'intérêt pour cette étude | 148 |
| 2.6. | Analyse d'acides gras..... | 149 |
| 2.7. | Concentrations en carbone et en azote | 150 |
| 2.8. | Analyse des concentrations de gaz | 150 |
| 2.9. | Analyses statistiques | 150 |
| 3. | Résultats | 151 |
| 3.1. | Caractérisation des ajouts réalisés..... | 151 |
| 3.2. | Carbone organique et l'azote total dans les sédiments de surface..... | 153 |
| 3.3. | Evolution des concentrations en acides gras | 153 |
| 3.4. | Dynamique des gaz à effet de serre..... | 154 |
| 3.5. | Diversité des communautés procaryotiques | 155 |
| 3.5.1. | Effet de la qualité de la MO sur les communautés de procaryotes | 155 |
| 3.5.2. | Changement de la diversité des communautés procaryotiques..... | 157 |

| | |
|---|------------|
| 3.6. Potentiel métabolique des communautés de procaryotes | 160 |
| 3.6.1. Réduction dissimilatrice des nitrates et des sulfates | 161 |
| 3.6.2. Méthanogenèse et méthanotrophie..... | 162 |
| 3.6.3. Dénitrification..... | 164 |
| 4. Discussion..... | 166 |
| 4.1. Changement des communautés procaryotiques induit par la modification de la MO sédimentaire | 166 |
| 4.2. Lien entre les changements des communautés procaryotiques et les flux de CO ₂ | 168 |
| 4.4. Lien entre les changements de potentiel métabolique des communautés de procaryotes méthanogènes et les flux de méthane | 170 |
| 4.5. Lien entre les changements de potentiel métabolique des communautés procaryotiques et les flux de l'oxyde nitreux | 172 |
| 5. Conclusion..... | 175 |
| Conclusion générale et perspectives | 177 |
| 1. Eutrophisation, prolifération microbienne benthique et émission de gaz à effet de serre dans les mangroves..... | 179 |
| 2. Stockage de carbone dans les mangroves naturelles | 181 |
| 3. Effet d'amorçage (Priming effet)..... | 184 |
| 4. Les savoirs locaux dans le cadre de la recherche et de la protection des écosystèmes côtiers..... | 188 |
| 5. Conclusion..... | 190 |
| Bibliographie..... | 191 |



par Mathias Chynel

Introduction générale

Les activités industrielles entraînent une forte augmentation des concentrations en CO₂ dans l'atmosphère depuis les années cinquante (Keeling et Keeling 2017) et participent ainsi au réchauffement du climat terrestre (IPCC, 2022). Certains écosystèmes naturels atténuent ce réchauffement en raison de leur capacité à absorber du CO₂ et à stocker du carbone. Parmi eux, les mangroves sont de ce point de vue extrêmement efficaces et représentent un puits efficace de CO₂. Dans ces milieux côtiers et plus globalement dans le monde marin, le carbone stocké est dit « bleu ». C'est ce carbone stocké dans les mangroves et son interaction avec les masses d'eau environnantes qui est au cœur des travaux de la présente thèse, dont les enjeux sont à replacer dans le cadre global de la dynamique du carbone côtier. Parmi les perturbations qui seront prises en compte, l'augmentation des apports de matière organique dans les mangroves fera l'objet d'une attention particulière, car elle est en mesure de modifier la capacité de stockage de ces écosystèmes intertidaux.

1. Cycle du carbone et matière organique dans les zones côtières

1.1. Cycle global du carbone

Chaque année, ce sont près de 6,0 petagrammes de carbone (Pg C = 10¹⁵g C) qui sont absorbés par les écosystèmes terrestres et océaniques (Fig.1). Sur les continents, le CO₂ atmosphérique est absorbé principalement par la végétation, *via* la photosynthèse. Environ 96% du carbone (C) organique végétal est ensuite reminéralisé (oxydation du C organique produisant du C inorganique (CO₂ ou CH₄)) par des organismes autotrophes (durant la nuit principalement) et hétérotrophes qui relarguent le CO₂ produit dans l'atmosphère (Ito 2011). Le carbone organique produit par la photosynthèse est ensuite intégré à la biomasse végétale qui constitue un stock de C continental (Fig.1). Toutefois, 90% du carbone terrestre est stocké dans les sols et dans le permafrost (Fig.1). Ces stocks se sont constitués par l'accumulation de C organique et inorganique provenant respectivement des plantes et de carbonates (Lal *et al.* 2015). La quantité de carbone stockée annuellement, dans la biomasse végétale et les sols terrestres, est estimée à 3,1 Pg an⁻¹ (Fig.1).

Les océans sont eux aussi des puits nets de CO₂ et stockent environ 2,9 Pg C an⁻¹ (équivalent à un quart des émissions anthropiques annuelles de CO₂), majoritairement

sous une forme inorganique (Fig.1). Le carbone inorganique dissous (CID) provient des échanges gazeux entre l'océan et l'atmosphère, qui sont contrôlés par la différence de pression partielle de CO₂ (pCO₂) entre ces deux compartiments (Houghton 2007). Globalement, la pCO₂ est plus élevée dans l'atmosphère que dans l'océan du fait des émissions dues aux combustibles fossiles, ce qui mène à la dissolution d'environ 2,0 Pg an⁻¹ de CO₂ (DeVries 2022). En plus de ces apports, 0,9 Pg de C continental sont apportés annuellement aux océans par les fleuves mondiaux sous forme particulaire et dissoute, organique et inorganique (Kwon *et al.* 2021). Dans la couche euphotique de l'océan, c'est-à-dire la zone dans laquelle le rayonnement photosynthétique actif (RPA) est supérieur à 1% du RPA de surface, la production primaire par les organismes autotrophes convertit du CID en C organique (Lee *et al.* 2007). Ce carbone organique est le deuxième plus grand réservoir dans les eaux océaniques, même s'il ne représente que 2% du C total (Fig.1 ; Hansell 2013). Le carbone organique non dégradé par les phénomènes biologiques et physiques dans la colonne d'eau sédimente vers les fonds marins. Dans ce réservoir, le C organique sédimentaire (COS) est également partiellement minéralisé. L'oxygénation des premiers centimètres de sédiments permet de dégrader efficacement le COS de surface (Aller 1994 ; Sun *et al.* 1993). Cependant, les couches plus profondes des sédiments sont dépourvues d'oxygène. Le COS est donc dégradé par des processus anaérobies (réduction des nitrates, du manganèse, du fer et des sulfates ; méthanogenèse). Cette dégradation est plus lente et moins efficace que la respiration aérobie (Aller 1994 ; Sun *et al.* 1993). Toutefois, les sédiments ne sont pas une masse inerte. Ils sont remobilisés par les activités d'une faune diverse qui permet ainsi la pénétration de l'oxygène plus en profondeur, entraînant une dégradation accrue du COS. La part non dégradée de ce dernier est conservée et stockée dans le réservoir sédimentaire océanique où il constitue l'un des plus importants stocks de carbone sur terre (Fig.1).

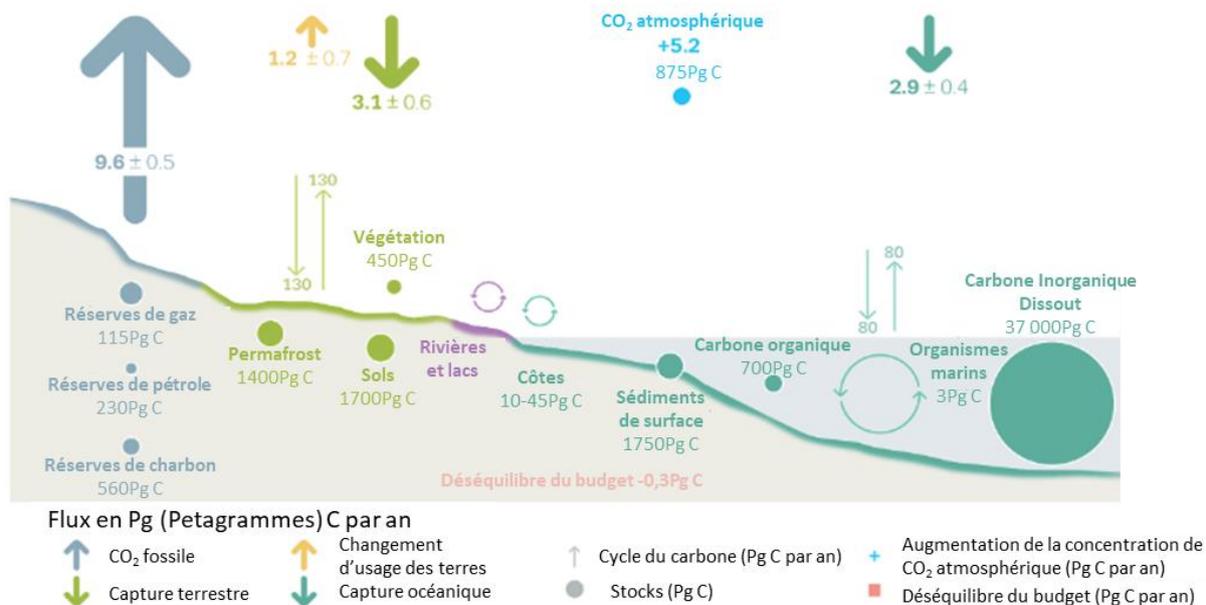


Figure 1: Schéma simplifié du cycle du carbone d'après Friedlingstein et al. (2022)

Toutefois, l'absorption de CO₂ dans les écosystèmes terrestres et océaniques est trop faible pour compenser les émissions de C vers l'atmosphère. C'est la raison pour laquelle la concentration en CO₂ atmosphérique augmente continuellement, passant de 278 parties par million (ppm) en 1750 à 414.7 ppm en 2021 (Friedlingstein *et al.* 2022). De 1750 à 1950, cette augmentation était principalement causée par la déforestation et les changements d'usage des sols (Canadell *et al.* 2021). Depuis les années 50, les émissions de CO₂ proviennent majoritairement de la combustion d'énergie fossile (Fig.1 ; Yoro et Daramola 2020). Si ces émissions de CO₂ proviennent principalement de la combustion de charbon (41% des émissions *via* des ressources fossiles), de pétrole (32%) et de gaz (22%), une part additionnelle (5%) est due à la production de ciment (Friedlingstein *et al.* 2022). Après une petite baisse liée à la crise de la Covid-19 en 2020, les émissions de CO₂ ont repris leur croissance jusqu'à atteindre 10,8 Pg C an⁻¹ en 2021 (Liu *et al.* 2022). Le reste des émissions anthropiques de CO₂ dans l'atmosphère est dû aux changements d'usage des terres (Fig.1), qui génèrent un flux net de CO₂ relativement constant depuis un demi-siècle. Par exemple, lorsque les forêts et zones humides sont transformées en zones agricole, aquacole ou urbaine, les stocks de carbone de ces écosystèmes sont alors dégradés (Arias-Ortiz *et al.* 2021 ; Baccini *et al.* 2012 ; Lai *et al.* 2016). Bien que des programmes de reforestation soient régulièrement mis en place pour permettre de continuer à fixer du

CO₂ (Nunes *et al.* 2020), ces efforts sont insuffisants pour réussir à compenser les pertes causées par la déforestation (Friedlingstein *et al.* 2022).

1.2. Cycle du carbone côtier : puits et sources de CO₂

La zone côtière est un lieu de transition entre les écosystèmes terrestres et marins. Elle englobe la surface comprise entre le domaine d'influence de la marée jusqu'à l'isobathe de -200 m. Au niveau mondial, la zone côtière s'étend sur une surface totale estimée à environ 27,5 millions de km² (Fig.2 ; Bauer *et al.* 2013). Le cycle du carbone y diffère selon les provinces côtières car les contraintes hydrographiques, biogéochimiques et écologiques que subissent ces régions sont hétérogènes (Bauer *et al.* 2013). Ainsi, on observe de fortes disparités entre certaines régions qui sont des puits de carbone atmosphérique tandis que d'autres sont plutôt des zones émettrices de ce gaz à effet de serre (Fig.2).

Les zones humides intertidales, qui constituent la première partie de la zone de transition terre-océan, sont très productives et se comportent comme des puits nets de CO₂ atmosphérique (Fig.2). En effet, les zones humides absorbent environ 0,55 Pg C an⁻¹ via la production primaire dont environ 10% sont ensuite enfouis dans les sédiments. Le C fixé qui n'est pas enfoui est réémis sous forme de CO₂ dans l'atmosphère (20%) ou exporté (70%) vers les estuaires et les marges continentales par la marée sous formes organique et inorganique (Bauer *et al.* 2013).

Les estuaires, lieux de mélange des eaux douces fluviales et des eaux marines, peuvent être dominés par l'influence des marées (estuaires tidaux), d'une rivière (deltas) ou des vagues qui génèrent des cordons littoraux (lagunes ; Dürr *et al.* 2011). Dans ces régions, la production primaire est généralement plus faible que le dégazage lié à la reminéralisation du carbone organique et aux apports de CID provenant des rivières et des zones humides (Borges *et al.* 2005). Ainsi, on constate au total un relargage d'environ 0.25 Pg C an⁻¹ dans l'atmosphère dans les estuaires (Fig.2).

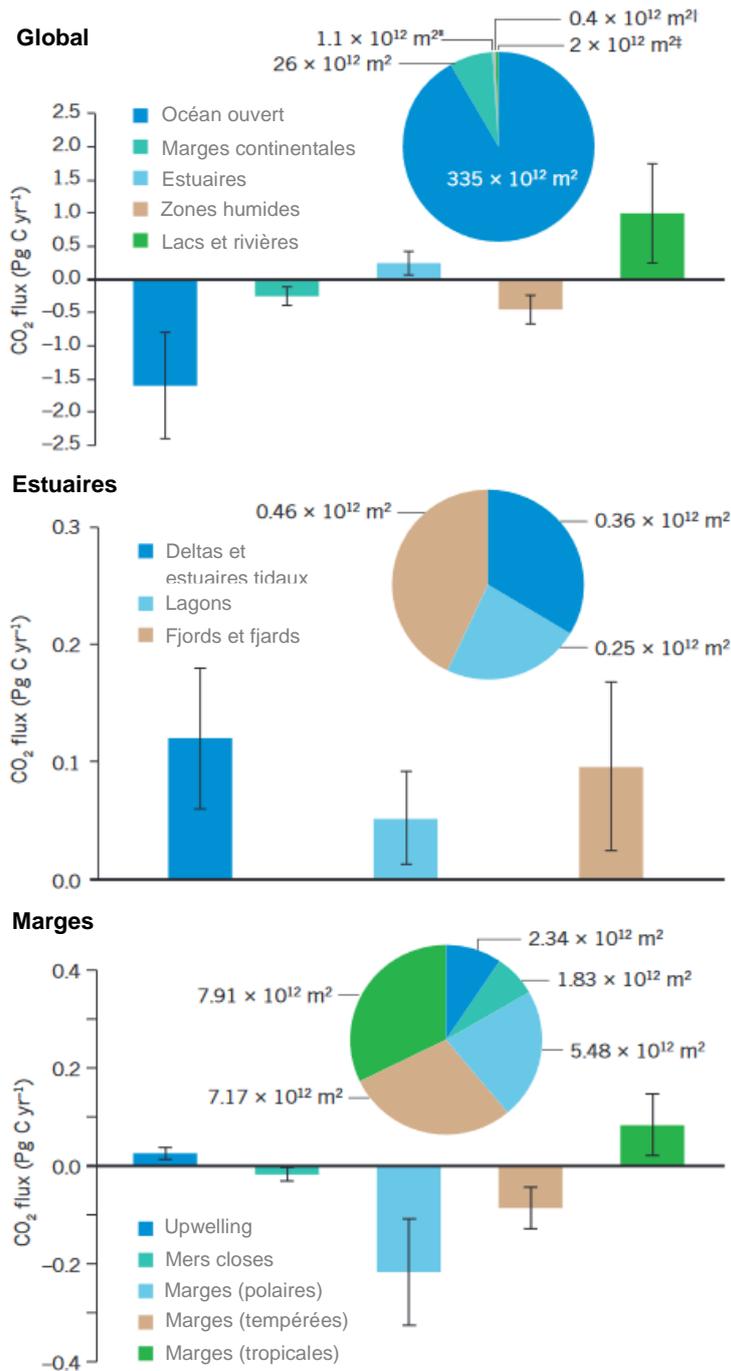


Figure 2 : Emissions et absorptions de CO₂ entre les eaux de surface et l'air des différentes zones océaniques (d'après le modèle de Bauer et al. 2013). Les histogrammes représentent les flux moyens annuels de CO₂ et les diagrammes représentent les surfaces relatives des différents milieux.

Les eaux superficielles des marges continentales sont sursaturées en CO₂ dans les régions tropicales et sous-saturées dans les régions tempérées et de hautes latitudes (Borges et al. 2005). Pour cette raison, les eaux des marges tropicales émettent environ 0,1 Pg C an⁻¹ tandis que celles situées à plus hautes latitudes absorbent entre 0,1 et 0,2 Pg an⁻¹ de C atmosphérique (Fig.2). Dans les zones d'upwellings, les eaux profondes qui remontent sont riches en nutriments, en CID et en carbone organique

(Borges 2005). Ce dernier, une fois reminéralisé, s'ajoute au CID et est en partie absorbé par les producteurs primaires, dont la croissance est favorisée par les nutriments (Borges 2005). Toutefois, la production primaire n'est pas élevée au point d'absorber tout le CO₂ dissous qui dégaze donc dans l'atmosphère (Fig.2). Les mers intérieures (mer Noire, mer Baltique...) quant à elles, absorbent du CO₂ en petite quantité (< 0,05 Pg C an⁻¹) en raison de leur pCO₂ (350 ppm) relativement proche de celle de l'atmosphère (Fig.2 ; Bauer *et al.* 2013).

Au total, 1,65 Pg C sont apportés annuellement dans la zone côtière par les fleuves, la production primaire des végétaux côtiers et la diffusion passive de CO₂ à l'interface eau-atmosphère. Environ 52% des entrées de carbone dans la zone côtière sont exportées vers l'océan ouvert tandis que 21% sont réémises vers l'atmosphère sous forme gazeuse et que le reste est enfoui dans les sédiments côtiers (Bauer *et al.* 2013). À l'échelle planétaire, les zones côtières, prises dans leur ensemble, sont par conséquent des puits nets de carbone. Toutefois, Bauer *et al.* (2013) indiquent que malgré des données récentes sur le budget carbone global des zones côtières, des incertitudes demeurent en raison des spécificités locales. Par conséquent, afin d'affiner le budget carbone des écosystèmes côtiers, une meilleure compréhension des processus locaux responsables du stockage ou de l'émission de carbone est nécessaire (Najjar *et al.* 2018).

1.3. Matière organique dans la zone côtière : sources, qualité et devenir

Dans les écosystèmes côtiers, environ 50% de la matière organique (MO) est généré localement *via* la production primaire des plantes, algues, cyanobactéries... (Bauer *et al.* 2013). Ce pool de MO est aussi alimenté par les rivières et l'océan hauturier. Le devenir de cette MO dépend fortement de sa labilité en lien avec sa composition chimique, c'est-à-dire de sa capacité à être dégradée, assimilée puis métabolisée par les organismes hétérotrophes (Jiao *et al.* 2010).

Les organismes autotrophes synthétisent de nombreux composés labiles tels que les sucres simples, les acides gras et les acides aminés (Wakeham *et al.* 1997a). Ces composés sont préférentiellement dégradés et assimilés par les micro-organismes (Bourgoin et Tremblay 2010), facilitant de la sorte leurs intégrations vers les niveaux trophiques supérieurs (Hall *et al.* 2006 ; Meziane *et al.* 2002). Ainsi, cette MO est

largement recyclée dans les eaux côtières, mais aussi dans leurs sédiments de surface, et est par conséquent peu stockée dans les couches les plus profondes (Wakeham *et al.* 1997a). À noter toutefois que la MO labile peut être protégée de la dégradation bactérienne par un phénomène naturel de sorption sur des minéraux (Keil *et al.* 1994). En plus de ces composés labiles, les végétaux supérieurs produisent des macromolécules complexes et réfractaires telles que la lignine et la cellulose. Ces composés très résistants à l'activité bactérienne sont peu assimilés par la faune herbivore et détritivore (Opsahl et Benner 1995), avec pour conséquence une dégradation lente de la MO réfractaire qui s'accumule et forme l'essentiel du carbone stocké dans les sédiments profonds (Marchand *et al.* 2005 ; Wakeham *et al.* 1997a).

Chaque année, environ 0,45 Pg de carbone organique dissous et particulaire terrestre est transporté vers les écosystèmes côtiers par les apports fluviaux (Bauer *et al.* 2013). La labilité de cette MO varie fortement en fonction de son origine et des processus l'affectant lors de son transport jusqu'à la mer. En effet, durant son trajet vers l'océan dans les eaux turbulentes et bien oxygénées des rivières, la MO s'enrichit en composés réfractaires au détriment de la fraction organique plus labile qui est davantage dégradée (Mostofa *et al.* 2005). Par conséquent, la majeure partie de la MO provenant des bassins hydrographiques est réfractaire (Thorhaug *et al.* 2019). Toutefois, certains fleuves et rivières urbanisés sont les réceptacles des effluents domestiques, majoritairement composés de MO labile (eaux usées et phytoplancton d'eau douce), qui se déversent ensuite dans les eaux côtières (Barroso *et al.* 2022). L'artificialisation des terres, engendrée par l'intensification des pratiques agricoles et par l'accroissement des surfaces urbaines et industrielles, est considérée comme le premier moteur des augmentations des exportations de carbone vers les milieux côtiers (Bauer *et al.* 2013).

1.4. Les écosystèmes de la zone côtière et le carbone bleu

La faible profondeur de la région côtière et sa richesse en nutriments permettent de soutenir une production primaire élevée (Nixon *et al.* 1986). À l'origine de cette dernière se trouvent différents organismes fixateurs de carbone : les herbiers, les marais salés, les zooxanthelles des coraux, les palétuviers... Ces producteurs primaires alimentent les fortes diversités faunistique et microbienne des écosystèmes

côtiers (ex : 25% de la richesse spécifique marine est présente dans les seuls récifs coraliens : Cooley *et al.* 2022). La latitude a aussi une fonction structurante. En effet, si on trouve des herbiers à des latitudes variées, les mangroves et les récifs coralliens se situent principalement aux basses latitudes, dans la zone intertropicale (de 23°N à 23°S), tandis que les marais salés sont eux majoritairement répartis dans les zones tempérées de moyenne latitude. Tous ces écosystèmes sont affectés par l'installation et les activités des populations humaines. En effet, en dépit de sa faible surface (moins de 5% de la surface terrestre), la zone côtière abrite 75% des villes comptant plus de 10 millions d'habitants et héberge au total plus de 45% de la population mondiale (Crossland *et al.* 2005).

Ce sont les récifs coralliens, plus que les mangroves, les herbiers et les marais salés, qui ont longtemps fait l'objet d'un fort intérêt de la communauté scientifique (Duarte *et al.* 2008). En effet, en 2006, 60% de la littérature scientifique et 70% des articles médiatiques anglophones s'intéressant à ces écosystèmes côtiers se focalisaient sur les récifs coralliens (Duarte *et al.* 2008). Les mangroves, herbiers et marais salés ne comptaient qu'entre 11% et 14% des publications scientifiques. Le nombre de publications sur les 4 écosystèmes de la zone côtière augmente fortement depuis les années 1990 (Fig.3a) et, depuis 2006, on observe une nette accélération de l'intérêt scientifique pour les mangroves (Fig.3b).

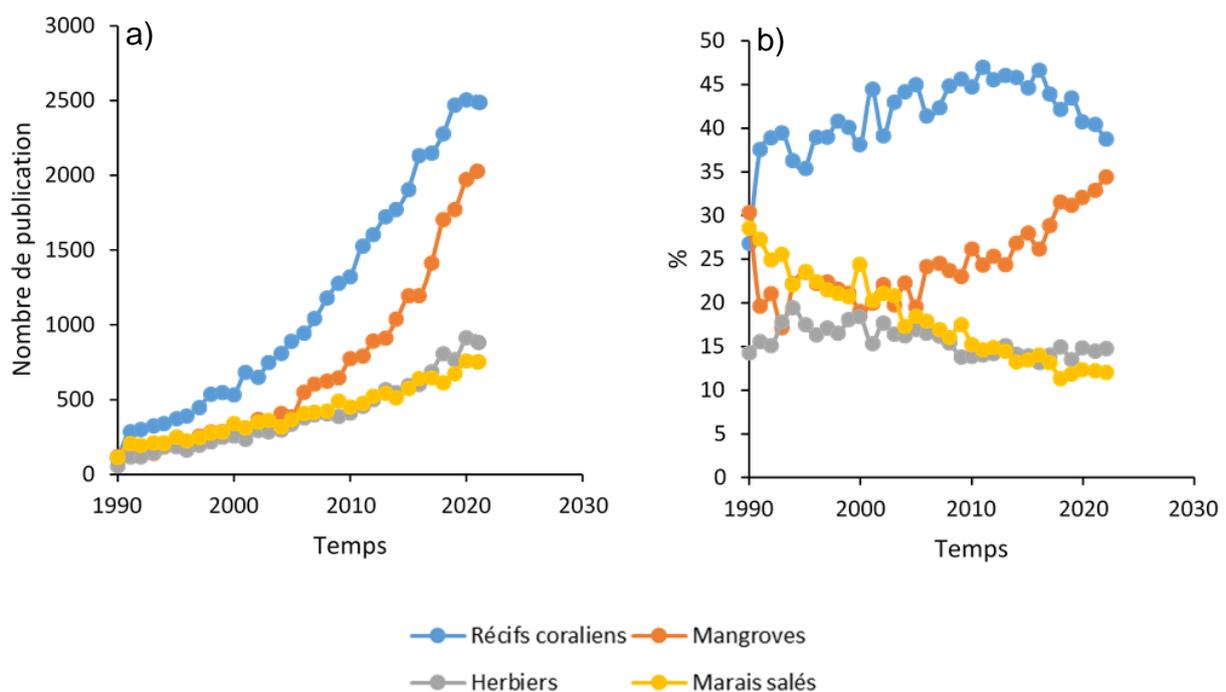


Figure 3: Nombre de publication annuel concernant les 4 écosystèmes côtiers considérés dans Duarte et al. (2008) (a) et contribution des publications de chacun de ces écosystèmes à la somme de publications sur ces 4 écosystèmes (b). Données récoltées sur Web of Sciences avec les mots clés « Coral reef », « Mangrove », « Seagrass » et « Salt marsh ».

Le carbone stocké sous forme organique dans l'océan et les écosystèmes côtiers est regroupé sous le terme de « carbone bleu » (Nellemann *et al.* 2009). Ce stock de carbone suscite une attention croissante des pouvoirs publics (Thomas 2014) et des scientifiques (Fig.4). En 2010, l'Organisation des Nations Unies établit la « Blue Carbon initiative » pour renforcer la protection des écosystèmes concernés. De son côté, l'Organisation des Nations Unies pour l'Education, la Science et la Culture (UNESCO) publie en 2012 un rapport intitulé « A Blueprint for Ocean Sustainability » qui établit 4 leviers d'actions de sauvegarde possibles (UNESCO, 2012):

- Actions pour réduire le stress et restaurer la structure et la fonction des écosystèmes marins ;
- Actions pour appuyer l'économie du carbone bleu et vert (terrestre), c'est-à-dire soutenir une économie qui vise à améliorer le bien-être humain, l'équité sociale en réduisant les risques environnementaux (changement climatique, perte de biodiversité...) et la pénurie de ressources ;
- Actions menant à des réformes politiques, légales et institutionnelles pour une gestion efficace des océans ;
- Actions pour soutenir et développer les capacités des organismes de recherches pour l'appui à l'utilisation durable de l'océan.

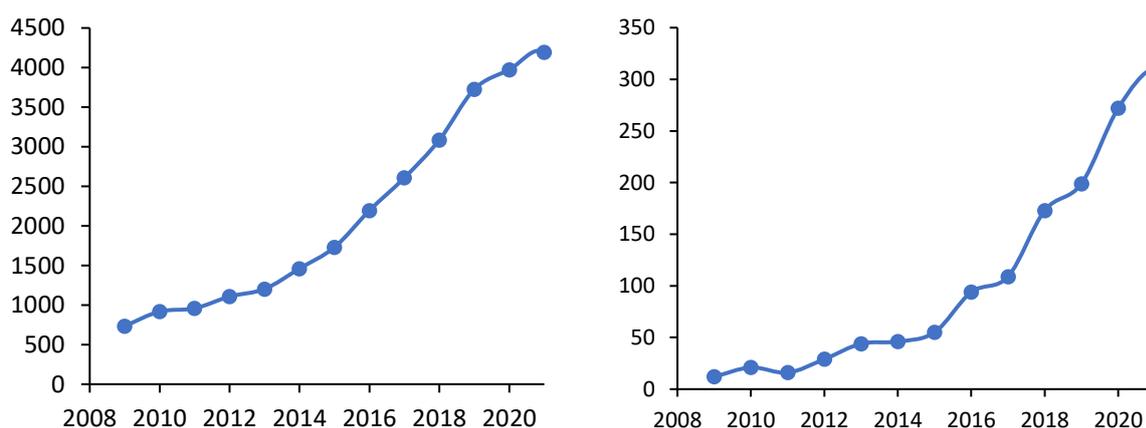


Figure 4: Nombre de publications contenant les termes « blue carbon » à gauche et « blue carbon ecosystems » à droite de 2008 à 2021. D'après la base de données web of sciences.

La majorité des travaux de recherches sur le carbone bleu se concentre sur les marais salés, les herbiers et les mangroves (Lovelock et Duarte 2019) car ils stockent à eux

seuls entre 30 et 70 teragrammes (Tg : 10^{12} g) C an⁻¹ (Lovelock et Reef 2020). Le taux de stockage de carbone par mètre carré dans ces trois écosystèmes est plus de 10 fois supérieur à celui des écosystèmes terrestres (Mcleod *et al.* 2011). Cette différence résulte principalement de la saturation en eau des sédiments dans les écosystèmes côtiers. En effet, cette saturation limite la diffusion de l'oxygène dans les sédiments et induit une anoxie dès les premiers millimètres (Kristensen *et al.* 2008a). La matière organique sédimentaire (MOS) est donc dégradée par fermentation ou par des processus anaérobiques (réduction des nitrates, du manganèse, du fer et des sulfures ; méthanogenèse) plus lents et moins efficaces que la respiration (Aller 1994 ; Sun *et al.* 1993). Par conséquent, la reminéralisation du carbone est très lente dans ces milieux. De plus, Wang *et al.* (2021) rapportent que les taux d'accumulation de carbone des mangroves et marais salés pourraient augmenter d'ici 2100 du fait des changements climatiques (hausse des températures, des précipitations et augmentation du niveau de la mer). Ainsi, une meilleure compréhension des mécanismes de stockage de carbone bleu est indispensable à la mise en œuvre d'une législation cohérente et des plans de conservation efficaces des écosystèmes côtiers, particulièrement dans le contexte actuel d'augmentation des pressions climatiques et anthropiques (Macreadie *et al.* 2021).

2. Les mangroves

2.1. Biogéographie, hydrologie et géomorphologie des mangroves

Les mangroves sont des forêts côtières caractérisées par la présence de plantes tolérantes à des paramètres environnementaux extrêmes : salinité, anoxie des sols, hautes températures. À l'échelle planétaire, on trouve principalement les mangroves dans les zones où la température océanique ne descend pas sous les 20°C en moyenne dans l'année (Duke *et al.* 1998). Ces forêts occupent une surface de 136 000 km² dans les zones tropicales (Bunting *et al.* 2018) et 157 000 km² au niveau mondial (FAO, 2007).

À l'interface terre-océan, les mangroves sont sous l'influence des flux hydrologiques continentaux et marins qui sont à l'origine de dépôts et d'exports des sédiments minéraux et organiques (Breithaupt *et al.* 2017 ; Swales et Lovelock 2020). De manière

générale, dans les mangroves, les apports de sédiments sont plus importants que les exports. Ainsi, avec le temps, le niveau de leurs sols s'élève (Alongi 2012). Le taux d'accrétion verticale est en moyenne de 5mm an^{-1} , mais varie d'un facteur 100 selon les conditions hydrologiques locales ($0,1\text{-}10\text{mm an}^{-1}$) (Alongi 2012). Par ailleurs, la force des courants générés par les marées et la houle est amoindrie par les racines aériennes des palétuviers (Augustinus 1995), ce qui limite les exports de matériel entraînant ainsi de meilleurs taux de sédimentation dans les mangroves que dans la plupart des autres écosystèmes côtiers (Wolanski 1992).

Les mangroves peuvent être réparties en deux catégories selon leurs caractéristiques sédimentaires (Worthington *et al.* 2020). La première catégorie regroupe les mangroves situées dans des environnements recevant des sédiments terrigènes issus de l'érosion. La seconde catégorie est constituée de mangroves situées sur d'anciens récifs coralliens ou à proximité et recevant de faibles quantités de matière minérale majoritairement composée de carbonates (Worthington *et al.* 2020). En fonction de l'influence relative de la marée, de la houle et des rivières, on distingue au sein des mangroves quatre autres sous-catégories. En général, on considère que les deux premières sont spécifiques aux mangroves localisées dans les environnements terrigènes tandis que les deux suivantes sont présentes à la fois dans les environnements terrigènes et carbonatés (Worthington *et al.* 2020) :

- Les mangroves deltaïques : se développent sur les plaines alluviales formées dans les zones fortement influencées par les fleuves et représentent 40,5% de la superficie des mangroves à l'échelle planétaire.
- Les mangroves estuariennes : situées dans des zones dominées par l'influence tidale et représentent 27,5% de la superficie totale des mangroves.
- Les mangroves lagunaires : présentes sur 11% de la superficie globale des mangroves, plutôt dans des zones protégées de l'influence des marées et des fleuves.
- Les mangroves côtières : souvent situées sur des côtes sans rivières dans des baies protégées de l'influence des marées, par exemple par des récifs coralliens. Ces mangroves représentent 21% de la superficie mondiale des mangroves et sont le type de mangroves prédominant dans les Caraïbes.

2.2. Les palétuviers

Parmi les végétaux des écosystèmes à mangroves, les palétuviers sont les plantes dominantes. Dans le monde, 28 genres de palétuviers ont été recensés regroupant entre 54 et 70 espèces selon les auteurs (Hogarth 2015 ; Kathiresan et Bingham 2001). Généralement, on observe une diversité spécifique beaucoup plus importante dans les mangroves de l'aire indo-pacifique que dans celles situées dans l'Atlantique (Ricklefs et Latham 1993).

Les palétuviers sont des plantes halophiles capables de s'adapter aux fortes salinités des eaux marines mais aussi de croître dans les eaux saumâtres des estuaires. Les mécanismes de résistance au stress salin sont nombreux. On compte parmi ces derniers le stockage de sel, son isolement dans des tissus dédiés, son excrétion et son exclusion (Reef et Lovelock 2015). Pour éviter une perte trop importante de potentiel osmotique dans les tissus racinaires lors de l'exclusion du sel tout en gardant la capacité d'absorber de l'eau du milieu, les palétuviers produisent du matériel colloïdal composé de sucres et d'acides aminés (Popp *et al.* 1985).

Les palétuviers se caractérisent également par des racines aériennes de formes différentes selon l'espèce qui s'étalent sur de larges zones pour compenser le manque d'oxygène dans les sédiments. Cette morphologie particulière permet aux arbres de respirer tout en stabilisant les sédiments et ainsi de créer un environnement viable pour de nombreuses espèces végétales et animales. La respiration des racines de palétuviers se fait grâce aux nombreuses lenticelles qui les percent et permettent les échanges gazeux entre l'atmosphère et la plante. On distingue trois types de racines aériennes :

- Les échasses (Fig.5a) typiques du genre *Rhizophora*,
- Les pneumatophores (Fig.5b) qui sont des structures verticales photosynthétiques sortant des racines enfouies du genre *Avicennia* notamment
- Les « genoux » comme celles des palétuviers du genre *Bruguiera* (Fig.5c).



Figure 5 : Photographie des racines échasses du genre *Rhizophora* (a), des pneumatophores du genre *Avicennia* (b) et des racines coudées du genre *Bruguiera* (c).

2.3. Cycle des nutriments dans les mangroves

Les mangroves, zones tampons entre les écosystèmes terrestres et marins, piègent les nutriments aussi bien d'origine continentale que marine. Ces derniers sont apportés par les fleuves et la marée *via* la MO ou des formes ioniques (ammonium, nitrates, phosphates...). Par ailleurs, les organismes hétérotrophes régénèrent les nutriments présents sous une forme organique en les reminéralisant. Ce sont les nutriments inorganiques (NH_4^+ , NO_3^- , PO_4^{2-} ...) qui sont assimilés par les racines des palétuviers (Holguin *et al.* 2001). Le phosphore (P) est en général l'élément limitant pour la croissance de ces arbres (Boto et Wellington 1983 ; Feller *et al.* 2003). En effet, outre sa rétention dans la MO, le P inorganique dissous est adsorbé sur les oxydes de fer et les carbonates, en conditions oxydées, empêchant son assimilation par les palétuviers (Schutte *et al.* 2019). À l'inverse, en condition anoxique, du P inorganique

est relargué dans les sédiments par la dissolution des oxydes de fer par l'activité microbienne (Schutte *et al.* 2019). La production de biomasse par les palétuviers nécessite également une bonne disponibilité en azote (N). Ils utilisent le N apporté par les masses d'eau et celui fixé et recyclé dans les sédiments par les micro-organismes. Des bactéries diazotrophes, présentes dans la litière, les sédiments et les racines, fixent l'azote atmosphérique (Alfaro-Espinoza et Ullrich 2015). Ces micro-organismes vivent en symbiose avec les plantes et libèrent de l'azote sous forme ammoniacale (NH_3 ou NH_4^+). Les produits ammoniaqués sont nitrifiés en présence d'oxygène pour former des nitrites (NO_2^-) puis des nitrates (NO_3^-). Ces derniers sont utilisés dans les sols de mangroves par certaines bactéries afin d'oxyder la MO. On appelle cette réaction consommant des nitrates et produisant du diazote (gazeux) en conditions anoxiques : la dénitrification. Ce rejet important de diazote dans l'atmosphère est favorisé par la teneur élevée en MO dans les sédiments de mangroves pauvres en oxygène (Spivak *et al.* 2019 ; Xiao *et al.* 2018). La richesse bactérienne et fongique de ces sédiments, la production forte de biomasse et l'anoxie du milieu créent les conditions idéales d'un fort recyclage de l'azote (Holguin *et al.* 2001).

Par ailleurs, les palétuviers sont caractérisés par des stratégies de conservation des nutriments telles que la forte réabsorption (captage des nutriments des feuilles avant leur chute), la longue durée de vie des feuilles, le ratio élevé de biomasse racine/feuilles et la grande efficacité d'utilisation de l'azote pour la photosynthèse (Reef et Lovelock 2015 ; Wei *et al.* 2020). Le calcul de la différence entre la concentration en nutriments des feuilles matures et celles sénescentes permet de caractériser l'efficacité de la réabsorption de leurs tissus (Wang *et al.* 2011). Alors que pour les plantes terrestres, la valeur de résorption moyenne des principaux nutriments est d'environ 50 %, cette efficacité peut aller jusqu'à 95 % pour l'azote et 80 % pour le phosphore chez les palétuviers (Aerts 1996 ; Lin *et al.* 2010 ; Lovelock *et al.* 2004).

2.4. Cycle du carbone dans les mangroves

Les palétuviers sont parmi les plantes les plus productives au monde avec une production primaire brute (GPP) de 295 Tg C an^{-1} (Fig.2). Environ 40% de cette production est perdue par la respiration de ces arbres. La production primaire nette (NPP) représente alors 60% de la GPP, pour l'ensemble de la plante soit 177 Tg C an^{-1} .

¹ (Fig.6 ; Alongi 2022). Cette NPP est répartie entre la canopée (32% de la NPP), le bois (28%) et les racines fines (40% ; Fig.6). Cependant, l'estimation de la productivité des racines fines des palétuviers pourrait être sous-estimée (Rivera-Monroy *et al.* 2017). En effet, la méthode « *ingrowth bag* », le plus souvent utilisée pour la mesure de la production de la rhizosphère, est suspectée de sous-estimer le nombre de racines fines présentes dans les sacs, notamment parce que celles-ci adhèrent les unes aux autres empêchant un comptage précis (Rivera-Monroy *et al.* 2013). De nombreux facteurs affectent la NPP des mangroves ainsi que leur biomasse (climat, composition en espèce végétales, âge des arbres...) mais la variation la plus marquée est sa diminution avec l'élévation de la latitude (Kristensen *et al.* 2008a). En effet, la NPP est plus forte aux basses latitudes, certainement en raison des rayonnements solaires, précipitations et températures atmosphériques tous supérieurs à ceux mesurés aux latitudes plus élevées (Twilley *et al.* 1992). La GPP du microphytobenthos et des macroalgues épiphytes dans les mangroves est de 65 Tg C an⁻¹ et 92 Tg C an⁻¹ respectivement (Fig.6). La respiration par les microphytobenthos et les épiphytes entraîne une perte de respectivement 52% et 48% de leur GPP (Fig.6). Au total, la GPP dans les écosystèmes à mangroves est estimée à 452 Tg C an⁻¹ dont 256 Tg C an⁻¹ ne sont pas respirés par les producteurs primaires (Fig.6). En plus de la production primaire locale, les mangroves reçoivent de la MO provenant des continents et des océans (Kristensen *et al.* 2008a). Toutefois, à l'échelle planétaire, la quantification de ces apports est rarement estimée malgré une contribution significative au cycle du carbone des mangroves (Alongi 2022 ; Kristensen *et al.* 2008a). Au niveau local, les apports de carbone organique particulaire (COP) continental sont élevés dans les mangroves terrigènes et les milieux anthropisés, en particulier pendant la saison humide en raison des fortes pluies qui favorisent le transport de carbone continental (David *et al.* 2018a). Par ailleurs, les marées de fortes amplitudes apportent dans les mangroves de la biomasse phytoplanctonique vivante tandis que celles à faible marnage fournissent peu de matière en suspension (David *et al.* 2018b). Au total, chaque année, 124 Tg C provenant des feuilles (25%), des racines (50%) et du microphytobenthos (25%) s'ajoutent aux apports tidaux et fluviaux et forment une masse sédimentaire hétérogène dans les mangroves (Fig.6).

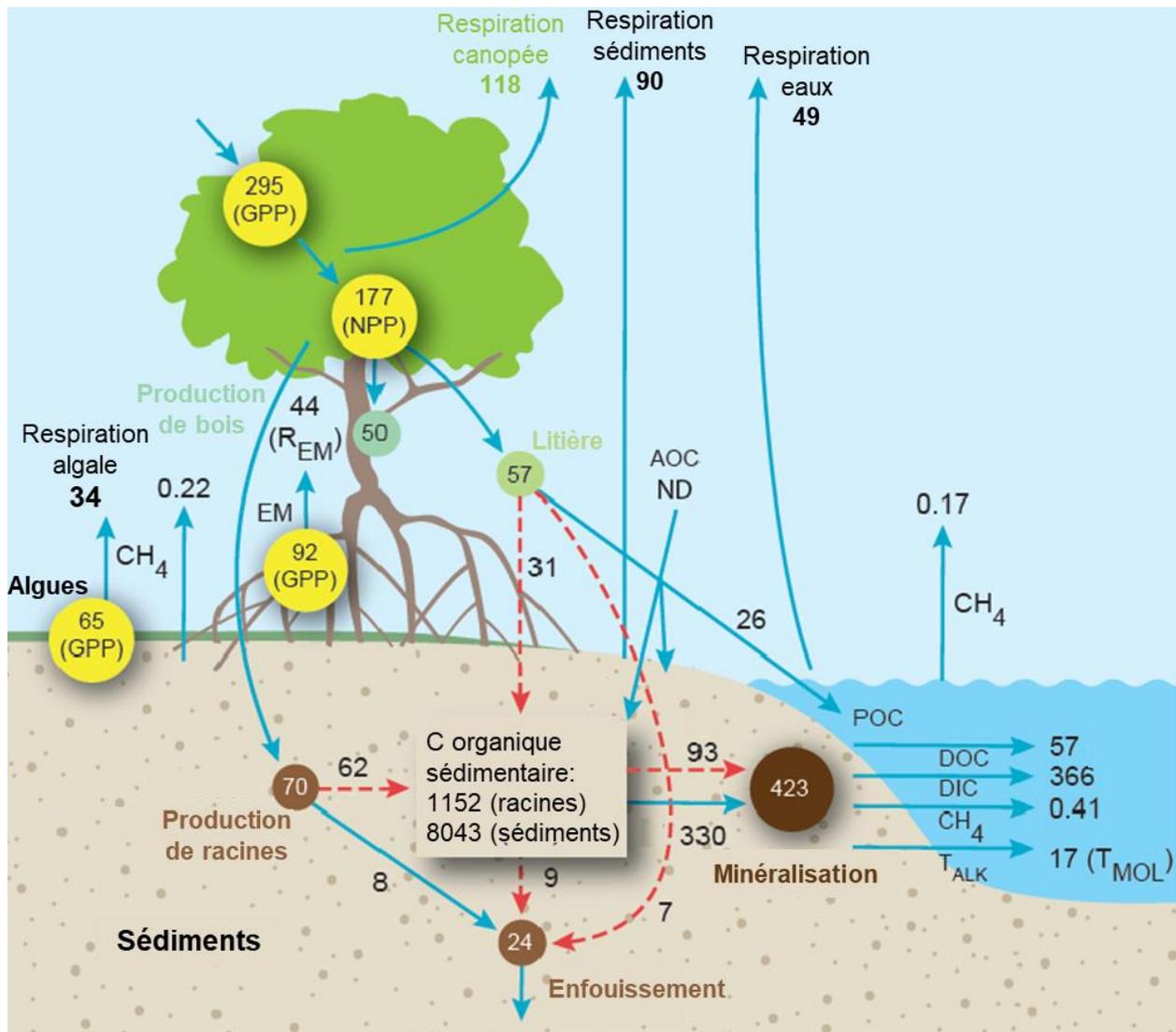


Figure 6: Budget carbone dans les mangroves modifié d'après Alongi (2022). Les données sont exprimées en Tg C an⁻¹. Les lignes bleues proviennent de données empiriques tandis que les lignes rouges sont estimées indirectement par Alongi (2020). La boîte « C organique sédimentaire » représente le stock de carbone dans le mètre de sédiments et les valeurs sont exprimées en Tg C organique. EM Représente les macroalgues épiphytes, R_{EM} représente la respiration de ces macroalgues. AOC représente les apports de C continentaux et océaniques (ND = pas de données)

Une part du C sédimentaire peut ensuite être exporté vers les écosystèmes côtiers adjacents, faisant des mangroves aussi une source de C (Kristensen *et al.* 2008a). En marée montante, les eaux océaniques s'infiltrent dans les porosités des sédiments. Ces eaux interstitielles se chargent en CID formé par la respiration microbienne et en carbone organique dissous (COD) (Maher *et al.* 2013 ; Taillardat *et al.* 2018). Ce dernier provient de la solubilisation des composés hydrophiles (sucres, tanins...) présents dans la litière (feuilles, écorces et brindilles au sol) qui sont lessivés lorsque cette dernière est immergée (Cundell *et al.* 1979). Puis, lors de la marée descendante, les eaux interstitielles sont drainées et le carbone dissous qu'elles contiennent est

exporté vers les eaux côtières (Borges *et al.* 2003 ; Chen *et al.* 2021 ; Maher *et al.* 2018). On appelle ce processus le pompage tidal (Fig.6). Son intensité dépend de nombreux paramètres tels que la perméabilité des sédiments, la bioturbation et l'amplitude de la marée (Maher *et al.* 2013 ; Taillardat *et al.* 2018). En particulier, l'exportation de COP, COD et CID des mangroves vers les eaux côtières par le pompage tidal augmente avec l'amplitude de marée. Alongi (2022) estime l'export du COD dans les mangroves à 12% de la GPP et celui de CID à 80% de la GPP (Fig.6). De plus, avec les marées, une partie de la litière des mangroves est également exportée sous forme particulaire et participe à hauteur de 6% de la GPP (Fig.6).

2.5. Matière organique sédimentaire dans les mangroves

La matière organique sédimentaire (MOS) des mangroves représente un stock d'environ 9195 Tg C sur un mètre de profondeur (Fig.6). Cette MOS est dégradée par des organismes hétérotrophes (animaux, fungi, bactéries...) qui en retour dégagent du CO₂ et du CH₄ (Fig.6). Ainsi, à marée basse, la reminéralisation génère des flux de CO₂ et de CH₄ des sédiments vers l'atmosphère équivalant à 20% de la GPP (Fig.6). À marée haute, la reminéralisation de la MOS (Fig.6) enrichit également les eaux interstitielles en CID.

La dégradation de la MOS dans les mangroves contrôle les conditions d'oxydoréduction du milieu (RedOx). En général, dans les mangroves, seuls les premiers millimètres de sédiments contiennent du dioxygène (Kristensen *et al.*, 2008a). Dans les couches dans lesquelles le dioxygène est absent, la MO est minéralisée par une série de réactions utilisant d'autres accepteurs d'électrons (oxydants) qui sont de moins en moins efficaces d'un point de vue énergétique : réduction des nitrates, du manganèse, du fer et des sulfates (Fig.7). Lorsque plus aucun de ces oxydants n'est disponible, la reminéralisation est principalement réalisée par des *Archées* méthanogènes (Ferry 2012). En réalité, la MOS est dégradée dans des conditions d'oscillation redox (Spivak *et al.* 2019 ; Sun *et al.* 2002) qui ont lieu en surface par le biais de la marée qui apporte de l'eau riche en oxygène et en sulfate mais aussi en profondeur, *via* la bioturbation et la présence de racines de palétuviers (Fig.7 ; Kristensen et Alongi 2006). À marée basse, lorsque les sédiments ne sont pas cohésifs, l'oxygène de l'air peut pénétrer dans les interstices du sol (fissures, galeries

de crabes, interstices des racines de palétuviers) et réoxyder des composés réduits organiques ou inorganiques (Matos *et al.* 2022). Au contraire, lorsque le sol est inondé, la diffusion de l'oxygène est limitée à l'interface air-eau et l'oxygène dissous dans l'eau est rapidement consommé dans le sédiment.

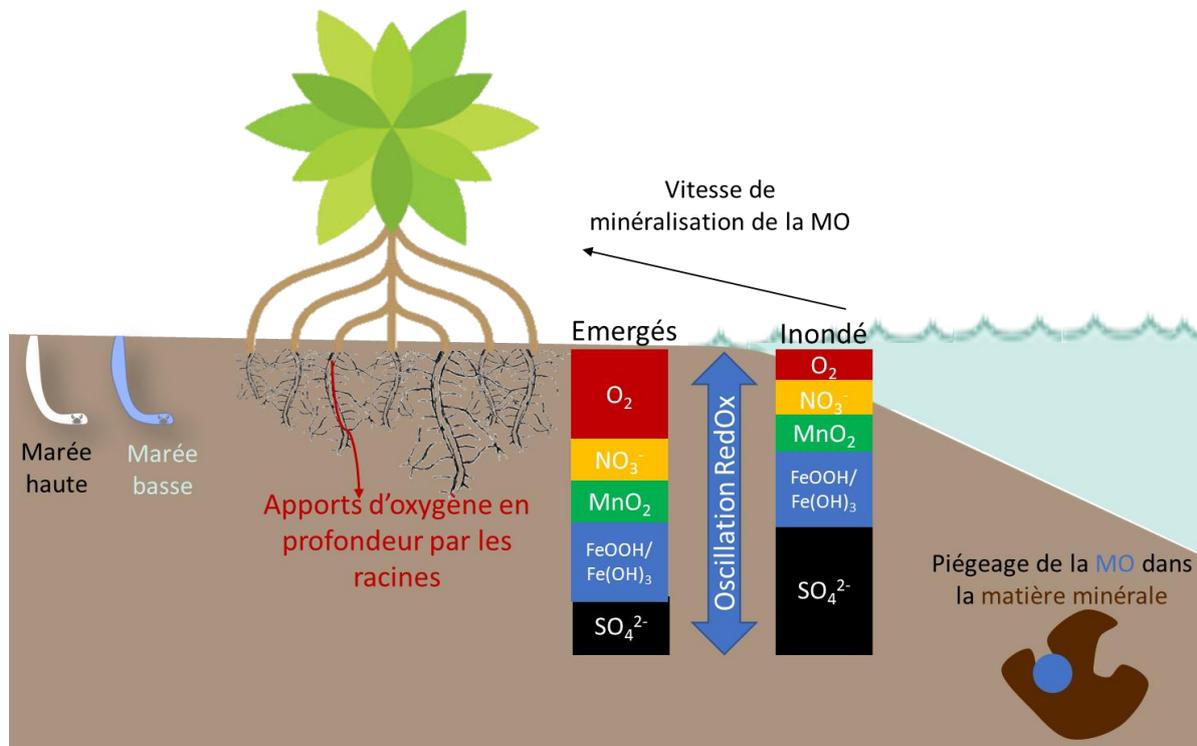


Figure 7: Processus affectant la minéralisation de la MO dans les mangroves d'après Spivak *et al.*, (2019). Les carrés indiquent les régions du sédiment où chacune des réaction diagenétique est prépondérante

Le temps d'inondation des sédiments est un facteur qui influence fortement la vitesse de reminéralisation de la MO en limitant la disponibilité de l'oxygène pour les hétérotrophes (Spivak *et al.* 2019). Par ailleurs, lors de la saison humide, les concentrations en accepteurs d'électrons des sédiments diminuent (Kristensen *et al.* 2011 ; Matos *et al.* 2022). Lors des évènements pluvieux, l'intensité plus élevée de la réduction de ces composés et l'oxydation de la MO (reminéralisation) vont de pair avec la diminution de la salinité et du pH des sédiments (Matos *et al.* 2022 ; Taillardat *et al.* 2019). Par ailleurs, l'inclusion de la MO dans les anfractuosités de la matière minérale peut diminuer le taux de reminéralisation de celle-ci indépendamment de sa qualité (Spivak *et al.* 2019), particulièrement dans les mangroves terrigènes riches en matériel inorganique particulaire.

2.6. Diversité microbienne dans les sédiments de mangroves

La diversité des communautés bactériennes dans les mangroves a un fort impact sur la dégradation et la modification de la qualité de la MO sédimentaire (Lovelock *et al.* 2017). Bien que ces microbes représentent rarement plus de 2% de la masse de débris sédimentaires, ils jouent un rôle primordial dans le recyclage de la MO et des nutriments (Ghizelini *et al.* 2012 ; Kathiresan et Bingham 2001). Historiquement, la biodiversité microbienne dans les mangroves était peu connue (Twilley *et al.* 1996) mais à partir des années 2000, l'essor et le progrès des technologies de séquençage ont permis une meilleure appréhension de la diversité microbienne (Sjöling *et al.* 2005). De nos jours, les techniques de métagénomique alliant séquençage à haut débit et bio-informatique, permettent de caractériser les communautés microbiennes dans des mangroves du monde entier (Ceccon *et al.* 2019 ; Muwawa *et al.* 2021). Toujours grâce aux progrès des techniques de séquençage, de plus en plus de génomes microbiens sont entièrement connus. Ainsi, en estimant la fonction des protéines codées par ces gènes une fois transcrits puis traduits, on peut déterminer le potentiel métabolique de ces organismes. En faisant correspondre les organismes des communautés microbiennes de mangroves à des organismes de référence dont le génome est connu, il est alors possible d'estimer leur potentiel à réduire et oxyder les composés impliqués dans la diagenèse de la MO (Luis *et al.* 2019). Actuellement, l'intérêt scientifique pour relier les fonctions potentielles des microbes avec les gradients environnementaux dans les mangroves est croissant (Li *et al.* 2019 ; Nathan *et al.* 2020).

2.7. Faune benthique des mangroves

La mangrove est un habitat pour de nombreuses espèces animales (Laegdsgaard et Johnson 2001 ; Nagelkerken *et al.* 2008). La faune benthique regroupe des animaux de tailles variées allant de la microfaune (foraminifères, ciliés, flagellés...) à la macrofaune (crabes, gastéropodes, bivalves...) en passant par la méiofaune (copépodes, nématodes, polychètes...) (Nagelkerken *et al.* 2008). La biodiversité benthique des mangroves est intimement associée aux caractéristiques des sédiments

telles que la température, la salinité, l'oxygénation et la concentration en carbone organique (Abdullah et Lee 2017 ; Freitas et Pagliosa 2020 ; Kumar et Khan 2013).

La faune benthique des mangroves est riche tant en nombre d'espèces qu'en abondance et les crabes en sont souvent les représentants dominants (Kristensen 2008). Les crabes adultes sont en général inféodés aux milieux intertidaux (Cuenca *et al.* 2015). Les deux familles de crabes les plus représentées parmi les décapodes des mangroves sont les *Ocypodidae* (crabes violonistes) et les *Sesarmidae* (Sesarmidés). Si ces derniers sont plus abondants sous la canopée dense des zones d'arrière mangroves, les crabes violonistes, eux, peuvent atteindre des densités allant jusqu'à 100 individus par m² dans les zones ensoleillées de front de mer (Hartnoll *et al.* 2002 ; Skov *et al.* 2002).

Les ocypodidés et sesarmidés sont des crabes qui, par leurs activités bioturbatrices, modifient le cycle du carbone dans les sédiments de mangroves (Kristensen 2008). Ces crabes peuvent être qualifiés d'espèces ingénieuses (Kristensen 2008 ; Penha-Lopes *et al.* 2009). En effet, ces deux familles de crabes modifient la structure de leurs habitats en creusant des galeries (Wang *et al.* 2014) qui servent d'abris à marée haute mais aussi à l'émersion. Les galeries des crabes violonistes ont une géométrie simple composée d'un court tunnel se terminant par une « chambre ». Les crabes violonistes abandonnent régulièrement leurs galeries et en creusent de nouvelles, favorisant ainsi le mélange des sédiments (McCraith *et al.* 2003). Chez les sesarmidés, les galeries ont une géométrie variable (Kristensen 2008). Au sein d'une même espèce, elles peuvent être simples avec peu d'embranchements ou bien avoir une structure labyrinthique avec de nombreuses entrées (Thongtham et Kristensen 2003). Les taux de mélange des sédiments générés par l'activité d'excavation des galeries sont relativement similaires entre crabes violonistes et sesarmidés (Kristensen 2008). La présence de galeries favorise également le relargage de MO dans les eaux interstitielles et augmente ainsi la quantité de carbone exportée par le pompage tidal des mangroves (Tait *et al.* 2016).

Les sesarmidés enfouissent des feuilles de palétuviers qu'ils n'ont pas eu le temps d'ingérer à l'intérieur de leurs galeries (Skov *et al.* 2002). Lors de ce stockage, les feuilles se dégradent et perdent une partie des composés les moins facilement assimilables pour les crabes grâce à la dégradation bactérienne et à la lixiviation

(Nordhaus *et al.* 2011). Ces crabes modifient ainsi les propriétés chimiques de la MO sédimentaire en-dessous de la surface et limitent l'export de ces feuilles vers les écosystèmes adjacents (Kristensen *et al.* 2008). Les feuilles sénescents enfouies sont plus labiles et donc préférentiellement assimilées par les sésarmidés (Nordhaus *et al.* 2011). Le transfert des feuilles de palétuviers en profondeur entraîne également un accroissement de la biomasse des microalgues sur les sédiments de surface, dont le développement est moins inhibé par les tannins qui ont été enfouis avec les feuilles. Les sésarmidés déchiquettent la MO des mangroves en fines particules par leur piétinement, en déchirant les feuilles de palétuviers avec leurs pinces, par la formation de pelotes alimentaires et par l'excrétion de fèces (Kristensen *et al.* 2008). Les particules de MO formées sont ensuite colonisées et consommées par les bactéries et les champignons (Steinke *et al.* 1990 ; Werry et Lee 2005). Cette activité microbienne engendre la formation de MO dissoute (Gunnarsson *et al.* 1988). Cette dernière est ensuite intégrée à la MOS grâce à son assimilation par d'autres microbes (Boto *et al.* 1989). La MO dissoute restante s'adsorbe aux particules sédimentaires ou est exportée vers les écosystèmes adjacents (Dittmar *et al.* 2006). Les particules fines (fèces, fragments de litière...) produites par les sésarmidés sont rendues disponibles aux petits invertébrés pour lesquels les feuilles entières sont trop grandes pour être ingérées. Parmi ces organismes plus petits, les crabes violonistes s'alimentent sur cette MO détritique mais aussi sur les microalgues et les bactéries qu'ils extraient des sédiments (Meziane *et al.* 2002). Ainsi, ils diminuent la quantité de MO présente dans les sédiments de surface (Kristensen et Alongi 2006).

2.8. Stockage de carbone

La fraction de MO qui résiste à la minéralisation dans les premiers décimètres du sol de mangrove et qui n'est pas exportée par pompage tidal est enfouie sur du long terme. Alongi (2022) estime à 24 Tg C le carbone stocké chaque année (Fig.6). Cependant, l'enfouissement est dépendant d'une multitude de facteurs ce qui rend l'estimation des stocks complexe. Par exemple, Wang *et al.* (2021) estiment le stockage de carbone global à 41 Tg C an⁻¹, soit presque le double de l'estimation d'Alongi (2022).

À l'échelle locale, de nombreux processus physiques, chimiques et biologiques influent sur la capacité des mangroves à stocker du carbone (Breithaupt et Steinmuller 2022 ;

Taillardat 2022). Aux basses latitudes, la production primaire plus intense des mangroves permet un stockage de C plus élevé dans les sédiments qu'aux hautes latitudes (Adame *et al.* 2013 ; Ouyang et Lee 2020). Par ailleurs, en se mélangeant à la MOS, les sédiments terrigènes diminuent les stocks de carbone dans les mangroves situées dans des deltas et des estuaires (Fig.8 ; Twilley *et al.* 2018). C'est pourquoi, dans ces dernières, les stocks de C sont moins élevés que dans les mangroves lagunaires et carbonatées qui sont relativement protégées des apports terrigènes (Twilley *et al.* 2018). De plus, Rovai *et al.* (2018) montrent que parmi les variables climatiques et géophysiques, le principal facteur déterminant le stock de carbone est le marnage. Celui-ci est corrélé négativement avec la concentration en carbone organique dans les sédiments. Cela suggère que, dans les mangroves macrotidales, le pompage tidal réduit considérablement le stockage de carbone dans les sédiments car ce dernier est exporté (Dittmar et Lara 2001).

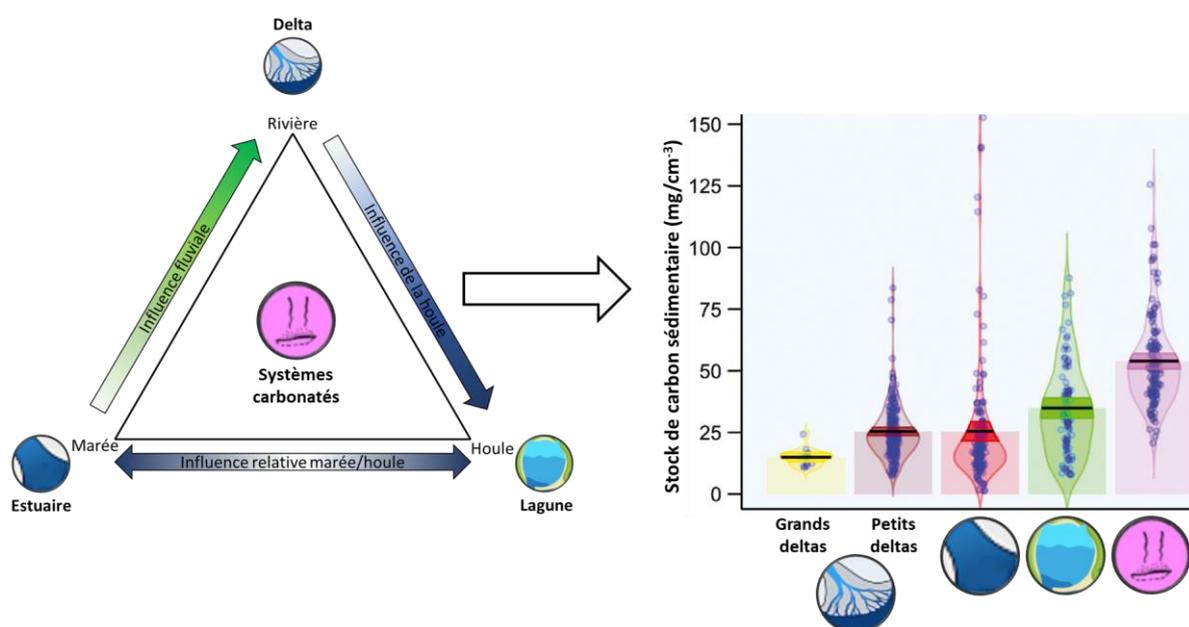


Figure 8: Facteurs géomorphologiques déterminant les stocks de carbone d'après Twilley *et al.* (2018)

3. Eutrophisation

3.1. Généralités

Les écosystèmes côtiers sont soumis à de nombreuses pressions liées aux activités humaines. Ces dernières causent des pertes annuelles d'environ 8 000 km²

d'écosystèmes côtiers végétalisés (Pendleton *et al.* 2012). Les stress multiples peuvent aussi entrer en interaction (e.g. eutrophisation dans une mangrove subissant des tempêtes). Ces interactions complexes et multiples limitent la compréhension des conséquences de ces stress à long terme sur les écosystèmes côtiers (Bouma *et al.* 2014).

Parmi ces stress, l'eutrophisation des écosystèmes côtiers est en nette augmentation (Breitburg *et al.* 2018 ; van Beusekom 2018). Selon la définition du dictionnaire technique de l'eau et des questions connexes, « une eau eutrophe est une eau riche en matière nutritive » (Colas *et al.* 1968). Cependant, d'un point de vue étymologique, le mot eutrophe signifie « bien nourri ». Le concept d'eutrophisation ne trouve donc de sens qu'à la lumière de la biomasse qui se nourrit des nutriments. Une définition de l'eutrophisation doit donc prendre en compte, d'une part, l'enrichissement en nutriments d'un milieu et d'autre part, les conséquences de cet enrichissement sur la biomasse.

Une autre difficulté dans la définition de l'eutrophisation vient du fait que cette notion fait référence à l'évolution d'un milieu d'un état initial pauvre en nutriments vers un état riche en nutriments. Dans les cadres législatifs et de la conservation des écosystèmes, l'eutrophisation ne désigne plus le passage d'un état vers un autre mais un état d'enrichissement en nutriments tel que des nuisances manifestes peuvent y être détectées. Ce glissement sémantique résulte de la nécessité, inhérente à la législation et à la conservation, de définir des indicateurs permettant de caractériser l'état de dégradation d'un milieu (Menesguen *et al.* 2001). L'état « eutrophe » d'un milieu étant défini de manière subjective, la caractérisation d'un écosystème eutrophisé peut donc être propre à chaque auteur et nécessite une définition claire de leur part (Arai 2001). Deux définitions de l'eutrophisation sont communément utilisées dans la littérature scientifique :

- L'augmentation du taux d'apport de matière organique dans un écosystème (Nixon 1995).
- Le processus de changement du statut nutritionnel d'un milieu aquatique par l'augmentation des concentrations en nutriments (Richardson et Jørgensen 2013).

Dans cette thèse, nous utiliserons la première définition pour traiter de l'eutrophisation car elle est plus appropriée dans le cadre de la dynamique du carbone dans les mangroves. Ces deux définitions sont en réalité très proches, d'une part car la MO contient souvent une bonne partie des nutriments présents dans les eaux et les sédiments, et d'autre part parce que l'enrichissement en nutriments conduit à davantage de production de MO par la production primaire aquatique, notamment le phytoplancton et les macroalgues...

3.2. Origine de l'eutrophisation

L'eutrophisation est un problème dans les eaux côtières et particulièrement dans les régions tropicales où les populations humaines continuent de croître (Smith et Schindler 2009). Les fortes concentrations de ces populations génèrent de grandes quantités d'eaux usées qui sont déversées dans leur majorité dans les zones côtières (Kitsiou et Karydis 2011). Ces déversements sont aussi particulièrement élevés du fait de la précarité des systèmes de collecte et de traitement des eaux urbaines : réseaux d'égouts non séparatifs et fréquence d'événement de pluies intenses (Abril *et al.* 2022). Par ailleurs, les pratiques agricoles et aquacoles s'intensifient, entraînant également des apports de nutriments et de MO en hausse (Austin *et al.* 2006 ; Barcellos *et al.* 2019). Depuis 1980, environ 18 900 km² de mangroves ont été perdues pour mettre en place des bassins aquacoles, dont 75% sont dédiés à la crevetticulture et 25% à la pisciculture (Ahmed et Thompson 2019). Les effluents d'aquaculture sont une source d'eutrophisation majeure dans les mangroves (Barcellos *et al.* 2019 ; Herbeck *et al.* 2020). L'utilisation d'engrais toujours plus grande pour répondre à l'augmentation de la population mondiale, augmente d'autant plus les risques d'eutrophisation par l'agriculture (Khan et Mohammad 2014). Les échouages d'algues marines telles que les sargasses (*Sargassum spp.*) sont en nette augmentation et elles aussi eutrophisent certains milieux côtiers tropicaux (Rodríguez-Martínez *et al.* 2019 ; van Tussenbroek *et al.* 2017). Ce phénomène particulièrement fréquent dans les Caraïbes depuis 2011 (FAO 2017 ; Gower *et al.* 2013 ; Wang et Hu 2017) pourrait modifier la capacité des mangroves à stocker du carbone. Toutefois, cette possible altération n'est à notre connaissance pas documentée. Plus globalement, la disponibilité croissante des nutriments et de la MO modifie le fonctionnement

biologique des producteurs primaires mais également l'ensemble des réseaux trophiques (Canuel 2001 ; Schüchel *et al.* 2015). Par exemple, les biomasses phytoplanctoniques augmentent dans les estuaires et les baies recevant de grandes quantités de nutriments, y compris dans les mangroves (Barroso *et al.* 2022).

3.3. Impact de l'eutrophisation sur les palétuviers

L'eutrophisation réduit la dépendance des palétuviers aux apports de nutriments (Dwyer *et al.* 2014). Ainsi, l'augmentation de la concentration en nutriment dans le milieu diminue la réabsorption par les feuilles des palétuviers (Wei *et al.* 2020). De plus, l'eutrophisation favorise la croissance de ces plantes (Barcellos *et al.* 2019 ; Reef *et al.* 2016). L'eutrophisation a également un effet sur la morphologie des palétuviers. En effet, en conditions eutrophes, la croissance des feuilles augmente et celle des racines diminue (Manna *et al.* 2010 ; McDonald *et al.* 2003). Cette croissance foliaire accrue entraîne une plus forte activité photosynthétique des palétuviers et ainsi une augmentation de la taille de ces arbres et une plus grande consommation d'eau (Lovelock *et al.* 2009 ; McDonald *et al.* 2003). Ainsi, lors de stress hydriques (périodes de sécheresse qui peuvent induire des salinités trop fortes pour les palétuviers), le besoin en eau des palétuviers décuplé par l'eutrophisation n'est plus satisfait. Cela entraîne de fortes mortalités chez ces arbres et une capacité de résistance et résilience au stress hydrique moins importante (Lovelock *et al.* 2009 ; Manna *et al.* 2010). Cette mortalité est particulièrement aggravée par les apports d'azote plutôt que par ceux de phosphore (Lovelock *et al.* 2009). Par ailleurs, le carbone provenant des racines de palétuviers mortes contribue à environ 25-30% du stock de carbone dans les mangroves (Ouyang *et al.* 2017). Ainsi, la diminution de la production de racines dans les mangroves eutrophes pourrait limiter leur capacité à stocker du carbone.

3.4. Impact de l'eutrophisation sur la biogéochimie sédimentaire

Les changements dans les apports relatifs de MO continentale, algale et arboricole mènent à un changement dans la composition chimique de la MO sédimentaire des mangroves (Herbeck *et al.* 2020). Ces changements sont enregistrés dans les sédiments ce qui permet de suivre l'évolution des apports au cours du temps (Borges *et al.* 2009).

Lors de l'eutrophisation des mangroves, on constate une modification des communautés bactériennes dans les sédiments (Tong *et al.* 2019). En effet, les apports massifs de MO et le manque d'oxygène promeuvent la croissance de bactéries anaérobies dénitrifiantes, ferro-réductrices, sulfato-réductrices et méthanogènes, tandis que les bactéries aérobies telles que les diazotrophes sont moins abondantes en valeur absolue dans les mangroves eutrophisées (Li *et al.* 2019). Plusieurs études montrent que les fortes concentrations d'azote dans les mangroves génèrent une surabondance des bactéries impliquées dans la dénitrification et la nitrification et une sous-abondance des bactéries impliquées dans la fixation de l'azote atmosphérique (Andreote *et al.* 2012 ; Li *et al.* 2019).

L'eutrophisation d'une forêt à mangrove a aussi pour conséquence d'augmenter la mortalité des crabes violonistes (Costa et Soares-Gomes 2015). Cette mortalité est causée par la diminution des taux d'oxygène dans le milieu qui modifie l'activité des crabes et des autres invertébrés benthiques (Riedel *et al.* 2014). Lin *et al.* (2006) ont montré dans une lagune eutrophisée, que la MO était transférée moins efficacement le long de la chaîne trophique dont font partie les crabes que dans d'autres environnements moins riches en nutriments.

Dans les mangroves eutrophes, le transport des sédiments de la surface vers la profondeur par les invertébrés benthiques permet de limiter la formation de tapis algaux et augmente le recyclage des nutriments (Blanchard *et al.* 2001 ; Penha-Lopes *et al.* 2009). Dans les mangroves eutrophes les crabes creusent des galeries moins profondes mais plus larges que dans les mangroves pristesines, en raison des concentrations élevées de sulfures (Penha-Lopes *et al.* 2009). Dans les environnements eutrophes, les crabes pourraient aussi entraîner l'augmentation des flux de CO₂ induits par la respiration (Nielsen *et al.* 2003). Toutefois, à notre connaissance, aucune étude n'a été réalisée concernant l'effet des crabes sur le cycle du carbone dans des sédiments eutrophisés de mangroves.

3.5. Effet d'amorçage (*Priming Effect*)

Les populations microbiennes du sol sont caractérisées par la spécificité de leurs enzymes pour un substrat donné (Sinsabaugh 1994). Ainsi, lors de la dégradation des litières, on observe une succession microbienne qui suit l'évolution de la qualité

chimique de la MO au cours de la décomposition (Steinke *et al.* 1990). Même si les sédiments sont des substrats à forte diversité microbienne, seule une petite fraction de ces microbes dégrade activement le substrat organique réfractaire dominant tandis que les autres sont en dormance (Swift *et al.* 1979). Ainsi, la MOS est principalement dégradée par des micro-organismes ayant une croissance lente qui se base sur la dégradation de composés réfractaires (Wu *et al.* 2016).

Les apports de MO labile génèrent une sortie de la dormance des micro-organismes du sol spécialisés dans la dégradation de substrats frais et mènent à leur prolifération (De Nobili *et al.* 2001). L'augmentation de l'activité bactérienne qui en découle génère une intensification de la reminéralisation de la MOS. Ce phénomène est nommé effet d'amorçage ou « priming effect » (Bingeman *et al.* 1953). Cependant, l'utilisation préférentielle de cette MO labile plutôt que celle plus réfractaire par les micro-organismes benthiques peut également générer une stabilisation du carbone stocké dans les sédiments *via* un effet d'amorçage négatif (Guenet *et al.* 2010a). Ainsi, la MOS est moins reminéralisée lors des effets priming négatifs car les micro-organismes spécialisés dans sa dégradation se détournent vers la MO fraîche.

D'après Fontaine *et al.* (2003), l'effet d'amorçage pourrait être favorisé par deux mécanismes. Le premier est basé sur la compétition entre les micro-organismes dégradant la MO labile et ceux décomposant la MO réfractaire. En effet, les seconds dégradent des composés complexes (lignine, cellulose...) en molécules plus labiles (e.g. sucres). Toutefois la croissance de ces organismes est lente et n'est pas accélérée par la présence de MO labile. À l'inverse, les micro-organismes spécialisés dans la dégradation des composés labiles ont un taux de croissance qui augmente avec l'abondance de la MO biodégradable. Ainsi, ils profiteraient de la décomposition partielle des composés réfractaires pour consommer de manière opportuniste les composés labiles produits par cette dégradation. Donc, ils consommeraient toutes les ressources pour les hétérotrophes spécialisés dans la décomposition des composés faiblement biodégradables. Dans ces conditions d'eutrophisation, les microbes dégradant la MO réfractaire augmenteraient la quantité d'enzymes de décomposition de la MOS libérée dans le sédiment, engendrant une surproduction de ces enzymes (Fontaine *et al.* 2003). Donc, plus la compétition entre les deux types de micro-organismes serait forte, plus l'effet d'amorçage le serait également. Le second mécanisme implique que les enzymes extracellulaires excrétées pour dégrader la MO

labile hydrolyseraient également la MOS. Cette dernière serait donc plus rapidement dégradée grâce à un effet de cométabolisme (Fontaine *et al.* 2003).

La MOS subirait un effet d'amorçage négatif d'autant plus important si elle est très réfractaire, si elle est protégée ou non contre les dégradations par les micro-organismes dans des agrégats organiques et si elle rentre en interaction physico-chimique avec des particules minérales (e.g. adsorption et complexation avec des ions) ce qui limiterait la dégradation enzymatique (Lützow *et al.* 2006).

Si les effets d'amorçage positifs et négatifs sont relativement bien documentés dans les écosystèmes terrestres (Bastida *et al.* 2019 ; Guenet *et al.* 2010a; Liu *et al.* 2020a; Lützow *et al.* 2006), peu de travaux rapportent de tels effets dans les écosystèmes marins (Gontikaki *et al.* 2015 ; Liu *et al.* 2020b) et aucun dans les mangroves.

4. Sites d'études

Initialement, cette thèse devait étudier les mangroves Brésiliennes de l'état de Rio de Janeiro. Cependant, l'épidémie de COVID-19 a engendré une impossibilité de voyager au Brésil en 2020 et 2021. Les missions d'échantillonnages au Brésil ont donc été annulées et un second lieu d'étude a été choisi en Guadeloupe. Néanmoins, mes travaux valorisent une série d'échantillons récoltés au Brésil antérieurement à la pandémie.

Le Brésil :

Le Brésil est le 3^{ème} pays abritant la plus grande surface de mangroves au monde soit environ 1 million d'hectares (ha) ou 7% de la superficie totale (Giri *et al.* 2011). Cet écosystème est fortement dégradé avec environ 50 000 ha détruits durant les 30 dernières années (Romañach *et al.* 2018). Ces destructions sont principalement dues à la conversion de ces forêts en zones d'aquacultures, à l'industrie et à l'expansion des villes (Romañach *et al.* 2018).

Afin de protéger les forêts à mangroves, environ 60% d'entre elles ont été placées en aires protégées (Magris et Barreto 2010). Cependant, la protection de ces mangroves est fragilisée par l'absence de réelles mesures opérationnelles contre les destructions

liées aux intérêts économiques ainsi que par la diminution de l'efficacité de la gestion de ces écosystèmes au Brésil (de Almeida *et al.* 2016).

Les mangroves étudiées ici se situent dans l'État côtier de Rio de Janeiro (Fig.11). Cet État a une superficie totale d'environ 44 000 km² et abrite une population d'environ 17 millions d'habitants (IBGE 2021). L'essentiel des habitants de cette région est localisé à proximité des côtes, dans des agglomérations regroupant de fortes densités de populations (Fig.11). Le climat de la région est tropical avec une saison sèche « froide » (température moyenne : 21°C) et une saison humide « chaude » (température moyenne : 26°C ; données provenant de capteurs météorologiques¹). Le régime de marée des mangroves dans cet État est microtidal semi-diurne, caractérisé par un marnage moyen inférieur à 1m. Dans l'État de Rio de Janeiro, la population côtière produit des quantités toujours plus grandes d'eaux usées. En dépit de ces augmentations, les infrastructures de traitement des eaux usées ont peu évolué ces dernières années (Abril *et al.* 2022). Ainsi ces infrastructures ne sont pas suffisantes pour traiter la totalité des eaux usées produites par les habitants de cette région. Cela résulte en des décharges d'eaux usées dans la zone côtière proportionnelles à la densité de population du bassin versant (Abril *et al.* 2022).

L'État de Rio de Janeiro abrite environ 13 800 ha de mangroves soit 1% de la superficie totale des mangroves Brésilienne (Fig.11). Les mangroves étudiées dans cette thèse se situent dans les trois principales baies de cet État. Elles sont toutes les trois des mangroves de type lagunaire, d'après la classification de Twilley *et al.* (2018). Le site 1 est situé dans la baie d'Ilha Grande (Fig.11) et fait partie de la réserve naturelle de Cairuçu classée au patrimoine mondial de l'UNESCO². Le bassin versant incluant la mangrove du site 1 (Barroso *et al.* 2022) est restreint, peu peuplé et fournit de faibles quantités d'eau oligotrophe (Brandini *et al.* 2019). De plus, la faible circulation des eaux dans cette baie limite les apports marins de matières organiques et minérales ainsi que leurs exports (Barroso *et al.* 2022). Le site 2 est également situé dans une réserve environnementale (Fig.11), celle de Guapimirim, dans la baie de

¹ Station météorologique A602 et A619 disponibles à cette adresse : <https://portal.inmet.gov.br/> et station météorologique 83,746 disponible à cette adresse : <https://www.redemet.aer.mil.br/>

² <https://whc.unesco.org/fr/list/1308/>

Guanabara. Malgré sa protection, cette baie est alimentée en eaux mésotrophes et eutrophes par les bassins versants très peuplés qui la bordent (Barroso *et al.* 2022). Cependant, la mangrove du site 2 est directement influencée par un bassin versant moyennement peuplé et reçoit des quantités d'eaux usées plus faibles que la troisième mangrove dont les eaux très eutrophes proviennent de son bassin versant (Barroso *et al.* 2022). Cette dernière est située dans la baie de Sepetiba qui fait partie d'une aire de conservation biologique (Réserve biologique d'état de Guaratiba). Elle collecte les eaux d'un bassin versant très urbanisé qui transporte les eaux usées et les effluents industriels vers la baie. Dans ces mangroves, les zones frangeant le bord de mer sont dominées par *Avicennia schaueriana* et/ou *Laguncularia racemosa*. Les fortes salinités des eaux interstitielles observées dans les zones de ces mangroves localisées à l'intérieur des terres dans l'État de Rio de Janeiro (Sanders *et al.* 2012) expliquent la colonisation de ces espaces par *Rhizophora mangle*.

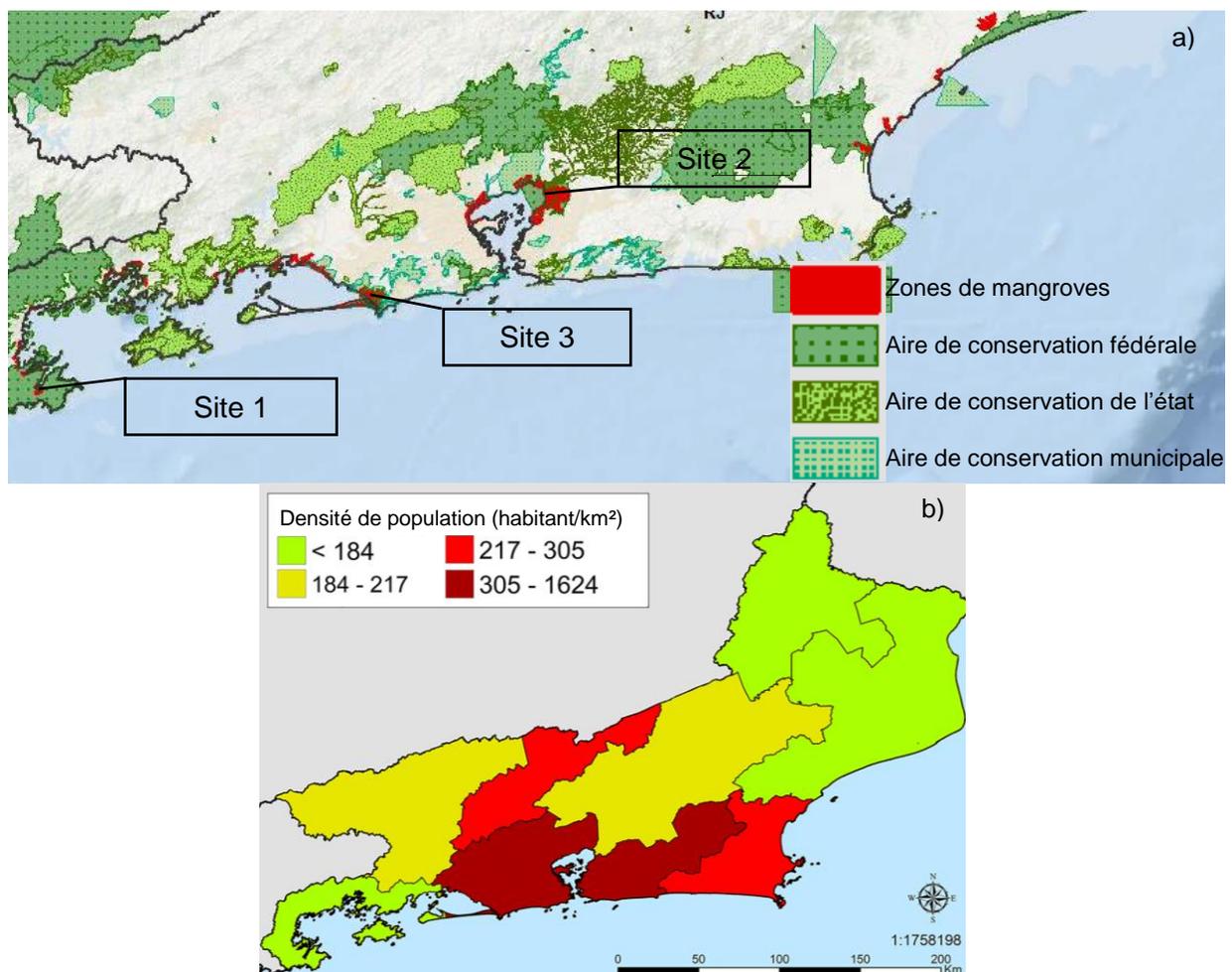


Figure 9 : Localisation des mangroves et des aires de protections dans l'État de Rio de Janeiro modifié à partir de l'Atlas des mangroves du Brésil (a) et densité de population modifié de Fuller *et al.* (2017) (b).

La Guadeloupe :

La Guadeloupe est un département français situé dans les petites Antilles. Elle est composée de 2 îles principales : la Basse-Terre (à l'Ouest) et la Grande-Terre (à l'Est), séparées par un bras de mer appelé « La Rivière Salée ». La superficie des îles est de 1 628,43 km² dont entre 29,5 km² et 52,9 km² sont couverts de mangroves (FAO, 2007; Spalding *et al.* 2010). En 2019, l'Institut National de la Statistique et des Études Économiques (INSEE) comptait 384 239 habitants en Guadeloupe dont environ 30% habitent près de la Rivière Salée³. Comme pour l'État de Rio de Janeiro, la Guadeloupe a un climat tropical avec une saison sèche et une saison humide. Les températures moyennes sont de 28°C en saison humide et de 25°C en saison sèche. Le régime de marée est microtidal avec un marnage moyen de 40 cm (Le Cozannet *et al.* 2021). On observe une augmentation du niveau marin durant la saison humide en raison des fortes précipitations générant des apports d'eau massifs, par la pluie et les bassins versants (Le Cozannet *et al.* 2021).

Les mangroves sont généralement considérées comme étant de type carbonaté et se situent essentiellement dans le lagon récifal du Grand Cul-de-Sac Marin (Fig.12; Taureau 2017). Mais on observe également des mangroves situées dans la rivière salée et dans le petit cul de sac marin (Fig.12). Les mangroves présentes en Guadeloupe sont caractérisées par une faible diversité spécifique (5 espèces) au niveau de la flore. On observe principalement des faciès à *Rhizophora mangle* en front de mer, puis vers l'arrière mangrove, on observe une dominance de *Avicennia marina* et *Avicennia schaueriana* (rares) puis de *Laguncularia racemosa* et *Conocarpus erectus*.

Depuis des décennies, les mangroves de Guadeloupe sont soumises à la déforestation (Fort 2019). L'aéroport de Guadeloupe, la zone industrielle de Jarry, la marina du Gosier et la rocade de Pointe-à-Pitre ont notamment été construits sur d'anciennes mangroves⁴. Par ailleurs, le développement de la décharge de la Gabarre est responsable de la majorité des destructions de mangroves à l'heure actuelle. En effet, cette décharge qui ne devait empiéter que sur 0.04km² de mangroves au

³ <https://www.insee.fr/fr/statistiques/6012504>

⁴ <https://www.conservatoire-du-littoral.fr/>

commencement du projet a engendré la destruction de 0.25km² de mangroves à l'heure actuelle car aucune alternative au traitement des déchets n'a été trouvée. Le traitement des eaux usées en Guadeloupe est peu efficace, engendrant des écoulements d'eaux usées mais aussi d'effluents industriels et agricoles le long des bassins versants (Guyomard-Rabenirina *et al.* 2017). Ces eaux sont rejetées à la mer et vont ainsi polluer les milieux côtiers Guadeloupéens dont les mangroves font partie et en particulier les zones proches de la décharge et de la zone commerciale : le petit cul de sac marin et la rivière salée (Pot *et al.* 2021). Par ailleurs, depuis une vingtaine d'années, des radeaux de Sargasses (*Sargassum fluitans* et *S. natans*) s'échouent massivement sur les côtes Guadeloupéennes (Devault *et al.* 2021). Les sargasses sont des algues pélagiques qui se développent dans les eaux de l'Atlantique Nord et qui sont poussées par les alizés vers les petites Antilles et la Guadeloupe. Ainsi, ces algues s'échouent majoritairement sur les côtes exposées aux alizés dont le petit cul de sac marin fait partie. À l'instar des autres écosystèmes côtiers, les mangroves sont également touchées par ces échouages. Ces macroalgues transportent des polluants qu'elles relarguent lorsqu'elles sont échouées. Elles eutrophisent le milieu et constituent un problème majeur de santé publique car elles émettent un gaz toxique : le sulfure d'hydrogène (Devault *et al.* 2022; Resiere *et al.* 2018).

Notre premier site d'étude se situe dans la lagune de la Manche-à-Eau située à un embranchement de la rivière salée, proche du Grand Cul-de-Sac Marin (Fig.12). Cette lagune est alimentée en eau de mer par la marée. Lors de la marée, seulement 15% environ de l'eau présente est renouvelée (Mantran *et al.* 2009). De par sa faible exposition à la houle générée par les alizés, cette lagune est protégée des échouages massifs de sargasses. La commune de Baie Mahault dont fait partie la Manche à Eau est fortement peuplée mais sa population est concentrée dans le bourg. L'absence d'échouages de sargasses fait de l'écosystème de la Manche à Eau un système relativement préservé.

Le second site se situe dans la commune de Petit-Bourg dans le Petit Cul-de-Sac Marin (Fig.12). Des sargasses s'échouent massivement sur la côte de Petit-Bourg du fait de son exposition aux alizés (Bernard *et al.* 2022). De plus, au Nord du site de prélèvement, la rivière Lézarde se déverse dans les eaux de la baie. Cela explique en partie que l'on retrouve dans les sols des mangroves de Petit-Bourg des polluants tels que des résidus de pétrole issus de la zone industrielle de la Lézarde et de Jarry mais

aussi des organochlorés (Cabidoche 2006 ; Munoz *et al.* 1997). Ainsi, dans cette mangrove, les apports de matière organique augmentent le risque d'eutrophisation du milieu.

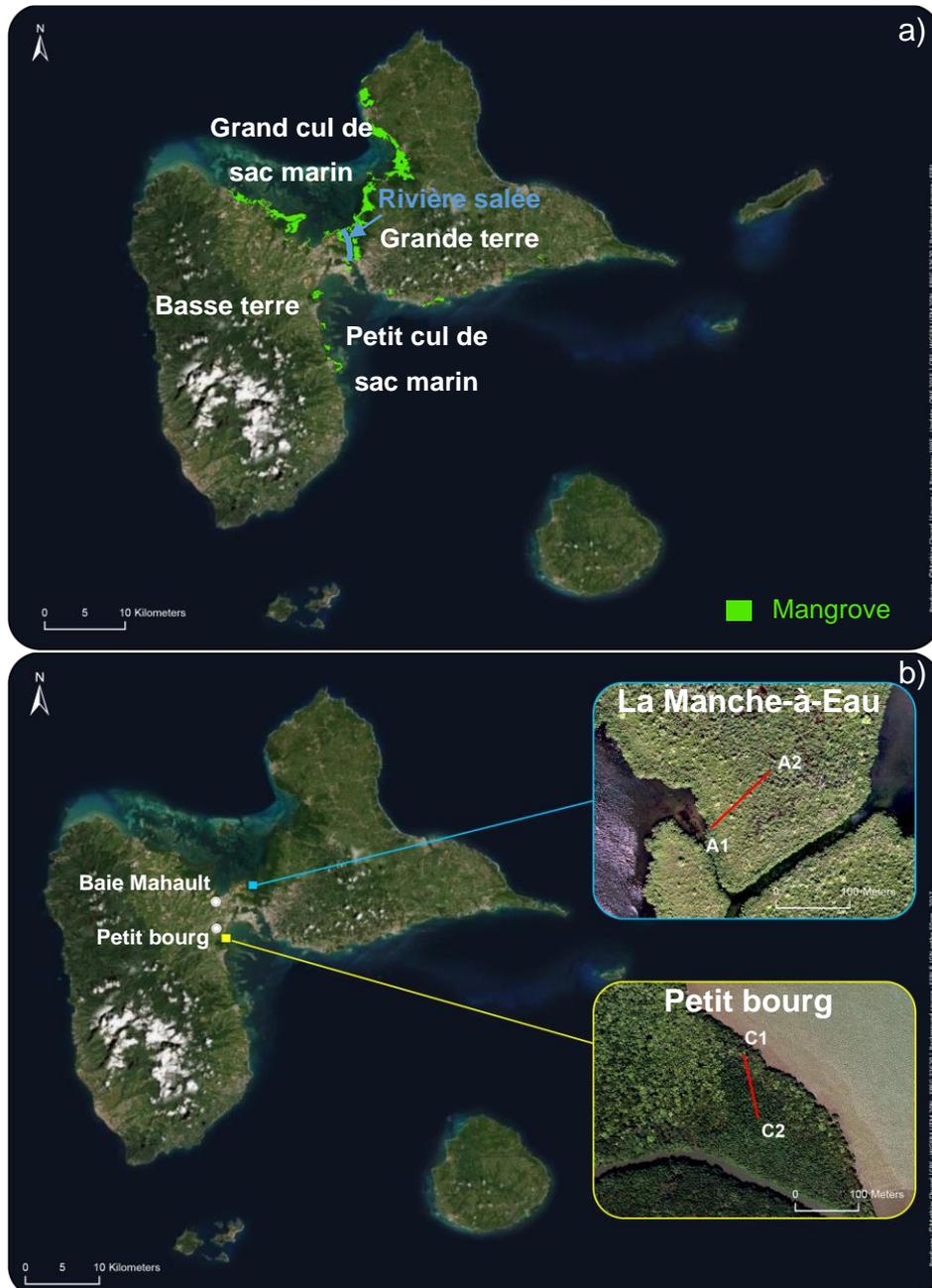


Figure 10: Carte de localisation des mangroves en Guadeloupe (a) et carte de localisation des deux sites d'études (b)

5. Questionnements et objectifs

Les travaux présentés dans cette thèse se focalisent sur les sédiments de ces écotones. Ces sédiments contiennent de grandes quantités de carbone en raison des

apports par chute de litière, production racinaire et dépôt de MO allochtone plus importants que les pertes par respiration et par export. Ce bilan positif en carbone est fortement dépendant de la qualité et de la quantité de MO présente dans les sédiments. Le cycle du carbone dans les sédiments de mangroves est potentiellement altéré par les apports de matière organique labile (eaux usées, effluents agricoles, algues pélagiques...) qui mènent à des changements dans les communautés microbiennes impactant la capacité de stockage de C sédimentaire de ces écosystèmes. Toutefois, peu de travaux ont été réalisés sur l'impact de l'eutrophisation des mangroves et sur leurs capacités à stocker du carbone (Bernardino *et al.* 2020). En s'appuyant notamment sur des marqueurs et des traceurs biogéochimiques, cette thèse a pour objectif de répondre à la question suivante :

Comment la qualité et la quantité de la matière organique déposée sur les sédiments de mangroves eutrophes modifient-ils les dynamiques biogéochimiques des sédiments et altèrent-ils la capacité de ces écosystèmes à stocker du carbone bleu ?

Afin d'apporter des éléments de réponse à la question de recherche ci-dessus, quatre objectifs ont été définis. Ils sont séparés en deux sections distinguant les analyses effectuées sur le terrain de celles réalisées en milieu contrôlé.

En particulier, dans la section A, il s'agit de :

- 1) Caractériser la qualité de la matière organique ainsi que les communautés microbiennes dans les sédiments superficiels de trois mangroves de l'état de Rio de Janeiro soumises à des conditions d'eutrophisation contrastées.
- 2) Déterminer l'impact des échouages de sargasses sur la qualité et la quantité de carbone stocké ou reminéralisé dans les sédiments superficiels et profonds des mangroves de Guadeloupe.

La section B décrit une expérience en milieu contrôlé dans laquelle les objectifs ont été de :

- 3) Caractériser la dynamique du carbone dans les sédiments superficiels de mangroves impactés par des apports réguliers de sargasses en présence ou non de crabes violonistes (*Minuca rapax*).
- 4) Déterminer l'impact des changements de communautés de procaryotes benthiques et de leurs capacités métaboliques sur la dynamique des gaz à effet de serre de sédiments de mangroves subissant des apports de sargasses ou d'eaux usées.



Section A : Mangroves naturelles

Chapitre 1 : Contrasting organic matter composition in pristine and eutrophicated mangroves revealed by fatty acids and stable isotopes (Rio de Janeiro, Brazil)

Article publié dans Estuarine, Coastal and Shelf Science :

<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.108061>

Résumé:

Les sédiments de mangrove ont une capacité élevée de stockage du carbone, en raison de l'apport plus important de matière organique (MO) par les palétuviers (chute de la litière et production de racines fines) que la dégradation microbienne de la MO et son export vers les eaux côtières. Les sédiments des mangroves agissent également comme des pièges pour les matières en suspension et la MO particulaire provenant des masses d'eau environnantes (fleuves/océan). Les apports de MO facilement biodégradable (eaux usées, algues...) pourraient entraîner la dégradation microbienne du carbone réfractaire présent dans les sédiments et ainsi limiter la capacité des mangroves à stocker du carbone. Ce phénomène est appelé l'effet d'amorçage. L'objectif de cette étude est de caractériser la composition de la MO dans trois mangroves situées dans trois baies côtières de l'état de Rio de Janeiro (Brésil) avec une urbanisation croissante d'une mangrove pristine (M1) à une mangrove modérément impactée (M2) et une mangrove fortement impactée (M3). Dans la mangrove pristine, les apports prédominants de MO provient des palétuviers, en particulier dans la zone intérieure où une contribution élevée de MO peu biodégradable et une forte concentration en carbone sont observées. Dans les sédiments de la mangrove modérément impactée, la forte contribution bactérienne et la proportion élevée de MO peu biodégradables suggèrent que les bactéries dégradent préférentiellement la fraction la plus biodégradable de la MO. Sur le site le plus impacté, nos résultats suggèrent que le dépôt de MO biodégradable (microalgues) a induit une augmentation de la biomasse fongique sur le sédiment, renforçant la boucle microbienne, et conduisant potentiellement à la dégradation de la MO peu biodégradable et aux concentrations plus faibles en carbone observées à ce site *via* un effet d'amorçage.

Abstract

Mangrove sediments have a high capacity of carbon storage, as the result of larger organic matter (OM) inputs from mangrove trees (litter fall and fine roots production) than OM microbial degradation and export to coastal waters. Mangrove sediments also act as traps for suspended matter and particulate OM (POM) from surrounding water masses. Fatty acids (FAs) markers, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures were used here to characterize the OM composition in three mangroves located in three coastal embayments of the Rio de Janeiro state (Brazil) with increasing urbanization from a pristine mangrove M1 to a moderately impacted mangrove M2 and a highly impacted mangrove M3. In these mangroves, the $\delta^{15}\text{N}$ signature of tree leaves and sediments increases with anthropogenic influence, consistent with a large-scale eutrophication gradient along the three regions. At mangrove M1, predominant OM inputs from mangrove trees are highlighted by high proportions of long-chain fatty acids, particularly in the inland station, where high organic carbon concentrations ($126 \pm 108 \text{ mg g}^{-1}$) indicate limited sedimentation of mineral particles and high carbon storage capacities. The sedimentary OM of M3 mangrove was more labile as confirmed by the higher proportions of algal fatty acids, enriched $\delta^{13}\text{C}$ signature and the C/N ratio of 1.6 times lower ($p < 0.001$) than in the pristine mangrove M1. At the M2 mangrove site, high contribution of bacterial FAs (around 20%) to sedimentary OM and high proportion of poorly biodegradable saturated fatty acids suggest that bacteria degrade algal labile OM in surface sediments but do not mineralize the most refractory fraction of OM. At the eutrophic M3 site, our findings suggest that deposition of labile POM induced an increase of fungal biomass on the sediment, apparently enhancing the microbial loop, and potentially leading to mineralization of refractory OM and carbon losses through a priming effect.

1. Introduction

Mangrove forests are coastal ecosystems characterized by the presence of woody plants tolerant to extreme environmental conditions such as high salinity and sediment anoxia. These forest systems are present in tropical and subtropical areas, and colonize a worldwide surface area between 137 600 km² (Bunting *et al.* 2018) and 157 000 km² (FAO, 2007). Brazil is the country with the 3rd largest mangrove cover on the globe, which representing 8.5% of the total surface area of mangroves worldwide (Webber 2016).

Mangrove forests have an average net primary production (NPP) between 1360 ± 450 g C m⁻² year⁻¹ (Bouillon *et al.* 2008a) and 1522 g C m⁻² year⁻¹ (Alongi 2014), that is, 4 to 7 times higher than the NPP by coastal marine phytoplankton (Cloern *et al.* 2014). An important fraction of the OM produced by mangrove NPP is transferred to their sediments as litter fall and fine roots production, fuelling microbial respiration and CO₂ and CH₄ emission from the sediments to waters and the atmosphere (Alongi, 2020; Maher *et al.* 2018). However, anoxic conditions in the sediments slow down the degradation rates of OM and favour its preservation and burial over the long term. In addition, due to tidal inundation, exchange of organic and inorganic C occurs between mangrove sediments and the surrounding coastal waters (David *et al.* 2018a; Maher *et al.* 2018; Santos *et al.* 2019). Recent estimates indicate that C accumulation in mangrove sediments may reach 41 Mt annually (Wang *et al.* 2021), representing a long-term C burial with high impact on global carbon budget and global warming mitigation (Kristensen *et al.* 2008a). Mangroves account for 15% of the "blue carbon" actually buried among all coastal marine ecosystems (Anand *et al.* 2020).

The composition of mangrove sedimentary organic matter (SOM) is strongly influenced by local sources of OM (Bouillon *et al.* 2003). It is generally assumed that litterfall and roots from mangrove trees are the most abundant sources of SOM (Alongi, 2014), largely predominant in pristine mangroves (Sanders *et al.* 2014). However, microphytobenthos and phytoplankton as well as their detritus in the particulate organic matter (POM) may be an additional source of SOM produced on the mangrove surface sediment and/or brought from the surrounding coastal waters and deposited by the tide (David *et al.* 2018a). Increasing human densities along coastal zones and the intensification of agricultural activities are increasing runoff of OM and nutrient to the coastal zone (Kitsiou and Karydis 2011; Sanders *et al.* 2014). This leads in highly

anthropized coastal areas to a proliferation of phytoplankton, microphytobenthos and macroalgae that can enter the mangrove surface sediment (Pérez *et al.* 2018a). A third source is the direct discharge of untreated sewage which is also common in anthropized watersheds (Kitsiou and Karydis 2011).

At low tide, direct exposure of highly surface sediments to the atmosphere leads to the oxygenation of these sediments contributing to intense microbial remineralization of SOM in surface sediments (Sun *et al.* 2002). Tides also drive mangrove POM exports to adjacent creeks (Meziane and Tsuchiya 2002). In mangrove sediments, deeper layers are typically depleted in oxygen and SOM is degraded by anaerobic processes (e.g. reductions of nitrate, manganese, iron or sulfides, and methanogenesis), which are less efficient than aerobic remineralization (Sun *et al.* 1993). Bioturbating organisms (e.g. crabs) and the presence of roots contribute to increased sediment oxidation and subsequent remineralization of SOM (Kristensen and Alongi 2006; Zhu *et al.* 2018; Sarker *et al.* 2021). Indeed, mangrove sediments emit to the atmosphere at low tide and export with tidal pumping, significant amounts of CO₂ and CH₄ coming from the mineralisation of SOM (Kristensen *et al.* 2008b; Pongparn *et al.* 2009; Nóbrega *et al.* 2016).

In addition to the quantity of OM deposited, the quality of SOM is a crucial factor that control remineralization or preservation. Labile compounds (e.g. algal or urban domestic OM) are more easily degraded than refractory compounds (e.g. lignin, cellulose from the mangrove forest) (Fontaine *et al.* 2003; Guenet *et al.* 2010). Previous evidence has indicated that the production of labile OM by microalgal blooms can also potentially generate an intensification of the refractory OM remineralization (Gontikaki *et al.* 2015), through a phenomenon called the priming effect (Bianchi 2011; Gontikaki *et al.* 2015). Further research is needed to better understand the changes of the OM quality under increasing eutrophic condition over time and particularly the role of microorganisms in sediment OM degradation (Bianchi 2011; Bouillon *et al.* 2008a; Lovelock *et al.* 2017; Queiroz *et al.* 2020).

Fatty acid and stable isotope composition of organic substrates are useful to identify different POM and SOM sources and are also proxies of the eutrophication process in a wide variety of ecosystems (Bergamino *et al.* 2014). FAs contribute to between 0.1 and 5% in coastal marine SOM (Canuel, 2001), between 10 and 30% in POM (Wakeham *et al.* 1997b) and between 5 and 25% in DOM (Nebbioso and Piccolo

2013). Some FAs are synthesized by specific groups of organisms and others are synthesized in most organisms and in specific proportions (Dalsgaard *et al.* 2003; Kaneda, 1991). FAs are intensively produced and degraded by organisms by heterotrophic micro and macrofauna, especially the polyunsaturated FAs (Wakeham *et al.* 1997; Camacho-Ibar *et al.* 2003). FAs are also powerful taxonomic indicators (from the species to class) of 1) the living biomass in algal blooms, 2) sewage OM degradability and 3) bacterial and fungal components within sediments and biofilms in the ecosystem (Meziane and Tsuchiya 2002; Xu and Jaffé 2007; Koppryo *et al.* 2018). Consequently, FAs are an efficient tool to trace the more labile part of SOM and POM, especially when combined with bulk isotope C and N signature. Moreover, FAs can provide semi-quantitative information on various sources to the OM pool.

Despite research attesting to coastal eutrophication around the world (Breitburg *et al.* 2018), little is known on its impact on SOM composition in mangrove sediments. The coast of Rio de Janeiro state (Brazil) shows contrasting conserved and highly eutrophicated areas due to the discharge of untreated urban sewage (Cotovicz *et al.* 2018; Ribeiro and Kjerfve 2002). The aim of this study is to characterize the source and fate of OM in three mangroves within the state of Rio de Janeiro (Brazil) along a eutrophication gradient. For these purposes, the present study uses fatty acids (FAs) and the isotopic signatures of carbon and nitrogen ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) to assess the origin and transfers of OM in mangrove sediments located along a gradient of urbanization and eutrophication.

2. Materials and Methods

2.1 Study sites

The three studied mangroves in the State of Rio de Janeiro (Brazil) (Fig. 1) were chosen because of their different levels of urban influence. Indeed, in the State of Rio de Janeiro the small increase in wastewater treatment combined with the very large increase in population leads to a wastewater discharge proportional to the watershed population (Abril *et al.* 2022), thus highly polluted rivers discharge organic matter, nitrogen and phosphorus especially in the bays of Guanabara and Sepetiba (Fistarol *et al.* 2015; Rodrigues *et al.* 2009). In contrast, the southwestern region of the state is not densely populated and the bay of Ilha Grande remains relatively pristine (Fig. 1a).

The most pristine studied mangrove M1 is located at the back end of an 8km-long elongated embayment called *Saco de Mamangua* with a very small watershed containing a limited population (Table A1), and classified as an environmental reserve. Although the entire drainage basin of Guanabara Bay is one of most urbanized in Brazil, with an estimated population ~17 million compared to ~1.8 million in Sepetiba Bay, the immediate watershed of the M2 mangrove in the region called *Guapi Mirim* is larger but less populated than that of the M3 mangrove in the area called *Guaratiba* (Table A1; Barroso *et al.* 2022). Accordingly to the microtopography data of Barroso *et al.* (revised), the estimated inundation times of these mangroves were relatively similar. Finally, the $\delta^{15}\text{N}$ values of sediments and mangrove leaves attest to the differences in eutrophication between the three sites (Table A1). The plant community composition of each site is displayed in table A1.

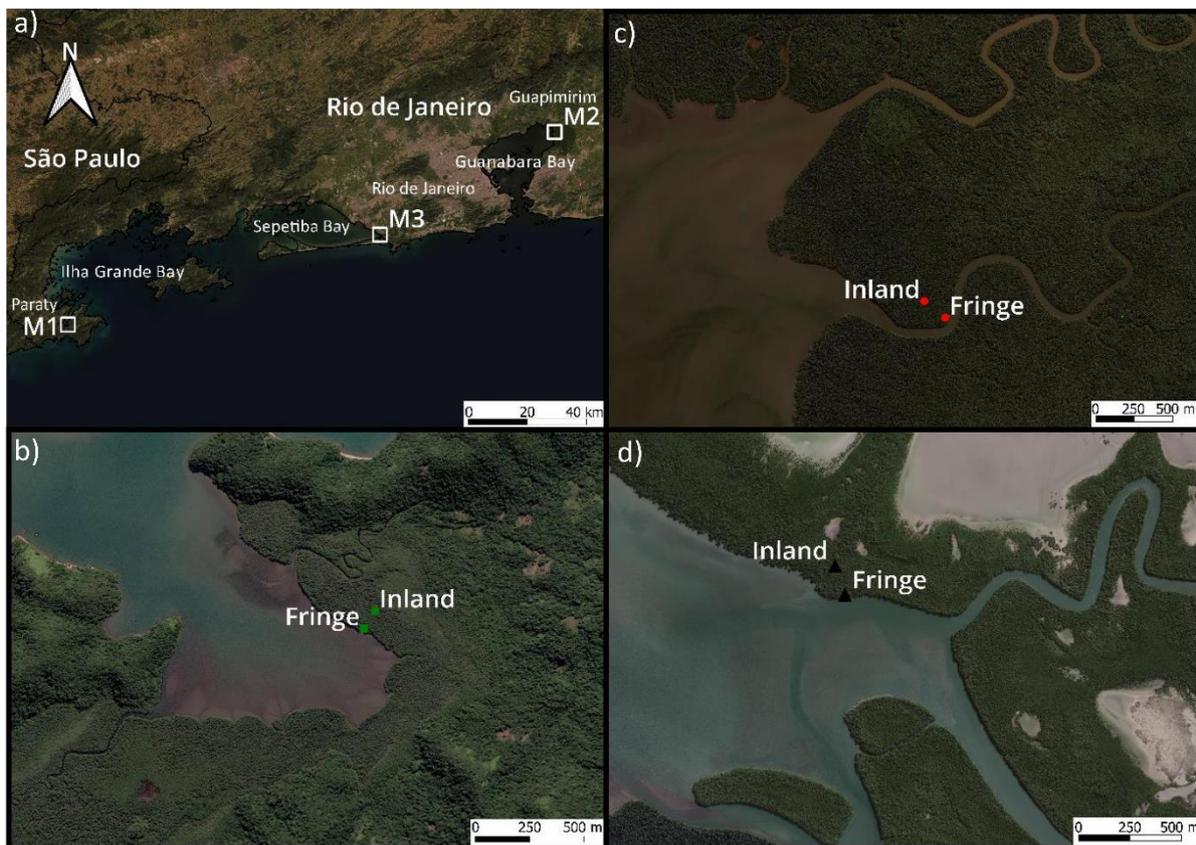


Figure 1 : Location of the tree studied mangroves at Rio de Janeiro (a), southeastern Brazil. (b) M1 in Ilha Grande Bay, (c) M2 in Guanabara Bay and (d) M3 (d) in Sepetiba Bay.

2.2 Sampling

Samples from each of the study sites were collected during the rainy season between October 11 and December 7, 2018. At each site, three zones were sampled: water column (adjacent creek or channel), zone F corresponding to the mangrove fringe and zone I corresponding to most inland location of the mangrove forest. The fringe corresponds to the nearest part (about 20m) to the coast and the inland zone corresponds to the part a furthest within the forest (between 100 and 200 meters).

Sediment samples were collected at low tide at the three study sites. Four 9 cm-long cores were taken at each of the 6 zones. Three sediment depths were sectioned: 0-2 cm (P0), 3-4 cm (P3) and 7-9 cm (P9). In order to characterize potential OM sources, fresh leaves of *A.shaueriana*, *R.mangle* et *L.racemosa* were taken directly from the trees. Samples from the water column were taken as 5 replicates. Water and material collected with a 73 µm mesh plankton net were filtered on GF/F filters (0.7 µm). For M3, because suspended material was very concentrated, the material from the plankton nets was not filtered on GF/F filters but separated by decantation. For M2, the water column samples were taken in two distinct areas: in the proper Guanabara Bay (2B) at about 5km from the mangrove, and in the river channel (2C) during a rising tide. All samples were frozen the day of sampling and were freeze-dried within three days of collection.

2.3. Laboratory analysis

2.3.1. Fatty Acids

Prior to extraction, an internal standard (Tricosanoic acid: 23:0) was added in each sample. Lipids were extracted according to the protocol of Bligh and Dyer as modified by Meziane *et al.* (2007). Samples are extracted by sonication (20 minutes) a first time in a mixture of chloroform, water and methanol (1:1:2; v:v:v). 1 mL chloroform and 1 mL water are added and the samples are vortexed and centrifuged 5 min at 3000 rpm. The lipids are retained in the chloroform phase, which is collected. 2 mL chloroform is added to the samples before a second extraction with the sonicator (20 min). The samples are centrifuged again, then the chloroform is collected and the total 4 mL is evaporated under nitrogen (N₂) flow. Lipids are saponified by adding a

methanol:sodium hydroxide (2N) mixture (2:1; v:v). Samples are put at 90°C for 1h30 then 500 µl of chloridric acid (37%) and 1.5 ml of CHCl₃ are added. The tubes are then vortexed and centrifuged (3000 rpm). The chloroform phase is collected and evaporated under nitrogen flow. Samples are methylated to form fatty acid methyl ester (FAME) with 1 mL boron trifluoride and then placed in a dry bath for 10 min at 90°C. 1 mL H₂O and 1mL CHCl₃ are added. They are vortexed and centrifuged and then part of the surface water is pipetted and discarded in order to rinse the solution well and purify the final fatty acid extract. 1 mL H₂O and 1 mL CHCl₃ are added again and the tubes are vortexed and centrifuged for 5 min (3000 rpm). All the chloroform containing FAME is removed and placed in 2 mL vials. The vials are stored in the freezer at -20°C. FAME are quantified by gas chromatography (Varian 3800-GC) with an ionizing flame detector. The oven temperature is maintained at 60°C for 1 min, then it increases to 150° (40°/min) for 3 min and then to 240° (3°/min) for 25 min. Fatty acids are identified with a mass spectrometer (Varian 220-MS) and the comparison of fatty acid retention times with the retention times of a commercial standard (Supelco® 37). We report the values as % of total FA.

2.3.2. Stable isotopes

For $\delta^{13}\text{C}$ analysis, sediment and filter samples were acidified in order to eliminate carbonates. For sediment samples, 10% HCl was directly added to the samples during 24 hours. Filter samples were fumigated by adding chlorhydric acid (37%). The filters were exposed to the fumes generated by the acid for 6 hours.

Acidification can distort the values of $\delta^{15}\text{N}$, therefore the measurements of $\delta^{15}\text{N}$ were performed separately for filters and sediments of which the 10% HCl was not applied. About 15 mg of sediments and suspended material scratched from the filters were weighted and stored in tin capsules.

The samples were analyzed at the University of California at the Davis Stable Isotopes Facility (Department of Plant Sciences, University of California, Davis, California) with an Elementar Vario EL Cube or Micro Cube Elemental analyzer (Elementar Analysen systeme GmbH, Hanau, Germany) combined with a PDZ Europa 20-20 isotope ratio mass spectrometer (Sercon Ltd., Cheshire, UK). Stable isotope results are reported in parts per thousand (‰), using the standard delta notation ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) relative to

international standards: VPDB (Vienna PeeDee Belemnite) for carbon and atmospheric air for nitrogen.

2.4. Statistical analysis

Due to the too small number of replicates (4 replicates), statistical analyses were performed using non-parametric tests. ANOSIMs (Clarke, 1993) with Bray-Curtis distance were done to analyze the effect of depth, sampling site and sampling zone within mangrove on fatty acids profiles (significance level $p < 0.05$). To characterize the effect of depth, sampling site and sampling zone within mangrove in individual fatty acid distributions, pairwise Wilcoxon tests (Bauer, 1972) were performed (significance level $p < 0.05$).

Data were analyzed with R software (version 4.0.5). Wilcoxon-Mann-Whitney comparisons were performed with the "stat" package. ANOSIMs analysis were performed with the package "vegan" (Oksanen et al., 2015).

3. Results

3.1. Isotopic composition and C/N ratio

3.1.1. Leaves

The $\delta^{13}\text{C}$ signature of mangrove leaves was relatively similar between the three sites (mean \pm SD: $29.9 \pm 1.4\text{‰}$; Fig. 2). Conversely, $\delta^{15}\text{N}$ was higher in leaves from M3 ($7.3 \pm 0.4\text{‰}$) than in leaves of M2 ($5.6 \pm 1.4\text{‰}$; $p < 0.01$) and higher in leaves of M2 than in those of M1 ($1.1 \pm 1.6\text{‰}$; $p < 0.001$).

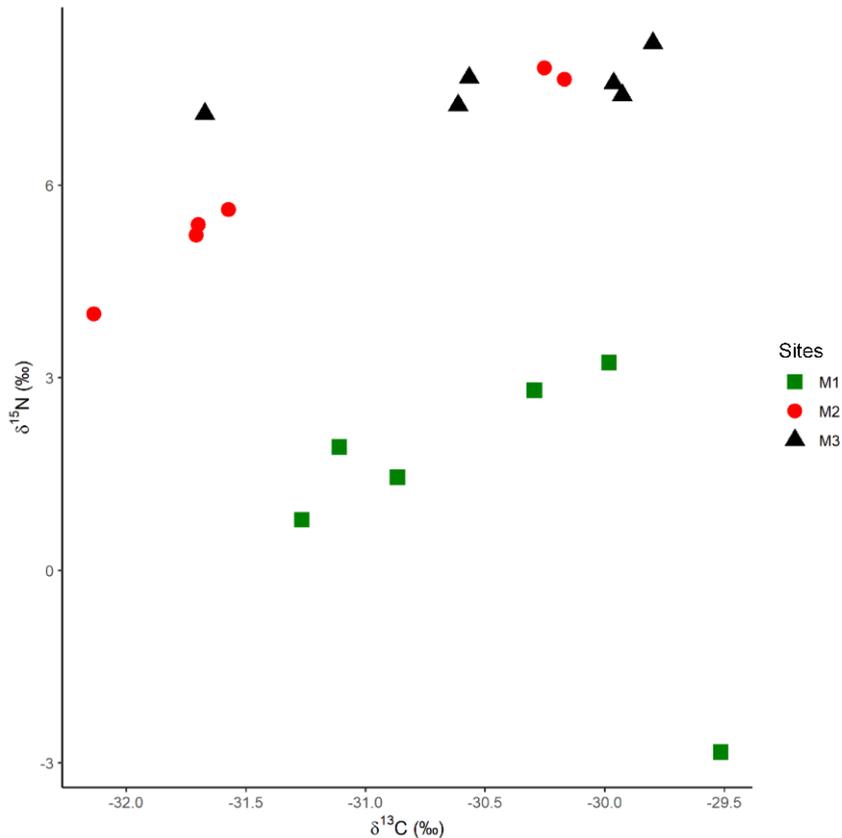


Figure 2: Plot of (a) $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$ values of mangroves leaves in the three mangroves sites: M1 in Ilha Grande Bay, M2 in Guanabara Bay and M3 in Sepetiba Bay.

3.1.2. Particulate organic matter (POM)

The characterization of isotopic signatures and C/N ratio of POM were performed from both plankton nets and GF/F filters for each zone. At the site M2, two areas were sampled: the channel and the bay (Fig. 3).

The $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ signatures and C/N ratios of POM are presented in figure 3. The $\delta^{13}\text{C}$ values in M2 reached $-28.3 \pm 0.2\text{‰}$. The $\delta^{13}\text{C}$ values were significantly depleted at M2 channel ($-25.5 \pm 0.2\text{‰}$) than in M1 and M3 ($-22.7 \pm 1.5\text{‰}$ and $-20.9 \pm 1.0\text{‰}$; $p < 0.01$). The $\delta^{13}\text{C}$ signature of POM was similar at M1 and M3 ($p > 0.05$). The $\delta^{15}\text{N}$ of POM was higher at M1 and M2 ($6.1 \pm 1.9\text{‰}$ and $7.2 \pm 2.8\text{‰}$) compared with M3 ($0.9 \pm 1.3\text{‰}$; $p < 0.01$). The C/N ratio values in the POM was 6.4 ± 1.5 on average and similar between sites.

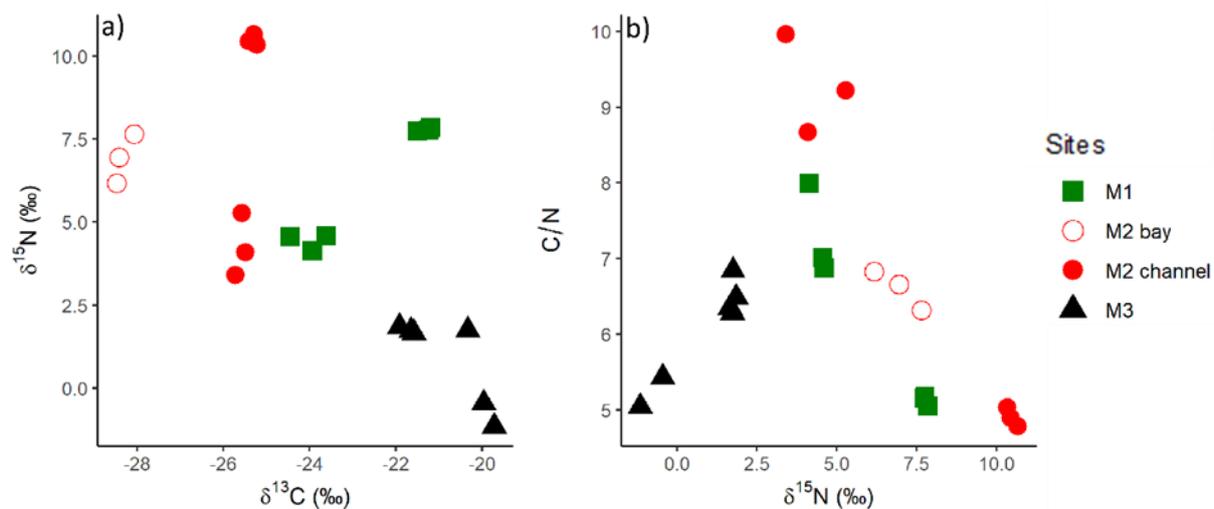


Figure 3: Plot of (a) $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$ and (b) $\delta^{15}\text{N}$ vs C/N values of particulate organic matter in the three mangroves sites: M1 in Ilha Grande Bay, M2 in Guanabara Bay and M3 in Sepetiba Bay.

3.1.3. Sediments

There was no difference ($p > 0.05$) at M1 in $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, and C/N values between F and I zone sediments (Fig. 4 and 5). At M2 I was significantly enriched in $\delta^{15}\text{N}$ compared to F (I: $6.2 \pm 0.4\text{‰}$; F: $5.3 \pm 0.2\text{‰}$; $p < 0.01$), while $\delta^{13}\text{C}$ and C/N were similar ($p < 0.05$) between the two zones (Fig. 4 and 5). At M3 the I zone was depleted in $\delta^{13}\text{C}$ ($-25.1 \pm 0.1\text{‰}$; $-23.8 \pm 0.4\text{‰}$; $p < 0.01$), enriched in $\delta^{15}\text{N}$ ($8.1 \pm 0.3\text{‰}$; $7.2 \pm 0.5\text{‰}$; $p < 0.01$) and had a higher C/N ratio (11.2 ± 0.3 ; 10.3 ± 0.5 ; $p < 0.01$) compared to the F sediments. No differences in carbon or nitrogen isotopic signature or C/N ratio were observed between surface and subsurface (3 and 9 cm) sediments at all sites.

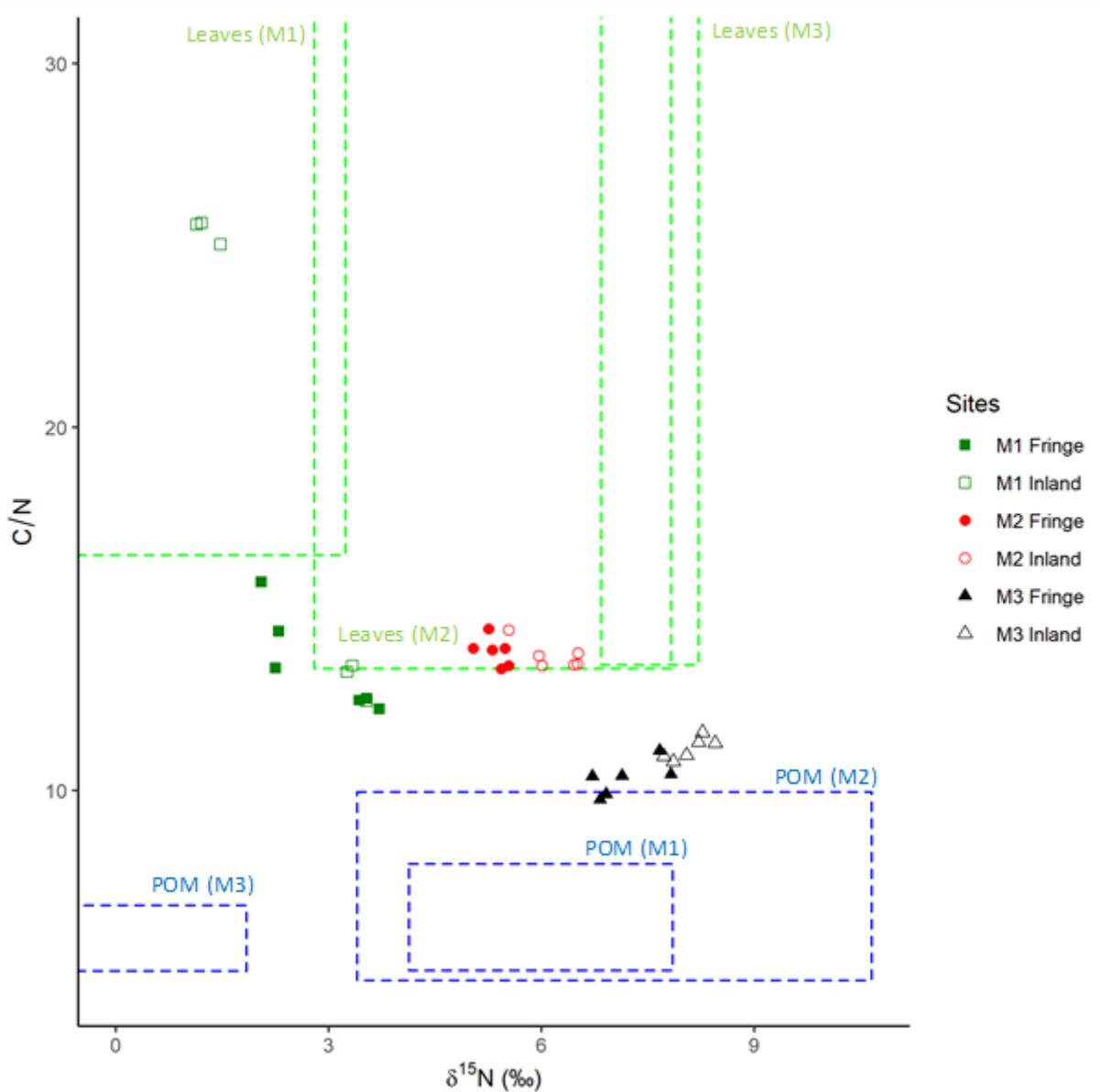


Figure 4: Plot of $\delta^{15}\text{N}$ vs C/N in sediments mangroves of the three mangroves sites -: M1 in Ilha Grande Bay, M2 in Guanabara Bay and M3 in Sepetiba Bay. The envelopes of leaves are represented by green boxes and those of particulate organic matter in water are represented by blue boxes.

Considering surface and subsurface sediments together as a pool, the $\delta^{13}\text{C}$ was significantly depleted at M2 ($-27.1\text{‰} \pm 0.2\text{‰}$) than at the other two sites (M1 : $-26.8 \pm 0.6\text{‰}$, $p < 0.05$; M3 : $-24.4\text{‰} \pm 0.7\text{‰}$, $p < 0.001$). Similarly, $\delta^{13}\text{C}$ was depleted at M1 ($-26.8\text{‰} \pm 0.6\text{‰}$) compared to M3 ($-24.4\text{‰} \pm 0.7\text{‰}$; $p < 0.001$). M1 has the lowest $\delta^{15}\text{N}$, followed by M2 and then M3 ($2.6 \pm 1.0\text{‰} > 5.7 \pm 0.5\text{‰} > 7.6 \pm 0.6 \text{‰}$, $p < 0.001$).

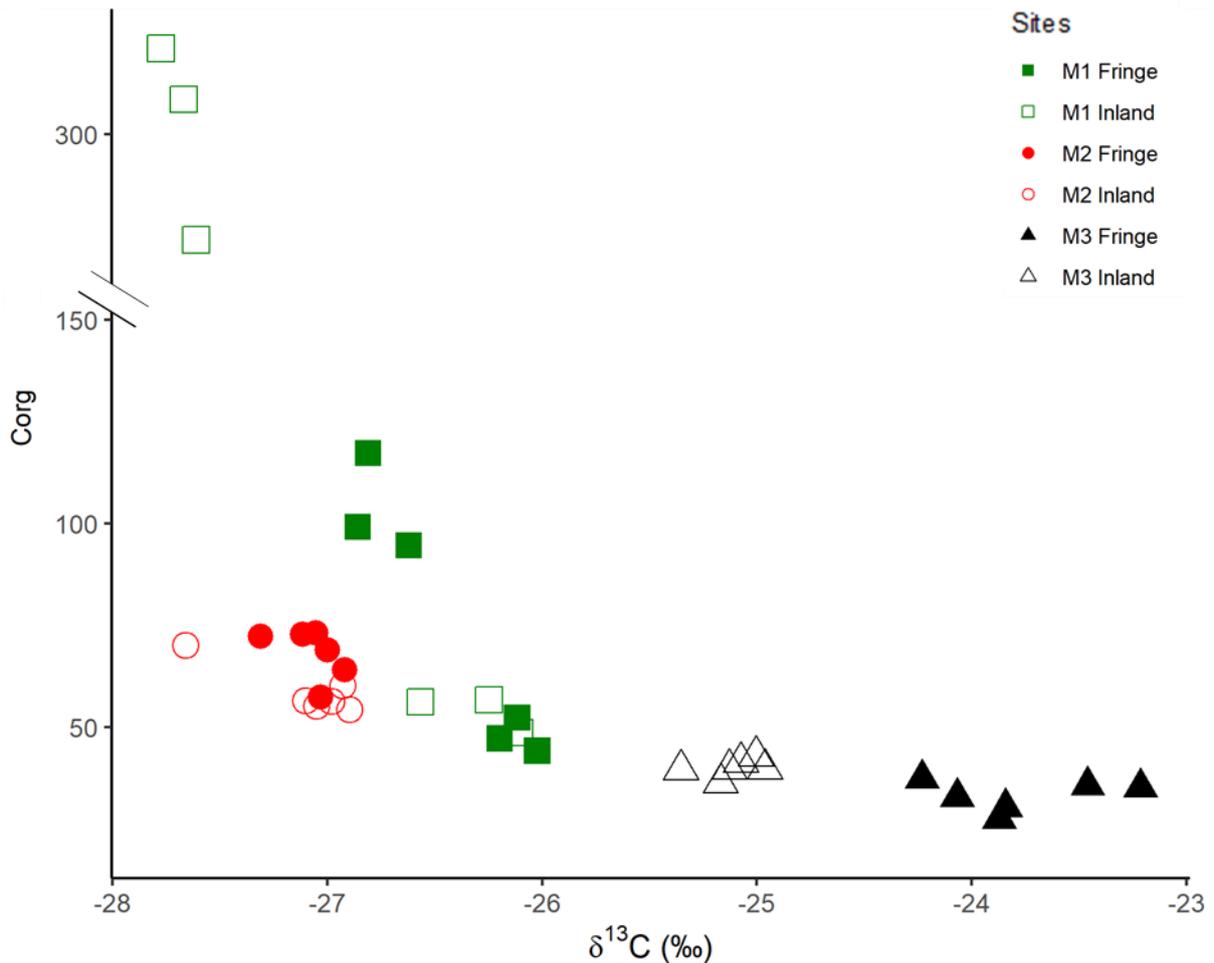


Figure 5: Plot of $\delta^{13}\text{C}$ vs. organic carbon in sediments mangroves of the three mangroves sites : M1 in Ilha Grande Bay, M2 in Guanabara Bay and M3 in Sepetiba Bay.

The C/N ratio showed no significant difference between M1 and M2, but was significantly higher in subsurface sediments of I site of M1 mangrove (Fig. 4; $p < 0.001$). The C/N values of surface sediments at the F and the I zones in M1 were comparable to those at M2. M1 and M2 had higher C/N values (16.3 ± 5.5 and 13.8 ± 0.4 respectively) than M3 (10.7 ± 0.6 ; $p < 0.001$). M1 and M2 had higher sedimentary organic carbon (C_{org}) concentrations than M3 ($126.6 \pm 108.3 \text{ mg g}^{-1}$, $54.2 \pm 7.6 \text{ mg g}^{-1}$ and $36.5 \pm 4.6 \text{ mg g}^{-1}$; $p < 0.001$). The high values and standard deviation of OC content in M1 sediments was due to the very high organic carbon concentrations in the subsurface sediment of zone I (Fig. 5).

3.2. Fatty acids composition

3.2.1. Mangrove leaves

Long chain fatty acids (≥ 24 carbon) reached an average of 6.6% (Table 1). Among polyunsaturated fatty acids (PUFAs), 18:3 ω 3 was the dominant fatty acid followed by 18:2 ω 6. The monounsaturated fatty acids (MUFAs) signature of mangrove leaves was almost entirely caused by the presence of 18:1 ω 9.

Table 1 : Mean (\pm sd) of selected fatty acid composition of leaves in three sampling locations (M1 in Ilha Grande Bay, M2 in Guanabara Bay and M3 in Sepetiba Bay). BDL: Below Detection Limit

| | Site M1 | | Site M2 | | Site M3 | |
|---------------------------------|-----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| | Fringe (n = 4) | Inland (n = 4) | Fringe (n = 4) | Inland (n = 4) | Fringe (n = 4) | Inland (n = 4) |
| 16:0 | 23.3 \pm 2.5 | 31.2 \pm 2.6 | 24.6 \pm 1.5 | 22.9 \pm 3.6 | 25.2 \pm 6.8 | 31.9 \pm 5.1 |
| ΣLCFAs | 2.6 \pm 2.8 | 4.5 \pm 2.9 | 3.1 \pm 2.6 | 2.8 \pm 1.5 | 0.4 \pm 0.3 | 9.0 \pm 11.3 |
| Other SFAs | 3.2 \pm 0.8 | 1.7 \pm 0.6 | 6.3 \pm 1.5 | 7.4 \pm 2.3 | 4.4 \pm 1.2 | 2.2 \pm 1.0 |
| ΣSFAs | 29.3 \pm 5.1 | 41.3 \pm 4.5 | 30.0 \pm 1.7 | 28.8 \pm 3.1 | 29.6 \pm 7.6 | 44.7 \pm 7.4 |
| 18:1ω9 | 13.3 \pm 1.1 | 9.2 \pm 0.4 | 11.3 \pm 1.3 | 12.7 \pm 2.0 | 13.8 \pm 2.4 | 12.9 \pm 2.5 |
| Other MUFAs | 6.0 \pm 2.6 | 10.1 \pm 3.5 | 5.4 \pm 2.3 | 5.9 \pm 1.5 | 4.4 \pm 0.9 | 12.8 \pm 8.9 |
| ΣMUFAs | 16.5 \pm 1.1 | 10.9 \pm 0.3 | 17.6 \pm 1.3 | 20.2 \pm 3.5 | 18.3 \pm 3.0 | 15.1 \pm 2.0 |
| 18:2ω6 | 11.2 \pm 1.9 | 12.0 \pm 4.0 | 13.3 \pm 2.0 | 13.6 \pm 3.3 | 13.5 \pm 2.9 | 15.0 \pm 2.8 |
| 18:3ω3 | 31.7 \pm 12.9 | 34.3 \pm 7.6 | 37.0 \pm 1.3 | 35.7 \pm 3.6 | 30.0 \pm 8.4 | 23.7 \pm 6.4 |
| ΣPUFAs | 43.0 \pm 12.2 | 46.9 \pm 4.6 | 50.4 \pm 1.7 | 49.3 \pm 2.8 | 43.5 \pm 6.8 | 38.9 \pm 9.1 |
| ΣBrFAs | 11.3 \pm 13.5 | 1.5 \pm 0.2 | 2.0 \pm 0.3 | 1.6 \pm 0.6 | 8.5 \pm 11.1 | 1.5 \pm 0.4 |

3.2.2. Particulate organic matter (POM)

The bay of M2 POM had significantly lower MUFA proportion than channel of M2 and M3 (Table 2; $p < 0.05$). At all sites, 16:1 ω 7 was the dominant fatty acid among MUFAs. PUFAs at M3 and M2 (bay) was significantly lower than at M1 and M2 (channel) ($p < 0.05$; Table 2; Fig. 6). 20:5 ω 3 and 22:6 ω 3 were the dominant PUFAs at all 4 sites (Table 2). However, we observed a predominance of 20:5 ω 3 over 22:6 ω 3 at M3 ($p < 0.001$). Branched fatty acids (BrFAs) contributed twofold more to the POM fatty acid pool at M3 and M2 than at M1 (Table 2; $p < 0.001$).

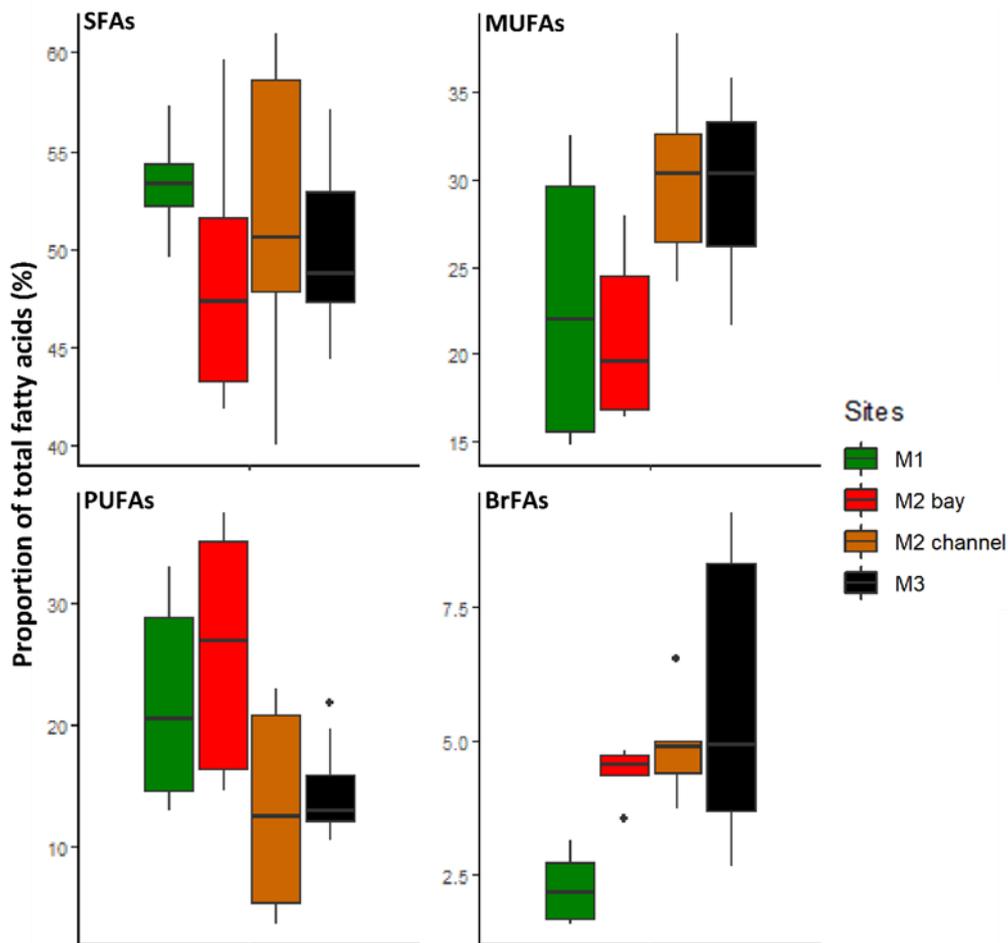


Figure 6 : Contribution (% of total fatty acids) of SFAs, MUFAs, PUFAs and BrFAs to the total fatty acid pool in four particulate organic matter sampling locations (Ilha Grande Bay (M1), Guanabara Bay (M2 bay) and channel (M2 channel) and Sepetiba Bay (M3)). Median values (horizontal solid line inside the box), 25th and 75th percentiles (lower and upper ends of the boxes), 95% confidence intervals (whiskers) and outliers (circles) are shown.

Table 2: Mean (\pm sd) proportion (% of total fatty acids) of selected fatty acid composition of particulate organic matter in four sampling locations (M1 in Ilha Grande Bay, M2 in Guanabara Bay and M3 in Sepetiba Bay).

| | Site M1 | Site M2 Channel | Site M2 Bay | Site M3 |
|---------------------------------|----------------|-----------------|----------------|----------------|
| 14:0 | 11.6 \pm 1.5 | 9.8 \pm 2.3 | 5.6 \pm 0.7 | 18.3 \pm 6.9 |
| 16:0 | 29.2 \pm 1.9 | 29.0 \pm 3.3 | 27.2 \pm 3.2 | 22.9 \pm 2.1 |
| 18:0 | 8.1 \pm 1.3 | 6.7 \pm 3.1 | 14.4 \pm 8.6 | 4.8 \pm 3.9 |
| Σ Other SFAs | 4.2 \pm 0.2 | 3.0 \pm 0.5 | 4.6 \pm 1.0 | 3.8 \pm 1.0 |
| Σ SFAs | 53.0 \pm 2.5 | 48.5 \pm 6.9 | 51.8 \pm 8.1 | 49.9 \pm 4.2 |
| 16:1ω7 | 7.2 \pm 1.0 | 12.5 \pm 2.8 | 7.5 \pm 2.8 | 17.9 \pm 2.8 |
| 18:1ω9 | 10.4 \pm 7.9 | 3.8 \pm 1.9 | 13.4 \pm 6.4 | 5.7 \pm 4.0 |
| Σ Other MUFAs | 4.2 \pm 1.5 | 4.6 \pm 0.6 | 9.4 \pm 3.6 | 6.9 \pm 3.3 |
| Σ MUFAs | 21.9 \pm 8.1 | 20.9 \pm 5.0 | 30.3 \pm 5.2 | 29.7 \pm 4.8 |
| 20:5ω3 | 6.3 \pm 3.6 | 9.1 \pm 5.2 | 3.3 \pm 2.7 | 6.2 \pm 3.2 |
| 22:6ω3 | 7.5 \pm 4.9 | 7.9 \pm 6.1 | 3.7 \pm 3.0 | 1.5 \pm 1.0 |
| Σ Other PUFAs | 9.1 \pm 0.7 | 9.1 \pm 1.2 | 6.1 \pm 3.1 | 6.9 \pm 1.8 |
| Σ PUFAs | 23.0 \pm 8.1 | 26.1 \pm 10.7 | 13.1 \pm 8.7 | 14.5 \pm 4.1 |
| Σ BrFAs | 2.1 \pm 0.6 | 4.4 \pm 0.5 | 4.9 \pm 0.9 | 5.8 \pm 2.7 |

3.2.3. Sediments

3.2.3.1. Variations with depth at each site

At M1, the percentages of LCFAs that were higher at 3-9 cm sediments of I zone than in F zone ($p < 0.01$). The fatty acid 16:1 ω 7 was significantly less abundant at the P3 and P9 depths at I zone of M1 than in the F zone and surface sediments at I zone ($p < 0.001$). The BrFAs group showed the same trend with a lower percentage for P3 and P9 depth at the I zone of the M1 compared to the other samples ($p < 0.05$). PUFAs were the least abundant group at M1 and showed no significant difference between the different depths of the F and I zones ($p > 0.05$).

The FA composition of the mangrove I and F zones of M2 were not significantly different (ANOSIM, $R = 0.186$, $p > 0.05$). Thus, for M2 data from I and F zones were pooled and only tested according to depth. There was a significant difference in term of FA composition between the three depths ($R = 0.62$; $p = 0.001$; Table 3). LCFAs

contributed twice ($p < 0.05$) as much to the fatty acid pool at P9 depth as they did at P0 and P3 depths. The fatty acid 16:1 ω 7 was more abundant at the surface than below. Conversely, 18:1 ω 9 was lower in surface sediments than at subsurface. The group of BrFAs was similar between the three sampled depths. The group of PUFAs tend to decreased from P0, to P9 (no significant difference).

At M3, the FA 16:1 ω 7 was more abundant in surface than in subsurface sediments at both zones F and I ($p < 0.05$; Table 3). FA 18:1 ω 9 showed the opposite trend ($p < 0.05$). BrFAs were more abundant in I sediment profiles than in F ($p < 0.05$). BrFAs were also more abundant in subsurface sediments (P3 and P9 depths) than in surface sediments ($p < 0.05$). At M3, PUFAs did not differ significantly between I and F but were more abundant at the surface than at depth in the I ($p < 0.05$) and more abundant at P0 and P3 than at P9 in the F ($p < 0.05$).

Table 3: Mean (\pm sd) proportion (% of total fatty acids) of selected fatty acid composition of sediments of inland and fringe mangrove at 0 cm, 3 cm and 9 cm in three sampling locations (M1 in Ilha Grande Bay, M2 in Guanabara Bay and M3 in Sepetiba Bay). BDL: Below Detection Limit

| Depth | Site M1 | | | | | | Site M2 | | | | | | Site M3 | | | | | |
|---------------------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| | Fringe | | | Inland | | | Fringe | | | Inland | | | Fringe | | | Inland | | |
| | 0 cm | 3 cm | 9 cm | 0 cm | 3 cm | 9 cm | 0 cm | 3 cm | 9 cm | 0 cm | 3 cm | 9 cm | 0 cm | 3 cm | 9 cm | 0 cm | 3 cm | 9 cm |
| 16:0 | 20.9 \pm 1.8 | 22.1 \pm 0.2 | 20.1 \pm 0.6 | 20.7 \pm 1.4 | 23.9 \pm 1.8 | 23.1 \pm 3.0 | 20.4 \pm 0.7 | 22.6 \pm 1.5 | 21.2 \pm 0.4 | 22.4 \pm 0.9 | 22.4 \pm 0.6 | 22.4 \pm 1.1 | 22.0 \pm 0.7 | 21.1 \pm 1.5 | 22.1 \pm 1.7 | 21.1 \pm 0.8 | 21.3 \pm 0.4 | 20.8 \pm 0.6 |
| ΣLCFAs | 5.1 \pm 0.9 | 4.5 \pm 0.4 | 3.9 \pm 1.8 | 3.4 \pm 1.5 | 15.0 \pm 5.1 | 18.9 \pm 3.1 | 4.4 \pm 1.9 | 3.7 \pm 0.6 | 8.8 \pm 1.3 | 2.5 \pm 0.7 | 3.8 \pm 1.1 | 5.9 \pm 1.5 | 2.0 \pm 1.2 | 2.9 \pm 1.1 | 3.1 \pm 0.6 | 2.1 \pm 1.0 | 1.8 \pm 1.1 | 2.6 \pm 0.9 |
| ΣSFAs | 47.3 \pm 2.3 | 48.0 \pm 1.8 | 45.8 \pm 1.8 | 47.3 \pm 1.2 | 61.8 \pm 4.9 | 65.1 \pm 1.6 | 44.6 \pm 2.2 | 48.9 \pm 1.1 | 54.4 \pm 1.7 | 45.0 \pm 0.6 | 49.3 \pm 1.9 | 50.7 \pm 1.9 | 42.5 \pm 0.1 | 44.5 \pm 3.2 | 44.5 \pm 2.3 | 39.1 \pm 1.4 | 39.4 \pm 0.7 | 39.2 \pm 0.6 |
| 16:1ω7 | 9.3 \pm 0.7 | 7.3 \pm 1.6 | 8.4 \pm 0.7 | 6.0 \pm 1.2 | 2.9 \pm 0.8 | 2.1 \pm 0.6 | 9.0 \pm 1.9 | 5.2 \pm 1.2 | 4.0 \pm 0.9 | 8.4 \pm 0.4 | 6.6 \pm 1.1 | 5.7 \pm 1.4 | 9.4 \pm 1.9 | 4.3 \pm 1.5 | 3.2 \pm 0.6 | 6.8 \pm 2.4 | 4.3 \pm 0.8 | 4.3 \pm 2.6 |
| 16:1ω5 | 1.3 \pm 0.3 | 1.2 \pm 0.3 | 1.6 \pm 0.1 | 1.2 \pm 0.2 | 0.7 \pm 0.3 | 0.6 \pm 0.2 | 2.0 \pm 0.1 | 1.5 \pm 0.3 | 1.2 \pm 0.3 | 2.0 \pm 0.2 | 1.6 \pm 0.3 | 1.6 \pm 0.2 | 2.2 \pm 0.3 | 2.4 \pm 0.3 | 2.6 \pm 0.9 | 3.8 \pm 0.7 | 4.1 \pm 1.0 | 3.2 \pm 0.2 |
| 18:1ω9 | 5.2 \pm 0.3 | 6.7 \pm 1.4 | 6.7 \pm 0.7 | 8.2 \pm 2.4 | 6.5 \pm 1.0 | 6.7 \pm 1.9 | 5.9 \pm 0.2 | 8.9 \pm 1.4 | 7.9 \pm 1.1 | 7.3 \pm 0.3 | 7.5 \pm 0.3 | 8.3 \pm 1.1 | 7.4 \pm 0.3 | 10.3 \pm 2.5 | 11.1 \pm 0.7 | 8.2 \pm 1.4 | 9.6 \pm 0.6 | 10.9 \pm 0.8 |
| 18:1ω7 | 8.2 \pm 1.6 | 7.9 \pm 1.3 | 8.1 \pm 0.2 | 7.1 \pm 0.5 | 3.5 \pm 0.4 | 2.7 \pm 0.7 | 8.3 \pm 0.4 | 4.7 \pm 0.7 | 3.9 \pm 0.9 | 7.1 \pm 0.3 | 5.6 \pm 0.5 | 4.8 \pm 1.1 | 7.4 \pm 0.9 | 4.8 \pm 1.3 | 4.4 \pm 0.3 | 6.6 \pm 0.3 | 5.8 \pm 0.7 | 5.1 \pm 0.4 |
| 19:1ω9 | 1.5 \pm 0.2 | 1.8 \pm 0.3 | 1.0 \pm 0.1 | 1.0 \pm 0.2 | 2.7 \pm 0.4 | 2.5 \pm 0.4 | 1.8 \pm 0.1 | 2.5 \pm 0.3 | 2.6 \pm 0.5 | 1.7 \pm 0.2 | 2.1 \pm 0.1 | 2.3 \pm 0.2 | 2.2 \pm 0.8 | 4.3 \pm 1.1 | 5.4 \pm 0.6 | 4.8 \pm 0.9 | 6.3 \pm 0.5 | 6.7 \pm 0.6 |
| ΣOther MUFAs | 4.3 \pm 0.8 | 2.8 \pm 0.4 | 5.1 \pm 0.9 | 4.7 \pm 1.0 | 2.5 \pm 0.9 | 2.7 \pm 0.4 | 3.8 \pm 0.3 | 2.3 \pm 0.4 | 2.5 \pm 0.3 | 4.3 \pm 0.4 | 2.8 \pm 1.1 | 3.4 \pm 0.5 | 5.5 \pm 0.8 | 4.4 \pm 1.0 | 3.8 \pm 0.6 | 4.4 \pm 0.4 | 3.2 \pm 0.3 | 3.1 \pm 0.4 |
| ΣMUFAs | 29.8 \pm 2.9 | 27.7 \pm 2.1 | 31.0 \pm 1.5 | 28.2 \pm 1.8 | 18.9 \pm 2.8 | 17.3 \pm 0.8 | 30.8 \pm 1.8 | 25.2 \pm 1.0 | 22.2 \pm 1.0 | 30.8 \pm 0.5 | 26.2 \pm 1.3 | 26.1 \pm 1.5 | 34.1 \pm 0.8 | 30.5 \pm 1.5 | 30.6 \pm 2.2 | 34.5 \pm 1.0 | 33.3 \pm 1.5 | 33.3 \pm 1.1 |
| 18:2ω6 | 1.3 \pm 0.2 | 2.0 \pm 1.1 | 1.0 \pm 0.2 | 1.7 \pm 0.7 | 3.0 \pm 0.9 | 2.9 \pm 0.8 | 1.2 \pm 0.1 | 3.1 \pm 1.0 | 2.3 \pm 1.3 | 1.3 \pm 0.1 | 1.1 \pm 0.2 | 1.7 \pm 0.8 | 1.6 \pm 0.4 | 2.9 \pm 0.9 | 3.0 \pm 1.0 | 2.4 \pm 1.4 | 2.4 \pm 0.6 | 3.4 \pm 0.6 |
| 20:4ω6 | 1.4 \pm 0.3 | 0.6 \pm 0.2 | 0.8 \pm 0.2 | 0.9 \pm 0.5 | 0.4 \pm 0.2 | BDL | 0.7 \pm 0.1 | 0.5 \pm 0.4 | BDL | 0.7 \pm 0.1 | 0.4 \pm 0.1 | 0.3 \pm 0.1 | 1.7 \pm 1.1 | 1.5 \pm 1.5 | 1.1 \pm 0.3 | 1.8 \pm 0.5 | 1.4 \pm 0.4 | 1.0 \pm 0.2 |
| 20:5ω3 | 1.6 \pm 0.7 | 0.3 \pm 0.1 | 0.7 \pm 0.1 | 0.7 \pm 0.3 | BDL | BDL | 0.7 \pm 0.1 | BDL | BDL | 0.9 \pm 0.2 | BDL | BDL | 1.5 \pm 0.4 | 0.6 \pm 0.6 | BDL | 1.2 \pm 0.6 | BDL | BDL |
| ΣOther PUFAs | 2.0 \pm 0.5 | 0.8 \pm 0.1 | 1.2 \pm 0.3 | 1.5 \pm 0.4 | 0.6 \pm 0.4 | 0.5 \pm 0.4 | 1.4 \pm 0.3 | 1.0 \pm 0.2 | 0.8 \pm 0.2 | 1.6 \pm 0.3 | 0.6 \pm 0.2 | 1.0 \pm 0.2 | 1.9 \pm 0.5 | 1.4 \pm 0.4 | 1.4 \pm 0.3 | 2.2 \pm 0.3 | 1.2 \pm 0.6 | 1.7 \pm 0.3 |
| ΣPUFAs | 6.3 \pm 1.3 | 3.8 \pm 0.8 | 3.7 \pm 0.3 | 4.8 \pm 1.8 | 4.0 \pm 1.1 | 3.8 \pm 0.8 | 4.0 \pm 0.4 | 4.5 \pm 0.5 | 3.3 \pm 1.4 | 4.4 \pm 0.6 | 2.3 \pm 0.3 | 2.9 \pm 0.9 | 6.8 \pm 1.9 | 6.3 \pm 1.7 | 5.7 \pm 1.4 | 7.6 \pm 1.7 | 5.3 \pm 1.2 | 6.2 \pm 1.0 |
| ΣBrFAs | 16.5 \pm 1.8 | 20.6 \pm 0.4 | 19.5 \pm 1.1 | 19.7 \pm 0.7 | 15.4 \pm 2.4 | 13.7 \pm 2.3 | 20.7 \pm 0.3 | 21.3 \pm 0.6 | 20.1 \pm 2.6 | 19.7 \pm 0.8 | 22.2 \pm 0.9 | 20.3 \pm 0.8 | 16.7 \pm 1.4 | 18.7 \pm 1.8 | 19.3 \pm 1.7 | 18.7 \pm 0.7 | 22.0 \pm 1.4 | 21.3 \pm 1.6 |

3.2.3.2. *Inter-sites comparison*

At surface sediments, there was a significant difference in FA composition between the three mangrove sites (ANOSIM, $R = 0.475$; $p < 0.001$). LCFAs showed a higher contribution at M1 compared to M2 ($p < 0.01$) and at M2 compared to M3 ($p < 0.01$; Fig. 7). Among MUFAs, 16:1 ω 7 and 18:1 ω 9 had the largest contributions but did not show significant differences in surface sediments of the three sites ($p > 0.05$; Table 3). BrFAs were significantly more abundant in surface sediment from M2 than from M1 and M3 ($p < 0.01$; Fig. 7). PUFAs contribute more to the TFA pool in the surface sediments of M1 and M3 than in M2 ($p < 0.01$, Fig. 7). In the surface sediments of M3 there was a higher contribution of 20:5 ω 3 compared to M2 ($p < 0.01$; Table 3).

At three centimetres depth (P3), FA composition of the sediment were different between the three sites (ANOSIM, $R = 0.476$; $p < 0.001$). The LCFAs were higher in M1 than in M2 ($p < 0.01$) and in M2 than in M3 ($p < 0.05$; Fig. 7). The most contributing MUFAs were 16:1 ω 7, 18:1 ω 9, and 18:1 ω 7 (Table 3). BrFAs showed significant difference only between M1 and M2 ($p < 0.01$; Fig. 7). PUFAs were less abundant in M1 and M2 than in M3 ($p < 0.01$ and $p < 0.05$ respectively; Fig. 7). Strong standard deviations were observed at M1 (both zones) for P3 sediments in contrast to the other two sites. These large standard deviations were caused by the strong difference in profiles between the I and the F zones of M1 (Fig. 7).

In sediments at P9 depth, the FA profiles were significantly different between the three sites (ANOSIM, $R = 0.639$, $p < 0.001$). LFCAs were particularly abundant in P9 sediments at M1 and M2 but not at M3. MUFAs were less abundant in the sediment FA profiles of M1 and M2 compared to M3 ($p < 0.05$ and < 0.001 respectively; Fig. 7). The 16:1 ω 5 ($p < 0.001$) was more abundant at M3 than at M1 and M2. BrFAs were lower at M1 compared to M2 and M3 (Fig. 7). PUFAs were less abundant in the P9 sediments of M1 and M2 than in those of M3 ($p < 0.01$; Fig. 7). Among PUFAs 18:2 ω 6 was more abundant in the P9 sediments of M3 than those of M1 and M2 ($p < 0.05$).

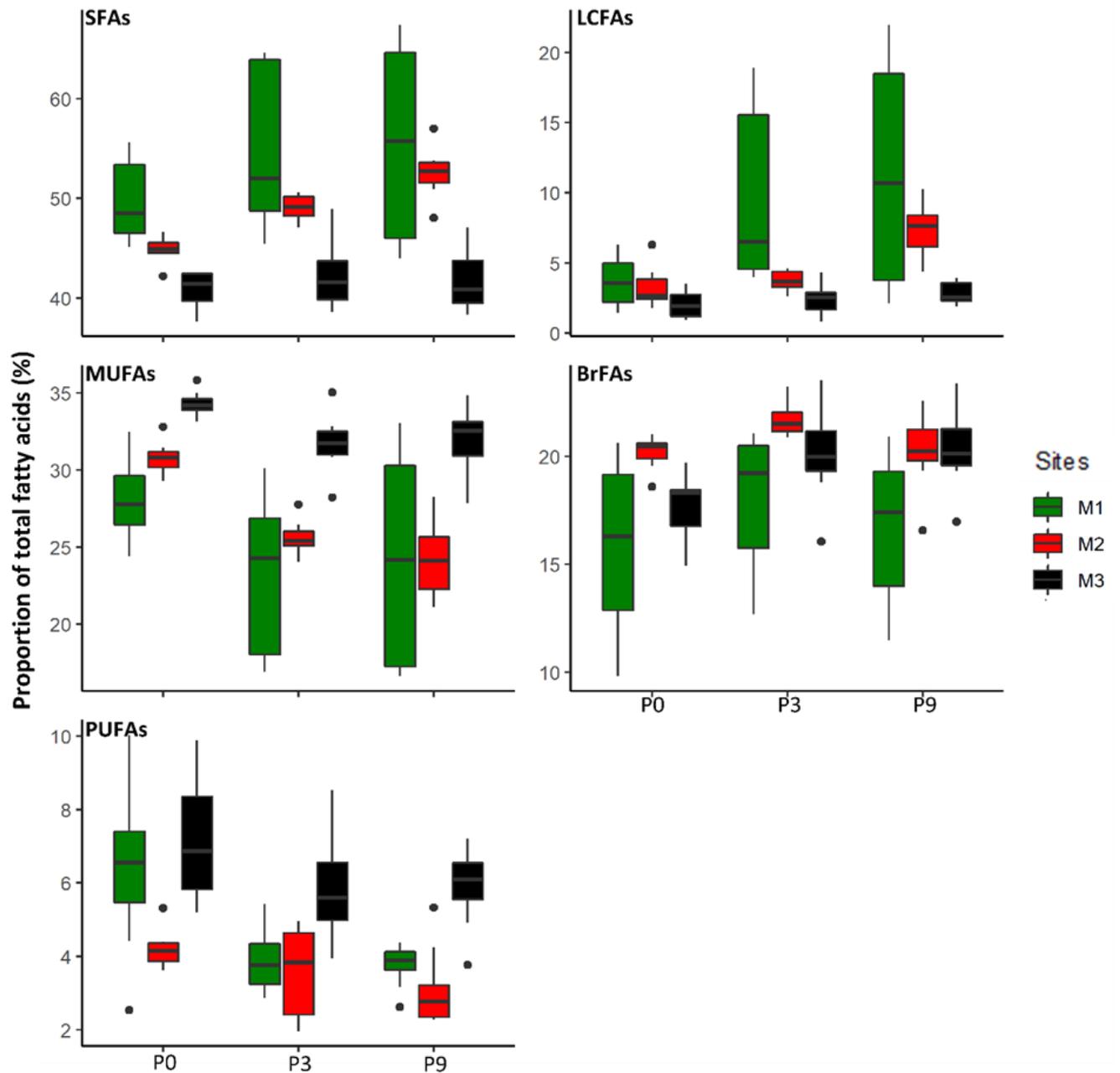


Figure 7: Contribution (% of total fatty acids) of SFAs, LCFAs, MUFAs, BrFAs and PUFAs to the total fatty acid pool in the sediments of the three mangroves (M1 in Ilha Grande Bay, M2 in Guanabara Bay and M3 in Sepetiba Bay.). Median values (horizontal solid line inside the box), 25th and 75th percentiles (lower and upper ends of the boxes), 95% confidence intervals (whiskers) and outliers (circles) are shown.

4. Discussion

4.1. Eutrophication gradient in the coast of Rio de Janeiro

Stable isotopes and fatty acids analysed in POM, SOM and mangrove leaves clearly indicate the existence of gradient of eutrophication in the three investigated mangroves in the state of Rio de Janeiro (Brazil). This gradient from M1 to M3 sites is consistent with urban occupation in the region (Table A1), as also analysed in Barroso et al. (in revision).

The high proportions of BrFA found at M3 highlight a strong bacterial (Table A2) contribution in the POM. Previous studies have shown that in the presence of wastewater, heterotrophic bacteria generate a strong recycling of nitrogen which leads to the excretion of ammonium with a depleted $\delta^{15}\text{N}$ signature in the water column that can be further incorporated in the growth of marine phytoplankton (Ke *et al.* 2019). The high contribution of microalgal material in M3 mangroves POM is demonstrated by a high ratio of 16:1 ω 7/16:0 (Mortillaro *et al.* 2012; Napolitano *et al.* 1997) together with an enriched $\delta^{13}\text{C}$ signature (Fig. 3). At site M3, these high microalgal and bacterial contributions in POM, lead to a $\delta^{15}\text{N}$ signature near 0, therefore disconnected from SOM which is characterized by enriched $\delta^{15}\text{N}$ signature of about 8 (sewage characteristic) (Fig. 3 and 4). Isotopic fractionation during nitrogen uptake (Liu *et al.*, 2013) and the preferential use of ^{14}N -rich ammonium (generated by bacterial recycling) as a nitrogen source by algae (Liu *et al.* 2013) could explain the $\delta^{15}\text{N}$ -depleted isotopic signatures of the POM at M3. Our results reveal a greater influence of untreated sewage discharge to the M3 mangrove sediments compared to M1 and M2 consistent with Barroso *et al.* (2022) based on the ratio of stanol biomarkers (coprostanol/(coprostanol+colestanol)). Urban sewage loads, enriched with nutrients, received by M3 mangroves could also trigger the growth of marine microalgae (Unger *et al.* 2013) and generate important changes in the algal community (Smith 2003). In the POM of the water column of M3, the relative abundance of 20:5 ω 3 was 3 times higher than that of 22:6 ω 3 (Table 3 and A2). This suggests that diatoms dominate dinoflagellates within the planktonic biomass unlike in the waters of the M1 and M2 sites where the proportions of these two PUFAs were comparable (Antonio and Richoux 2016; Bergamino *et al.* 2014). In general, it is accepted that eutrophication

favours dinoflagellates over diatoms (Dale 2001). However, in eutrophic waters surrounding mangroves, a dominance of diatoms over dinoflagellates was also observed (Choudhury *et al.* 2015). In particular, high nitrogen concentrations are known to promote planktonic diatom growth in mangroves waters (Hilaluddin *et al.* 2020). In the waters of the Bay of Sepetiba, Rodrigues *et al.* (2009) showed a N/P ratio of 20 during the wet season as well as high concentrations of silica. In general, diatoms are favoured over dinoflagellates in coastal waters where nitrogen and silica are not limiting (Svensen *et al.* 2007). Thus, the nature of eutrophication-related inputs as well as the recycling of nitrogen by heterotrophs bacteria could explain the difference in the phytoplankton derived fatty acids in the M3 mangrove compared to the other two sites.

In addition, the $\delta^{15}\text{N}$ signatures of sediments and leaves at the studied sites are showing a clear gradient of eutrophication (Fig. 2, Fig. 4). Because mangrove trees incorporate anthropogenic nitrogen present in the sediment porewaters, their $\delta^{15}\text{N}$ signatures can be used to identify a gradient of eutrophication locally or at a larger scale (Dugdale and Wilkerson 1986; Gritcan *et al.* 2016). Sedimentary $\delta^{15}\text{N}$ signatures are also sensitive to anthropogenic nitrogen inputs (Pérez *et al.* 2020). Accordingly, the mangrove surface sediments at M3 are the most eutrophic, followed by those of mangrove sediments at M2 and with M1 showing the most pristine conditions (Fig. 2 and Fig. 4). Barroso *et al.* (2022) also found at the same three study sites an increase in sedimentary inorganic phosphorus content from site M1 to M3. Several studies have described eutrophication in waters of Guanabara and Sepetiba Bays, where high concentrations of chlorophyll, inorganic nitrogen and phosphorus are found (Fistarol *et al.* 2015; Rodrigues *et al.* 2009). The eutrophication induced by domestic wastewater leads to an accumulation of exchangeable inorganic phosphorus in mangrove sediments (Barcellos *et al.* 2019). Although Guanabara Bay is more populated (Table A1) and eutrophic than Sepetiba Bay, because of local settings of the sampled mangroves, the M3 mangrove sampled in Sepetiba appeared more impacted by inputs of labile SOM from sewage and phytoplankton than the M2 mangrove in Guanabara Bay.

The C/N values in sediments in the inland of M1 mangrove (mean value: 19.3) are in the range of those reported in mangroves sediments under micro- to meso-tidal influence (*i.e.* Bouillon *et al.* 2003). These high values indicate a predominant input of mangrove tree material to the sediments. Indeed, sediments of inland M1 are

composed of almost pure litter and *R. mangle* fine roots. In contrast, the fringe sediments at M1 and sediments of both fringe and inland zones at M2 mangrove have lower C/N ratios, in the range of those documented for mangroves influenced by tidal deposition and river inputs (Bouillon *et al.* 2003). The C/N values at M3 are even lower, in the range of values described by Leng and Lewis (2017) for riverine POC and by Jennerjahn and Ittekkot (1997) for sediments from another mangrove of the state of Rio de Janeiro influenced by a river (Paraiba do sul). This could be due to a larger influence of sewage inputs or marine phytoplankton in sediments of M3 than in the mangroves of the two other sites. This is also corroborated by the significantly depleted $\delta^{13}\text{C}$ signatures of superficial sediments in inland mangrove ($-25,12 \pm 0,14$) compared to the coastal fringe mangrove ($-23,78 \pm 0,38$; more influenced by algal contributions) could be caused by a greater influence of urban wastewater at the inland zone, and/or of marine phytoplankton at the fringe zone.

4.2. Organic matter sources and exchange of OM between waters and mangroves sediments

At the most pristine mangrove location (M1), concentrations of C_{org} at the inland site were 3 times higher in subsurface sediments (3 and 9 cm depths) than at surface sediments (Fig. 5). At that site, we observed the presence of a dense rhizosphere of *R.mangle* in subsurface, in particular fine roots with very little silt. Root contribution was characterized by more than 3-fold higher proportions of LCFAs and 18:2 ω 6 (FAs characteristics of mangroves: Meziane *et al.* 2007; Table A2) and enriched $\delta^{13}\text{C}$ values in subsurface sediments compared to the surface ($-26.3 \pm 0.2\text{‰} > -27.7 \pm 0.1\text{‰}$). The presence of *R.mangle* fine roots explains the higher C_{org} concentrations in these sediments at 3 and 9 cm depth than in the surface sediments. Concerning the fringe M1 site, the sediment organic carbon concentration was between 3 and 7 times lower and the proportions of LCFAs and 18:2 ω 6 were 3 to 5-fold lower than at the inland site (both surface and subsurface; Fig. 5). This was apparently due to lower root density of *A. shaueriana* at the fringe compare to *R. mangle* at the inland site, as well as a larger contribution of deposited clays and silts at the fringe. This corroborates the study of Xiong *et al.* (2018) which shows a lower contribution of mangrove vegetation in mangroves near the sea than in those located inland. The sediments of fringe M1 mangrove have $\delta^{13}\text{C}$ -enriched signature compared to the inland subsurface sediments

which reveals a greater influence of marine phytoplankton in the OM. The POM at M1 was characterized by a high relative contribution of 18:1 ω 9, abundant in mangrove leaf, and $\delta^{13}\text{C}$ values close to those of mangrove leaves. This suggests an effective tidal export of mangrove-derived POM at site M1.

Concentrations of C_{org} in subsurface sediments at the inland site of M1 mangrove were 4 to 6 times higher than M2 sediments, and between 7 and 10 times higher than in M3 sediments. These lower C_{org} concentrations in the two more eutrophic mangroves when compared to the more pristine one can certainly be caused by the watersheds that convey more mineral matter *via* a higher river flow, which leads to a lower OM contribution to the sediments. In addition, the organic matter in a pristine mangrove in Ilha Grande (about 40 km of our M1 mangrove) was composed almost exclusively of mangrove material, with insignificant inputs of marine-derived organic matter (Sanders *et al.* 2008) similarly to our M1 site. This is consistent with the high contribution of LCFAs and 18:2 ω 6, the $\delta^{13}\text{C}$ values in our samples, as well as with lignin and sterol biomarkers which revealed that mangrove's subsurface sediment at M1 and M2 are richer in plant material than at M3 (Barroso *et al.* 2022). In the most eutrophic M3 mangroves, the additional OM supply was due to a contribution of phytoplankton, benthic algae, and urban sources (Pérez *et al.* 2020; Silva-Filho *et al.* 2011). Finally, river inputs rich in mineral sediments has a strong influence on C_{org} concentration by diluting it.

At high tide, as for other estuaries and bays (Bouillon *et al.* 2008b), the water columns of the three studied bays contain some POM resuspended from the mangrove forest. The presence of 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 FAs (David *et al.* 2019) in the POM samples in the creeks and channels at all sites indicates an export of mangrove organic carbon to waters (Table 2 and A2). At M2, the higher contribution of OM produced in the mangrove forest and/or of terrestrial origin is also reflected by the signature of $\delta^{13}\text{C}$ of the water column POM which is more depleted than the two other sites (M1 and M2). At M1 (fringe) and M2, the $\delta^{13}\text{C}$ values (respectively 26.7‰ and 27.1‰ on average) are typical of tidal sediments influenced by inputs from mangroves leaves (Kennedy *et al.* 2004; Pessenda *et al.* 2012) and therefore emphasize the significant contribution of mangroves carbon to the POM. The difference in $\delta^{13}\text{C}$ signature between mangrove leaves and sediments at M1 (fringe) and M2 (fringe and inland) mangroves could be the result of a mixing with marine OM but also of diagenesis of litter compounds which

leads to the enrichment in ^{13}C of the sedimentary OM (Kennedy *et al.* 2004). At M3 site, the low $\delta^{13}\text{C}$ and C/N values in sediment (Fig. 4 and 5) corroborate the significant contribution of marine phytoplankton and/or microphytobenthic OM sources.

4.3. Impact of eutrophication on organic carbon degradation in mangrove sediments

At M1, the sedimentary OM appears relatively refractory with a high proportion of LCFAs and a low proportion of algal FAs, which are respectively the most refractory and the most labile fatty acids (Camacho-Ibar *et al.* 2003). Conversely, in mangroves of the more eutrophic bays (M2 and M3) the relative contributions of algal FAs as well as the enriched ^{13}C signature suggest that SOM is more labile than at M1. Moreover, C/N values of sediments and water at M2 (~13 and 6 respectively) and M3 (~10 and 6 respectively) indicate a higher microbial contribution than at M1 in view of their low values in bacteria (C/N ~ 5; Leng and Lewis (2017)) and phytoplankton/microphytobenthos (C/N ~ 6-7; Leng and Lewis (2017)) compared to mangrove leaves (C/N~22; present study). The C/N consistently decreased from site M1 to M2 and M3 and was 1.2 and 1.6 times lower at M2 and M3 respectively than at M1 (Fig. 4) showing that when eutrophication occurs, nitrogen-rich compounds become more abundant in SOM, relative to carbon-rich compounds. Also, along the eutrophication gradient of our three study sites, FAs, ^{13}C signatures and C/N ratios consistently reveal a larger contribution in the SOM of algal and microbial material, which are more degradable, than the part derived from litters and roots in the mangrove ecosystem. Thus, in our study, the C/N decreases with lability which is consistent with the finding of Pérez *et al.* (2018b) in another mangrove of Guanabara Bay. This is also consistent with Jennerjahn and Ittekkot (1997 and 1999) who show that the C/N ratio is low in fresh planktonic biomass but high in plant material or material that has undergone degradation because N-rich compounds such as amino acids are preferentially degraded. However, the variability of the lability of N-rich compounds showed by Nordhaus *et al.* (2011 and 2017) on total hydrolysable amino acids (THAA) reveal that low C/N ratio is not necessarily an indicator of higher lability of OM. Indeed, Nordhaus *et al.* (2017) found that during a litterbag experiments in an Indonesian mangrove, THAA concentration was negatively correlated with the C/N but that the basic THAA (more reactive than other amino acids groups) were preferentially

degraded over other amino acids and that their concentration was not correlated with C/N ratio. Nordhaus *et al.* (2011) also found that crabs of various species feed preferentially on mangrove leaves with high N bioavailability (shown by THAA-N% of N) or high reactivity index (aromatic THAA/non-protein THAA) and that the food preferences of these crabs is not correlated with C/N composition. Various parameters can also influence the lability of SOM in a eutrophic mangrove such as, effluent type (Queiroz *et al.* 2020), distance from the pollution source (Queiroz *et al.* 2020), planktonic primary production (Cotovicz *et al.* 2018; Sanders *et al.* 2014) or heterotrophic activity (Davis *et al.* 2003).

The M2 mangrove was found to be moderately impacted by eutrophication. However, in both zones of M2 mangrove, SOM exhibits higher bacterial contribution than M1 and M3 as evidenced by the higher proportions of BrFAs (Mfilinge *et al.* 2003). The proliferation of these bacteria in the SOM at M2 is enhanced by the presence of labile algal OM in sediments, as indicated by the high 16:1 ω 7/16:0 ratio, acting as a substrate for their growth (Bouillon *et al.* 2004). These FAs data suggest a higher activity of bacteria at M2 mangrove than at M1 mangrove, consistent with higher CO₂ emissions to the atmosphere reported by Barroso *et al.* (2022). At the same time, M1 and M2 sediments have comparable contribution of LCFAs which indicate they have a similar contribution of refractory OM. At M2, our data suggest that bacteria degrade algal labile OM in surface sediments but do not mineralize the more refractory fraction of OM. This corroborates studies that have shown that eutrophication enhances OM sedimentation (Sanders *et al.* 2014) and at the same time enhances OM remineralization (Barroso *et al.* 2022; Chen *et al.* 2010; Jessen 2016; Martin *et al.* 2020).

The M3 was the most eutrophised site, particularly because of the sewage effluent inputs. High bacterial biomass in the POM is evidenced by the high proportion of BrFAs at M3 (Table 2), which may be attributed to sewage organic matter degraded by bacteria and fungi (Błaszczuk and Krzysko-Lupicka 2013; Kaneda, 1991). Relative contributions of fungal markers (16:1 ω 5 and 18:1 ω 9; Chen *et al.*, 2001; Meziane *et al.* 2006; Ngosong *et al.* 2012; Table A2) in the POM were not different at M1, M2 and M3 sites. In contrast, in the surface and subsurface sediments, these fungal FAs were 1.2 to 2 times more abundant at site M3 than at sites M1 and M2 (Table 3). The fact that at M3, high contribution of fungal biomarkers was measured in the SOM, but not in the POM suggests that fungal growth occurred in the sediment. Fungi degrade

complex and refractory compounds into more labile OM and thereby make OM bioavailable to bacteria (Chung and Suberkropp 2008; Ferreira *et al.* 2006). The higher CO₂ fluxes at M3 than at M1 and M2 (Barroso *et al.* 2022) can therefore be caused by the more efficient degradation of OM through the microbial loop stimulated by the higher fungal contribution through the inputs of labile organic matter (Fenchel 2008). In addition, the increase of fungal biomass at subsurface sediments could lead to a stronger degradation of low-quality OM at depth (LCFAs), contribute to increase the CO₂ effluxes. Finally, even though C_{org} concentration is lower at M3 than at M1 and M2 mainly due to the higher inputs of mineral material, the enhanced microbial loop could also to a lesser extent explain this measure. Our result reveal that coastal eutrophication results in a mixing of refractory mangrove derived SOM with labile OM from algal and sewage sources and this mixing enhances the fungal and bacterial growth and CO₂ fluxes, potentially through a priming effect particularly at the M3 site.

5. Conclusion

This study provides combined data of fatty acid markers along with $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures that characterizes the source of OM in three mangroves within the state of Rio de Janeiro. These mangroves are located along a eutrophication gradient as assessed by $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ signatures and C/N ratio in sediments, and particulate organic matter. The organic matter at the more impacted site M3 sediments was found to be supplied with greater algal or microphytobenthic biomasses than in the lesser impacted site, M1 and M2, in which mangrove production is found to be the main organic input. The SOM at M3 was more labile as indicated by the high contribution of PUFAs. Concomitantly to the algal biomass increase, biomasses of fungi were higher within the M3 sediments than at pristine M1 which suggests an enhancement of the microbial loop. In the highly impacted M3 mangrove sediments, refractory LCFAs, were in lower proportion than in the sediments of pristine site. Although the lower concentration of C_{org} at M3 than at M2 and M1 may be preliminary due to a larger input of mineral particles by rivers, it could also be promoted by a priming effect that potentially decomposes the refractory OM from the mangrove vegetation. In view of the preliminary data presented here, a better understanding of the biogeochemical mechanisms involved in this important global storage of carbon could be gained by implementing experiments under controlled conditions in which known amounts of several OM sources can be added.

Supplementary data

Table A1: Characteristics of the watershed from the studied mangroves areas (*: According to Barroso et al., submitted; minimum-maximum values ; ***: Mean values \pm standard deviation)

| Site | Site M1: Ilha Grande Bay | Site M2: Guanabara Bay | Site M3: Sepetiba Bay |
|---|-----------------------------|----------------------------|-----------------------------|
| Fringe location | 23°17'48.12"S;44°38'15.79"O | 22°41'54.55"S;43°2'8.53"O | 23°01'18.99"S;43°36'16.19"O |
| Inland location | 23°17'50.80"S;44°38'20.50"O | 22°42'12.60"S;43°1'40.50"O | 23°01'15.28"S;43°36'17.03"O |
| Watershed area* | 17.9 | 2 078.8 | 200.8 |
| Watershed population* | 2 825 | 445 610 | 1 617 538 |
| Population density* | 158 | 215 | 8 056 |
| Condition | Pristine | Moderately modified | Extensively modified |
| $\delta^{15}\text{N}$ of sediments*** | 2.6 \pm 1.0‰ | 5.7 \pm 0.5‰ | 7.6 \pm 0.6‰ |
| $\delta^{15}\text{N}$ of leaves*** | 1.1 \pm 1.6‰ | 5.6 \pm 1.4‰ | 7.3 \pm 0.4‰ |
| Dominant fringe species | A. shaueriana | L. racemose | A. shaueriana & R.mangle |
| Dominant inland species | R. mangle | R. mangle | R. mangle |

Table A2: Sources of the fatty acids' biomarkers. *Long Chain Fatty Acids : Saturated FAs > 24C ; ** BrFAs : Branched Fatty Acids (iso and anteiso)

| | Sources | Bibliography |
|-----------------------------------|--------------------------------------|---|
| LCFAs* | Mangroves trees & Terrestrial plants | Meziane et al., 2007 |
| BrFAs** | Bacteria | Mfilinge et al., 2003 |
| 16:1ω5 | Fungi | Ngosong et al., 2012 |
| 16:1ω7 | Microalgae & Cyanobacteria | Bergamino et al., 2014 Mortillaro et al., 2012 |
| 18:1ω7 | Bacteria | Mfilinge et al., 2003 |
| 18:1ω9 | Mangroves & Fungi | Meziane et al., 2007 Chen et al., 2001 |
| 18:2ω6 | Mangrove | Meziane et al., 2007 |
| 18:3ω3 | Mangrove | David et al., 2019 |
| 20:5ω3 + | Microalgae | Bergamino et al., 2014 Mortillaro et al., 2012 |
| 22:6ω3 | Microalgae | Bergamino et al., 2014 Mortillaro et al., 2012 |

Chapitre 2 : Sources, labilité, reminéralisation et stockage de carbone sédimentaire dans deux mangroves géomorphologiquement contrastées en Guadeloupe

Résumé

En Guadeloupe, des Sargasses, portées par les alizés, s'échouent massivement dans les mangroves et pourraient altérer le stockage de carbone dans ces écotones en générant un effet d'amorçage. Des marqueurs acides gras, des traceurs isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$), des flux de CO_2 et la décroissance de l'activité du ^{210}Pb et du ^{137}Cs ont été mesurés afin de déterminer l'influence des échouages de Sargasses sur la qualité, la reminéralisation et le stockage de carbone dans deux mangroves de Guadeloupe. La première (M1) est située dans une lagune protégée des alizés tandis que la seconde (M2) est localisée dans une baie recevant des Sargasses. Les résultats indiquent que ces macroalgues n'ont pas d'effet visible sur la qualité, la reminéralisation et le stockage de carbone. En effet, les acides gras et les isotopes stables montrent que la matière organique sédimentaire (MOS) de M2 est réfractaire car elle provient majoritairement des palétuviers et/ou des apports de la rivière attenante à ce site. Par ailleurs, la reminéralisation de la MOS, mesurée par accumulation de CO_2 dans des chambres pendant l'émersion, est similaire entre les deux mangroves (entre $-0,5$ et $9,3 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) et typique des mangroves proustines. Dans la mangrove M2, la densité de carbone est faible ($27,3 \pm 6,2 \text{ mg cm}^{-3}$), car la MOS se mélange avec les forts apports terrigènes, tandis qu'à M1 cette densité est forte ($69,1 \pm 9,8 \text{ mg cm}^{-3}$). Ceci indique que, contrairement à l'hypothèse des études globales, certaines mangroves en Guadeloupe sont terrigènes et non pas strictement carbonatées. Ainsi, la forte hétérogénéité spatiale rencontrée en Guadeloupe, à l'échelle du kilomètre, indique qu'une définition des types de mangroves à une échelle fine est nécessaire pour évaluer les stocks de carbone à l'échelle globale.

1. Introduction

Comme montré dans le chapitre précédent, l'évaluation de l'impact de l'eutrophisation sur les stocks de carbone des mangroves nécessite la compréhension des processus locaux de sédimentation, et en particulier celui de l'accumulation de matériel terrigène, susceptible de diminuer les concentrations de matière organique sédimentaire (MOS). En effet, les rivières apportent du matériel terrigène provenant des continents, susceptible de diluer la MOS dans les mangroves deltaïques et estuariennes (Worthington *et al.* 2020). À l'inverse, les mangroves situées dans les lagunes, peu soumises à l'influence des marées, présentent généralement de plus fortes densités de carbone (Rovai *et al.* 2018). Dans les mangroves, les taux d'enfouissement de carbone sont en moyenne de 60 g C m⁻² an⁻¹ dans les lagunes qui reçoivent peu de matériel terrigène, de 199 g C m⁻² an⁻¹ dans les deltas et de 307 g C m⁻² an⁻¹ dans les estuaires (Breithaupt et Steinmuller 2022). Ces taux d'enfouissement sont généralement calculés à partir de mesures de la désintégration des particules radioactives du ²¹⁰Pb et du ¹³⁷Cs avec la profondeur, et donc avec le temps, dans des carottes sédimentaires (Corbett et Walsh 2015). Les sédiments enfouis sont constitués d'un mélange hétérogène de matériel minéral et de MO produite localement par les palétuviers (feuilles et racines) ou apportée par la marée ou les rivières (Quadros *et al.* 2019).

La majeure partie du carbone enfoui dans les sédiments de mangroves provient des composés ligneux des feuilles et racines de palétuviers (Lallier-Vergès *et al.* 2008) car la fraction la plus labile de la MOS (microalgues, eaux usées...) est reminéralisée, c'est-à-dire transformée en CO₂, en méthane et nutriments inorganiques, par les organismes hétérotrophes benthiques (Bouillon *et al.* 2008a ; Maher *et al.* 2018). La reminéralisation est particulièrement forte dans les 10 premiers centimètres de sédiments car cette zone est partiellement drainée et oxygénée lorsque les sédiments sont émergés (Kristensen 2000). Les rejets de CO₂ sont par ailleurs dépendants de facteurs physiques (température, densité des sédiments...), chimiques (qualité de la MO, salinité...) mais aussi de la densité des galeries de crabes et des pneumatophores (Troxler *et al.* 2015 ; Barroso *et al.* 2022). Au sein d'une même mangrove, la qualité de la MO varie d'une saison à l'autre, en fonction de la densité du système racinaire des palétuviers, de la chute de litière, de l'abondance du microphytobenthos, des

crabes et de l'intensité des pluies (Tam *et al.* 1998 ; Mfilinge *et al.* 2005 ; Meziane *et al.* 2007). Par ailleurs, il est établi que l'amplitude tidale et la durée d'inondation sont des facteurs prépondérants pour le stockage du carbone dans les sédiments de mangroves (Twilley *et al.* 2018). En effet, l'intensité de l'exportation de carbone par le pompage tidal est directement liée à cette amplitude. D'autre part, les émissions de CO₂ vers l'atmosphère peuvent être favorisées par l'eutrophisation des sédiments de mangroves (eaux usées, effluents aquacoles...) (Hien *et al.* 2018 ; Barroso *et al.* 2022). La MO issue de l'eutrophisation est riche en composés labiles qui peuvent favoriser, ou limiter, la reminéralisation de la MOS réfractaire provenant des palétuviers, par un effet d'amorçage (priming effect) positif ou négatif (Gontikaki *et al.* 2015 ; Zheng *et al.* 2018). Ainsi, l'eutrophisation pourrait diminuer ou augmenter le stockage de carbone dans les mangroves.

La Guadeloupe est composée de deux îles (Basse Terre et Grande Terre) abritant 3200 hectares de mangroves réparties entre deux baies : le Petit Cul-de-Sac Marin et le Grand Cul-de-Sac Marin (Bernard *et al.* 1996 ; Taureau *et al.* 2019). Les mangroves du Petit Cul-de-Sac Marin sont exposées aux alizés et sont régulièrement sujettes à des échouages de Sargasses tandis que l'orientation du Grand Cul-de-Sac Marin (exposé Sud-Ouest) l'en préserve (Maréchal *et al.* 2017). Depuis une dizaine d'années, et surtout en saison humide (Bernard *et al.* 2022), ces macroalgues s'amassent massivement sur les côtes Guadeloupéennes, engendrant de nombreux problèmes environnementaux (Devault *et al.* 2021). Toutefois, les impacts de ces échouages sur l'accumulation du carbone, la qualité de la MOS et les flux de CO₂ à l'interface sédiment-air dans les mangroves n'ont, à notre connaissance, jamais été étudiés.

Les objectifs de ce chapitre sont : 1) de déterminer la dynamique saisonnière (saison sèche et saison humide) du carbone organique (ses sources, sa reminéralisation et son devenir) dans les sédiments superficiels des zones de front de mer et interne des mangroves Guadeloupéennes et 2) de mesurer l'effet du taux de sédimentation et des échouages de Sargasses sur la composition de la MO dans les sédiments profonds. Pour répondre à ces objectifs, l'activité radioactive du ²¹⁰Pb et ¹³⁷Cs, les signatures isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, les concentrations d'acides gras, de carbone et d'azote ainsi que les flux de CO₂ ont été mesurés dans les sédiments de deux

mangroves contrastées en Guadeloupe, l'une réputée propre dite pristine et l'autre impactée par les échouages de Sargasses.

2. Matériel et méthodes

2.1. Sites d'études

En Guadeloupe, le climat est tropical avec une saison sèche (de janvier à avril) et une autre humide le reste de l'année (de mai à décembre). La saison sèche (moyenne mensuelle : 25°C et 65 mm d'eau) est caractérisée par des températures et des précipitations plus faibles qu'en saison humide (moyenne mensuelle : 28°C et 117 mm d'eau). Le régime de marée de la région est microtidal avec un marnage moyen de 40 cm (Le Cozannet *et al.* 2021). Les vents dominants en Guadeloupe sont des vents d'est, les alizés (Fig.1).

La mangrove pristine (M1) se situe entre la Grande Terre et la Basse Terre dans la lagune de La Manche à Eau (Fig.1). L'influence minime des vents dans la Manche à Eau entraîne une faible houle et une remise en suspension limitée des sédiments. La lagune est alimentée en eau de mer par la rivière salée : un bras de mer qui relie le Petit et le Grand Cul-de-Sac Marin situés respectivement dans l'océan Atlantique et la mer des Caraïbes (Fig.1). À marée descendante, la mer des Caraïbes (Grand Cul-de-sac Marin) se vide dans l'Atlantique (Petit Cul-de-sac Marin) et apporte ainsi de l'eau à la lagune (Mantran *et al.* 2009). À marée montante, le niveau d'eau monte plus rapidement du côté Atlantique, générant un courant résiduel vers le nord, du Petit vers le Grand Cul-de-Sac Marin (Mantran *et al.* 2009). De cette manière, les eaux atlantiques se déversent dans la lagune. Cette dynamique hydrologique a pour conséquence un renouvellement moyen de 15% de l'eau de la lagune à chaque cycle de marée, avec un marnage maximal plus faible que sur les autres côtes de Guadeloupe (Mantran *et al.* 2009). De plus, aucune rivière d'eau douce ne se déverse dans cette lagune (Fig.1).

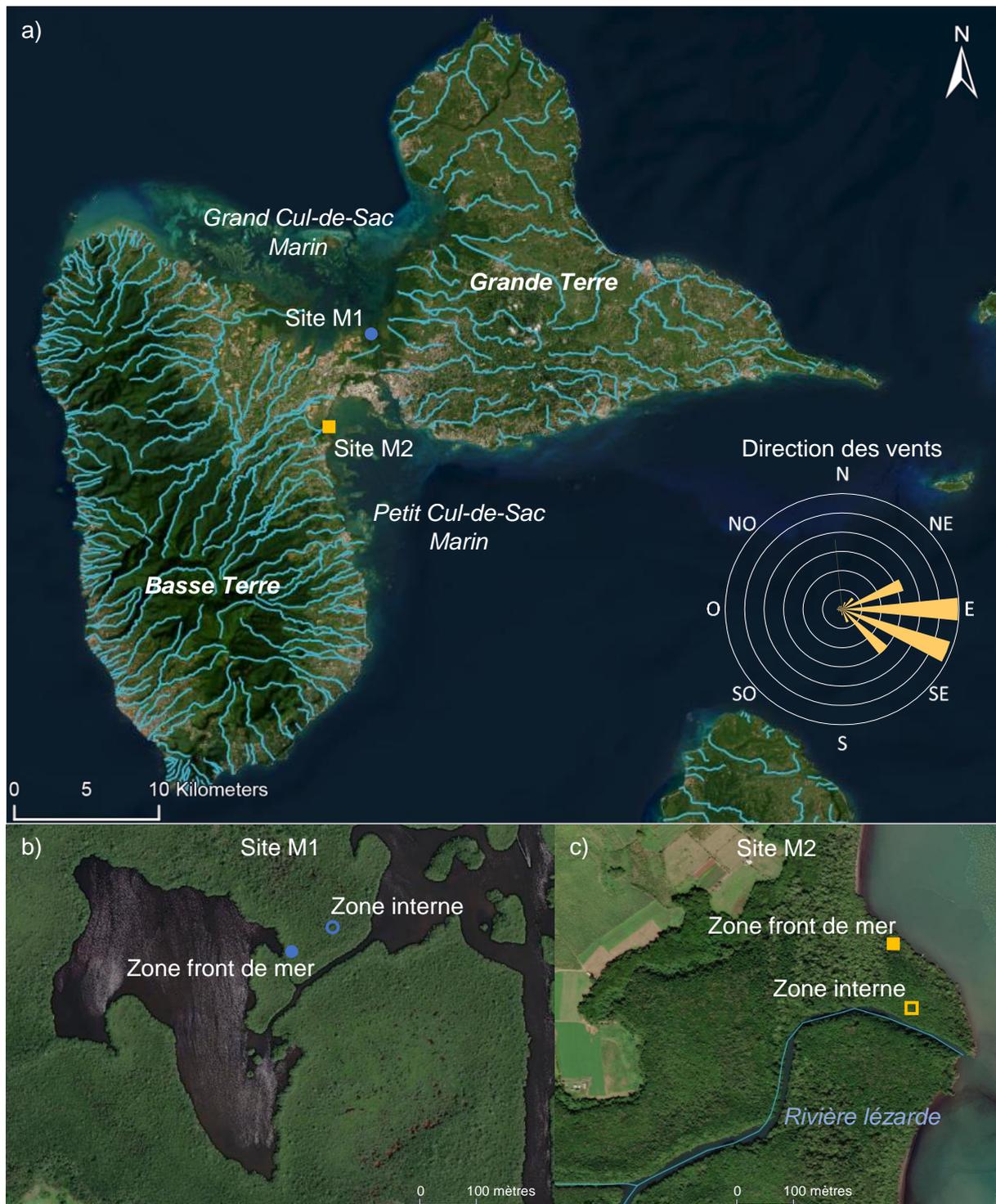


Figure 1: Cartes de la Guadeloupe, de ses cours d'eaux et de la localisation des sites M1 et M2 (a), du site M1 (b) et du site M2 (c). Les données de direction des vents proviennent de météo-France et couvrent la période 2000-2022.

La seconde mangrove (M2) est située sur l'île de la Basse Terre, dans la partie ouest de la baie du Petit Cul-de-sac Marin (Fig.1). Elle est exposée aux alizés et aux vagues provenant de l'Atlantique (Fig.1). Même si celles-ci sont freinées par l'île de la Grande Terre et arrivent sur la côte avec une plus faible énergie (Le Cozannet *et al.* 2021),

cela n'est pas suffisant pour empêcher les échouages massifs de Sargasses (Bernard *et al.* 2022). La mangrove M2 se situe sur le bassin versant de la rivière Lézarde (Fig.1). Or en Basse Terre, les cours d'eau charrient des particules minérales provenant de l'érosion des roches volcaniques constituant l'île (Lloret *et al.* 2013). En plus de ces particules minérales, la rivière Lézarde est susceptible d'apporter des résidus de pétrole et de contaminants tels que des organochlorés (Munoz *et al.* 1997 ; Cabidoche 2006).

Dans chacune des deux mangroves étudiées, deux zones distinctes par leurs végétations ont été sélectionnées (Table 1) : la zone de front de mer (F, à ~20 m de la côte) et la zone interne (I, à partir de 100-200 m de la côte). Dans la mangrove M1, l'élévation du sol de la zone de front de mer (M1F) est plus haute que celle de la zone interne (M1I). Enfin, il faut noter que la zone interne de M2 (M2I) est située dans une dépression topographique dans laquelle de nombreuses flaques d'eaux sont observées en saison humide à marée basse tandis que la zone de front de mer (M2F) est surélevée.

Table 1 : Caractéristiques des deux mangroves étudiées.

| | M1 | | M2 | |
|------------------------|--------------------------------|------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------|
| | Front de mer (F) | Zone interne (I) | Front de mer (F) | Zone interne (I) |
| Coordonnées | 16°16'41.64"N 61°33'19.03"O | 16°16'44.10"N 61°33'16.37"O | 16°12'59.56"N 61°35'14.88"O | 16°12'56.32"N 61°35'14.15"O |
| Espèces de palétuviers | <i>R.mangle</i> | <i>R.mangle</i> <i>A.marina</i> | <i>L.racemosa</i> <i>A.marina</i> | <i>R.mangle</i> |

2.2. Échantillonnage

Les échantillons ont été prélevés dans les deux mangroves en saisons sèche (21-25 février 2022) et humide (12-16 Juillet 2022). Dans chaque site les eaux du lagon/de la baie ont été prélevées puis filtrées (GF/F ; 0,7 µm ; n = 3) afin de collecter la matière organique particulaire (MOP). Dans les deux zones des deux mangroves, des feuilles de palétuviers fraîches ont été cueillies directement sur les arbres (n = 5) et des racines de palétuviers ont été récoltés en les extrayant de carottes sédimentaires (voir ci-dessous). Un « tapis » benthique de 2 cm d'épaisseur présent dans la zone de bord

de mer de la mangrove M1, a aussi été prélevé (n = 1). Dans la zone interne de M1 et à M2 (les deux zones), ce tapis n'était pas présent.

À marée basse, cinq chambres de mesure de gaz transparentes (10x10x10 cm) ont été placées sur les sédiments de chaque zone afin d'y mesurer les flux de CO₂ avec un LI-COR (LI-830) muni d'une pompe à air. Dans la zone de front de mer de M1 en saison sèche, deux autres chambres de mesures de gaz opaques (couvertes d'aluminium) ont été placées à côté de deux chambres transparentes afin de mesurer l'effet de la photosynthèse par le tapis benthique sur les flux de CO₂ à ce site. Pour ne pas prendre en compte le relargage de CO₂ par les sédiments en raison de la perturbation causée par l'insertion des chambres sur le sol, ces dernières sont déposées encore ouvertes au moins 10 minutes avant de commencer les mesures. À T0, l'air est remplacé par de l'air ambiant et la première mesure de pression partielle en CO₂ (pCO₂) est réalisée après l'homogénéisation de l'air dans la chambre. Après une heure de temps de contact, une seconde mesure de pCO₂ est réalisée dans chaque chambre avec le LI-COR. Entre deux mesures, le LI-COR est déconnecté et l'air contenu dans le volume mort du circuit est remplacé par de l'air ambiant jusqu'à revenir à une valeur de pCO₂ proche de 400 ppmv. La procédure de calcul des flux inclut d'abord une correction de pCO₂ due à cette dilution (le volume mort est estimé à 2% de celui de la chambre). Enfin, l'augmentation corrigée de la pCO₂ pendant une heure de contact est convertie en flux de CO₂ à l'aide du volume molaire du CO₂ à pression atmosphérique, de la température de l'air, de la surface et du volume de la chambre. Le nombre de pneumatophores et de trous de crabes présents sous chaque chambre utilisée est reporté. Une carotte sédimentaire de 8 cm est ensuite récoltée à l'endroit où était posée chacune des chambres de mesure de gaz. Chaque carotte (n = 5 par zone) a été subdivisée en 4 segments de 2 cm afin de mesurer leur signature isotopique et leur concentration d'acides gras. Durant la saison humide, une carotte sédimentaire de 80 cm a également été prélevée dans les deux zones des mangroves M1 et M2. Ces carottes ont été découpées sur place en sections de 1 cm afin de mesurer le taux de sédimentation, la signature isotopique et la concentration en acides gras de différentes couches sédimentaires. Les échantillons de sédiments, de MOP et de végétaux ont été congelés (-20°C) puis lyophilisés avant les analyses. Les échantillons de sédiments ont été pesés avant et après lyophilisation afin de calculer la densité sèche des sédiments (DSS).

2.3. Analyses d'acides gras

Les acides gras ont été extraits de tous les échantillons selon la méthode de Meziane *et al.* (2007) après avoir ajouté l'acide gras 23:0 comme standard interne. Brièvement, les échantillons ont été mis en poudre puis extraits dans un mélange eau:méthanol:chloroforme (2:2:2 ; v:v:v). Ces extraits ont été évaporés sous flux d'azote puis saponifiés (estérifiés) en les chauffant durant 90 minutes avec un mélange méthanol:hydroxyde de sodium (2:1 ; v:v) chauffé à 90°C. Les acides gras estérifiés ont ensuite été méthylés pendant 10 minutes en ajoutant du boron trifluoride et en chauffant à 90°C. Les acides gras estérifiés méthylés (FAME) ont été quantifiés par chromatographie gazeuse (Agilent 8890) couplée à un ionisateur de flamme. Ils ont ensuite été identifiés par chromatographie gazeuse (Agilent 8890) couplée à un spectromètre de masse (Agilent 5977B) et en comparant les temps de rétention obtenus avec ceux d'un échantillon standard (Supelco® 37). Les concentrations en acides gras ont été calculées en utilisant la concentration connue de 23:0 et en faisant l'hypothèse que tous les acides gras subissent des pertes équivalentes au cours de l'extraction. L'équation suivante permet de calculer les concentrations d'acides gras :

$$C_{FA} = \frac{A_{FA}}{A_i} \times \frac{C_i}{W_s} \times 1\mu L$$

Où C_{FA} est la concentration en acides gras ($\mu\text{g g}^{-1}$), A_{FA} est l'aire sous le pic d'acide gras, A_i est l'aire sous le pic de l'étalon interne (23:0), C_i est la concentration de l'étalon interne ($\mu\text{g } \mu\text{L}^{-1}$) et W_s est le poids de l'échantillon (g). 1 μL a été injecté.

2.4. Isotopes stables du carbone et de l'azote

Les signatures $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ainsi que les concentrations de carbone organique (C_{org}) et azote total (TN) de trois répliques des échantillons végétaux et d'un réplique du tapis benthique ont été analysés sans traitement préalable. L'analyse de la signature en $\delta^{15}\text{N}$ et de la concentration de TN des sédiments et de la MOP a été réalisée sans traitement préalable ($n = 3$). Afin de dissoudre les carbonates, les sédiments ont été plongés dans de l'acide chlorhydrique (HCl) 5% pendant 24 h, séchés à l'étuve puis replongés dans l'HCl à 5% pendant 24 h et séchés. Dans le même but, les filtres GF/F contenant la MOP ont été fumigés pendant 6 h avec de l'HCl 37%. Ce n'est qu'ensuite

que la signature $\delta^{13}\text{C}$ et la concentration en C_{org} des sédiments et de la MOP décarbonatés ont été analysés ($n = 3$).

Les échantillons ont été analysés à l'université de Californie dans le département d'analyse d'isotopes stables de Davis (Department of Plant Sciences, University of California, Davis, California) avec un analyseur élémentaire Vario EL Cube (Elementar Analysen système GmbH, Hanau, Germany) combiné avec une spectromètre de masse à ratio isotopique PDZ Europa 20-20 (Sercon Ltd., Cheshire, UK). Les résultats isotopiques sont exprimés en pour mille (‰) par rapport aux standards internationaux : VPDB (Vienna PeeDee Belemnite) pour le carbone et l'air atmosphérique pour l'azote.

2.5. Analyses des activités radioactives du ^{210}Pb , du ^{226}Ra et du ^{137}Cs

Les mesures de l'activité du ^{210}Pb , du ^{226}Ra et du ^{137}Cs ont été réalisées au laboratoire EPOC (Bordeaux) sur les sédiments des carottes longues par spectrométrie gamma avec un détecteur EGSP 2200-25-R (EURYSIS Mesures) (Schmidt *et al.* 2014). La calibration du détecteur a été réalisée en utilisant un échantillon de référence certifié (IAEA-RGU-1, -RGTh-1, et -135). L'activité est exprimée en mBq g^{-1} . L'excès de ^{210}Pb ($^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$) a été calculé en soustrayant l'activité du ^{226}Ra (élément père) à celle du ^{210}Pb (élément fils).

Le modèle d'âge des sédiments a été calculé en se basant sur l'équation suivante :

$$[^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}]_d = [^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}]_0 * e^{-d \frac{\lambda}{\text{AVS}}}$$

Où $[^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}]$ est l'excès d'activité du ^{210}Pb (mBq g^{-1}), 0 est le premier cm de sédiment, d la profondeur (cm), λ la demi-vie du ^{210}Pb (22.3 ans), et AVS le taux d'accumulation verticale de sédiments en cm an^{-1} . Le ^{137}Cs permet de confirmer cette datation car on détecte, en général, un pic d'activité de cet élément dans la couche sédimentaire affectée par les retombées d'essais nucléaires datant de 1965 (Corbett et Walsh 2015). Le taux d'accumulation massique de sédiments (AMS ; $\text{g cm}^{-2} \text{an}^{-1}$) intègre l'effet de compaction et est calculé à partir du temps de demi-vie du ^{210}Pb et du coefficient directeur de la régression $\log(^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}) \sim \text{DSS}$ cumulée.

Les taux d'accumulation de C_{org} et TN ont été calculés en multipliant l'AVS par la DSS et la concentration en C_{org} et TN. La vitesse de dégradation apparente du C_{org} (g m^{-2}

an⁻¹) a été calculée en multipliant l'AVS par la DSS moyenne et par le coefficient directeur de la régression concentration $C_{org} \sim$ Profondeur.

2.6. Analyses statistiques

Les variances des différents groupes d'échantillons, (M1 et M2 ; Zone I et F ; Saisons sèche et humide) n'étant pas homogènes, les comparaisons statistiques ont été réalisées par des tests non paramétriques (niveau de significativité de 0,05). Les différences inter-sites, inter-zones, inter-saisons et entre les sédiments de surface et subsurface ont été analysées par des ANOVA à permutation (5000 permutations résiduelles). Les corrélations ont été mesurées avec un test de rang de Spearman. Une analyse à composante principale (ACP) a été réalisée pour comprendre l'impact de la quantité et de la qualité de la MO sur les flux de CO₂ dans les sédiments des deux zones, dans les deux mangroves, durant les saisons sèche et humide.

Ces analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (version 4.0.5). Les ANOVA par permutation ont été réalisées avec le package « lmPerm » et les autres tests avec « stat ». L'ACP a été réalisée avec la package « FactoMineR ».

3. Résultats

3.1. ²¹⁰Pb : Taux d'accrétion et datation

L'activité du ²¹⁰Pb_{xs} décroît exponentiellement avec la profondeur dans les 20 premiers cm de sédiments dans les zones internes (I) des mangroves M1 et M2 (Fig.2a et c). Dans la zone de front de mer (F) de la mangrove M1, cette activité a une décroissance exponentielle avec la profondeur plus faible dans les 16 premiers cm de sédiments que dans les 15 cm suivants (Fig.2b). Dans la zone M2F, les valeurs de ²¹⁰Pb_{xs} sont sous la limite de détection. Dans les sédiments des zones M1 F et M1 I, on observe un pic d'activité du ¹³⁷Césium, respectivement à 20 et 10 cm (Fig.2a et b) de profondeur correspondant au maximum de retombées de matériel radioactif en 1964-1965, suite à des essais nucléaires (Corbett et Walsh 2015).

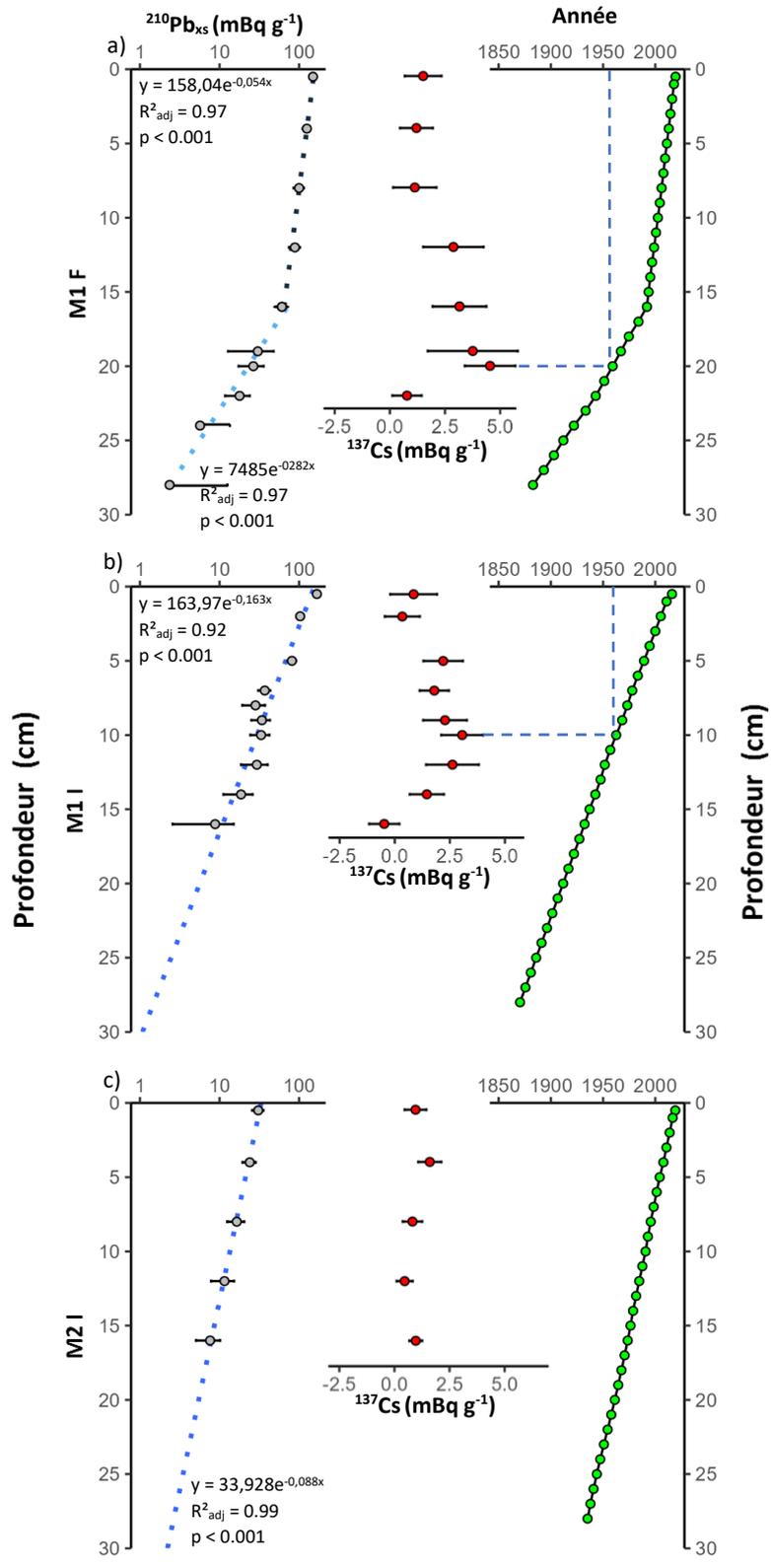


Figure 2: Profil d'activité du ^{210}Pb en excès ($^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$), du $^{137}\text{Cesium}$ et modèle d'âge (MAR) en fonction de la profondeur dans les sédiments de la zones front de mer (a) et interne (b) de la mangrove de la Manche à Eau (M1F et M1I) et de la zone interne (c) de la mangrove du Petit Cul-de-Sac Marin. Mesures sous la limite de détection dans la zone F de la mangrove impactée.

La vitesse d'accumulation verticale de sédiments (AVS) dans les 16 premiers centimètres est plus rapide dans la zone M1F que dans la zone M2I, elle-même plus rapide qu'en zone M1I (Table 2). L'AVS la plus faible est celle des sédiments profonds (16-30 cm) de M1F (Table 2). Dans les zones M1F (0-16 cm) et M2I (0-30 cm), la vitesse d'accumulation massique de sédiments (AMS) est 5 à 6 fois plus grande que dans les zones M1F (16-30 cm) et M1I (Table 2).

Table 2 : Taux d'accumulation de sédiments AVS ($cm\ an^{-1}$), AMS ($g\ cm^{-2}\ an^{-1}$) et taux d'accumulation de carbone organique ($g\ m^{-2}\ an^{-1}$). SLD : Mesures sous la limite de détection dans la zone frangeante de la mangrove impactée. SLD : Sous la limite de détection.

| Sites | Zone | Profondeur | AVS | AMS | C _{org} |
|-------|--------------|------------|-------------|----------------|------------------|
| M1 | Front de mer | 0-16 | 0,58 ± 0,05 | 105,35 ± 10,65 | 334,40 ± 48,38 |
| M1 | Font de mer | 16-30 | 0,11 ± 0,01 | 22,45 ± 1,62 | 72,35 ± 3,36 |
| M1 | Interne | | 0,19 ± 0,02 | 39,91 ± 3,92 | 127,31 ± 13,53 |
| M2 | Front de mer | | SLD | SLD | SLD |
| M2 | Interne | | 0,35 ± 0,02 | 133,08 ± 7,13 | 92,84 ± 25,92 |

La densité sédimentaire sèche est plus faible dans les sédiments de la mangrove M1 que dans ceux de la mangrove M2 ($p < 0,001$; Fig.3). Elle n'est pas différente entre les deux zones de la mangrove M1 et est plus élevée dans la zone M2F que M2I ($p < 0,01$; Fig.3).

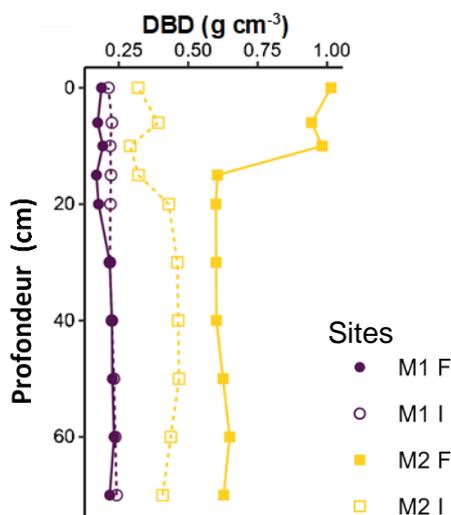


Figure 3: Profil de profondeur de la densité sédimentaire sèche (DSS) des zones de front de mer (F) et interne (I) des mangroves de la Manche à Eau (M1) et du Petit Cul-de-Sac Marin (M2)

3.2. Feuilles et racines de palétuviers

L'espèce, ou les espèces, de palétuviers dont proviennent les racines n'a pas pu être déterminée dans les deux sites aux deux saisons car plusieurs espèces étaient présentes ensemble sur les sites. Les 4 racines récoltées ont été considérées comme des répliques statistiques et les contributions relatives des acides gras à ces tissus ont été moyennées.

Quelle que soit la zone, la signature isotopique en $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles de palétuviers est plus élevée à M1 qu'à M2 ($p < 0,05$; Fig.4a). La signature $\delta^{15}\text{N}$ des feuilles de palétuviers est plus faible dans la zone M1I par rapport aux feuilles des zones M1F, M2I et M2F ($p < 0,05$; Fig.4a).

Quel que soit le site ou la zone, par rapport aux feuilles, les racines de palétuviers ont des signatures similaires en $\delta^{15}\text{N}$, plus enrichies en $\delta^{13}\text{C}$ ($p < 0,05$; Fig.4a) et un ratio C/N plus élevé ($p < 0,01$; Fig.4b). Les feuilles et les racines de palétuviers sont caractérisées par de plus fortes contributions relatives des AG 18:1 ω 9, 18:2 ω 6, 18:3 ω 3 et par la présence d'acides gras à longues chaînes ($\geq 24\text{C}$; LCFAs) (Table 3).

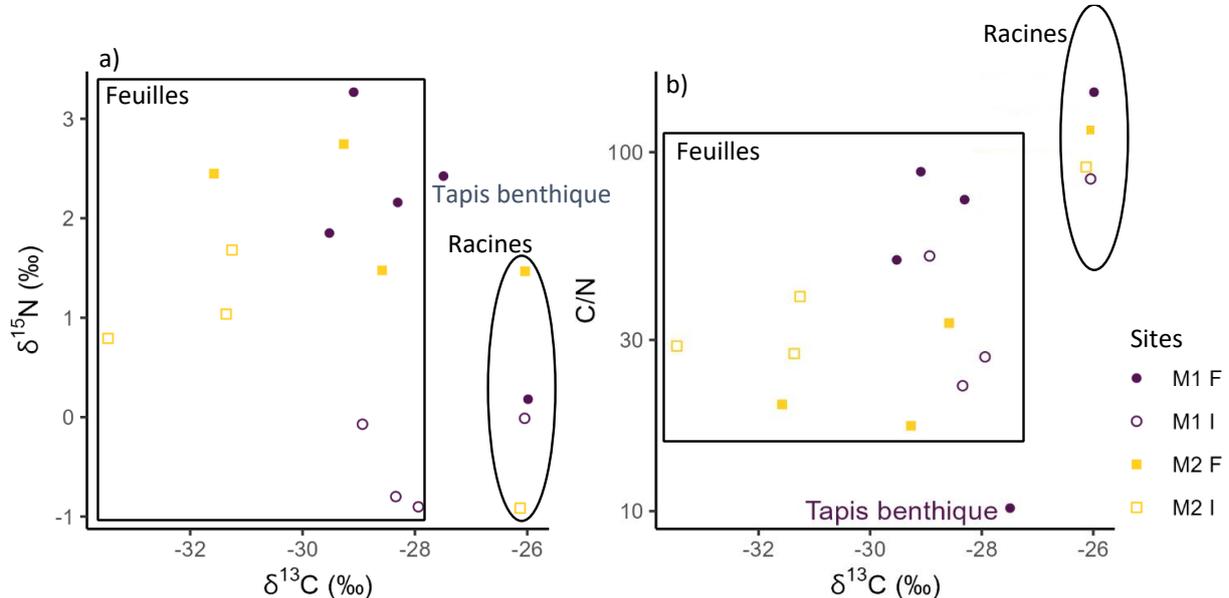


Figure 4: Signature $\delta^{15}\text{N}$ (a) et ratio C/N (b) en fonction du $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles, des racines de palétuviers (*A.germinans* et *R.mangle*) et du tapis benthique des zones de front de mer (F) et interne (I) des mangroves de la Manche à Eau (M1) et du Petit Cul-de-Sac Marin (M2).

Les signatures $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du tapis benthique filamentueux de la zone F de M1 sont similaires à celles des feuilles tandis que la valeur du ratio C/N est entre 2 et 10 fois plus basse que celle des tissus de palétuviers (Fig.4a). Ce tapis est caractérisé par

des proportions élevées de 18:1 ω 7, 18:1 ω 9, 18:2 ω 6, 18:3 ω 3 et par la présence de LCFAs mais aussi de 20:4 ω 6 et 20:5 ω 3, non présents dans les tissus de palétuviers.

Table 3: Contributions relatives (%) des acides gras dans les tissus de palétuviers (feuilles et racines) et dans le tapis benthique. SLD : Sous la limite de détection. SCSFAs : Acides gras saturés à chaînes courtes ; LCFAs : Acides gras saturés à chaînes longues ; MUFAs : Acides gras monoinsaturés ; PUFAs : Acides gras polyinsaturés ; BrFAs : Acides gras ramifiés

| | Feuilles <i>A.marina</i> | Feuilles <i>R.mangle</i> | Racines | Tapis benthique |
|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|----------------|------------------------|
| 18:1ω7 | 1,0 \pm 0,4 | 0,7 \pm 0,1 | 0,5 \pm 0,3 | 6,4 |
| 18:1ω9 | 17,8 \pm 4,2 | 16,2 \pm 1,5 | 24,7 \pm 2,8 | 3,8 |
| 18:2ω6 | 9,4 \pm 2,8 | 11,2 \pm 2,8 | 30,7 \pm 6,2 | 12,4 |
| 18:3ω3 | 35,8 \pm 2,4 | 28,7 \pm 4,7 | 8,4 \pm 1,0 | 14,3 |
| 20:4ω6 | SLD | SLD | SLD | 5,2 |
| 20:5ω3 | SLD | SLD | SLD | 3,8 |
| SCSFAs | 30,4 \pm 0,3 | 37,5 \pm 1,6 | 34,0 \pm 5,2 | 37,7 |
| LCFAs | 2,6 \pm 1,0 | 3,8 \pm 1,2 | 0,9 \pm 0,4 | 3,3 |
| MUFAs | 19,5 \pm 3,9 | 17,2 \pm 2,0 | 25,9 \pm 4,1 | 20,0 |
| PUFAs | 45,4 \pm 4,8 | 40,1 \pm 4,4 | 39,1 \pm 6,0 | 36,5 |
| BrFAs | 1,7 \pm 0,6 | 1,3 \pm 0,6 | 0,1 \pm 0,2 | 2,5 |

3.3. Matière organique particulaire

La concentration en matière en suspension (MES) dans les eaux du Petit Cul-de-Sac Marin (M2) est 6 fois plus élevée que celle des eaux de la Manche à Eau (M1) ($p < 0,05$; Fig.5a et b). À M1 et M2, on ne mesure pas de saisonnalité de la signature en $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP ($p > 0,05$; Fig.5c). Quelle que soit la saison, la signature en $\delta^{15}\text{N}$ de la MES ne varie pas entre les sites M1 et M2 (Fig.5c).

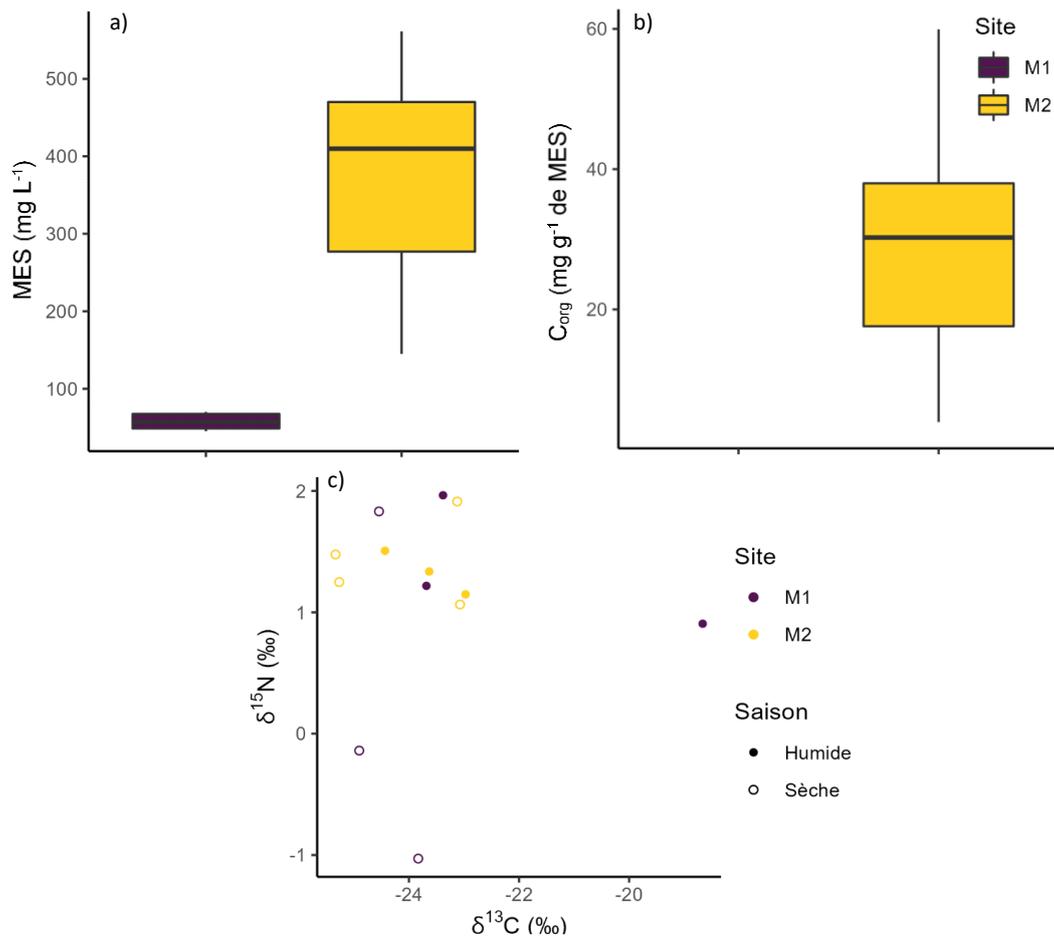


Figure 5: Boxplots de la matière en suspension (MES) (a), du carbone organique de la MES (C_{org}) (b) et $\delta^{15}N$ en fonction du $\delta^{13}C$ de la MOP (c) dans les eaux de la Manche à Eau (M1) et du Petit Cul-de-Sac Marin (M2). C_{org} de la MES sous la limite de quantification à M1

Les proportions d'acides gras saturés à chaînes courtes (SCSFAs), monoinsaturés (MUFAs), polyinsaturés (PUFAs) et des LCFAs dans les matières en suspension sont similaires entre les deux sites (pendant les saisons sèches et humides ; Fig.6). La proportion d'acides gras ramifiés (BrFAs) dans la MOP du site M2 est plus grande que celle mesurée sur le site M1 ($p < 0,05$; Fig.6d). Dans les deux sites, la contribution des BrFAs au pool total d'acides gras est plus élevée en saison humide qu'en saison sèche ($p < 0,05$; Fig.6d).

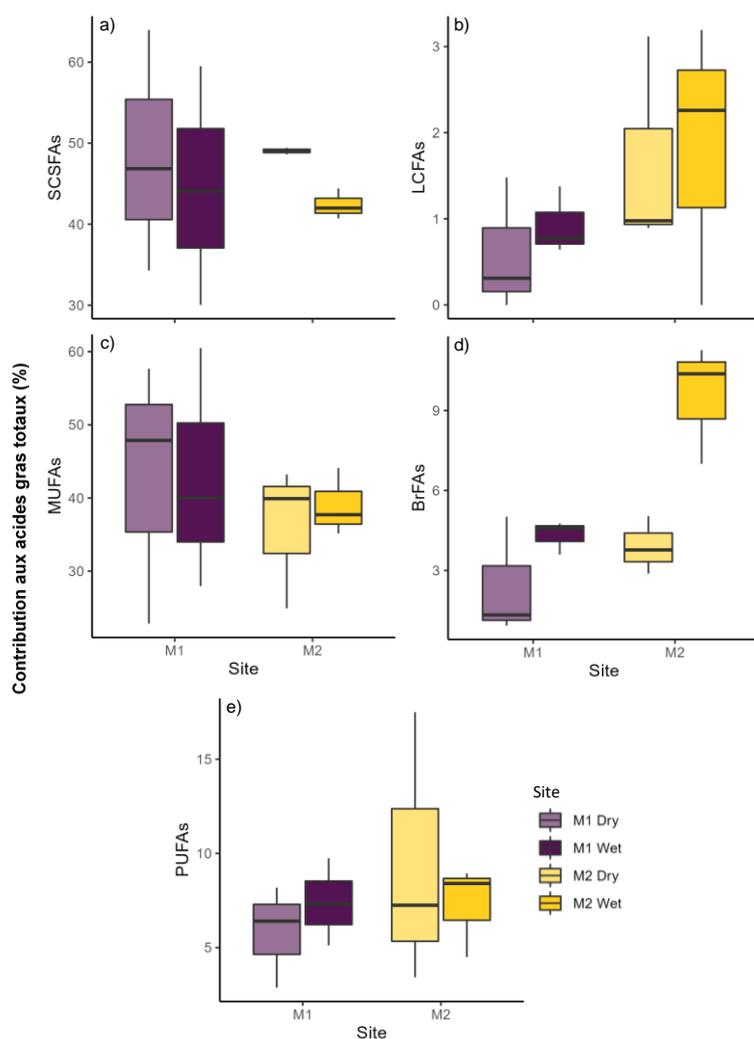


Figure 6: Contribution (% des acides gras totaux) des SCSFAs (a), LCFAs (b), MUFAs (c), BrFAs (d), et PUFAs (e) dans la matière organique particulaire de la Manche à Eau (M1) et du Petit Cul-de-Sac Marin (M2).

3.4. Sédiments superficiels

3.4.1. Isotopes

Les sédiments de surface (0-2 cm) des deux zones de la mangrove M1 collectés durant la saison humide ont une signature en $\delta^{13}\text{C}$ plus élevée que ceux récoltés dans la même mangrove durant la saison sèche et à ceux de la mangrove M2 ($p < 0,05$; Fig.7a). Il n'y a pas de différence significative entre les signatures en $\delta^{13}\text{C}$ des sédiments de surface et de subsurface (6-8 cm) des deux zones de la mangrove M1 (toutes saisons confondues), tandis que dans la mangrove M2, ces signatures sont plus enrichies en front de mer qu'à l'intérieur de la mangrove ($p < 0,05$; Fig.7a). La signature $\delta^{13}\text{C}$ des sédiments de surface de M1 est plus enrichie en saison humide

qu'en saison sèche ($p < 0,01$). Dans les sédiments de surface des deux mangroves, la signature en $\delta^{15}\text{N}$ est plus élevée dans la zone F qu'en zone I ($p < 0,05$; Fig.7a). Les ratios C/N sont significativement plus élevés dans les sédiments de surface et de subsurface dans la zone I que dans la zone F, pour les deux mangroves ($p < 0,01$; Fig.7b). Ni les saisons ni les sites n'ont d'effets sur la valeur du ratio C/N dans les sédiments de surface et de subsurface ($p > 0,05$; Fig.7b).

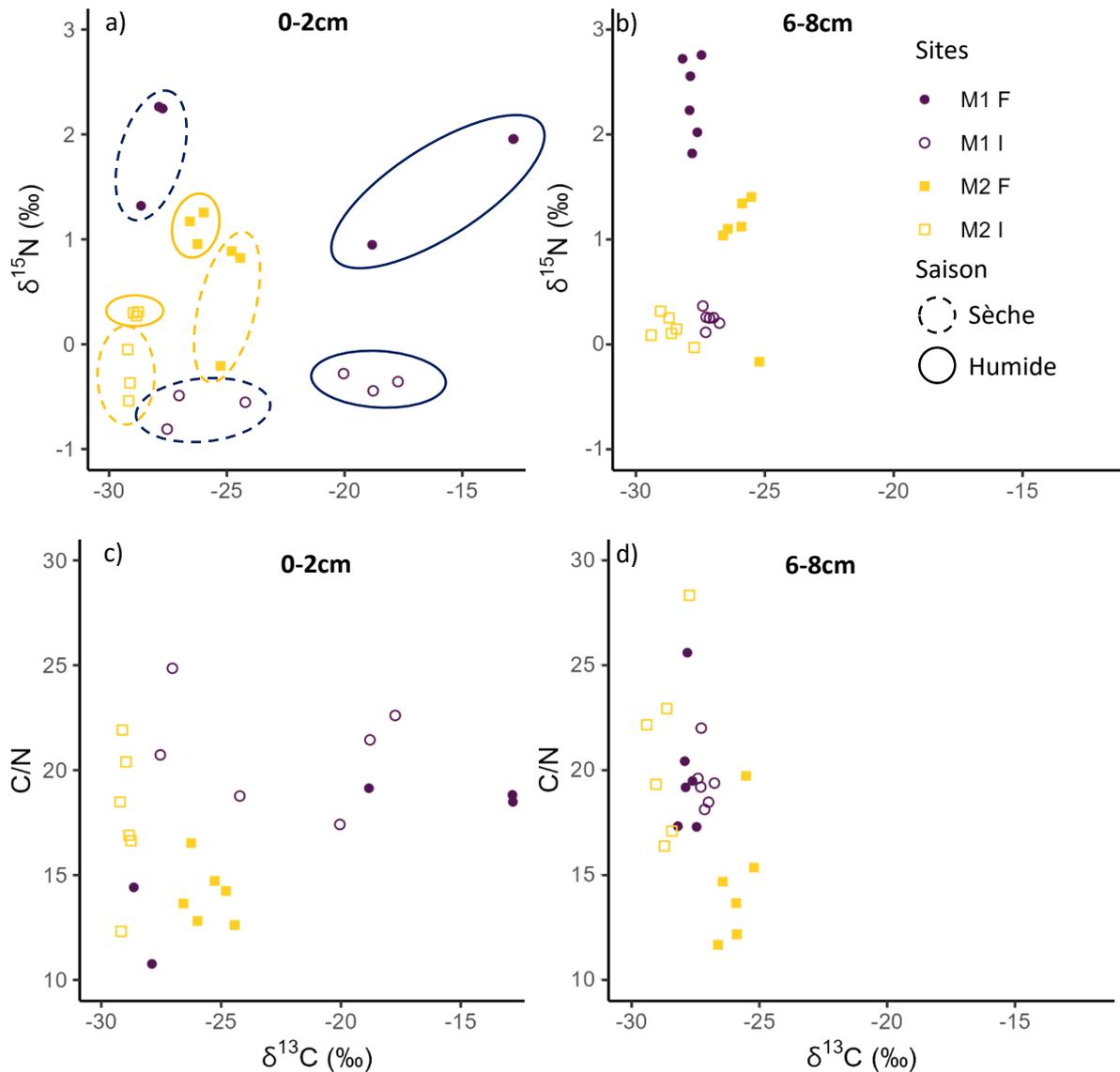


Figure 7 : $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$ (a, b) et C/N (c, d) dans les sédiments de surface (a, c) et de subsurface (b, d) des zones de front de mer (F) et interne (I) des mangroves de la Manche à Eau (M1) et du Petit Cul-de-Sac Marin (M2) pendant les saisons sèche et humide.

La concentration en C_{org} est plus élevée dans les sédiments (surface et subsurface) de M1 que dans ceux de M2 peu importe la saison ($p < 0,001$; Table 4). Quelle que

soit la saison, cette concentration est aussi plus élevée dans les sédiments de la zone I que dans ceux de la zone F dans les deux mangroves ($p < 0,01$; Table 4). À M1I et M1F, la concentration en C_{org} est plus élevée dans les sédiments de surface que dans ceux de subsurface aux deux saisons ($p < 0,05$; Table 4). Cette tendance n'a pas été observée dans la mangrove M2 ($p > 0,05$; Table 4). Dans la zone M2I, la concentration en C_{org} dans les sédiments (surface et subsurface) est plus élevée en saison sèche qu'en saison humide ($p < 0,05$; Table 4). À l'inverse, dans la zone M2F, cette concentration est plus basse en saison sèche qu'en saison humide ($p < 0,05$; Table 4).

3.4.2. Concentrations et profils d'acides gras

Dans les sédiments de surface et subsurface, tant pour les acides gras totaux (TFAs) que pour chaque acide gras pris individuellement, les concentrations sont plus élevées dans M1 que dans M2 ($p < 0,001$; Table 4).

Les concentrations en LCFAs et 18:1 ω 9 sont plus élevées dans les sédiments de la zone M1I que dans ceux de M1F. *A contrario*, la concentration en 18:2 ω 6 est plus élevée dans les sédiments de la zone M1F que dans ceux de M1I ($p < 0,01$; Table 4). Les concentrations de tous les acides gras, sauf celles de 18:1 ω 9, le 18:2 ω 6 et le 20:5 ω 3, sont plus élevées dans les sédiments de la zone M2I que dans ceux de M2F ($p < 0,01$; Table 4).

En front de mer de M1, les concentrations de tous les acides gras, sauf les LCFAs et le 20:5 ω 3, sont significativement plus élevées dans les sédiments de surface que dans ceux de subsurface ($p < 0,05$; Table 4). Plus loin dans la zone M1I, tous les acides gras, sauf les LCFAs et le 18:1 ω 9 ont des concentrations significativement plus élevées dans les sédiments de surface que dans ceux de subsurface ($p < 0,05$; Table 4). Dans la zone M2F, les concentrations de tous les acides gras des sédiments de surface et de subsurface ne sont pas significativement différentes ($p > 0,05$). Dans les sédiments de la zone M2I, seuls les BrFAs et le 18:1 ω 7 sont significativement plus abondants dans les sédiments de surface que dans ceux de subsurface ($p < 0,05$).

Dans les sédiments de M1 (I et F), les concentrations en BrFAs sont significativement plus élevées en saison humide qu'en saison sèche ($p < 0,05$). En zone M2I, les concentrations en 18:3 ω 3, LCFAs et BrFAs dans les sédiments sont plus grandes en saison sèche qu'en saison humide ($p < 0,001$; Table 4).

Table 4 : Moyenne (\pm écart type) de la concentration des acides gras ($\mu\text{g g}^{-1}$) et du carbone organique (mg g^{-1}) dans les sédiments de surface (0-2 cm) et de subsurface (6-8 cm) des zones de front de mer (F) et interne (I) des mangroves de la Manche à Eau (M1) et du Petit Cul-de-Sac Marin (M2) pendant la saison sèche (S.S.) et humide (S.H.).

SLD : Sous la limite de détection.

| | | 18:1 ω 7 | 18:2 ω 6 | 18:3 ω 3 | 20:4 ω 6 | 20:5 ω 3 | SCSFAs | LCFAs | MUFAs | PUFAs | BrFAs | TFAs | C _{org} | | |
|----|----|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------------|------------------|------------------|------------------|------------------|-----------------|-------------------|------------------|------------------|
| M1 | F | S.S. 0 | 45,9 \pm 15,5 | 35,0 \pm 35,4 | 46,7 \pm 39,4 | 14,8 \pm 13,9 | 9,7 \pm 9,0 | 158,1 \pm 88,0 | 24,7 \pm 5,4 | 110,0 \pm 46,5 | 108,5 \pm 99,7 | 45,6 \pm 8,2 | 446,8 \pm 242,9 | 239,4 \pm 36,0 | |
| | | S.S. 6 | 8,0 \pm 2,6 | 7,9 \pm 1,4 | 10,5 \pm 3,7 | 0,8 \pm 0,5 | 0,2 \pm 0,2 | 55,2 \pm 8,8 | 26,3 \pm 2,8 | 26,7 \pm 6,5 | 19,8 \pm 5,6 | 26,6 \pm 6,7 | 154,5 \pm 26,7 | 249,0 \pm 11,0 | |
| | F | S.H. 0 | 44,7 \pm 17,5 | 20,6 \pm 8,9 | 19,3 \pm 4,7 | 8,3 \pm 5,7 | 3,4 \pm 4,0 | 147,0 \pm 43,3 | 17,8 \pm 3,1 | 113,1 \pm 29,0 | 54,3 \pm 18,8 | 53,6 \pm 14,1 | 385,8 \pm 95,1 | 330,0 \pm 22,3 | |
| | | S.H. 6 | 5,0 \pm 1,5 | 6,7 \pm 3,2 | 6,7 \pm 2,9 | 0,6 \pm 0,2 | SLD | 53,1 \pm 19,4 | 22,9 \pm 4,1 | 23,7 \pm 9,4 | 14,2 \pm 4,8 | 23,6 \pm 7,9 | 137,6 \pm 44,2 | 260,2 \pm 34,6 | |
| | I | S.S. | 0 | 48,5 \pm 14,0 | 8,8 \pm 2,2 | 24,2 \pm 3,3 | 4,3 \pm 1,8 | 1,3 \pm 0,3 | 136,6 \pm 21,9 | 39,2 \pm 5,5 | 92,6 \pm 16,8 | 40,6 \pm 5,6 | 43,0 \pm 1,3 | 352,1 \pm 34,6 | 378,1 \pm 24,9 |
| | | | 6 | 5,3 \pm 2,3 | 5,6 \pm 2,3 | 10,7 \pm 2,9 | 0,9 \pm 0,8 | 0,1 \pm 0,3 | 63,1 \pm 16,3 | 36,5 \pm 10,0 | 24,6 \pm 7,3 | 18,2 \pm 4,5 | 25,9 \pm 6,9 | 168,3 \pm 42,1 | 316,3 \pm 9,4 |
| | | S.H. | 0 | 26,3 \pm 3,5 | 11,5 \pm 3,8 | 18,9 \pm 1,2 | 3,8 \pm 1,7 | 0,9 \pm 0,5 | 129,1 \pm 20,9 | 28,6 \pm 3,9 | 84,0 \pm 10,7 | 38,8 \pm 6,0 | 55,2 \pm 11,6 | 335,7 \pm 45,0 | 389,3 \pm 26,3 |
| | | | 6 | 6,7 \pm 3,1 | 8,0 \pm 3,5 | 13,2 \pm 5,6 | 1,6 \pm 1 | 0,2 \pm 0,1 | 85,8 \pm 28,2 | 35,3 \pm 6,9 | 39,1 \pm 16,2 | 24,0 \pm 10,2 | 36,3 \pm 14,2 | 220,5 \pm 63,9 | 332,3 \pm 27,8 |
| | M2 | F | S.S. 0 | 1,8 \pm 0,9 | 1,0 \pm 0,6 | 0,6 \pm 0,3 | 0,2 \pm 0,1 | 0,2 \pm 0,2 | 13,1 \pm 8,7 | 2,9 \pm 4,1 | 7,9 \pm 4,7 | 2,3 \pm 1,7 | 4,0 \pm 2,1 | 30,3 \pm 21,2 | 8,9 \pm 4,3 |
| | | | S.S. 6 | 0,7 \pm 0,4 | 0,7 \pm 0,3 | 0,4 \pm 0,2 | SLD | SLD | 8,4 \pm 1,8 | 2,0 \pm 2,3 | 4,6 \pm 0,8 | 1,3 \pm 0,7 | 2,5 \pm 1,0 | 18,7 \pm 6,5 | 10,7 \pm 5,8 |
| | | F | S.H. 0 | 1,5 \pm 1,0 | 1,3 \pm 1,3 | 1,4 \pm 1,4 | 0,1 \pm 0,2 | 0,1 \pm 0,1 | 13,8 \pm 9,2 | 4,7 \pm 2,1 | 9,9 \pm 5,2 | 3,0 \pm 2,8 | 5,8 \pm 4,4 | 37,2 \pm 22,2 | 25,0 \pm 11,5 |
| | | | S.H. 6 | 1,1 \pm 0,3 | 1,3 \pm 0,7 | 1,1 \pm 1,0 | 0,2 \pm 0,2 | 0,1 \pm 0,1 | 11,5 \pm 5,4 | 4,3 \pm 3,7 | 7,9 \pm 3,2 | 2,7 \pm 2,0 | 4,7 \pm 2,8 | 31,1 \pm 15,7 | 38,6 \pm 26,8 |
| I | | S.S. | 0 | 5,9 \pm 1,5 | 2,4 \pm 0,9 | 3,6 \pm 0,8 | 3,8 \pm 3,4 | SLD | 74,7 \pm 31,4 | 25,7 \pm 7,4 | 20,6 \pm 5,4 | 10,1 \pm 4,9 | 21,8 \pm 6,6 | 152,9 \pm 53,9 | 110,0 \pm 28,7 |
| | | | 6 | 1,1 \pm 0,3 | 1,0 \pm 0,3 | 2,1 \pm 0,4 | 0,7 \pm 0,7 | 0,1 \pm 0,3 | 27,8 \pm 10,6 | 23,8 \pm 7,8 | 7,7 \pm 1,5 | 3,9 \pm 1,4 | 10,0 \pm 2,6 | 73,2 \pm 21,4 | 79,6 \pm 14,8 |
| | | S.H. | 0 | 2,5 \pm 2,1 | 1,2 \pm 0,9 | 1,0 \pm 1,0 | 0,6 \pm 0,7 | 0,1 \pm 0,1 | 25,4 \pm 18,9 | 14,3 \pm 6,3 | 16,2 \pm 15,1 | 3,7 \pm 2,2 | 9,1 \pm 4,0 | 68,7 \pm 45,9 | 55,7 \pm 18,7 |
| | | | 6 | 1,1 \pm 0,4 | 1,6 \pm 0,7 | 1,3 \pm 0,8 | 0,2 \pm 0,1 | SLD | 15,1 \pm 5,8 | 8,7 \pm 3,8 | 8,5 \pm 4,0 | 3,2 \pm 1,5 | 7,2 \pm 2,9 | 42,8 \pm 15,5 | 49,4 \pm 8,3 |

En comparaison avec les sédiments de surface, les LCFAs contribuent 2 à 3 fois plus au pool d'acides gras totaux des sédiments de subsurface dans les deux zones de la mangrove M1 et aux deux saisons ($p < 0,001$; Fig.8). La contribution relative des PUFAs dans les sédiments de surface et de subsurface est plus élevée dans la mangrove M1 que dans ceux de la mangrove M2 ($p < 0,05$; Fig.8). La contribution de ces polyinsaturés est plus élevée dans les sédiments de surface de la zone M1F qu'en zone M1I (Fig.8a). Enfin, la proportion de PUFAs dans la zone M1F est plus élevée dans les sédiments de surface que dans ceux de subsurface ($p < 0,05$). Ce n'est pas le cas dans la zone M1I et dans aucune des deux zones de M2 ($p > 0,05$; Fig.8).

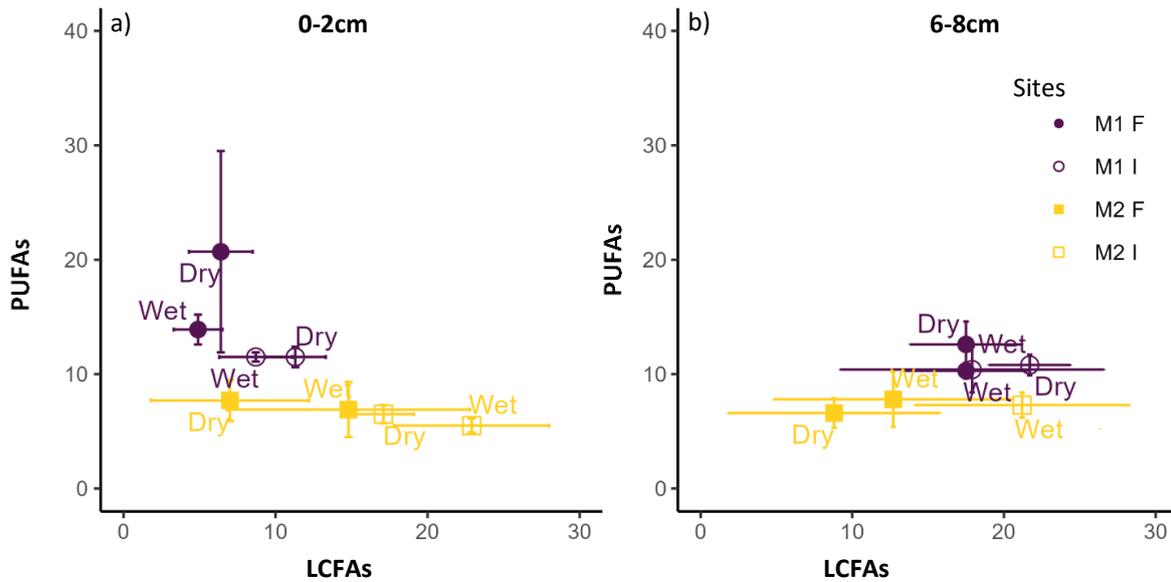


Figure 8: Pourcentage (%) d'acides gras à longue chaîne (LCFAs) vs acides gras polyinsaturés (PUFAs) dans les sédiments de surface (a ; 0-2 cm) et de subsurface (b ; 6-8 cm) des zones de front de mer (F) et interne (I) des mangroves de la Manche à Eau (M1) et du Petit Cul-de-Sac Marin (M2) pendant la saison sèche et humide.

3.5. Flux de CO₂

Les flux de CO₂ mesurés se répartissent dans une gamme allant de -0.5 à 9.3 mmol m⁻² h⁻¹ (c'est-à-dire allant de -53 à 979 g C m⁻² a⁻¹). Des flux négatifs de CO₂ sont mesurés uniquement dans la zone M1F aux deux saisons (Fig.9a et b). Sur ce site, dans les chambres opaques, les émissions de CO₂ étaient toujours positives et supérieures à celles des chambres transparentes voisines (Fig.9c). En saison sèche, dans la mangrove M1, ces flux sont plus faibles dans la zone M1F que dans la zone M1I, tandis que dans la mangrove M2, ils sont plus élevés dans la zone M2F que dans la zone M2I ($p < 0,05$; Fig.9a). En saison humide dans les deux mangroves, les flux sont plus faibles dans la zone front de mer que plus loin dans la mangrove ($p < 0,05$; Fig.9b).

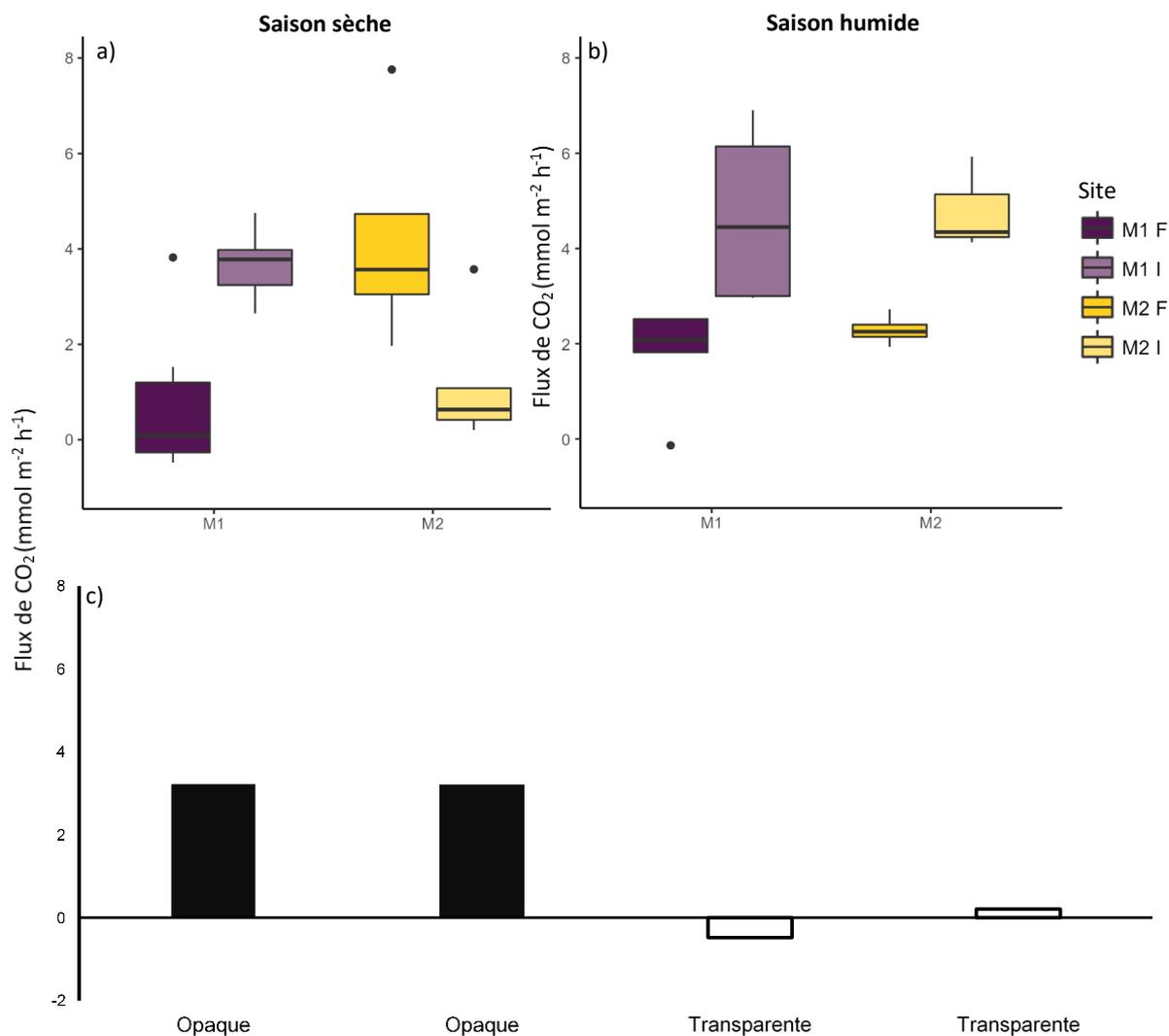


Figure 9: Flux de CO₂ (mmol m⁻² h⁻¹) en saisons sèche (a) et humide (b) des sédiments de surface vers l'atmosphère dans les zones front de mer (F) et interne (I) des mangroves de la Manche à Eau (M1) et du Petit Cul-de-Sac Marin (M2). Flux de CO₂ (mmol m⁻² h⁻¹) des sédiments de surface (c) vers l'atmosphère dans la zone F de la mangrove M1 dans des chambres opaques et transparentes placées côte à côte.

Les flux de CO₂ sont positivement corrélés au nombre de pneumatophores présents sous la chambre de mesure ($\rho = 0.47$; $p < 0,05$; Fig.10). Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 57% de la variance du jeu de données. Le premier axe (36.6% de variance expliquée) différencie les échantillons avec de hautes concentrations en C_{org}, TN, PUFAs, LCFAs et BrFAs et qui ont une signature plus élevée en $\delta^{13}\text{C}$ (à droite de la figure 10) de ceux ayant de faibles valeurs pour ces marqueurs (à gauche de la figure 10). Ce premier axe permet ainsi de discriminer les échantillons provenant de la mangrove M1 (à droite) de ceux de la mangrove M2 (à gauche). Le second axe permet de différencier les échantillons avec les flux de CO₂ élevés et des valeurs appauvries

en $\delta^{15}\text{N}$ (en haut) des échantillons avec des flux de CO_2 faibles et d'une signature $\delta^{15}\text{N}$ plus élevée (en bas ; Fig.10). Cet axe permet de mieux discriminer les deux zones de la mangrove M1 (Fig.10).

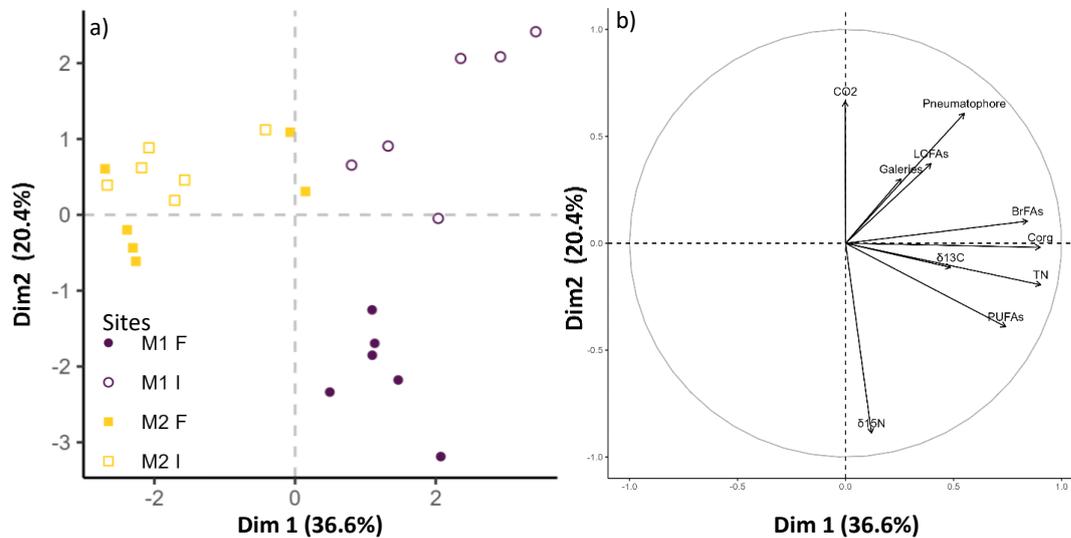


Figure 10: Graphiques des individus (a) et des variables (b) des deux premiers axes de l'ACP. Les variables : (Flux de CO_2 ; nombre de galeries de crabes et de pneumatophores sous les chambres ; concentrations en C_{org} , TN, LCFAs, PUFAs et BrFAs dans les sédiments de surface (0-8 cm) ; signatures en $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ dans les sédiments de surface des zones de front de mer (F) et interne (I) des mangroves de la Manche à Eau (M1) et du Petit Cul-de-Sac Marin (M2) pendant la saison sèche et humide.

3.6. Sédiments profonds

3.6.1. Concentrations et signatures du carbone organique et de l'azote total

Les concentrations en C_{org} et en azote total (TN) dans les sédiments de M1 sont entre 3 et 5 fois plus élevées que dans ceux de M2 ($p < 0,001$; Fig.11a et c). Dans la zone M1F, la concentration de C_{org} augmente entre 5 et 10 cm puis reste stable jusqu'à 70 cm (Fig.11a). Dans la zone M2F, deux pics de C_{org} et de TN (plus fortes concentrations) sont mesurés à 15 et 40 cm de profondeur (Fig.11a et c). Dans la zone M2I, la concentration en C_{org} est stable jusqu'à 20 cm puis diminue jusqu'à 70 cm ($p < 0,05$; Fig.11a). La concentration en TN diminue avec la profondeur dans les zones M1I et M2I ($p < 0,05$; Fig.11c). Dans la zone M1F, la concentration en TN diminue entre 0 et 5 cm puis reste stable jusqu'à 70 cm. La concentration en C_{org} n'est pas corrélée à la profondeur (coefficient de régression $\text{C}_{\text{org}} \sim \text{Profondeur}$ non significatif) ce qui suggère que la vitesse de dégradation apparente est nulle dans les deux zones de M1. À partir de 30 cm de profondeur, la vitesse de dégradation apparente dans les sédiments de la zone M2I est de $1,5 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$.

Dans la zone F de M2, les taux d'accumulation de C_{org} et de TN ainsi que la vitesse de dégradation apparente du C_{org} , n'ont pas pu être calculés car l'activité du ^{210}Pb est sous la limite de détection de nos instruments de mesure. Le taux d'accumulation de C_{org} dans les sédiments est plus élevé à M1I qu'à M2I ($p < 0,05$; Fig.11b). À partir de 20 cm, les taux d'accumulation de C_{org} et de TN sont plus faibles dans la zone M1F que dans la zone M1I ($p < 0,01$; Fig.11b et d).

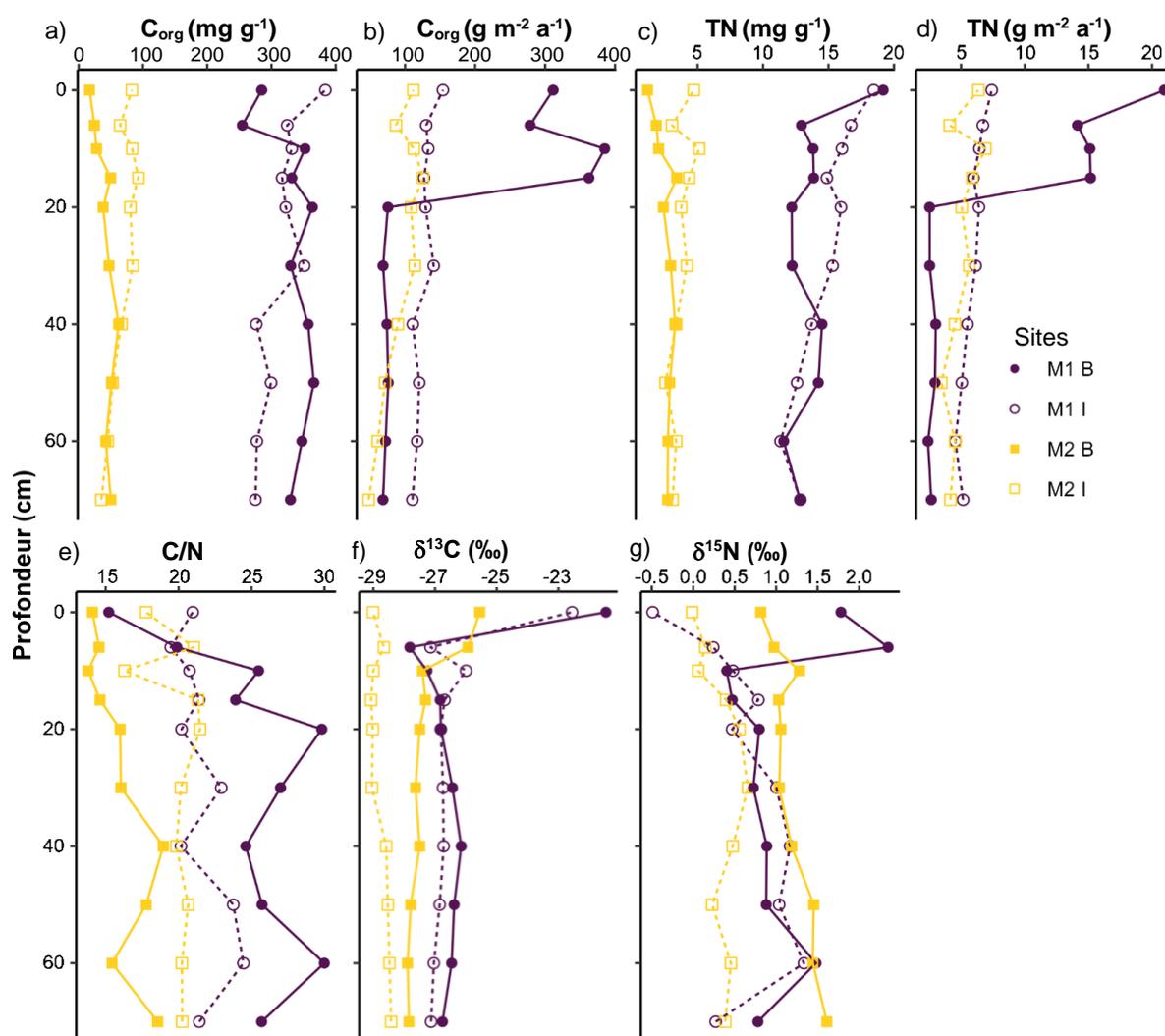


Figure 11: Profil de profondeur (a, c, f) du carbone organique (C_{org}) et (b, d, g) de l'azote total (TN) (concentration (a, b), taux d'accumulation (b, d) et signatures isotopiques (f, g)) et du rapport C/N dans les sédiments des zones de front de mer (F) et interne (I) des mangroves de la Manche à Eau (M1) et du Petit Cul-de-Sac Marin (M2). Taux d'accumulation de C_{org} et TN sous la limite de détection à M2F.

Le ratio C/N augmente dans les sédiments entre 0 et 20 cm de profondeur dans la zone F de M1 puis est stable jusqu'à 70 cm (Fig.11e). À partir de 20 cm, ce ratio est plus élevé dans les sédiments de la zone M1F que dans ceux de toutes les autres zones ($p < 0,01$; Fig.11e). Le ratio C/N n'est cependant pas significativement différent

entre les sédiments des zones M1I et M2I ($p > 0,05$; Fig.11e). La signature en $\delta^{13}\text{C}$ n'est pas significativement différente dans les deux zones de la mangrove M1 ($p > 0,05$; Fig.11f). À partir de 10 cm, la signature en $\delta^{15}\text{N}$ des sédiments est plus enrichie dans la zone M2F que dans les deux zones de la mangrove M1 ($p < 0,05$; Fig.11g). A *contrario*, cette signature est plus appauvrie dans la zone M2I que dans toutes les autres zones ($p < 0,05$; Fig.11g).

3.6.2. Acides gras

Dans les sédiments des deux zones de la mangrove M1, la concentration en PUFAs et BrFAs décroît exponentiellement avec la profondeur (régression linéaire sur le logarithme de la concentration ; $p < 0,001$; Fig.12a et c). Dans les deux zones de la mangrove M2, ces concentrations diminuent de manière linéaire avec la profondeur ($p < 0,01$; Fig.12a et c). La concentration en LCFAs augmente dans les 20 premiers cm de sédiments de la zone M1F puis diminue entre 30 et 70 cm ($p < 0,001$; Fig.12b). Dans la zone M1I, la concentration en LCFAs augmente dans les 10 premiers cm de sédiments ($p < 0,001$), puis elle se stabilise jusqu'à 18 cm avant de rediminuer entre 18 et 20 cm et de se re-stabiliser entre 20 et 70 cm (Fig.12b). Cette concentration est stable dans les sédiments de la zone M2F avec un pic de concentration à 15 cm ($p < 0,01$; Fig.12b). Dans la zone M2I, la concentration en LCFAs est stable dans les 30 premiers centimètres des sédiments puis diminue avec la profondeur jusqu'à 70 cm ($p < 0,01$; Fig.12b).

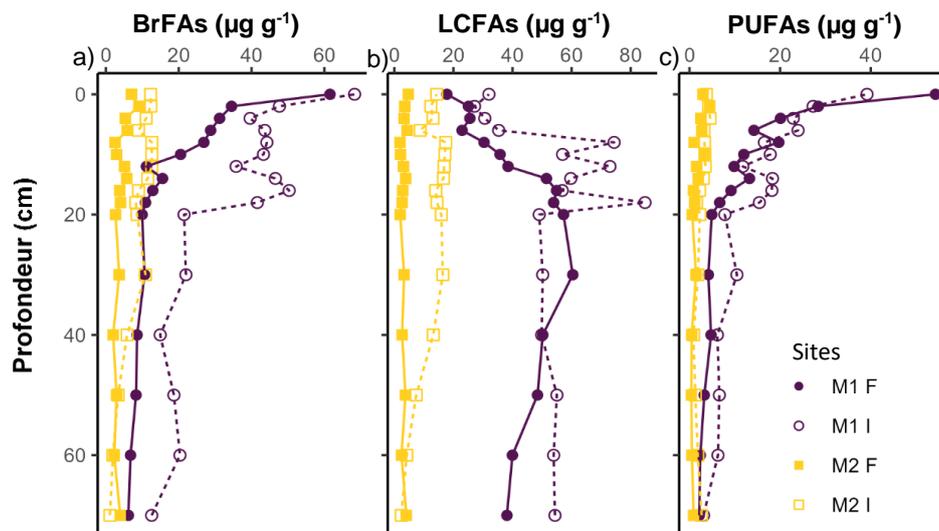


Figure 12 : Concentration ($\mu\text{g g}^{-1}$) des BrFAs (a), LCFAs (b) et PUFAs (c) en fonction de la profondeur dans les sédiments des zones de front de mer (F) et interne (I) des mangroves de la Manche à Eau (M1) et du Petit Cul-de-Sac Marin (M2).

3.7. Stocks de carbone et d'azote

La mangrove pristine (M1) stocke significativement plus de carbone que la mangrove M2 dans le premier mètre de sédiments ($p < 0,001$; Table 5). Par contre, quelle que soit la mangrove mesurée, il n'y a pas de différence de stock de carbone entre les zones de front de mer et interne.

Table 5: Densité (mg cm^{-3}) et stocks (mg ha^{-1}) de carbone et d'azote dans les sédiments des zones de front de mer (F) et interne (I) des mangroves de la Manche à Eau (M1) et du Petit Cul-de-Sac Marin (M2).

| | | $C_{\text{org}} (\text{mg cm}^{-3})$ | $C_{\text{org}} (\text{mg ha}^{-1})$ | $TN (\text{mg cm}^{-3})$ | $TN (\text{mg ha}^{-1})$ |
|-----------|---|--------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------|--------------------------|
| M1 | F | $67,4 \pm 12,9$ | 706,5 | $2,8 \pm 0,5$ | 27,9 |
| | I | $70,9 \pm 5,6$ | 693,3 | $3,3 \pm 0,4$ | 32,1 |
| M2 | F | $27,8 \pm 5,7$ | 291,9 | $1,7 \pm 0,3$ | 17,3 |
| | I | $26,9 \pm 7,0$ | 245,0 | $1,5 \pm 0,2$ | 14,3 |

4. Discussion

4.1. Des paramètres sédimentaires contrastés

Dans les sédiments de front de mer de la mangrove M1, la décroissance plus faible en surface qu'en profondeur de l'activité du $^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$ indique que les 15 premiers centimètres ont subi un processus de remaniement (Fig.2a). Le dépôt initial de cette couche a eu lieu il y a ~34 ans, ce qui correspond à la période durant laquelle l'ouragan Hugo a fortement impacté cette mangrove (Imbert *et al.* 1996). Cette surface mélangée a déjà été observée dans une mangrove de la même lagune par Crémère *et al.* (2017). Dans la zone interne de M1, le taux de sédimentation plus élevé qu'en front de mer (15-30 cm) indique que les particules sont davantage piégées. Cela est certainement dû à l'influence de la marée plus faible entraînant des exports plus faibles de matériel (Fig.2b). Dans les deux zones du site pristine (M1), les taux de sédimentation (M1F = $0,11 \text{ cm an}^{-1}$ et M1I = $0,15 \text{ cm an}^{-1}$) sont dans la gamme de valeurs mesurées dans d'autres mangroves lagunaires ou subissant peu d'apports terrigènes (Jennerjahn et Ittekkot 2002 ; Ruiz-Fernández *et al.* 2011). Cependant, ils sont entre 5 et 10 fois plus faibles que ceux calculés dans une autre mangrove située dans la Manche à Eau par Crémère *et al.* (2017). Cela est certainement dû aux variations des paramètres de sédimentation au sein de cette lagune, en raison de son hydrologie complexe entraînant des différences spatiales d'accrétion très prononcées (Mantran *et al.* 2009).

L'érosion des roches volcaniques de la Basse-Terre, générée par les cours d'eaux en Guadeloupe (Lloret *et al.* 2013), engendre un apport de matériel particulaire à proximité de M2, *via* la rivière Lézarde. Ce déversement ainsi que la remobilisation des sédiments de la baie par la houle générée par les alizés, expliqueraient les fortes concentrations de MES mesurées dans les eaux proches de la mangrove (Fig.1 et 5). À marée haute, ces eaux chargées en particules inondent la mangrove. Toutefois, dans la zone de front de mer soumise à la houle, les particules les plus fines ne se déposent pas ou peuvent être reprises par les vagues, expliquant la granulométrie de type grossier des sédiments. L'hydrodynamique locale favorise l'export des argiles qui emportent avec elles le ^{210}Pb dont les valeurs sont en conséquence sous la limite de détection au front de mer de M2 (Fig.3). En effet, le ^{210}Pb et le ^{137}Cs s'adsorbent aux argiles alors qu'ils sont peu retenus par le sable (Scudato et Estes 1975 ; Comans et Hockley 1992 ; Hooda et Alloway 1998). Les particules les plus fines sont en partie apportées jusqu'à la zone interne située dans une dépression topographique, où elles sédimentent. Ainsi, la zone interne de M2 reçoit du matériel provenant à la fois de l'île (apport fluvial par la rivière Lézarde ; Fig.1c), du front de mer et de la production de MO par la mangrove, ce qui pourrait expliquer le taux de sédimentation similaire ou supérieur (Table 2) à celui de mangroves situées dans des estuaires et recevant du matériel terrigène (Van Santen *et al.* 2007 ; Banerjee *et al.* 2012). Ainsi, la mangrove M2 peut être considérée comme appartenant au type estuarien, ce qui est contraire aux classifications des mangroves à l'échelle globale qui cataloguent toutes les mangroves guadeloupéennes dans la catégorie « carbonatée » excluant les mangroves « terrigènes » (Twilley *et al.* 2018; Rovai *et al.* 2018 ; Worthington *et al.* 2020). L'influence des apports terrigènes sur les sédiments explique les densités de C_{org} plus élevées à M1 qu'à M2 (Table 5). Ces densités (Table 5) sont respectivement dans la gamme de valeurs haute et moyenne d'autres mangroves carbonatées/lagunaires et estuariennes (Twilley *et al.* 2018 ; Rovai *et al.* 2018). Il apparaît donc que la définition des régimes sédimentaires à une échelle locale est nécessaire pour comprendre les stockages de carbone sédimentaire qui ont lieu dans cet écosystème.

4.2. Sources de la matière organique dans les sédiments de mangroves

À M1 les concentrations en C_{org} et en acides gras dans les sédiments de surface et subsurface sont élevées (Table 4), indiquant que ces sédiments constituent une tourbe organique à l'image d'autres mangroves peu impactées par la marée et les apports fluviaux (Barroso et al. 2022).

Au front de mer de M1, un tapis benthique couvrant la surface des sédiments, riche en PUFAs (Table 3) et avec un faible C/N (Fig.4b) est une source majeure de MOS en surface. En effet, dans les sédiments, la proportion de ces acides gras est élevée (Fig.8a). Les marqueurs d'acides gras ainsi que la faible valeur de C/N indiquent la présence de bactéries (BrFAs, 18:1 ω 7 ; Table 3) ainsi que de procaryotes photosynthétiques (cyanobactéries ; 18:1 ω 9) et de microalgues (20:4 ω 6 et 20:5 ω 3 ; Table 3 ; Vargas *et al.* 1998; Antonio et Richoux 2016). Ce résultat est cohérent avec ceux de Guidi-Rontani *et al.* (2014) et de Pascal *et al.* (2014) qui ont montré, dans la même mangrove, que le tapis benthique est composé principalement de bactéries oxydant le soufre accompagnées de cyanobactéries et de diatomées. Ce tapis a une signature isotopique (-27,5‰ ; Fig.4a) similaire à celle de la MO sédimentaire, ce qui suggère que les bactéries (photo- et chimio-autotrophes) qui le composent assimilent le CO₂ ou le carbone inorganique dissous provenant de la reminéralisation du carbone organique sédimentaire en dessous. De plus, des acides gras typiques des palétuviers tels que le 18:2 ω 6, 18:3 ω 3 et les LCFAs (Meziane *et al.* 2007), sont observés dans les sédiments de surface (Table 4) ce qui indique une contribution des feuilles ou des racines de ces arbres à la MOS. Ainsi, à M1F, la MOS provient d'un mélange de sources labiles (bactéries et algues/microphytobenthos) et de sources réfractaires (feuilles et racines de palétuviers).

Dans la zone interne de M1 en saison sèche, la MO des sédiments de surface (0-2 cm) a une signature isotopique $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, un ratio C/N proche des valeurs mesurées dans les tissus de palétuviers (Fig.4 et 7a et c). Cela indique que ces arbres contribuent majoritairement à la formation de la MOS, ce qui est cohérent avec ce qui est en général constaté dans les mangroves pristinnes (Bouillon *et al.* 2008a ; Barroso *et al.* 2022). Par ailleurs, les sédiments de surface et les feuilles de palétuviers de la zone interne de M1 ont des signatures $\delta^{15}N$ négatives (Fig.4a et 7a) aux deux saisons.

Lors de la fixation du N₂ atmosphérique, les bactéries diazotrophes sédimentaires assimilent préférentiellement l'isotope ¹⁴N menant à un appauvrissement de leur signature δ¹⁵N qui devient négative alors que la MO marine et d'origine anthropique est positive (Montoya 2008). Ensuite, l'azote fixé par ces procaryotes est assimilé par les palétuviers, expliquant la signature δ¹⁵N négative dans les feuilles (Fig.4a) comme cela a déjà été rapporté dans d'autres mangroves (Ganguly *et al.* 2009 ; Medina-Contreras *et al.* 2020). Donc, les apports d'azote proviennent majoritairement de l'atmosphère, soulignant par-là que la zone interne de M1 reçoit peu de nutriments d'origine anthropique et marine.

En saison humide, dans les deux zones de M1, la signature δ¹³C des sédiments de surface est plus élevée, comparée à la saison sèche, indiquant la production de MO par le microphytobenthos et/ou des apports de MOP algale par la marée (Fig.7a). Toutefois, les apports de microalgues ne varient pas saisonnièrement, comme l'indique la signature δ¹³C de la MOP (Fig.5c). Ainsi, l'enrichissement en ¹³C des sédiments de surface est probablement principalement causé par la prolifération du microphytobenthos. La consommation rapide de la MO labile par des hétérotrophes sédimentaires pourrait expliquer à la fois la prolifération bactérienne (BrFAs S.H. > S.S. ; Table 4) et l'absence de variation saisonnière du ratio C/N et de la contribution élevée des PUFAs dans les sédiments de surface (Fig.7a et Fig.8a). Cela est cohérent avec les résultats de Bouillon *et al.* (2004) qui suggèrent que le carbone produit par le microphytobenthos est rapidement transformé en acides gras bactériens.

Les apports de matériel minéral par la rivière Lézarde et la marée dans la mangrove M2 se mélangent à la MO de mangrove dans les sédiments, expliquant la teneur plus faible en C_{org} en surface et subsurface par rapport à la mangrove lagunaire (Table 4). Le même phénomène a été observé sur les sites brésiliens (Chapitre 1). Sur le site M2, les sédiments de surface et subsurface au front de mer ont des concentrations en C_{org} respectivement 5 et 3 fois inférieures à celles de la zone I et très similaires à celles de la MES (autour de 30 mg g⁻¹ ; Fig.5a). L'hydrodynamisme de ce site étant fort du fait de son exposition aux vagues, peu de matériel fin et riche en MO s'y accumule de même que les feuilles de palétuviers au sol sont poussées vers la zone interne. De plus, la signature isotopique δ¹³C de la MOS de surface et de subsurface (-25,7 ± 0,7‰ ; Fig.7a et b) est similaire à celle de la MOP (-24,0 ± 1,0‰ ; Fig.5c) au front de

mer et différente de celle des palétuviers ($-28,9 \pm 2,2\text{‰}$; Fig.4a). Ceci indique qu'il existe des échanges fréquents de MOS entre le front de mer de M2 et la baie du Petit Cul-de-Sac Marin. La présence de LCFAs (Fig.6b) caractéristiques des végétaux supérieurs (Meziane *et al.* 2007) et la signature isotopique en $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP (Fig.5c) indiquent qu'elle provient de débris de végétaux terrestres (apportés par la rivière Lézarde) et/ou de mangroves et est donc plutôt réfractaire.

Dans la zone interne de M2, la signature $\delta^{13}\text{C}$ similaire à celles des palétuviers (Fig.4a et 7a et b) et les fortes proportions de LCFAs (Fig.8) indiquent que la MOS provient principalement de ces arbres. Lors de l'échantillonnage en saison humide, des Sargasses échouées ont été observées dans la zone interne de M2 et sur les plages environnantes. Les sédiments pourraient ainsi s'enrichir en MO provenant de ces macroalgues, c'est-à-dire avec de fortes proportions de PUFAs et une valeur $\delta^{13}\text{C}$ plus élevée que celle des palétuviers (Wai *et al.* 2008). Toutefois, ces macroalgues n'ont apparemment pas d'influence significative sur la composition de la MOS de cette mangrove, comme le montrent la signature $\delta^{13}\text{C}$ ainsi que la concentration et la proportion des PUFAs inférieures à celle de M1 (Fig.7a et 8a). Cela pourrait être dû à la forte labilité des Sargasses qui sont rapidement dégradées (Wai *et al.* 2008). Toutefois, cette perte ne se traduit pas par une augmentation des flux de CO_2 par rapport aux deux zones de M1 (Fig.9a et b). Par conséquent, dans les mangroves guadeloupéennes, les échouages de Sargasses n'ont pas d'effet quantitatif sensible, ni sur la composition de la MOS, ni sur les flux de CO_2 .

4.3. Reminéralisation de la matière organique sédimentaire de surface

Dans les sédiments de M1, la MO labile de surface est dégradée au cours de son transfert vers les sédiments de subsurface, comme le montrent la diminution de la concentration et de la proportion de PUFAs (Fig.8 a et b) mais aussi de la teneur en C_{org} entre 0 et 6 cm (Table 4). L'appauvrissement en ^{13}C entre la surface et la subsurface à M1 en saison humide indique également que la MO labile est dégradée préférentiellement et n'est pas transférée vers la profondeur (Fig.7a et b). La reminéralisation rapide de cette MO pourrait expliquer l'augmentation des flux de CO_2 durant la saison humide (Fig.9b). En parallèle, la concentration des acides gras les plus réfractaires (LCFAs) est stable dans les premiers centimètres de sédiments

(Table 4), indiquant que la MO labile est préférentiellement dégradée ce qui est largement documenté par ailleurs (Canuel et Martens 1996 ; Wakeham et Canuel 2006). Ainsi, la qualité de la MO de subsurface n'est pas affectée par les changements saisonniers observés en surface (Fig.7). À M1, dans la zone de front de mer, la minéralisation de cette MO entraîne des émissions de CO₂ qui sont partiellement ou complètement compensées par la forte photosynthèse du tapis benthique engendrant des flux faibles ou négatifs de ce gaz vers l'atmosphère (Fig.9c). Dans une mangrove pristine et lagunaire, Kristensen *et al.* (2008b) ont également observé des absorptions nettes de CO₂ à la surface des sédiments. Dans la zone interne, ces flux de CO₂ sont plus élevés qu'au front de mer lors des deux saisons, en raison de l'absence de tapis benthique et de la présence de pneumatophores d'*Avicennia* (Fig.9a et b et 10). En effet, à marée basse, les lenticelles des pneumatophores sont ouvertes et génèrent des exports de CO₂ vers l'atmosphère (Kristensen *et al.* 2008b).

Au front de mer de M2, la concentration en C_{org} dans les sédiments est bien plus faible que sur le site M1, mais plus élevée en saison humide qu'en saison sèche (Table 4). En Guadeloupe, les apports d'eau douce pendant la saison humide s'accumulent dans les baies (Petit et Grand Culs-de-Sac marins) entraînant une augmentation du niveau d'inondation à marée haute, pouvant atteindre 20 cm (<https://data.shom.fr/donnees/refmar/> consulté le 05/01/2023 ; Le Cozannet *et al.* (2021)). Ainsi, les sédiments du front de mer qui sont secs en saison sèche sont plus régulièrement inondés et deviennent saturés en eau en saison des pluies. Or, dans les sédiments saturés, l'oxygène est peu renouvelé et la respiration des organismes hétérotrophes benthiques fait rapidement diminuer sa concentration (Kristensen *et al.* 2008a).

Dans la zone interne de M2, la concentration en C_{org} dans les sédiments est plus élevée en saison sèche qu'en saison humide (Table 4). À M2, le front de mer est une barrière physique qui limite l'inondation de la zone interne, en particulier lors de la saison sèche, même si ses sédiments restent saturés en eau toute l'année. Cela pourrait engendrer une augmentation de la salinité des eaux interstitielles durant la saison sèche. En effet, sans renouvellement des eaux interstitielles, ces dernières se chargent en sel par évaporation, évapotranspiration et consommation des palétuviers (Marchand *et al.* 2004). La salinité élevée des eaux interstitielles favorise aussi la formation et l'accumulation de substances humiques (Kida *et al.* 2017). Or, ces

dernières inhibent l'activité microbienne dans les mangroves et favorisent l'accumulation de C_{org} dans les sédiments (González-Farias et Mee 1988 ; Kida *et al.* 2017). Cette inhibition pourrait expliquer le flux de CO_2 faible en saison sèche, lorsque le niveau d'eau est le plus bas (Fig.9a). En saison humide, les apports d'eau douce sont plus élevés et l'eau de mélange estuarien de la rivière La Lézarde inonde la mangrove, créant des flaques quasi-permanentes dans la dépression topographique que constitue la zone interne de M2. Cette présence d'eaux saumâtres pourrait ainsi entraîner la solubilisation des substances humiques, comme cela a été observé expérimentalement par Kida *et al.* (2017), et désinhiber l'activité microbienne générant ainsi l'augmentation des flux de CO_2 en saison humide par rapport à la saison sèche dans la zone interne de M2 (Fig.9a et b). Sur d'autres sites de mangroves, il a été aussi observé que de fortes pluies entraînaient une augmentation de la reminéralisation de la MO (Taillardat *et al.* 2019 ; Matos *et al.* 2022), ce qui pourrait également expliquer les flux de CO_2 élevés en saison humide.

Les eaux de la Manche à Eau, qui abrite la mangrove M1 qui correspond plutôt à une morphologie carbonatée et lagunaire selon la typologie de Rovai *et al.* (2018), sont pauvres en MOP (sous la limite de quantification). Cette MOP provient principalement de la mangrove environnante, comme en témoignent sa signature en $\delta^{13}C$ et la présence de LCFAs (Fig.5 et 6). Le faible hydrodynamisme de la lagune et le caractère oligo/mésotrophe de ses eaux (Chlorophylle a de l'ordre de $0,9 \mu g L^{-1}$; Blanc *et al.* (2001)), font que ces faibles quantités de MOP proviennent de la mangrove, où pourtant les échanges de matériel sédimentaire sont limités, comme c'est le cas dans d'autres mangroves (Hemminga *et al.* 1994 ; Mantran *et al.* 2009). À l'inverse, les eaux du Petit Cul-de-Sac Marin (M2) sont chargées en particules en suspension et en MOP, particulièrement pendant les épisodes venteux qui remettent en suspension des sédiments de cette baie peu profonde. Au vu de la topographie de la mangrove M2 (surélévation puis dépression), il apparaît que les particules les plus fines et la majorité de la MOP sont piégées dans la zone interne tandis que les particules grossières se déposent au front de mer.

4.4. Stockage de carbone dans les sédiments profonds

Sous les dix premiers centimètres de sédiments où a lieu une intense activité diagenétique, la MOS est considérée comme stockée à plus long terme, même si des processus de dégradation lents ont toujours lieu (Lallier-Vergès *et al.* 2008). Sur le site M1, la dégradation de la portion labile de la MOS constatée en surface se poursuit dans les 20 premiers centimètres de sédiments, comme le montre la diminution de la concentration en PUFAs (Fig.12c). Dans une mangrove de la même lagune, Crémière *et al.* (2017) ont montré que la MO était oxydée principalement par des bactéries sulfatoréductrices dans les 20 premiers centimètres qui ainsi appauvrissent le milieu en sulfates. En même temps que cette diminution en PUFAs, on observe une baisse de la biomasse bactérienne (BrFAs ; Fig.12a), indiquant que cette dernière est dépendante de la disponibilité d'oxydants et de MO labile. En parallèle, la rhizosphère devient de plus en plus dense avec la profondeur, ce qui explique l'augmentation de la concentration en LCFAs (Fig.12b). Sous 20 cm, la quantité et la qualité de MOS varient peu avec la profondeur (Fig.11a et 12b et c), indiquant qu'elle est faiblement dégradée car les sulfates sont peu présents, comme l'ont montré Crémière *et al.* (2017) dans une autre mangrove de la Manche à Eau située à une centaine de mètres. En effet, quand ces oxydants ne sont plus disponibles, la MO est minéralisée lentement par des méthanogènes (Froelich *et al.* 1979). Ainsi, au site M1, cette faible dégradation est compensée par la production de racines et/ou l'enfouissement de la litière, ce qui explique l'absence de dégradation apparente du C_{org} . Par ailleurs, Lallier-Vergès *et al.* (2008) ont supposé que la saturation en eau constante pourrait expliquer la préservation exceptionnelle de la MO dans les sédiments des mangroves du Grand Cul-de-Sac Marin.

Les taux d'accumulation de C_{org} et de TN, très élevés dans les 15 premiers centimètres des sédiments du front de mer de M1, sont le reflet de l'apport de MO de la surface vers la profondeur dans la couche de mélange (Fig.11b et d ; Voir 4.1). Le mélange de cette couche par de la bioturbation pourrait fortement impacter la capacité de stockage de carbone des mangroves comme l'a suggéré Bernardino *et al.* (2020). Le taux d'accumulation de C_{org} du front de mer, calculé dans les sédiments plus profonds (20-70 cm), est de $72,3 \text{ g m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Fig.11b) et est plus faibles que dans la zone interne ce qui a également été constaté par Crémière *et al.* (2017) dans un autre site de la

Manche à Eau. L'accumulation de C_{org} dans les sédiments est 5 fois plus lente à M1 que dans la mangrove étudiée par Crémière *et al.* (2017), cette dernière recevant certainement plus de sédiments minéraux. Ces derniers, en se mélangeant à la MO mèneraient à la concentration en C_{org} entre 2 et 10 fois plus faible dans les sédiments prélevés par Crémière *et al.* (2017) que dans ceux de M1 (Fig.11a). Ainsi, les stocks de C_{org} élevés à M1 résultent de la faible sédimentation minérale à ce site.

Au front de mer de M2, des discontinuités de profil de C_{org} et TN sont mesurées à 15 et 40 cm de profondeur (Fig.11a et c). Or, cette mangrove est fortement exposée à la houle, en particulier durant les ouragans tropicaux (Krien *et al.* 2015). Malheureusement, du fait de la mesure trop basse de ^{210}Pb , nous n'avons pas pu dater les sédiments du front de mer. Toutefois, si on se fie à la chronologie obtenue pour la zone interne, la première discontinuité pourrait dater de ~1977 et la seconde de ~1909 (Fig.2c). Or, en 1979 l'île de la Basse-Terre a subi de fortes houles liées à l'ouragan David alors qu'en 1909, un autre ouragan avait également eu lieu (Morell 1990 ; Desarthe 2015). L'exposition régulière de la zone F de M2 à de tels événements pourrait augmenter ponctuellement sa capacité à stocker du carbone. En effet, les pics de C_{org} et TN pourraient correspondre à des apports massifs de MO et de nutriments durant les événements cycloniques qui favoriseraient la production de biomasse racinaire par les palétuviers, comme cela a déjà été observé dans d'autres mangroves (Smoak *et al.* 2013). Sur nos sites, cette MO provient principalement de palétuviers comme le montre la signature $\delta^{13}C$ (Fig.11f), semblable à celle des feuilles et des racines de ces arbres, et le maximum de concentration en LCFAs à 15 cm (Fig.12b). On n'observe pas de pics de ces acides gras à 40 cm, ce qui pourrait indiquer que la MO la plus labile a été presque entièrement dégradée à cette profondeur (Fig.12b).

L'effet des ouragans n'est pas visible dans la zone interne de M2, suggérant qu'elle est protégée des événements cycloniques par le front de mer (Fig.11). Dans cette zone, les concentrations en C_{org} , TN sont faibles et stables jusqu'à 30 cm (Fig.11a et c), tandis que la signature isotopique du $\delta^{13}C$ (Fig.11e) est proche de celle des palétuviers et que les LCFAs sont abondants (Fig.12b). Cela pourrait indiquer que dans les 30 premiers cm de sédiments, la MOS est majoritairement composée de racines et de feuilles de palétuviers. Malgré les observations d'échouage de Sargasses sur ce site, aucun traceur dans le sédiment n'indique une contribution de

ces macroalgues au pool de C_{org} . La pénétration de l'oxygène dans les sédiments, *via* les interstices autour des racines, permet de créer un environnement favorable pour le développement de micro-organismes à ces profondeurs (McKee *et al.* 1988 ; Gomes *et al.* 2010). Ceci pourrait expliquer la corrélation entre les concentrations de BrFAs et de LCFAs dans la zone I de M2 (Fig.12a et b). Ainsi, le taux d'accumulation de carbone élevé dans les 30 premiers cm (Fig.11b) reflète l'équilibre entre la production racinaire des palétuviers, l'enfouissement de litière et la croissance bactérienne d'un côté et la dégradation microbienne de l'autre. Dans les sédiments entre 30 et 70 cm, les concentrations en C_{org} , en LCFAs et en BrFAs diminuent avec la profondeur (Fig.11a, 12a et b) ce qui montre que seuls les composés les plus réfractaires (lignine, cellulose...) demeurent dans la MOS, tandis que la fraction labile est dégradée (acides gras...). Donc, dans ces sédiments, la diminution du taux d'accumulation souligne la dégradation du C enfoui et l'absence ou la faible production de biomasse racinaire.

Dans le site M1, les taux d'accumulation de carbone sont dans la gamme de valeurs hautes mesurées dans les mangroves lagunaires, indiquant que la MO est enfouie plus rapidement que dans la plupart des mangroves du même type (Table 6). À l'inverse, la MO est enfouie plus lentement à M2 que dans la majorité des mangroves estuariennes (Table 6). Toutefois, les valeurs rapportées par Breithaupt et Steinmuller (2022) dans les mangroves estuariennes et lagunaires ont des écarts-types élevés (Table 6) ce qui indique que bien que la typologie des mangroves soit pertinente à l'échelle globale, des différences d'accumulation sont causées par les processus locaux qui influencent l'enfouissement (sédimentation, production primaire, reminéralisation...). La reminéralisation génère des flux de C vers l'atmosphère quatre fois plus élevés que l'accumulation de carbone dans les zones internes de M1 et M2, à l'image de ce qu'a rapporté Alongi (2022) dans une synthèse bibliographique pour les mangroves au niveau mondial (Figure 6 du chapitre 1). Ces émissions de CO_2 ne sont pas significativement différentes entre les deux sites et sont dans la gamme de valeurs mesurées dans des mangroves partout dans le monde (Table 6). Toutefois, au sein d'une même mangrove, les gammes de valeurs sont larges car de nombreux facteurs impactent les émissions de CO_2 . Parmi ces facteurs, ce chapitre met en avant la présence de producteurs primaires en surface, la présence de pneumatophores, la salinité et le taux de carbone. Dans leur synthèse bibliographique, Marchand *et al.* (2022) soulignent que l'abondance d'accepteurs d'électrons, l'activité microbienne et

la concentration en oxygène sont corrélées positivement avec les émissions de CO₂. À l'inverse, la présence d'un biofilm limite ces émissions, d'une part en agissant comme une barrière physique qui retient le CO₂ dans les sédiments et d'autre part, car une partie des organismes le composant sont photoautotrophes (Marchand *et al.* 2022). Dans les sédiments profonds de la zone interne de M2, la dégradation apparente est entre 200 et 900 fois plus faible que les émissions de CO₂ à l'interface air-sédiments, ce qui confirme qu'en profondeur la dégradation de la MO est bien plus lente qu'en surface certainement car le milieu est anoxique.

Table 6 : Comparaison des flux de carbone (g C m⁻² an⁻¹) dans les deux mangroves étudiées dans ce chapitre avec ceux présents dans la littérature. Les données sont présentées ainsi : moyenne ± écart type (minimum-maximum). La géomorphologie des mangroves est donnée d'après la classification de (Worthington *et al.* 2020)

| Localisation | Géomorphologie | Emission de C via le CO ₂ | Accumulation C _{org} | Dégradation apparente | Référence |
|-----------------------------|----------------|--------------------------------------|-------------------------------|-----------------------|--------------------------------|
| M1F | Lagunaire | 129,4 ± 152,9 (-50,6-402,1) | 334,4 ± 48,4* 72,3 ± 3,4** | Nulle | Cette étude |
| M1I | Lagunaire | 475,1 ± 204,3 (278,7-928,2) | 127,3 ± 13,5 | Nulle | Cette étude |
| M2F | Estuarienne | 410,1 ± 278,6 (203,4-952,3) | SLD | SLD | Cette étude |
| M2I | Estuarienne | 346,5 ± 322,2 (21,3-981,1) | 92,8 ± 25,9 | 1,5 | Cette étude |
| Brésil (M1 ^b) | Lagunaire | 578,9 (305-1178) | | | Barroso <i>et al.</i> 2022 |
| Brésil (M2 ^b) | Estuarienne | 1 094,2 (473-3283) | | | Barroso <i>et al.</i> 2022 |
| Brésil (M3 ^b) | Estuarienne | 1 578,2 (715-5587) | | | Barroso <i>et al.</i> 2022 |
| Divers | Non disponible | (-94,7- 1125,0) | | | Lovelock <i>et al.</i> 2014 |
| Chine | Estuarienne | (136,6- 2340,8) | | | Jin <i>et al.</i> 2013 |
| Thaïlande | Estuarienne | (172,7-366,2) | | | Poungparn <i>et al.</i> 2009 |
| Tanzanie (F) | Lagunaire | 201,7 ± 48,2 | | | Kristensen <i>et al.</i> 2008b |
| Tanzanie (I) | Lagunaire | 197,3 ± 39,5 | | | Kristensen <i>et al.</i> 2008b |
| Guadeloupe (F) ^a | Lagunaire | | 396 ± 111 | | Crémière <i>et al.</i> 2017 |
| Guadeloupe (I) ^a | Lagunaire | | 199 ± 35 | | Crémière <i>et al.</i> 2017 |
| Global | Lagunaire | | 62,3 ± 147,3 | | Breithaupt et Steinmuller 2022 |
| Global | Estuarienne | | 198,9 ± 212,7 | | Breithaupt et Steinmuller 2022 |

* : 0-16 cm

** : 16-30 cm

^a : Site situé dans la manche à eau à 100 m de M1

^b : Mesures réalisées aux mêmes sites que ceux étudiés au chapitre 1 : médiane (min-max)

5. Conclusion

Ce travail de recherche avait pour objectif de déterminer l'éventuel impact des échouages de Sargasses sur le stockage et les stocks de carbone dans des mangroves guadeloupéennes à l'aide de marqueurs de la MO que sont les acides gras ainsi que de signatures isotopiques naturelles (^{226}Ra , ^{210}Pb , ^{137}Cs , $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$). En dépit du fait que les Sargasses échouent régulièrement sur le site M2, l'impact de ces algues sur les stocks de carbone mais aussi sur la qualité, la dégradation et l'enfouissement de la MO, n'a pas pu être clairement établi. En effet, pour tous ces paramètres, les différences entre la mangrove pristine (M1) et celle dans laquelle les Sargasses viennent s'échouer, sont principalement causées par la géomorphologie, sédimentologie, hydrologie et microbiologie. D'abord la MO présente dans les sédiments de la mangrove M2, qui potentiellement piège des Sargasses, provient principalement de la production par les palétuviers et/ou des apports de la rivière attenante à ce site et est donc majoritairement réfractaire. De plus, la reminéralisation en surface y est fortement impactée par les apports d'eau douce lors de la saison des pluies. Cette mangrove reçoit plus de matériel minéral que la pristine M1 ce qui a pour conséquence de diminuer la concentration de carbone organique. Finalement, ce travail souligne l'importance primordiale d'évaluer finement les paramètres locaux qui contrôlent le stockage de carbone dans les mangroves afin de mettre en évidence les spécificités de chaque site. Il souligne aussi la nécessité de prendre en compte la géomorphologie avec un niveau de détail encore plus fin que ce qui a été fait jusqu'ici.



Section B : Expérience en mésocosmes

Chapitre 3 : Crabs and microbial feeding shifts due to *Sargassum* beaching on mangrove sediments enhance blue carbon storage

Résumé

L'accumulation nette de carbone dans les mangroves dépend fortement de la quantité et de la qualité de la matière organique (MO) fournie aux sédiments, y compris la MO transportée par les eaux côtières comme les Sargasses. Des mésocosmes simulant les marées ont été utilisés pour évaluer l'effet de l'eutrophisation par les thalles de *Sargassum spp.* des sédiments de mangrove. La concentration et la signature $\delta^{13}\text{C}$ des acides gras (AG) et du carbone organique ainsi que les flux de CO_2 entre les sédiments et l'air ont été utilisés pour suivre l'évolution de la quantité et de la qualité de la MO sédimentaire (SOM) dans la couche supérieure de 10 cm. L'ajout des Sargasses a conduit à une dégradation préférentielle de la fraction labile de la MO de ces macroalgues ($\delta^{13}\text{C} = -17,7\text{‰}$ et forte concentration en AG essentiels) et des feuilles de palétuviers ($\delta^{13}\text{C} : -28,9\text{‰}$ et fortes concentrations en 18:2 ω 6 et 18:3 ω 3), et favorisant la préservation la MO réfractaire des feuilles (AG à longue chaîne). Les apports de macroalgues ont induit un effet d'amorçage négatif et renforcé la préservation du carbone bleu dans les sédiments. Cet effet a conduit à une accumulation de MO 2 à 3 fois plus élevée que lorsque rien n'a été ajoutée. La composition en AG de l'hépatopancréas des crabes a révélé qu'ils se nourrissaient préférentiellement de la MO provenant des Sargassum, et que leur activité augmentait l'effet d'amorçage négatif de 30%.

Abstract

Net carbon accumulation in mangroves forests strongly depends on the quantity and quality of organic matter (OM) supplied to sediments, including also OM transported by coastal waters such as the macroalgae *Sargassum*. Mesocosms that simulate the tides were used to assess the effect of eutrophication by thalles of *Sargassum spp.* of mangrove sediments. The concentration and $\delta^{13}\text{C}$ signature of fatty acids (FAs) and organic carbon as well as the sediments-air CO_2 fluxes were used to follow the evolution of the quantity and the quality of sedimentary OM (SOM) in the top 10 cm layer. *Sargassum* beaching led to a preferential degradation of the labile fraction of

OM from both *Sargassum* ($\delta^{13}\text{C} = -17,7\text{‰}$ and high concentration of essential FAs) and mangrove leaves ($\delta^{13}\text{C} : -28,9\text{‰}$ and high concentrations of 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3), better preserving the refractory OM from leaves (Long chain FAs). Inputs of macroalgae induced a negative priming effect and enhanced the preservation of blue carbon in the sediments. This effect led to a 2 to 3 times higher OM accumulation compared to when no *Sargassum* were added. The FAs composition of crabs hepatopancreas revealed they preferentially fed on OM from *Sargassum*, and their activity enhanced the negative priming effect by 30%.

1. Introduction

Blue carbon storage over the long term by marine ecosystems may have an efficient role in mitigating global warming (Lovelock and Duarte 2019). Among these ecosystems, the rate of carbon storage in sediments of mangrove forests is estimated at 41 Tg C per year (Wang *et al.* 2021). Before reaching the long-lasting carbon strata (Kristensen *et al.* 2008a), organic matter (OM) present in the mangrove litter will first need to cross a layer of intense diagenesis in the top sediments ten centimeters (Lallier-Vergès *et al.* 2008; Crémière *et al.* 2017). This dynamic layer is strongly impacted by emersion cycles, flooding, porewater tidal pumping and RedOx oscillations with the occurrence of successive oxic and anoxic status which enhance diagenesis (Aller 1994; Sun *et al.* 2002). Moreover, in the first decimeter of mangrove sediments, OM sources can vary depending on the ecosystem productivity and inputs from surrounding coastal waters. OM quality is also drastically modified by microbial degradation and biomass growth and intense activity of bioturbators (Kristensen *et al.* 2008a; Alongi 2014; Sanders *et al.* 2014).

Human settlements on coastlines generate eutrophication and increase the rate of OM supply to marine ecosystems (Nixon 1995). Marine eutrophication and nutrient enrichment came from direct urban inputs, enhanced productivity of phytoplankton and pelagic macroalgae, and aquaculture (van Beusekom 2018). All these OM from different sources can deposit on mangrove sediments. Eutrophication leads not only to an additional supply of OM, but also to an increase in sedimentary OM (SOM) lability, as all these additional OM sources are known to be composed of much more biodegradable molecules (i.e. lignin) that predominate in mangrove sediments (Kristensen *et al.* 2008a). Higher quantity and lability of SOM may increase remineralization rates as shown with the CO₂ emission measured in static gas chambers (Barroso *et al.* 2022).

Eutrophication of mangroves lead to changes in abundance and composition of benthic microbial communities that affect the capacity of this ecosystem to store carbon (Palacios *et al.* 2021). In terrestrial soils, Fontaine *et al.* (2003) showed that an input of fresh OM accelerates the growth of specialized degrading microorganisms which destabilizes carbon stocks leading to a phenomenon called “priming effect”. Indeed, inputs of labile OM *via* algal blooms for example can lead to an intensification of the

refractory OM remineralization and therefore may reduce blue carbon storage (Trevathan-Tackett *et al.* 2018). Nonetheless, it has also been reported that the addition of fresh OM may locally lead to a higher burial of carbon (Guenet *et al.* 2010a). Priming effect has been documented in terrestrial ecosystems but only recently in aquatic system (Bianchi 2011) even less in mangrove ecosystems.

Once deposited on mangrove sediments, the litter is colonized by microbial communities which makes this OM much easily ingested and assimilated by benthic organisms such as crabs; the most abundant macrofauna taxa in mangroves sediments (Kristensen *et al.* 2008a; Nordhaus *et al.* 2011). Amongst them, fiddler crabs mainly feed on litter detritus, bacteria and microphytobenthos (Meziane *et al.* 2002) and therefore decrease the carbon concentration in the top millimeters of the sediments (Kristensen and Alongi 2006). Eutrophication of mangrove sediments have several impacts on fiddler crab communities such as on their abundance and their feeding activity decrease (Penha-Lopes *et al.* 2009) and their metabolism is altered (Costa and Soares-Gomes 2015). In eutrophicated environments, fiddler crabs limit the formation of algal mats (Blanchard *et al.* 2001) and promote nutrient recycling (Penha-Lopes *et al.* 2009). Therefore, during eutrophication, these crabs may enhance respiration-induced CO₂ fluxes from sediments (Nielsen *et al.* 2003; Barroso *et al.* 2022).

To characterize the dynamics of OM in mangrove sediments, various biogeochemical proxies are used. Amongst them, fatty acids (FAs) and $\delta^{13}\text{C}$ signature of bulk sediments are deemed useful to identify sources and lability of OM (Camacho-Ibar *et al.* 2003; Dunn *et al.* 2008). Similarly, they highlight processes generated by eutrophication, such as enhanced microbial loop (Chynel *et al.*, 2022). The measurement of the $\delta^{13}\text{C}$ signature of individual FAs allow to better trace the OM origin in sediment (Reiffarth *et al.* 2016). In addition, the measurement of CO₂ fluxes to the atmosphere allow to detect changes in benthic metabolism due to the eutrophication (Barroso *et al.* 2022).

Guadeloupe island (French West Indies) is covered with about 3200 hectares of mangroves (Taureau *et al.* 2019). Lallier-Verges *et al.* (2008) reported the presence of larges stocks of well-preserved carbon in mangrove thick sediments. Recently, the island has been impacted by massive beaching of the pelagic macroalgae *Sargassum*

(*Sargassum fluitans* and *Sargassum natans*) as in all coasts of the Lesser Antilles (Gower *et al.* 2013; Ody *et al.* 2019). *Sargassum* are a potential carbon sink when located in the water column or on the ocean floor (Gouvêa *et al.* 2020). However, their potential effect on mangroves and in its blue carbon reservoir is still unknown. Here, we use experimental tanks containing intact 20 cm of mangrove sediment and simulated tidal inundation to study OM transfers and degradation in presence and absence of crabs. Known quantities of *Avicennia germinans* leaves and *Sargassum* thalles were added daily to simulate eutrophication conditions. We used FAs concentrations, $\delta^{13}\text{C}$ isotopic signature of organic carbon and FAs and we measure sediment-air CO_2 fluxes during the emersion. We describe the effects of *Sargassum* thalles and fiddler crab's activity on the remineralization intensity, the transfer of the specific OM and the growth of microbial biomass in mangrove sediments.

2. Material and methods

2.1. Experimental design

24 intact blocks of sediments were collected in the inland zone of the mangrove area of Souffleur (Port-Louis, Guadeloupe) in August 2020. They were placed in tanks (width 20 cm, length 25 cm, height 20 cm) (Fig.1) and kept in the laboratory for one week before starting the experiment. Male fiddler crabs of the genus *Minuca spp.* (*Ocypodidae*) were collected from the same mangrove and then placed in stabulation in empty containers for a week in order to empty their stomach. At the same location, mangrove leaves, surface sediments (first cm of sediments) and 8 cm sediment cores were sampled ($n = 4$). Each of the 4 cores was sliced into four depths: 0-2 (P0), 2-4 (P2), 4-6 (P4) and 6-8 cm (P6).

The 24 tanks were separated in three treatments (8 tanks by treatment): control (no OM inputs), leaves (L) (daily addition of approx. 1.3 g wet weight (ww) of mangrove leaves) and leaves+*Sargassum* (L+S) (daily addition of 1.3 g ww of mangrove leaves and 7.5 g ww of *Sargassum*). These quantities were chosen to simulate typical rates of litter fall in such mangrove (Twilley *et al.* 1986) and rates of *Sargassum* deposition within the range of those occurring in Guadeloupe during the beaching season (Bernard *et al.* 2022). Fresh *Sargassum* thalles that have never been in contact with

the sediment are sampled in the bay of Anse à l'Eau. Four replicates of each treatment contained one crab and the 4 others replicates did not contain crab. Replicates were randomly dispatched in the lab. Each day, about 60 L of the seawater of the Pointe Fouillole was filtered at 1.2 μm prior to being added to the tanks to avoid contamination of sediments by marine particulate OM (POM). This filtered water was regularly refiltered through GF/F filters (0.7 μm) to ensure that the amount of POM supplied by the simulated tide were negligible. For logistic reasons, tidal inundation was simulated daily instead of diurnally by filling each tank with 2.5 liters of the filtered sea water every day at 5pm and then evacuated at 7am through a tap located 18 cm (Fig.1) below the surface of the sediment. We assume that positioning the tap at that depth, allows to evacuate surface porewater in a way representative of *in situ* conditions with a tidal amplitude between 15 and 25 cm.

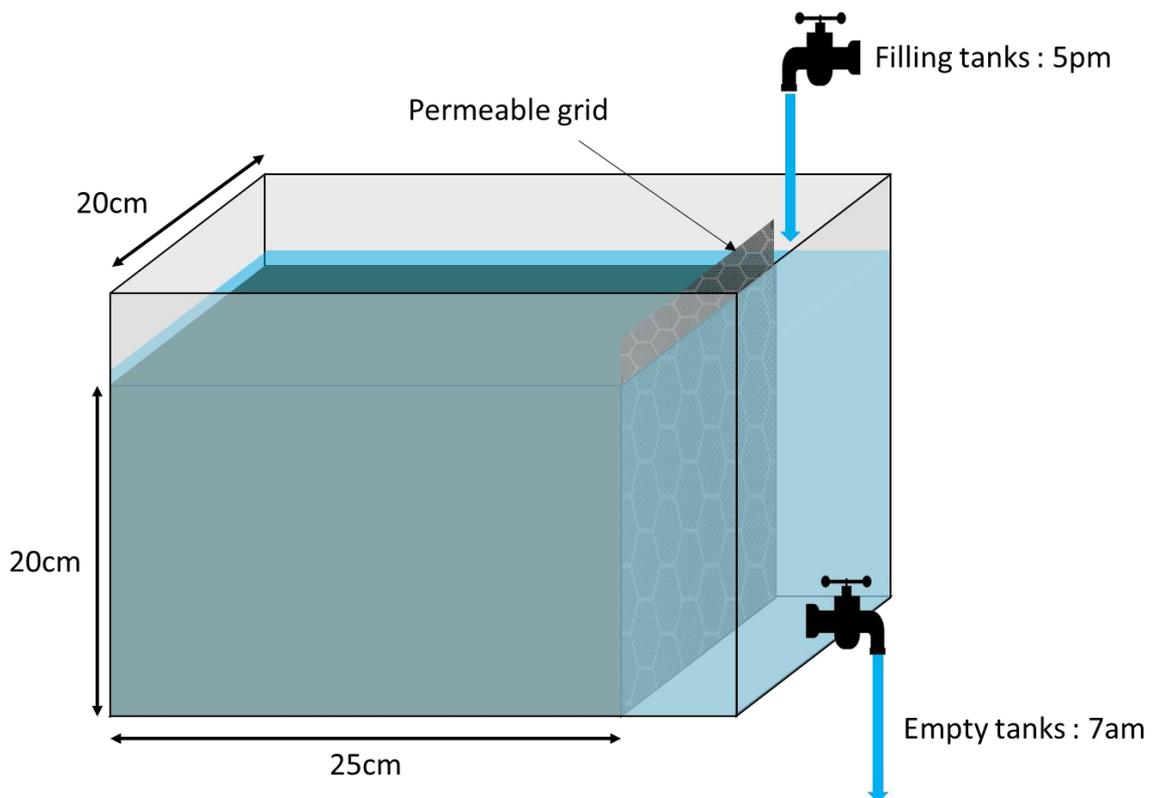


Figure 1 : Simplified scheme of an experimental tank used in the experiment.

2.2. Sampling

At each sampling time (T0, T8, T15, T30 and T60), the sea water from each tank was collected after being in contact with the sediment. In order to collect POM of

experimental tanks, samples of sea water were filtered through GF/F filters (0.7 µm). During the simulated low tide, static gas chambers (10x10x10 cm) were placed on the sediments and left open for 10 minutes. Then, in order to avoid the disturbance of CO₂ concentrations due to the positioning of the chamber, the air inside it was purged and replaced by ambient air at the beginning of each flux measurements. The first gas sample (H0) was taken just after the homogenization of the chamber with a syringe. Then the chamber was left for 2 hours on the sediment and a gas sample is taken every hour. Before each gas sampling, the chamber was homogenized in order to destroy eventual stratification. Gas samples were transferred to exetainer tubes and stored at ambient temperature and in the dark until CO₂ analysis in the laboratory. Just after chambers measurements, 5 replicates of surface sediments were randomly sampled in each tank at each sampling time and then pooled. A same sediment area was never sampled twice during whole the experiment.

On the last day of the experiment, living crabs as well as three sediment cores of 8 cm deep were collected in each tank. Crabs were dissected and hepatopancreas were isolated. Each core was subdivided in four segments of 2 cm. The three segments of the same depth coming from the replicates of the same tank were pooled. Immediately after collection, filters containing POM, sediments and hepatopancreas samples were stored at -20°C. At the end of the experiment, all samples were freeze dried and stored again at -20°C.

2.3. Fatty acids analysis

Lipid analysis was carried on according to Meziane *et al.* (2007). FAs methyl esters in chloroform are quantified by gas chromatography (GC; Agilent 8890) coupled to a flame ionizer and then identified by comparing chromatograms with those generated by a GC coupled to a mass spectrometer (Agilent 5977B) and with a commercial standard (Supelco® 37) and laboratory's library. FA concentrations were calculated using the added 23:0 (internal standard) known concentration, assuming that they all undergo equivalent losses. The concentration of FAs is given by the following equation:

$$C_{FA} = \frac{A_{FA}}{A_i} \times \frac{C_i}{W_s} \times 1\mu L$$

whereby C_{FA} is FA concentration ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), A_{FA} is area under the peak of FAs, A_i is area under the peak of internal standard, C_i is concentration of internal standard ($\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$) and W_s is sample weight (g). 1 μL of chloroform containing FA was injected.

The $\delta^{13}\text{C}$ of FAs in surface sediments were analyzed at Isotope Mass Spectrometry Service of the National Museum of Natural history, Paris, France. The FAME extracts were analyzed by GC-C-IRMS on an ELEMENTAR VisION interfaced with an Agilent 7890B gas chromatograph equipped with the same column as the one used for FA concentration analysis. $\delta^{13}\text{C}$ of FAs results are reported in parts per thousand (‰), using the standard delta notation ($\delta^{13}\text{C}$) relative to international standards: VPDB (Vienna PeeDee Belemnite).

2.4. *Isotopic analysis*

The $\delta^{13}\text{C}$ signatures were analyzed for sediments (only surface sediments and P6), filters (T0, T15, T30, T60), leaves and *Sargassum*. For $\delta^{13}\text{C}$ analyses carbonates were removed from sediments and filters by acidification. Sediments were immersed in 5% HCl for 24h and filters were fumigated with 37% HCl for 6h. The sediments and filters were analyzed at the LIENSs (LIttoral ENvironnement et Sociétés) laboratory of the University of La Rochelle (France) where they were processed by a continuous flow isotope mass spectrometer (DeltaV Advantage, Thermo Finnigan) coupled to an elemental analyzer (Flash EA 1112 Series, Thermo Finnigan). $\delta^{13}\text{C}$ signatures of vegetal tissues were analyzed at the Center for Physical Science and Technology (Vilnius, Lithuania), using an Elemental Analyzer (Flash EA 1112 Series, Thermo Finnigan) coupled to an Isotope Ratio Mass Spectrometer (DeltaV Advantage, Thermo Finnigan). Stable isotope results are reported in parts per thousand (‰), using the standard delta notation ($\delta^{13}\text{C}$) relative to international standards: VPDB.

2.5. *Gas analysis*

Concentration of CO_2 in gas samples was analyzed by gas chromatography coupled with a methanizer and a flame ionization detector (SRI 8610C GC-FID) at laboratory of Géosciences Environnement Toulouse (GET, Toulouse, France). Calibration was

carried out with certified CO₂/N₂ gas mixtures of 400, 1000 and 3000 ppm (Air Liquide® France).

2.6. Data preprocessing

The degradation models for each FA group and C_{org} were calculated between the field and the last (T60) samples from surface sediments of the control tanks. Two models were compared: 1) a simple first-order (SFO) kinetic used to describe the homogeneous degradation of a FA pool (Bai *et al.* 2013) and 2) a first order multi-compartment (FOMC) kinetic initially assuming that the degradation rate depends on the sediment parameters (e.g. oxygenation of sediments or disturbed/undisturbed sediments...) in which it occurs (Gustafson and Holden 1990). Both models have been tested from the R-studio (version 4.0.5) “mkin” package and are defined by the following equations:

SFO:

$$C_t = C_f * e^{-kt}$$

where C_t is the concentration remaining from the field concentration (C_f) after a certain number of incubation days (t) and the value k is the rate constant of decrease (d⁻¹)

FOMC:

$$C_t = \frac{C_f}{\left(\frac{t}{\beta} + 1\right)^\alpha}$$

where the value β is the degradation rate (d⁻¹) and α is the shape parameter determined by the variation of sediments parameters (oxygenation, lability of OM...).

The particulate organic carbon (POC) exported by tide was calculated as follows:

$$E = \sum_t SPM_t * \%C_t$$

Where E is the POC export, t is time (day), SPM_t is the amount of suspended particulate matter (SPM) exported each day (g) and %C_t is the percentage of carbon of the SPM (mg g⁻¹).

Incorporation of both $\delta^{13}\text{C}$ signatures of leaves and *Sargassum* occurred in proportions that can be estimated with an isotopic mixing model (Xu *et al.* 2006):

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{surface sediments}} = f_{\text{leaves}} * \delta^{13}\text{C}_{\text{Leaves}} + (1-f_{\text{leaves}}) * \delta^{13}\text{C}_{\text{Sargassum}}$$

where f_{leaves} ($0 < f_{\text{leaves}} < 1$) is the fraction of C_{sed} coming from mangrove leaves.

2.7. Statistical analysis

Due to the non-homogeneous nature of the variance nonparametric tests were performed: Wilcoxon test for comparison of FAs, C_{org} and $\delta^{13}\text{C}$ (bulk and FAs) means in sediments (surface and subsurface) and POM between treatments as well as spearman rank test for correlation between FAs concentrations in surface sediments and time (significance level $p < 0.05$). Differences in FAs concentration in surface and subsurface sediments among treatments were tested using PERMANOVA with a three-factor design (5000 residual permutations under a reduced model), with treatment (control, L and L+S), crab presence and time (or sediments depth). We also performed PERMANOVAs (5000 residual permutations under a reduced model) analysis with a Bonferroni correction by grouping the data according to treatment and analyzing effect of crabs and time on FAs concentrations (p_{adj} ; significance level $p < 0.05$). FAs losses in different treatments were investigated using a standardized Principal Component Analysis (PCA) with Euclidean distance. Data were analyzed with R software (version 4.0.5). Mean comparisons and linear model were performed with the "stat" package. PERMANOVA was performed using the adonis package and PCA was performed using the FactorMiner package.

3. Results

3.1. Inputs of mangrove leaves and *Sargassum* thalles

One mangrove leaf of 1.3g fw (fresh weight) on average was added every day in the L and L+S tanks. Once a day 7.5g fw of fresh *Sargassum* were added to the L+S tanks. Table 1 summarizes the concentrations of FAs and carbon coming from *Avicennia germinans* leaves and *Sargassum* spp. thalles added each day. The concentration of organic carbon and total fatty acids (TFAs) in mangrove leaves and *Sargassum* thalles

was similar ($p > 0.05$). The concentrations of 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 were respectively 10 and 6 times higher in mangrove leaves than in *Sargassum* thalles ($p < 0.001$). In the following results, we used the sum of these two FAs (Σ 18:2 ω 6+18:3 ω 3) as a marker of mangroves leaves. Long chain FAs (LCFAs) were also characteristic of mangrove leaves. Polyunsaturated FAs 20:4 ω 6, 20:5 ω 3 and 22:6 ω 3 (EFAs) were found only in *Sargassum* and were used as markers of these algae.

Table 1: Concentration of fatty acids ($\mu\text{g g}^{-1}$ dw) and organic carbon (C_{org} ; mg g^{-1} dw) in mangrove leaves and *Sargassum* thalles. BDL: Below Detection Limit

| | Mangrove leaves | <i>Sargassum</i> thalles |
|--------------------|---------------------|--------------------------|
| 16:0 | 1195.7 \pm 325.3 | 647.3 \pm 200.0 |
| 16:1 ω 7 | 17.7 \pm 9.5 | 114 \pm 33.8 |
| 18:0 | 198.2 \pm 77.9 | 95.9 \pm 34.5 |
| 18:1 ω 7 | 54.3 \pm 27.2 | 64 \pm 12.8 |
| 18:1 ω 9 | 1027.5 \pm 445.5 | 165.1 \pm 40.4 |
| 18:2 ω 6 | 493.5 \pm 275.2 | 49.5 \pm 39.2 |
| 18:3 ω 3 | 1630.1 \pm 811.4 | 37.4 \pm 10.7 |
| 20:4 ω 6 | BDL | 169.5 \pm 54.0 |
| 20:5 ω 3 | BDL | 54.2 \pm 27.0 |
| 22:6 ω 3 | BDL | 44.1 \pm 23.9 |
| Σ LCFAs | 107.2 \pm 48.7 | BDL |
| Σ BrFAs | 34.4 \pm 39.6 | 28.6 \pm 7.6 |
| Σ TFAs | 5244.4 \pm 1932.8 | 1824.4 \pm 589.9 |
| C_{org} * | 297.4 \pm 16.0 | 273.4 \pm 14.0 |

The bulk isotopic $\delta^{13}\text{C}$ signature was significantly lower in mangrove leaves compared to *Sargassum* ($p < 0.001$; Table 2). When measured, the $\delta^{13}\text{C}$ signature of individual FAs was also lower in mangrove leaves (Table 2).

Table 2: $\delta^{13}\text{C}$ isotopic signature (‰) of bulk OM and fatty acids in added mangrove leaves and *Sargassum* thalles. *: mean values of TFAs and LCFAs; BDL Below Detection Limit

| | Mangroves leaves | <i>Sargassum</i> thalles | p-value |
|-----------------|------------------|--------------------------|---------|
| Bulk | -28.9 \pm 0.5‰ | -17.7 \pm 0.8‰ | < 0.001 |
| 16:0 | -32,5 \pm 0,1‰ | -25,1 \pm 0,2‰ | < 0.001 |
| 16:1 ω 7 | BDL | -24,9 \pm 0,2‰ | |
| 18:0 | -29,8 \pm 0,1‰ | -24,2 \pm 0,0‰ | < 0.01 |
| 18:1 ω 9 | -34,9 \pm 0,1‰ | -21,6 \pm 0,1‰ | < 0.001 |
| 18:1 ω 7 | BDL | -24,8 \pm 0,2‰ | |
| 18:2 ω 6 | -32,5 \pm 0,1‰ | -26,2 \pm 0,2‰ | < 0.01 |
| 18:3 ω 3 | -31,5 \pm 0,1‰ | -25,8 \pm 0,5‰ | < 0.01 |
| 20:4 ω 6 | BDL | -21,9 \pm 0.0‰ | |
| 20:5 ω 3 | BDL | -25.0 \pm 0,8‰ | |
| LCFAs* | -31,1 \pm 0,2‰ | BDL | |

The average water content was 79% fresh biomass in *Sargassum* thalles and 63% in mangrove leaves. 0.5 g of dry weight of the latest were thus added daily in each L and L+S tanks in addition to 1.6 g of *Sargassum* in tanks L+S. Multiplying dry weight of the leaves or *Sargassum* by their concentrations of fatty acids and dividing the result by the sediment surface area in each tank allow to obtain the amount of each compound and the addition rate of organic carbon . C_{org} supply was 7.1 g C m⁻² d⁻¹ in L tanks and 51.7+ g C m⁻² d⁻¹ in L+S tanks. In the latest, the input of $\Sigma 18:2\omega 6+18:3\omega 3$ was 2 times higher *via* mangrove leaves than *via Sargassum* ($p < 0.05$), whereas it was 100% originating from the *Sargassum* for 20:4 $\omega 6$, 20:5 $\omega 3$, and 22:6 $\omega 3$ and 100% from the mangrove leaves for the LCFAs.

3.2. Initial conditions

For each group of FAs, we selected the best model with the lowest Akaike information criterion (AIC). All FA groups had a lower AIC with the FOMC model in presence of crabs or not (Table 3) which was preferred. Time courses of FAs and C_{org} were obtained in surface sediments of control tanks with and without crabs (Fig.2).

Table 3 : Akaike information criterion and coefficient for both degradation kinetics models in all control tanks .
SFO: simple first order; FOMC: first order multi-compartment.

| | Without crabs | | | | | With crabs | | | | |
|------------------------------|---------------|-------|---------------------|------------------------|-------|------------|-------|----------------------|------------------------|-------|
| | SFO | | FOMC | | | SFO | | FOMC | | |
| | k | AIC | α | β | AIC | k | AIC | α | β | AIC |
| TFAs | 0.03 | 244.2 | 0.8 | 12.2 | 243.7 | 0.03 | 247,8 | 0.7 | 10.7 | 247.4 |
| 18:2 $\omega 6+18:3\omega 3$ | 0.02 | 100.6 | 0.6 | 9.6 | 100.3 | 0.03 | 85.8 | 0.5 | 5.6 | 80.0 |
| EFA s | 0.01 | 59.6 | 1.6 | 166.1 | 59.6 | 0.01 | 63.3 | 0.7 | 54.6 | 62.7 |
| SCSFAs | 0.03 | 200.6 | 0.7 | 9.0 | 198.7 | 0.03 | 200.6 | 0.6 | 8.6 | 198.8 |
| LCFAs | 0.02 | 183.9 | 3.4x10 ⁵ | 1.4x10 ⁷ | 183.3 | 0.02 | 206.8 | 9.8 x10 ⁵ | 4.1 x10 ⁷ | 206.7 |
| BrFAs | 0.04 | 169.6 | 0.3 | 0.4 | 156.9 | 0.03 | 170.3 | 0.7 | 10.7 | 159.7 |
| C_{org} | 0.02 | 170.7 | 0.01 | 3.7x10 ⁻³⁰⁷ | 124.5 | 0.02 | 171.3 | 0.01 | 3.7x10 ⁻³⁰⁷ | 123.7 |

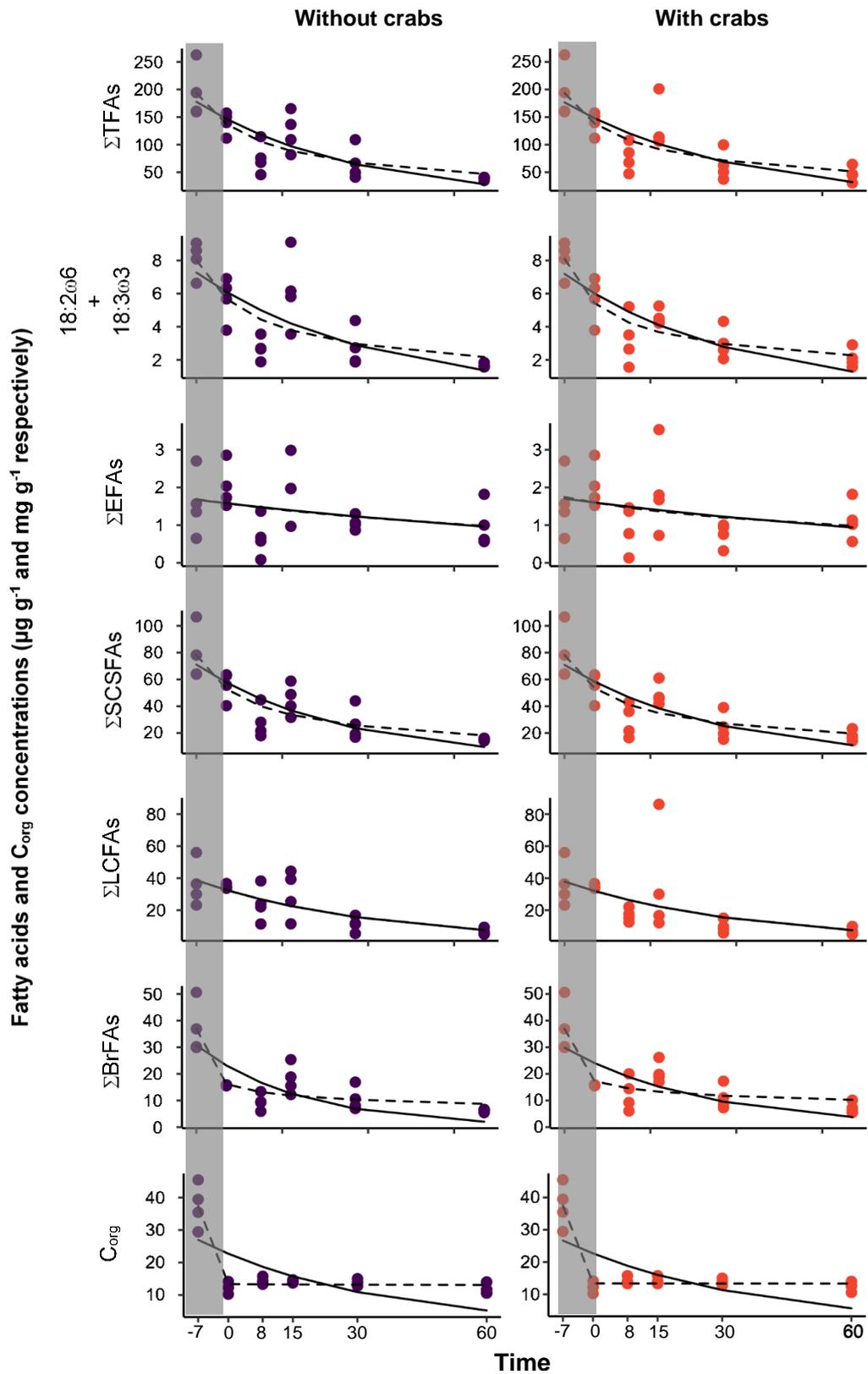


Figure 2: SFO (solid line) and FOMC (dotted line) degradation kinetics models of fatty acids and C_{org} during the 7 days of stabulation period (grey area) and the 60 days of experiment in surface sediments of control tanks with and without crabs.

At depths 2-4 cm, 4-6 cm and 6-8 cm data was available only in the field and at T60 but not at T0. In order to calculate the concentration of FAs at T0, models obtained on surface sediments for these parameters was fitted to subsurface sediment data (Field and T60) by assuming that subsurface sediments undergo similar evolution as in surface. At each depth, the concentrations of TFAs were lower in the sediments collected at T0 compared to those collected in the field ($p < 0.05$; Table 4). The percentages of FAs lost between the field and the T0 were significantly lower for LCFAs ($4 \pm 8\%$) than for other FA groups (between $29 \pm 11\%$ and $88 \pm 31\%$; $p < 0.01$) except EFAs ($p > 0.05$).

Table 4: Comparison of field conditions with T0 conditions. Concentration of fatty acid groups ($\mu\text{g g}^{-1}$ of sediments (dw)), organic carbon (C_{org} ; mg g^{-1} of sediments (dw)) and bulk $\delta^{13}\text{C}$ signature in sediments collected in the field and at T0: surface, P2 (2-4 cm), P4 (4-6 cm) and P6 (6-8 cm). *: Values calculated from the FOMC model; n.a: not analyzed.

| | Field | | | | T0 | | | |
|---------------------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|-----------------|------------------|------------------|
| | Surface | P2 | P4 | P6 | Surface | P2* | P4* | P6* |
| LCFAs | 36.4 \pm 14.2 | 56.9 \pm 19.3 | 56.1 \pm 21.6 | 62.1 \pm 14.0 | 34.8 \pm 1.6 | 45.5 \pm 15.4 | 44.8 \pm 17.2 | 49.6 \pm 11.2 |
| SCSFAs | 78.2 \pm 20.1 | 51.0 \pm 12.2 | 51.9 \pm 19.7 | 52.3 \pm 23.6 | 55.3 \pm 13.2 | 33.7 \pm 8.0 | 34.3 \pm 13.0 | 34.6 \pm 15.6 |
| BrFAs | 36.9 \pm 9.7 | 24.8 \pm 8.8 | 23.0 \pm 10.0 | 21.6 \pm 11.7 | 15.8 \pm 0.2 | 16.8 \pm 5.9 | 15.5 \pm 6.8 | 14.6 \pm 7.9 |
| 18:2 ω 6+18:3 ω 3 | 8.1 \pm 1.1 | 6.4 \pm 1.6 | 5.6 \pm 2.1 | 6.5 \pm 1.5 | 5.7 \pm 1.7 | 4.2 \pm 1.0 | 3.7 \pm 1.4 | 4.2 \pm 1 |
| EFAs | 1.6 \pm 0.9 | 0.9 \pm 0.8 | 1.4 \pm 2 | 2.2 \pm 0.8 | 2.0 \pm 0.7 | 0.8 \pm 0.7 | 1.2 \pm 1.8 | 1.9 \pm 0.7 |
| PUFAs | 9.7 \pm 1.4 | 9.1 \pm 1.4 | 8.5 \pm 2.4 | 10.4 \pm 2.2 | 7.7 \pm 2.1 | 6.4 \pm 1.0 | 6.0 \pm 1.7 | 7.4 \pm 1.6 |
| TFAs | 194.3 \pm 48.3 | 160.2 \pm 12.4 | 158.0 \pm 26.7 | 166.2 \pm 15.3 | 139.9 \pm 24.6 | 107.8 \pm 8.4 | 106.4 \pm 21.5 | 111.9 \pm 23.7 |
| $\delta^{13}\text{C}$ | -28.3 \pm 0.2 | n.a | n.a | -28.0 \pm 0.1 | -24.8 \pm 0.3 | n.a | n.a | n.a |
| C_{org} | 37.5 \pm 6.7 | n.a | n.a | 26.0 \pm 2.4 | 12.1 \pm 1.7 | n.a | n.a | n.a |

3.3. Litter fragmentation by crabs

In absence of crabs, leaf litters in L and leaf and macroalgal algal litters in L+S tanks, were well visible at surface sediments during the whole experimental period (Fig.3e and f). The litter was thicker in the L+S condition than in the L condition (Fig.3e and f). During sampling, this litter was temporarily lifted with care to collect the sediments below. In presence of crabs, both leaf and macroalgal material progressively disappeared (Fig.3b and c), emphasizing the fundamental role of the animal in the transfer and remineralization processes of OM.

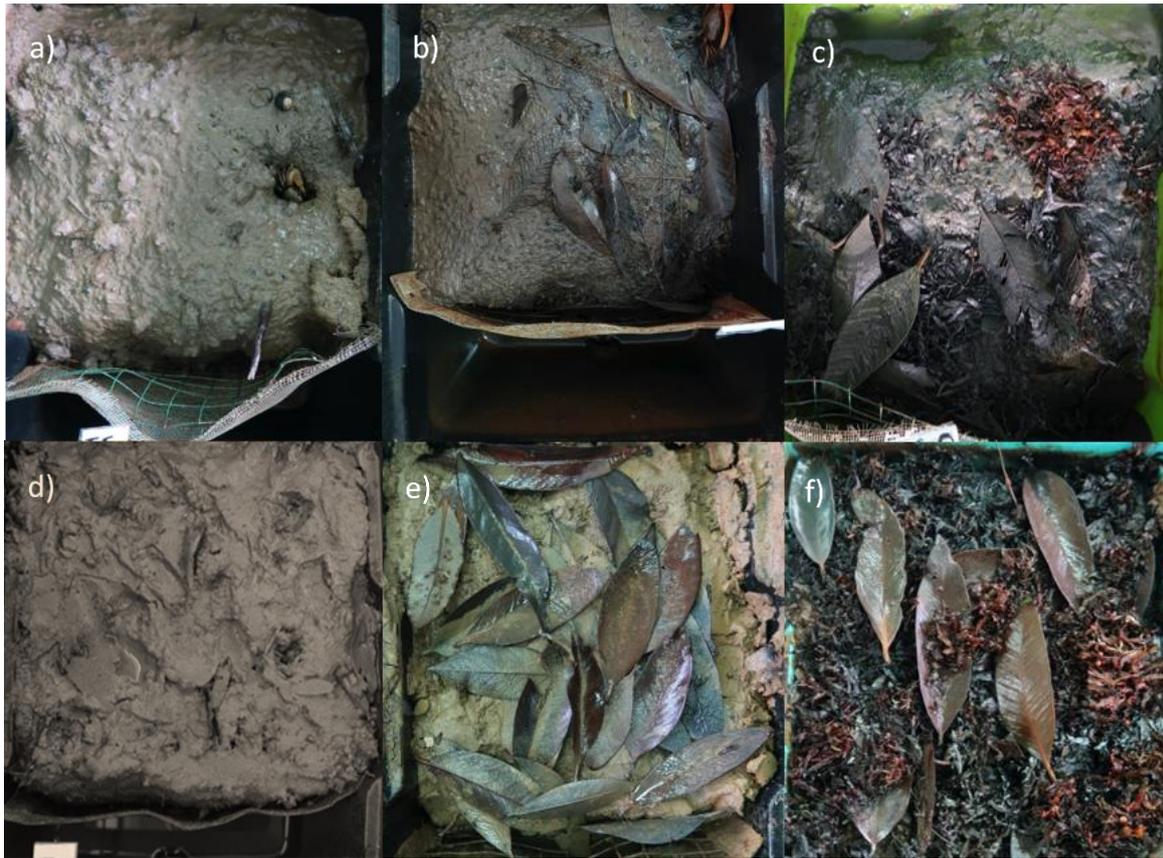


Figure 3 : Photos of representative tanks at T60. Top: with crabs; Bottom: without crabs. (a, d) Control condition; (b, e) daily addition of one leaf (L conditions) ; (c, f): Daily addition of Sargassum and one leaf (L+S conditions); (a, b, c) with crabs; (d, e, f) without crabs

3.4. Temporal change of fatty acids concentrations in surface sediments

FA concentrations were significantly influenced by time but not by the presence of crabs in the control ($df = 1$; $R^2 = 0.242$; $F = 5.836$; $p_{adj} < 0.01$) and L tanks ($df = 1$; $R^2 = 0.261$; $F = 6.551$; $p_{adj} < 0.001$). This effect of time was evidenced by the significant decrease over time of the concentration of all FAs (except EFAs and BrFAs $p > 0.05$) in the surface sediments of these treatments (ρ ranged between -0.67 and -0.45; $p < 0.01$; Fig.4).

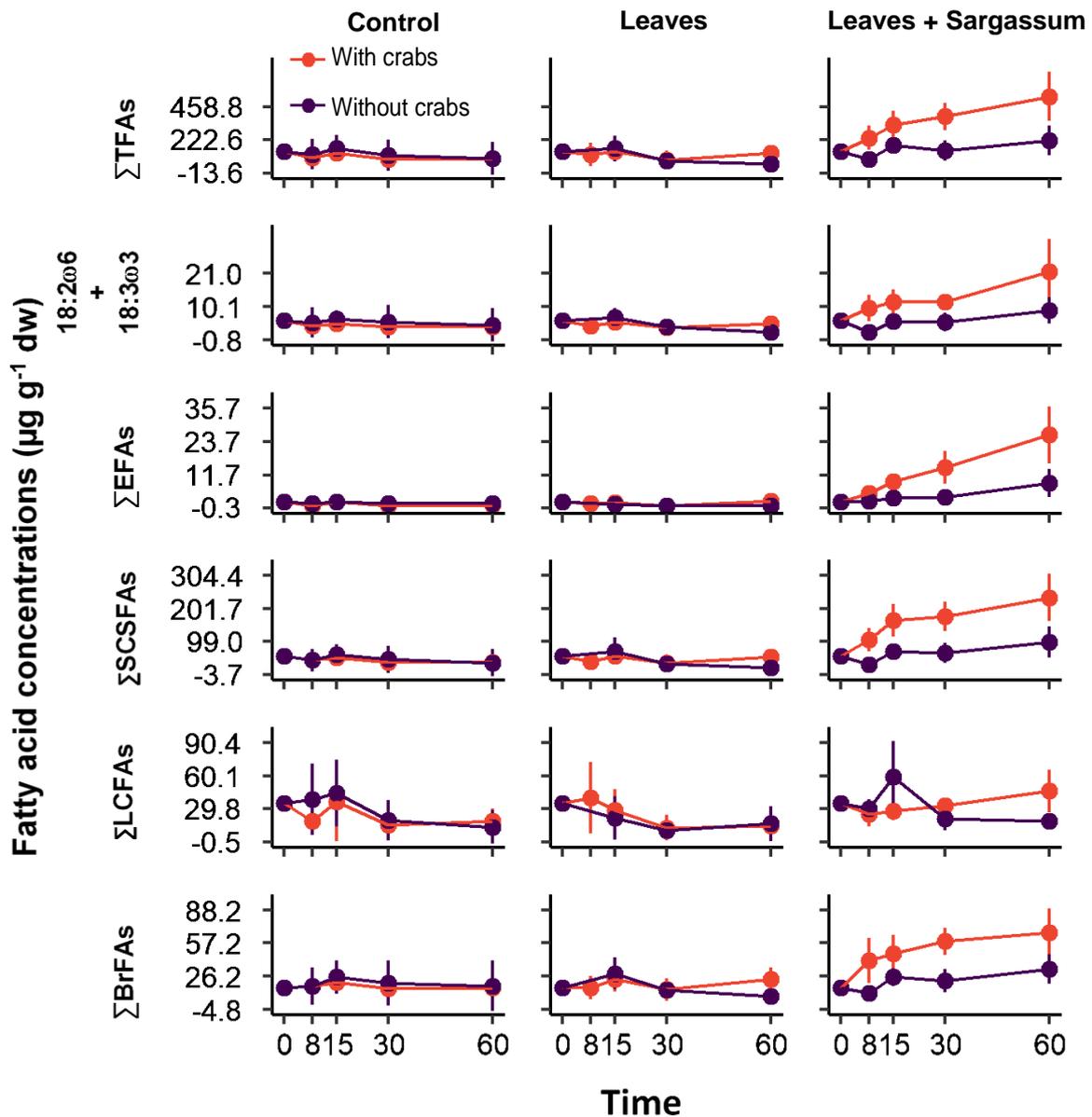


Figure 4: Temporal change in concentrations of fatty acids in the surface sediments of the three different treatments with and without crabs.

In L+S treatment, time had a significant effect on FA concentrations both with and without crabs, but the strength of this effect change depending on the presence of these animals ($df = 7$; $R^2 = 0.183$; $F = 5.925$; $p < 0.001$). Time had a stronger effect on FA concentration in the L+S tanks with crabs ($df = 1$; $R^2 = 0.508$; $F = 9.019$; $p < 0.05$) than without crabs ($df = 1$; $R^2 = 0.301$; $F = 3.763$; $p < 0.05$). In the surface sediments of L+S tanks with crabs the concentration of all FA groups except LCFAs ($p < 0.05$; Fig.4) increased over time (ρ between 0.59 to 0.96; $p < 0.01$). These increases led to higher concentration of all FA groups in the surface sediments of the L+S tanks in the presence of crabs than in all others ($p < 0.001$) including L+S tanks

without crabs ($p < 0.05$). Without crabs in the L+S tanks, the concentration of EFAs increased over time ($\rho = 0.75$; $p < 0.001$), that of LCFAs decreased ($\rho = -0.54$; $p < 0.01$) and that of the other groups of FAs did not vary significantly. At T60 the concentration of all FA except LCFAs was higher in the L+S tanks with and without crabs than in the control and L tanks with or without crabs ($p < 0.05$).

3.5. Concentrations of fatty acids along subsurface sediments

Average concentrations of FA groups in subsurface sediments (2-8 cm) are presented in Fig.5 for all tanks. A PERMANOVA analysis was performed to assess the effect of treatment and depth on FAs concentrations in subsurface sediments. It shows a significant effect of the treatment ($df = 2$; $R^2 = 0.330$; $F = 15.030$; $p_{adj} < 0.001$) but no effect of depth ($p > 0.05$).

In the control and L treatments (with and without crabs), the concentration of all FAs decreased significantly in these tanks at T60 compared to T0 ($p < 0.05$; Fig.5). In L+S tanks, the concentration of EFAs and BrFAs of the subsurface sediments was similar between T0 and T60 ($p > 0.05$; Fig.5). The concentration of SCSFAs, $\Sigma 18:2\omega 6 + 18:3\omega 3$ also increased between T0 and T60 ($p < 0.01$) while that of LCFAs decreased ($p < 0.05$).

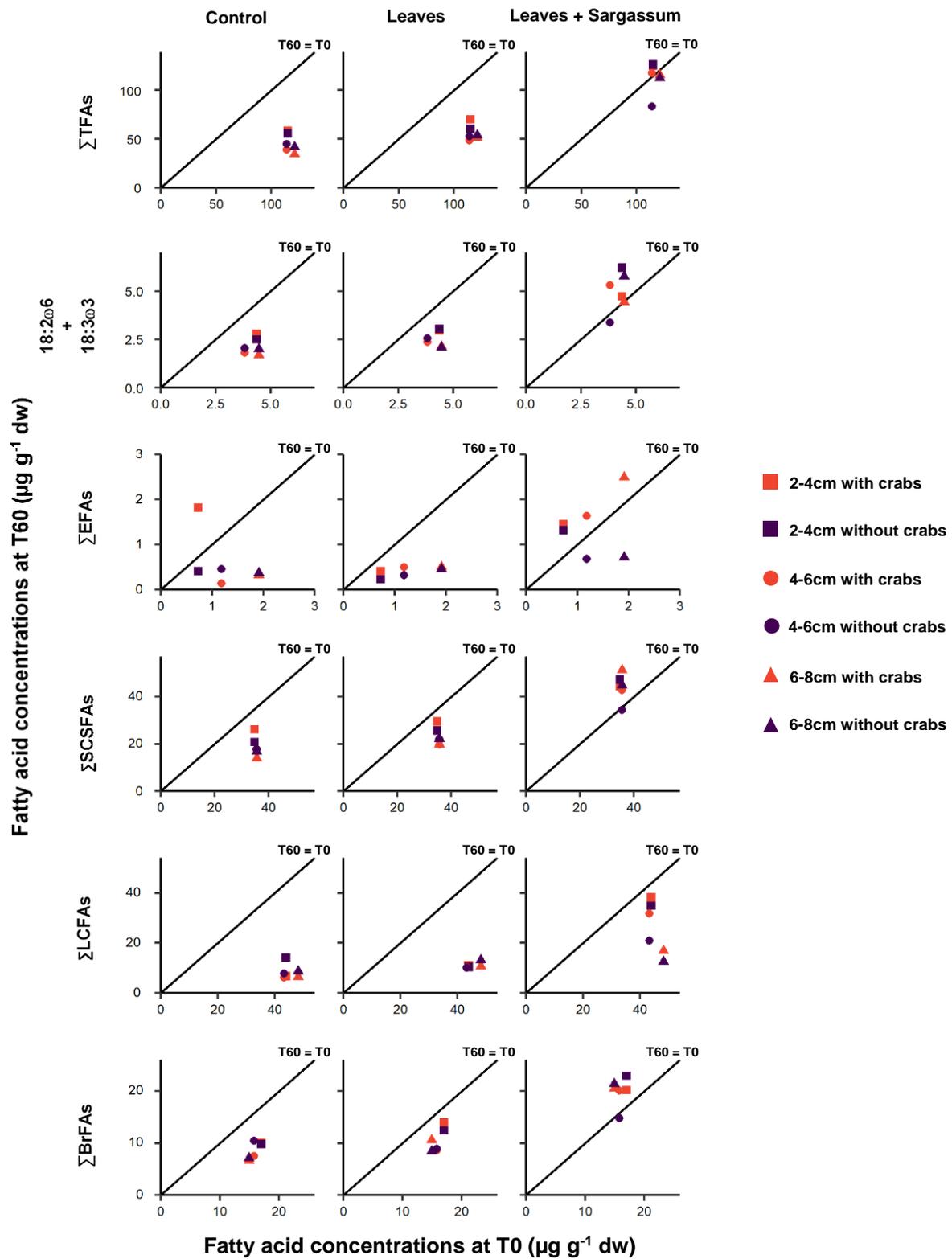


Figure 5: Concentration of fatty acids in sediments collected at 2-4 cm, 4-6 cm and 6-8 cm at T0 and T60.

3.6. Impact of Sargassum in the gain and losses of FAs

FAs concentration shows no significant difference with depth in subsurface sediments between 2 and 8 cm ($p < 0.05$). Therefore, it is assumed that there was no vertical stratification of FAs. The amount of a selected FA was calculated by multiplying the concentration of this FA by the volume of the layer considered and by the dry bulk density (0.22 g cm^{-3} no significant effect of tanks and depth). The total amount of a selected group of FA was calculated by summing the amount in each measured depth layer.

The gain and loss of all FAs in the tanks was calculated as follows:

$$\Delta = (A_0 + A_{add}) - A_{60}$$

Where Δ is the gain or losses of a FA group in the whole tanks, A_{add} is the amount of each FA group added by Sargassum and/or mangrove leaves and A_0 and A_{60} are the amount of FA group in whole tanks at T0 and T60.

To assess the losses of FA groups, a standardized PCA was performed (Fig.6). For information, the % of loss of TFAs and the inverse of the loss in BrFAs have been added to the graphs as additional variables. In this PCA, the two first axes representing 87.6% of the total variance were used according to the Kaiser criterion (Fig.6). These axes allowed to differentiate 4 groups of samples: controls, L, L+S with crabs and L+S without crabs (Fig.6). The percentage of TFAs loss was significantly higher in control and L tanks than in L+S one ($p < 0.05$; Fig.6). The loss of LCFAs was significantly higher in control and L tanks than in L+S one; with and without crabs ($p < 0.05$). In L and L+S tanks, with or without crabs, SCSFAs, MUFAs and $\Sigma 18:2\omega 6+18:3\omega 3$ had higher losses than in control tanks ($p < 0.01$; Fig.6). In L+S tanks, without crabs, the loss of SCSFAs was significantly higher than in presence of crabs ($p < 0.05$; Fig.6). Finally, there was significantly more loss of EFAs in L+S tanks, with and without crabs, than in all other treatments ($p < 0.001$; Fig.6).

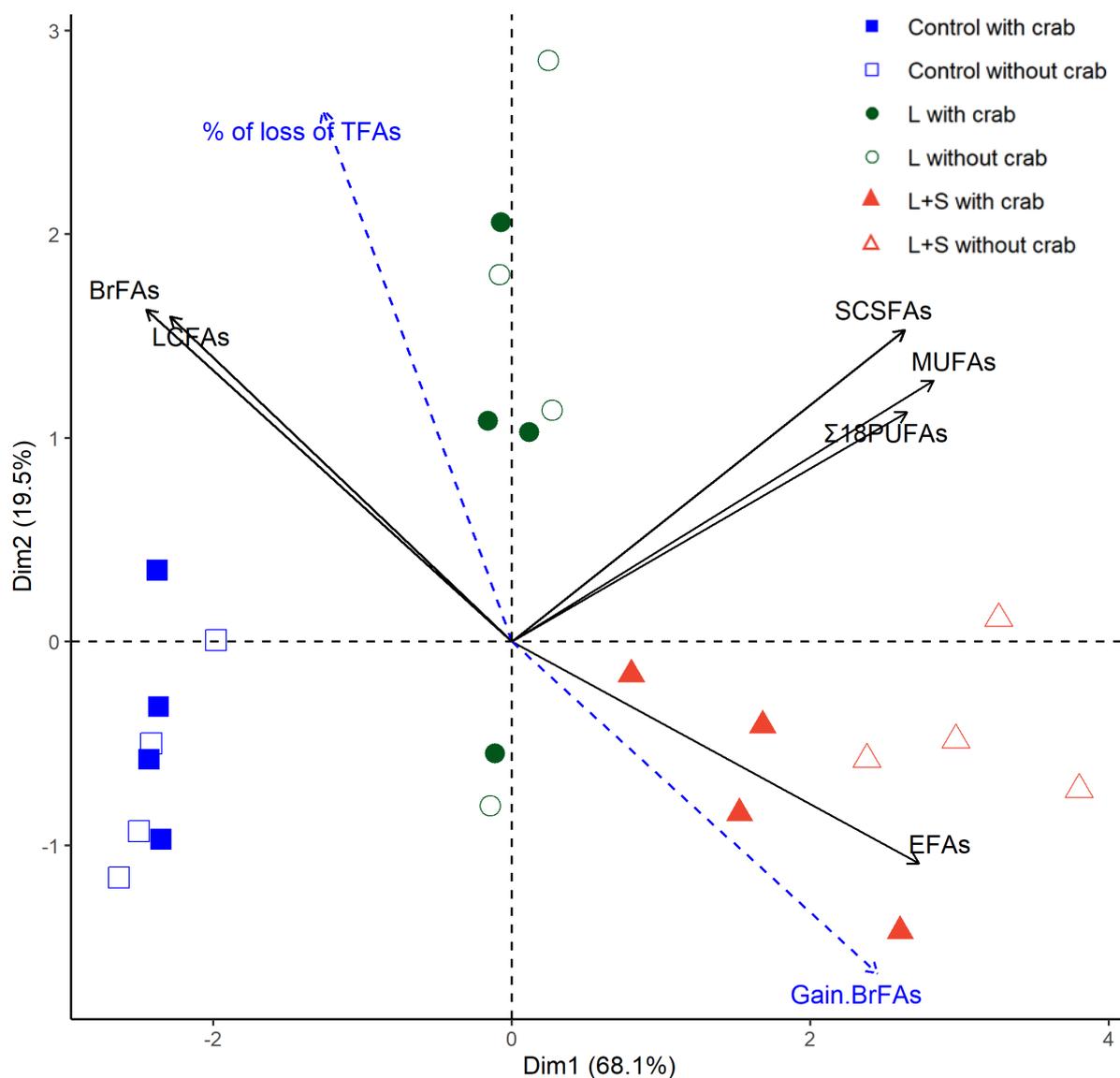


Figure 6: Biplot of the variables and individuals on the two principal components of the standardized PCA performed on each whole tank losses of the grouped FAs in sediments of control (blue square), leaves (L) (green circle) and leaves+Sargassum (L+S) (yellow triangle) with crabs (filled shapes) and without crabs (empty shapes). FAs groups represented by blue arrows are added for information (additional variables) purposes without being considered in the calculations.

3.7. Incorporation of carbon in surface and its transfer to below layers

C_{org} concentration at surface sediment was higher at T60 than at T0 only for L+S tanks (with and without crabs) and in L tanks with crabs ($p < 0.05$; Fig.7a). The higher C_{org} concentration at T60 was measured in surface sediments of L+S tanks with crabs followed by L+S tanks without crabs then by L tanks with crabs and by both tanks of L (without crabs) and control treatments (with and without crabs) ($p < 0.05$; Fig.7a).

When performing the same ranking for P6 sediments at T60, only L+S tanks (with and without crabs) had higher C_{org} concentration compared to all other tanks ($p < 0.01$; Fig.7b).

Compared to T0, the $\delta^{13}C$ isotopic signature at T60 of surface sediments in L tanks with and without crabs was lower ($p < 0.05$) while those of L+S tanks with crabs were enriched ($p < 0.05$; Fig.7a). By comparing $\delta^{13}C$ signature in surface sediments, treatments were ranked (from the higher to the lower) as follow: L+S with crabs > both L+S without crabs and control (with and without crabs) > L without crabs > L with crabs ($p < 0.05$; Fig.7a). The $\delta^{13}C$ signature of the sediments at P6 was lower in L+S tanks (with and without crabs) compared to all other tanks ($p < 0.05$; Fig.7b).

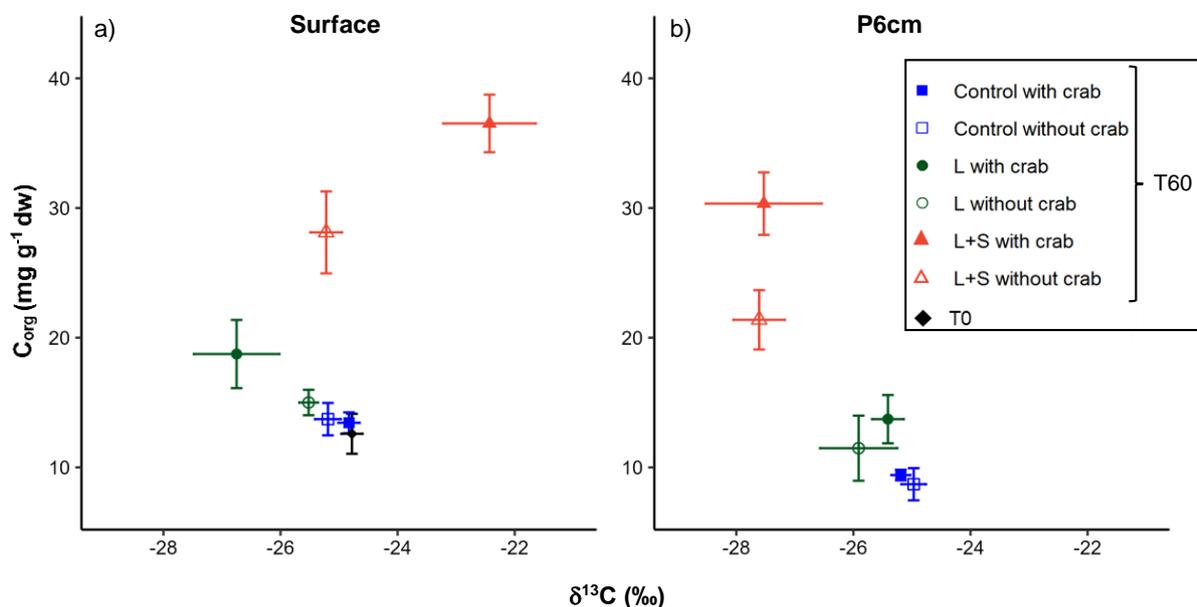


Figure 7: $\delta^{13}C$ signature vs organic carbon (C_{org}) concentration on the control, leaves (L) and leaves+Sargassum (L+S) treatments with and without crabs (a) at the surface and (b) P6 sediments.

In the control tanks without crabs, all detected FAs have similar $\delta^{13}C$ signatures at T0 and T60 ($p > 0.05$) while with crabs, only 18:1 ω 9 and 18:2 ω 6 have significantly enriched signatures compared to T0 ($p < 0.05$; Fig.8b).

In the L tanks without crabs, only $\delta^{13}C$ signature of 18:3 ω 3 was higher in surface sediments at T60 compared to T0 ($p < 0.05$; Fig.8c) while $\delta^{13}C$ signature of others FAs was not different between T0 and T60. In the L tanks with crabs, the $\delta^{13}C$ signature of 16:0, 18:0, 18:1 ω 9 and LCFAs in surface sediments were significantly lower at T60 compared to T0 whereas the $\delta^{13}C$ signature of 18:3 ω 3 was higher ($p < 0.05$; Fig.8c).

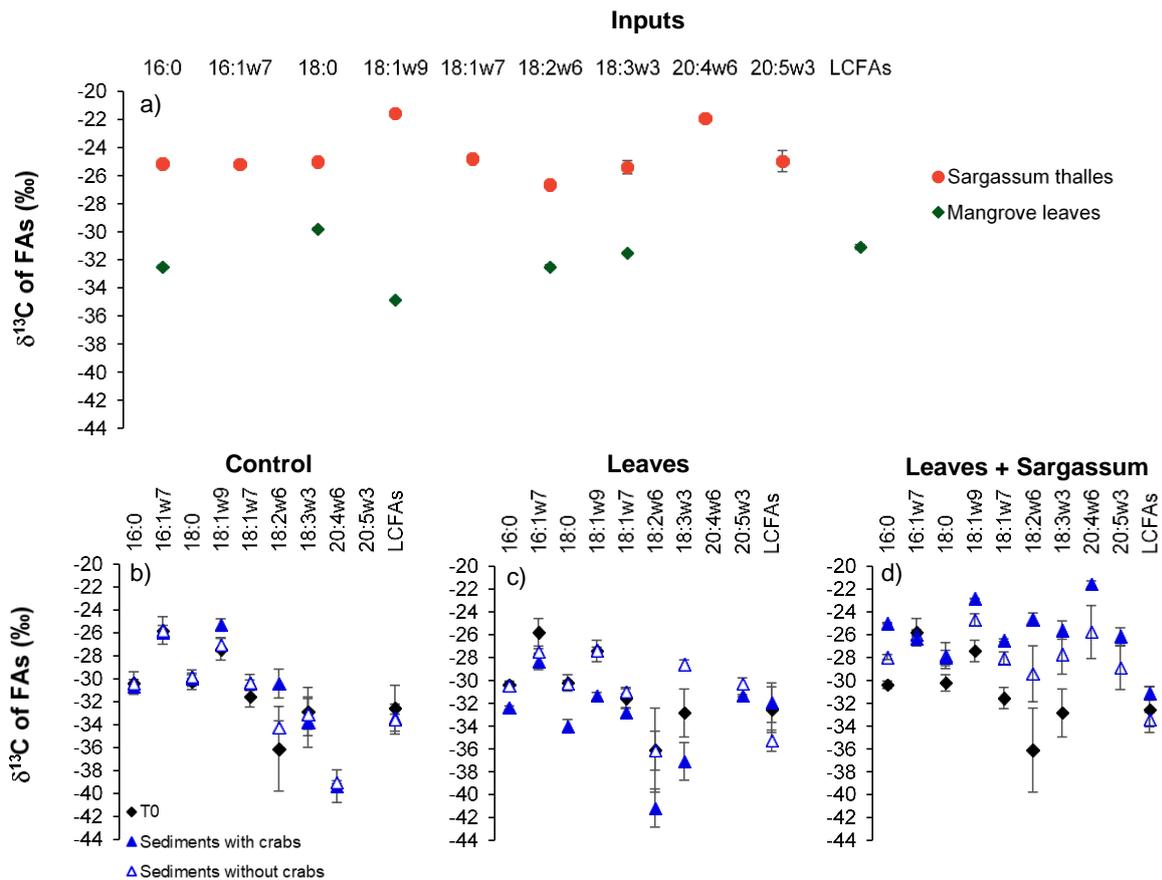


Figure 8: Carbon isotopic signature of fatty acids in organic matter sources (a) and surface sediments at the beginning (black diamond) and end (blue triangles) of the experiment with (filled triangles) and without crabs (empty triangles), (b) in control, (c) leaves and (d) leaves + *Sargassum* tanks.

In L+S treatment, with and without crabs, $\delta^{13}\text{C}$ signatures of all FAs, except 16:1 ω 7, were higher in surface sediments at T60 compared to T0 ($p < 0.05$; Fig.8d). In L+S tank with crabs, the $\delta^{13}\text{C}$ signature of 16:0, 16:1 ω 7, 18:3 ω 3, and 20:4 ω 6 was not significantly different in surface sediments compared to *Sargassum* ($p > 0.05$; Fig.8d). Finally, in surface sediments of L+S treatments, all FAs except 16:1 ω 7 and 18:0 have a significantly higher $\delta^{13}\text{C}$ signature in presence of crabs than without ($p < 0.05$; Fig.8d).

3.8. Export of particulate organic matter from litter

In control, L and L+S tanks, the total carbon export *via* POM by the simulated tidal cycle was respectively 2.8, 2.6 and 3.6 times higher in presence of crabs compared to no crab situation after 60 days of experiment ($p < 0.05$; Fig.9a). This export was higher in L+S tanks with and without crabs than in all other tanks ($p < 0.05$). In L and L+S

tanks, exports *via* POM represent an average of 3.3% of the added carbon in presence of crabs and 1.1% without crabs.

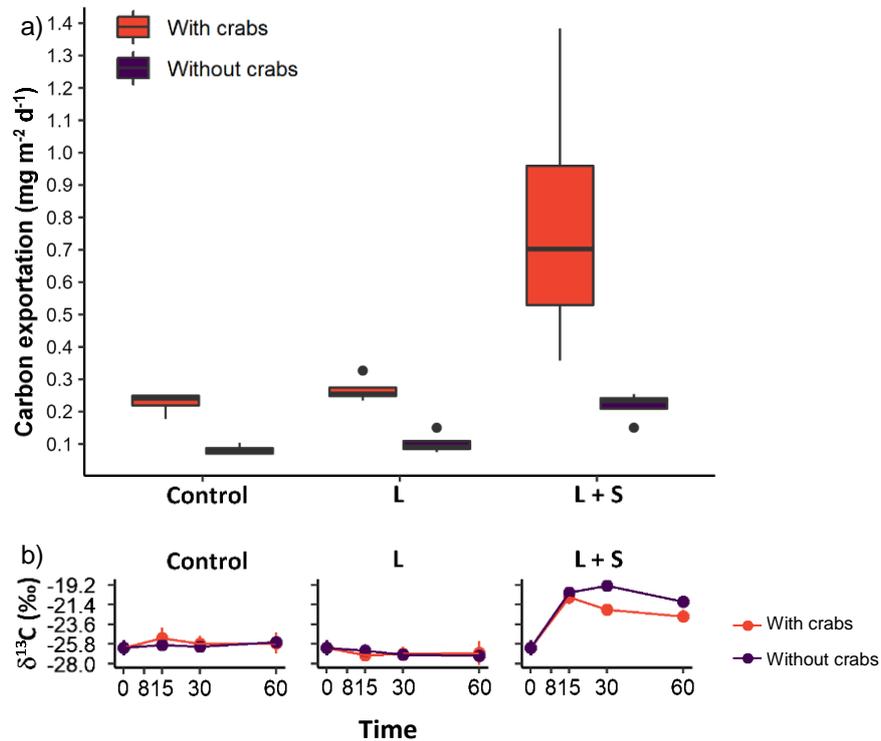


Figure 9: (a) POC export by the simulated tide (mg m⁻² d⁻¹) and (b) temporal dynamic of δ¹³C signature of POM during the experiment in the three treatments. (a): Median values (horizontal solid line inside the box), 25th and 75th percentiles (lower and upper ends of the boxes), 95% confidence intervals (whiskers) and outliers (circles) are shown

The δ¹³C isotopic signature of POM was stable over time in all control tanks ($p > 0.05$) and decreased significantly over time in all L tanks ($\rho = -0.49$; $p < 0.001$; Fig.9b). The δ¹³C isotopic signature of POM was higher in L+S tanks in presence of crabs compared to without crabs at all times ($p < 0.05$) except at T0 ($p > 0.05$; Fig.9b). δ¹³C signatures of POM were significantly higher at all times in all L+S tanks compared to all other tanks ($p < 0.05$).

3.9. Impact of Sargassum inputs on CO₂ emissions

The carbon fluxes were measured during two hours at low tide. The percentage of carbon loss through CO₂ fluxes was calculated by considering only the emission of CO₂

during the 14 hours when sediments were not inundated. Therefore, this percentage was most likely underestimated.

In control tanks the fluxes of CO₂ towards the atmosphere were constant over time and show no difference whether or not the crabs were present ($p > 0.05$; Fig.10A). In L tanks, the emitted carbon increased with time ($\rho = 0.44$; $p < 0.001$; Fig.10B) as also did the percentage of added carbon ($\rho = 0.78$; $p < 0.001$; Fig.10D). The CO₂ percentage of added carbon emitted to the atmosphere in L tanks were similar in presence of crabs or not ($p > 0.05$; Fig.10B and D). In the L+S treatments, the CO₂ emission was positively correlated with time ($\rho = 0.82$ and $\rho = 0.84$ respectively; $p < 0.001$). In L+S tanks with crabs, CO₂ fluxes increased between T0 and T15 and then decreased whereas without crabs, the decrease took place at T30 (Fig.10C). Fluxes of CO₂ were lower in presence of crabs without from day 15 until the end of the experiment ($p < 0.05$; Fig.10C). The percentage of the emitted added carbon was higher in L+S tank without crabs than in all other treatments ($p < 0.05$ E). It increased significantly over time with or without crabs ($\rho = 0.99$ for both; $p < 0.001$). After reaching $10.9 \pm 0.5\%$ in L+S tanks without crabs and $5.9 \pm 1.0\%$ with crabs at T30, the percentage of the emitted added carbon was stable until T60 ($p > 0.05$).

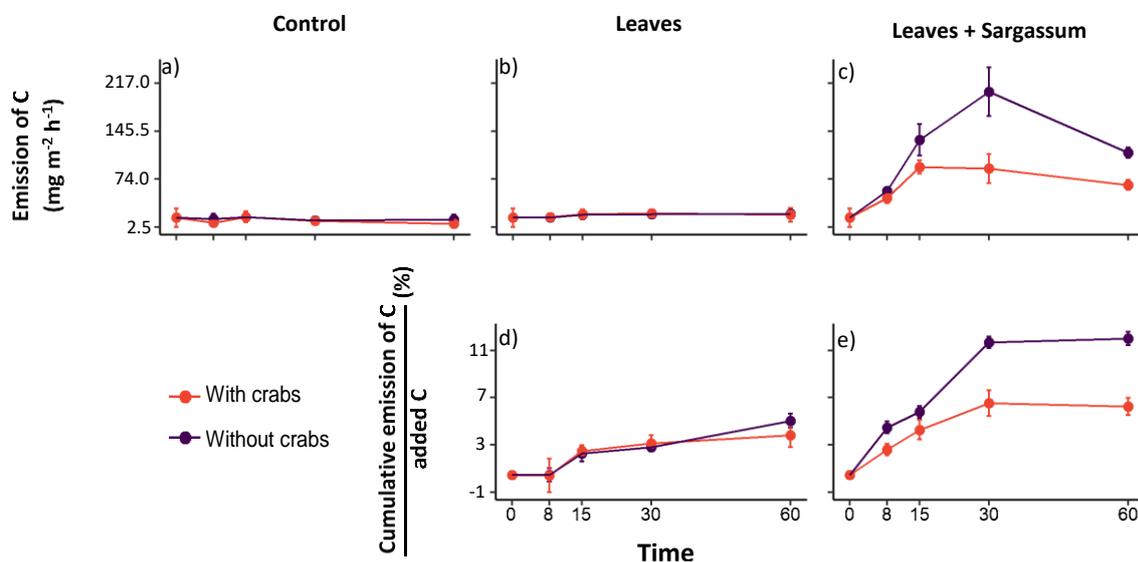


Figure 10: Plot of hourly emission of sediment-air CO₂ fluxes during the emersion (afternoon) expressed in mass per square meter per day (a,b,c) and as a % of the added organic carbon (d,e) versus time in control (a), Leaves (b,d) and Leaves + Sargassum (c,e) (with and without crabs).

3.10. Fatty acids concentrations of crab hepatopancreas

The concentration of TFAs was significantly higher in hepatopancreas of crabs in the L+S tanks compared to crabs in the other tanks ($p < 0.001$; Table 5). In the hepatopancreas of crabs, the concentration of $\Sigma 18:2\omega 6+18:3\omega 3$ was higher in L tanks compared to control tanks ($p < 0.05$). Conversely its concentration was similar in the hepatopancreas of crabs in L and L+S treatments ($p > 0.05$; Table 5). All FAs except the $\Sigma 18:2\omega 6+18:3\omega 3$ have higher concentrations in hepatopancreas of crabs in L+S tanks compared to other tanks ($p < 0.01$).

Table 5 : Fatty acids concentration in hepatopancreas of *Minuca* spp. at T60 (mg g^{-1})

| | Control | L | L+S |
|------------------------------------|----------------|-----------------|------------------|
| Σ SCFAs | 7.9 \pm 1.8 | 15.4 \pm 10.1 | 62.1 \pm 30.4 |
| Σ BrFAs | 0.7 \pm 0.3 | 0.9 \pm 0.5 | 7.5 \pm 5.7 |
| Σ MUFAs | 6.4 \pm 1.6 | 11.2 \pm 5.4 | 43.8 \pm 19.4 |
| Σ EFAs | 10.2 \pm 2.0 | 10.0 \pm 2.8 | 31.9 \pm 17.9 |
| $\Sigma 18:2\omega 6+18:3\omega 3$ | 2.0 \pm 0.6 | 6.0 \pm 3.8 | 8.8 \pm 2.8 |
| Σ PUFAs | 12.8 \pm 2.7 | 16.7 \pm 6.2 | 43.7 \pm 20.5 |
| Σ TFAs | 27.8 \pm 6.0 | 44.2 \pm 21.4 | 157.2 \pm 47.1 |

4. Discussion

Results obtained with experimental mesocosms allow a quantitative analysis of C transfers when *Sargassum* thalles arrive in a mangrove ecosystem. They highlight the role of crabs in the fate of the deposited OM. At the end of the experiment, the defined markers, EFAs for *Sargassum* as well as $\Sigma 18:2\omega 6+18:3\omega 3$ and LCFAs for mangrove leaves, were consistently found in all analyzed sediments (Fig.4 and 5). *Sargassum* are more labile than mangrove leaves as highlighted by the presence of EFAs (Table 1) and by their lower amounts of refractory compounds in general (Jamarun *et al.* 2020; Park *et al.* 2022). BrFAs provide additional information on the microbial biomass, in addition to CO₂ fluxes as an integrative measurement of benthic respiration.

In absence of crabs, deposited mangrove leaves and *Sargassum* thalles form a litter at the surface of sediments in each experimental tank (Fig.3). Conversely, there was little accumulation of both types of litter in presence of crabs (Fig.3). This confirms the active role of crabs in eliminating the OM from the surface of the sediment. Friesen *et al.* (2018) reported that crabs may remove 30-90% of total litterfall in mangrove forests.

Crabs also significantly increased the export of POM (Fig.9a) by their bioturbation activity. However, for all tanks and treatments, this POM export was 1 000-10 000 times lower than the emission of CO₂ and are thus negligible.

4.1. *Sargassum and crabs promote the incorporation of OM from litter to surface sediments*

The C_{org} concentration and δ¹³C signature (on average 31,7 mg g⁻¹ and 28.2‰) of surface sediments sampled in the field are in the range of those measured in others mangroves around the world (Kennedy *et al.* 2004; Adame and Fry 2016). In order to evaluate the degradation of mangrove SOM without addition of new labile OM, we applied the SFO and FOMC kinetics models, starting with the field conditions (T0 -7 days) followed by the stabulation period and continuing with the control tanks (Fig.2). During the 7 days of stabulation, 62% of the in-situ C_{org} was lost in all treatments compared to less than 1% during remaining 60 days in the control tanks (Fig.2). The early SOM degradation may have been promoted by partial reoxygenation of sediments during sampling, transport and conditioning, as previously reported in bare sediments (Lovell *et al.* 2011). The small loss of the refractory part of FAs (LCFAs) compared to others FAs indicates that the labile part of the SOM was preferentially degraded during the stabulation period (Table 4). This is consistent with the first step of degradation reported by Lallier-Vergès *et al.* (2008). The slower degradation of the remaining labile OM as well as the refractory compounds during the experiment period, is probably related to the small amount of the microbial biomass as reflected by the low contribution of BrFAs in surface sediment (Fig.4) and the low values of CO₂ fluxes in the control tanks (Fig.10). Thus, without addition of fresh organic matter, the rate of degradation of SOM was mainly controlled by the availability of labile compounds as previously observed in natural mangrove sediments (e.g. Marchand *et al.* 2005). In our control tanks, crabs did not impact the quantity and quality of surface SOM (no effect on concentrations of C_{org} and its δ¹³C signatures and FAs composition; Fig.3, 7a and 8a).

When fresh OM is added to the tanks, degradation and export occur together with the mixing of different OM pools with different labilities such as SOM, leaves and/or *Sargassum*. In surface sediments of L tanks without crabs, the δ¹³C signatures of bulk

and FAs composition remained similar to those in control tanks indicating that fresh OM from leaves was not incorporated (Fig.7a and 8b). In presence of crabs, these $\delta^{13}\text{C}$ signatures became lower (Fig.7a and 8b) showing how these animals enhance the incorporation of leaf litter OM in surface sediments. Concomitantly, crabs decreased drastically the concentration of TFAs in surface sediment (Fig.4). Although they consumed most of the digestible OM in L tanks, fiddler crabs remained starved as revealed by the low concentration of TFAs in their hepatopancreas (similar to those of control tanks; Table 5). Indeed, the availability and use of FAs are crucial to the metabolism of crustaceans especially during starvation (Sánchez-Paz *et al.* 2006). CO_2 fluxes in L tanks were modest compared to the quantity of added C_{org} ($< 3\%$ mineralized in 60 days; Figure 10d) showing that remineralization of leaves OM was slow in presence or absence of crabs. Nevertheless, these CO_2 fluxes are in the range of those measured in mangroves around the world (Hien *et al.* 2018; Barroso *et al.* 2022). Yet, the respiration slightly increased over time due to the continuous addition of leaf litter during the experiment. Such a positive correlation between sediment-air CO_2 fluxes and the quantity of litterfall was previously reported in natural mangroves by Lovelock (2008).

The addition of *Sargassum* leads to the increase of the C_{org} and FAs concentration in surface sediments (Fig.4 and 7a). Thus, this eutrophication clearly enhances the incorporation of OM from the leaf-*Sargassum* litter to surface sediment. In L+S tanks, this incorporation induced an increase of the $\delta^{13}\text{C}$ signature of SOM in presence of crabs whereas, without crabs, this signature did not change after 60 days of experiments (Fig.7a). Isotopic mixing model indicate that, after 60 days of incubation in the L+S treatment without crabs, leaves material contributed proportionally much more to the surface sediment C_{org} (66% of the total SOM Fig.7a) than it would be expected from the proportions they were added in the tanks (25% of Leaves and 75% of *Sargassum* thalles). This lower relative contribution of *Sargassum* to the surface SOM enrichment suggests a preferential use of these macroalgae by benthic microbes, consistent with the concomitant increase of BrFAs in surface sediment and the emitted CO_2 (Figs 4 and 10c). These CO_2 fluxes were in the range of those measured in eutrophised mangroves (e.g. Chen *et al.* 2010; Barroso *et al.* 2022). In L+S tanks hosting crabs, incorporation of leaves OM to surface sediments was also enhanced (40% of the total SOM) and the CO_2 fluxes were much lower than in absence

of crabs (Fig.10c). This is not consistent with findings of Kristensen and Alongi (2006) who found higher CO₂ emissions from mangrove sediments in the presence of crabs. However, in this latter work, no labile OM was added to the sediment. In L+S tanks, lower CO₂ fluxes in presence of crabs are rather explained by the consumption of the leaf-*Sargassum* litter by crabs (Fig.3) as shown by the higher concentration of 18:2 ω 6+18:3 ω 3 and EFAs in their hepatopancreas compared to those of reared in control tanks (Table 5). Thus, in tanks with crabs, labile substrates are being used faster and their remineralization do not contribute to the CO₂ flux.

4.2. *Transfer of organic carbon to subsurface sediments*

During high tide, soluble compounds present in the litter and embedded in the surface sediments are leached (Steinke *et al.* 1993). Macrofauna such as crabs promote leaching by mechanically fractionating the OM (Valiela *et al.* 1985). During ebb and low tides, this OM percolates and can thus reach the surface sediments (Marchand *et al.* 2006). In mangroves sediments, RedOx oscillations favored remineralization of OM in the 0-10 cm layer exposed to tidal drainage (Aller and Blair 2006). However, in subsurface sediments, OM may be partially stabilized by coprecipitation with metals and by sorption with the mineral substrate and is thus protected against remineralization (Kida and Fujitake 2020).

Values of C_{org} concentrations and $\delta^{13}\text{C}$ signatures of subsurface sediments were similar to those measured in surface sediments in all control and L treatments (Fig. 7a, 7b). Thus, OM was degraded in subsurface layer in a similar way as in surface layer, as also shown by the decrease of all FAs over time (Fig.5). In control tanks, this degradation was due to the absence of any OM input whereas in L treatments, intense OM leaves remineralization by bacteria in the surface layers and, to a lesser extent, its exportation did not allow a transfer towards the subsurface. In addition, when crabs were present, their strong leaves consumption disrupt also the transfer of carbon to the subsurface sediments. This is consistent with results previously reported experimentally by Kristensen and Alongi (2006) who also showed that crabs did not influence carbon concentration of subsurface sediments under 3 cm.

In subsurface sediments of L+S treatment, the C_{org} concentration at the end of the incubation was 2 times higher than in the other treatments and SOM had a $\delta^{13}\text{C}$

signature of -27.6‰ close to that of mangrove leaves (Fig.7B). This suggests a more efficient transfer of leaves OM from surface to deeper, also consistent with the increase of the concentration of SCSFAs and $\Sigma 18:2\omega 6+18:3\omega 3$ between T0 and T60 (Fig.5). *Sargassum* OM pool did not reach the subsurface sediments as revealed by $\delta^{13}\text{C}$ (Fig.7B) signature and FAs composition (EFAs did not increase; Fig.5). *Sargassum* OM was intensively degraded by heterotrophic organisms, as evidenced by CO_2 fluxes and BrFAs. In contrast, refractory compounds of leaves such as tannins, which have a strong ability of sorption on the mineral phase of sediments are preferentially adsorbed (Maie *et al.* 2008). In addition, high concentrations of refractory C_{org} promote the formation of organometallic complexes, which could enhance the sequestration of OM in the subsurface sediments (Costa *et al.* 2020). Fiddler crabs increase the concentration of C_{org} coming from leaves in subsurface sediments of L+S treatment (Fig.7b). This better transfer of C_{org} is caused by fragmentation of the litter both by mechanical fragmentation (Fig.3c and f) and by preferential assimilation of OM from *Sargassum* by crabs as shown by the 3 times higher EFAs concentration in crab hepatopancreas of L+S treatment compared to those of L treatment (Table 5). The increased export of POM and its lower $\delta^{13}\text{C}$ (Fig.9a and b) also indicate that crabs fragmented litter but preferentially fed on *Sargassum*. Fiddler crabs also feed on mangrove leaves which are the main provider of 18:2 ω 6 and 18:3 ω 3 that are key compounds to the development of crustaceans (Raj 1987). However, they excrete the more refractory compounds (Meziane *et al.* 2002), which can then be transferred to the deeper sediments. Furthermore, in contrast to the current paradigm which says that bioturbation promotes sediment metabolism (Arndt *et al.* 2013), Casado-Coy *et al.* (2020) showed that the massive addition of labile OM together with the oxygenation of sediments by bioturbators (worms: *Lumbrineris latreilli*) lead to a decrease in benthic metabolism (CO_2 emissions and O_2 uptake) compared to non-bioturbated sediments. Consistent with these results, the presence of crabs in the L+S treatment decreased CO_2 emissions (Fig.10c). One hypothesis to explain this lower benthic metabolism is that sediment oxygenation by bioturbators favors Fe organo-mineral and organometallic associations (Costa *et al.* 2020). Indeed, as observed in natural mangroves, bioturbation by crabs could promote to the oxidation and precipitation of dissolved iron ions in subsurface sediments by promoting their oxygenation (Ferreira *et al.* 2007). The ferrous molecules have a high affinity for OM and could therefore

protect OM against microbial degradation resulting in the observed decrease in benthic metabolism (Costa *et al.* 2020). Thus, fiddler crabs most likely enhance stabilization of carbon in subsurface sediments.

4.3. *Sargassum* inputs induce a negative priming effect

The addition of easily decomposable labile OM to the sediment can accelerate remineralization of SOM (positive priming effect) through an increase of microbial activity and a co-metabolism effect (Guenet *et al.* 2010b). Indeed, SOM could also be hydrolyzed by the extracellular enzymes that are secreted to degrade labile OM. Competition between SOM-degrading microorganisms and those degrading labile OM could also promote the priming effect. The latter microorganisms would opportunistically consume the labile compounds produced by the partial degradation of refractory OM. To grow, SOM-degrading microorganisms overproduce exoenzymes that degrade refractory compounds (Fontaine *et al.* 2003). Conversely, labile OM inputs could sometimes slow down remineralization and/or stabilize the sedimentary C_{org} (negative priming effect) (Guenet *et al.* 2010a). The negative priming effect might be due to a switch in the metabolism of the microbial communities, which degrades the labile OM instead of the SOM (Lützow *et al.* 2006).

Figure 6 presents the losses of fatty acids in the whole tanks of different treatments and shows that in the presence of *Sargassum*, the losses of refractory FAs from the leaves (LCFAs) are reduced compared to the other treatments. At the same time, the higher losses of labile FAs from *Sargassum* (EFAs) than in the other conditions are a clear indication of a negative priming effect *via* switch of microbial metabolism from SOM to labile OM (Fig.6). This is consistent with other experiments in marine and coastal sediments which have reported that the addition of microalgae led to lower SOM remineralization through a mechanism called “preferential substrate utilization” (Gontikaki *et al.* 2013; Trevathan-Tackett *et al.* 2018). The increase in CO_2 emissions at the air-sediment interface accounts for only 5-11% of the carbon addition to the leaves and *Sargassum* (Fig.10e) confirming, as visually observed (Fig.3f), that most of the OM was not remineralized. This is consistent with slurry experiment of Gontikaki *et al.* (2013), who reported a negative priming effect induced by diatom supplies by measuring $^{13}CO_2$ and the increase in CO_2 emissions, which was much smaller (1-5%)

than to the amount of carbon added. Trevathan-Tackett *et al.* (2018) hypothesize that the negative priming effect following microalgae addition results in net C_{org} accumulation in undisturbed sediments. Our results support this hypothesis because the C_{org} and TFAs concentration of subsurface sediments was 2 to 3 times (Fig.7b) higher when *Sargassum* was added than in the other treatments. As we saw in paragraph 4.2. this accumulation is caused by an additional transfer and stabilization of carbon from the leaves in the presence of *Sargassum*.

Although the potential for priming effects is high in marine environments (Bianchi 2011), especially since eutrophication has become a major biogeochemical concern (Chynel *et al.* 2022; Barroso *et al.* 2022), few studies have been conducted on these effects in the coastal sediments. By measuring $\delta^{13}C$ of DIC and CO_2 , Trevathan-Tackett *et al.* (2018) showed that the addition of microalgae resulted in a negative priming effect of seagrass surface SOM (0-1 cm), while adding seagrass leaves resulted in a positive priming effect. Microalgae are chemically more homogeneous than seagrass leaves and less similar to SOM from seagrass meadows, which could explain this difference. Indeed, the probability of proliferation of microorganisms capable of degrading SOM could be increased by heterogeneous OM with chemical similarities to C_{org} of sediments (Trevathan-Tackett *et al.* 2018). Thus, the negative priming effect in the L+S treatment could be partly explained by the chemical dissimilarity between *Sargassum* and mangrove SOM. Zheng *et al.* (2018) suggest that biochar (labile) inputs switch the bacterial community towards low C turnover bacterial taxa. This leads to increased incorporation of OM into the sedimentary prokaryotic biomass rather than remineralization, thereby promoting stabilization of C_{org} in the sediment and consequently promoting the negative priming effect (Zheng *et al.* 2018). Such a mechanism apparently promotes the negative priming effect in L+S tanks as shown by the higher bacterial biomass in surface and subsurface sediments compared to other treatments (Fig.4 and 5) and remineralization of only a small proportion of the added OM (Fig.10e). In salt marsh sediments, Dinter *et al.* (2019) show that the addition of ^{14}C -labeled glucose leads to a positive priming effect (measurements of $\delta^{13}C$ of CO_2 and DIC) when the sediments are drained, and to a priming effect slightly negative or zero when the sediments are exposed to tidal conditions. These authors suggest that in sediments where the influence of seawater is low, prokaryotic communities switch to favor organisms with high biomass turnover

(rapid growth and strong remineralization). Thus, in the L+S treatment, therefore, the simulation of a tidal cycle may have promoted the negative priming effect.

Thus, in regards with experimental results, *Sargassum* massive beaching reported in west indies (Bernard *et al.* 2022) may enhance the accumulation in subsurface sediment of carbon derived from mangrove leaves through drastic change of microbiology of sediments. The accumulation of this mangrove leaves carbon in subsurface sediments is even further increased by fiddler crabs. Indeed, they preferential assimilation of labile food sources (See 4.2.) in L+S tanks also led to a negative priming effect as showed by the similar losses of EFAs et LCFAs sediments compared to the same treatment without crabs (Fig.6). Therefore, the crabs enhance negative priming effect by promoting leaves OM transfer and stabilization in sediments as well as by lowering benthic metabolism (See 4.2.) leading to the 30% higher C_{org} accumulation in subsurface (Fig.7b). Thus, in natural environment, there is no doubt that crabs have an effective role on carbon stabilization during *Sargassum* beaching event.

Chapitre 4 : Changement du potentiel métabolique des communautés de procaryotes benthiques de sédiments eutrophisés en lien avec les flux de gaz à effet de serre

Résumé

Dans les sédiments de mangroves, les procaryotes benthiques reminéralisent la matière organique (MO) et produisent du CO₂, du CH₄ et du N₂O. En entraînant des changements dans les communautés de procaryotes, l'eutrophisation altère leur potentiel métabolique et ainsi modifie la dynamique des gaz à effet de serre. L'analyse des gènes ADNr 16S a permis de déterminer les changements de communautés de procaryotes dans les sédiments de surface de l'expérience décrite dans le chapitre précédent. Le potentiel métabolique de ces communautés a été estimé à partir des séquences d'ADNr 16S puis mis en relation avec les mesures de flux de CO₂, CH₄ et N₂O. Les Sargasses favorisent la croissance de procaryotes (*Verrucomicrobiota*) ayant la capacité d'oxyder la matière organique soufrée particulièrement abondante dans ces macroalgues. La croissance de ces bactéries est cohérente avec l'hypothèse de dégradation préférentielle des Sargasses émise dans le chapitre précédent. Par ailleurs, les Sargasses entraînent une augmentation des flux de CH₄, en comparaison avec les traitements non eutrophisés, qui s'accompagne d'une augmentation du potentiel de méthanogenèse hétérotrophe au cours de l'expérience. De plus, les ajouts de Sargasses engendrent une hausse du potentiel de dénitrification des procaryotes sédimentaires et des flux de N₂O négatifs indiquant que les bactéries impliquées ne catalysent en réalité que la réduction de N₂O en N₂. Finalement, si l'eutrophisation accroît la capacité des communautés bactériennes à émettre des gaz à effet de serre ainsi que les flux de ces gaz, la présence de crabes limite les effets de cette eutrophisation principalement en diminuant les flux de CO₂ et de N₂O.

1. Introduction

Dans les mangroves, les apports de MO alimentent la respiration et la croissance de nombreux micro-organismes benthiques à la base d'un riche réseau trophique détritique (Lovelock 2008 ; Lopez *et al.* 2022). Les micro-organismes dans les sédiments de mangroves prolifèrent en reminéralisant la matière organique, ce qui entraîne des émissions de gaz à effet de serre : CO₂, CH₄ et N₂O (Das et Mandal 2022). Cette reminéralisation est réalisée dans la fine couche oxygène sédimentaire par la respiration aérobie et, en profondeur, par une succession de réactions chimiques consommant différents accepteurs d'électrons (nitrates puis oxydes de manganèse, oxydes de fer et enfin sulfates) et produisant du CO₂ (Froelich *et al.* 1979). Lorsque tous ces accepteurs d'électrons sont consommés, du CH₄ peut être produit par des *Archées* (Ferry 2012) mais la quantité émise est minime par rapport à celle du CO₂ car, dans les mangroves, la réduction des sulfates prédomine sur la méthanogenèse (Martens et Berner 1974). Dans les sédiments de ces écosystèmes, le N₂O est produit majoritairement par des bactéries nitrifiantes et dénitrifiantes (Meyer *et al.* 2008 ; Reis *et al.* 2017). Toutefois, dans les sédiments de mangroves, une partie des émissions de ces gaz à effet de serre est compensée par la consommation de CO₂, de CH₄ et de N₂O respectivement par les cyanobactéries photosynthétiques, les méthanotrophes et les bactéries dénitrifiantes (Murray *et al.* 2018 ; Arai *et al.* 2021). Outre la disponibilité des accepteurs d'électrons, la composition des communautés de procaryotes est aussi contrôlée par la qualité de la matière organique et la teneur en carbone dans les sédiments (Dunaj *et al.* 2012 ; He *et al.* 2012). Par ailleurs, les crabes violonistes, présents en abondance dans ce milieu, se nourrissent de micro-organismes, diminuant ainsi l'abondance microbienne dans les sédiments superficiels (Kristensen et Alongi 2006). À l'inverse, ces crabes peuvent augmenter l'abondance microbienne dans les sédiments pauvres en matière organique en transférant leur microbiote intestinal vers les sédiments lors de l'excrétion des fèces (Cuellar-Gempeler et Munguia 2013). De plus, la bioturbation par les crabes est susceptible d'impacter la composition des communautés microbiennes sédimentaires (Cuellar-Gempeler et Munguia 2013), notamment celles impliquées dans le cycle de l'azote (Liu *et al.* 2022).

L'apport de MO labile dans les milieux côtiers peut accentuer la reminéralisation de la matière organique sédimentaire (effet d'amorçage positif ou « *priming effect* ») ou la

stabiliser (effet d'amorçage négatif ; Fontaine *et al.* 2003 ; Guenet *et al.* 2010a). Ces deux effets, aux conséquences opposées, s'accompagnent de modifications des émissions de gaz à effet de serre et de changements de communautés microbiennes dans les environnements côtiers (Gontikaki *et al.* 2015 ; Zheng *et al.* 2018). En effet, l'eutrophisation altère la structure des assemblages microbiens sédimentaires des mangroves (Tong *et al.* 2019), ce qui conduit à des modifications de leurs capacités métaboliques (Li *et al.* 2019). Toutefois, peu d'études mettent en relation les changements observés dans la structure des communautés et leurs effets potentiels sur la dynamique des gaz à effet de serre (Li *et al.* 2019). De plus, les effets de l'eutrophisation par des échouages de macroalgues sur les communautés microbiennes des sédiments de mangroves n'ont, à notre connaissance, pas encore été étudiés. Ainsi, l'analyse des communautés microbiennes de sédiments eutrophisés par différentes sources de MO est nécessaire afin de mieux comprendre les conséquences de telles pollutions sur les cycles biogéochimiques et la capacité des mangroves à être sources ou puits de carbone, de méthane et de l'oxyde nitreux.

Cette étude a pour objectifs

- 1) de déterminer les changements de communautés de procaryotes et de leur métabolisme lors des échouages massifs de Sargasses qui pourraient expliquer l'effet d'amorçage observé dans le chapitre précédent en lien avec les flux de gaz à effet de serre
- 2) de déterminer l'impact de l'eutrophisation par les Sargasses et les eaux usées sur la capacité potentielle des communautés procaryotiques à reminéraliser la MO et à émettre des gaz à effet de serre.

Pour ce faire, des analyses de métabarcoding ont été réalisées sur les sédiments de surface des mésocosmes décrits dans le chapitre précédent. Ces analyses permettent de décrire la diversité d'un milieu (Taberlet *et al.* 2012). En particulier, l'analyse des gènes ADNr 16S codant pour la petite sous-unité des ribosomes des procaryotes a permis de déterminer la diversité de ces micro-organismes dans les mésocosmes. Les séquences obtenues peuvent également permettre de caractériser le potentiel métabolique de ces micro-organismes, c'est-à-dire leur capacité génétique à synthétiser l'enzyme catalysant une réaction métabolique, en les confrontant avec des bases de données métaboliques telles que KEGG (Kanehisa *et al.* 2008; Andreote *et*

al. 2012). Finalement, ce potentiel métabolique a été relié aux flux de gaz à effet de serre mesurés à la surface des sédiments au cours de 60 jours d'incubation et pour les différents traitements. Ainsi, la détermination du potentiel métabolique des différents micro-organismes identifiés, couplée à la mesure des flux de CO₂, CH₄ et N₂O a permis de mieux comprendre l'effet de l'eutrophisation sur la dynamique des gaz à effet de serre dans les sédiments de mangroves.

2. Matériel et méthodes

2.1. Conditions expérimentales

En Août 2020, 24 blocs de sédiments ont été collectés dans l'arrière mangrove du Souffleur (Port-Louis, Guadeloupe). Dans cette même mangrove, des crabes violonistes mâles du genre *Minuca spp.* ont été prélevés. Les blocs de sédiments ont été placés dans des bacs de dimension 20x25x20 cm, qui ont été mis en stabulation dans une salle d'expériences avec des fenêtres, sans rien ajouter pendant une semaine. Dans la même salle, les crabes ont été placés dans des bacs sans nourriture dans le but d'évacuer leurs contenus digestifs.

Les 24 bacs ont ensuite été répartis aléatoirement dans la salle entre les 4 traitements expérimentaux : témoin (pas d'ajout de MO), feuilles (L : ajout quotidien de 1,3 g de feuilles de palétuvier (*Avicennia germinans*)), feuilles + Sargasses (L+S : ajout quotidien de 1,3 g de feuilles de palétuvier + 7,5 g de Sargasses) et feuilles + eaux usées (L+W : ajout quotidien de 1,3 g de feuilles de palétuvier + 0,5 L d'eaux usées liquides (ajout d'eau douce)). Au cours des 60 jours d'expérience, et pour simuler la marée, les contenus des bacs sont inondés quotidiennement pendant 12 h en ajoutant 2.5 L (2.0 L pour les bacs L+W) d'eau de mer filtrée à 1.2 µm puis en évacuant ces volumes des bacs à l'aide de robinets. Un crabe a été ajouté dans 3 des 6 réplicas de chaque traitement. Les feuilles de palétuviers ont été récoltées sur des arbres de l'espèce *Avicennia germinans* situés dans la mangrove du Souffleur puis congelées jusqu'aux jours où elles ont été ajoutées aux bacs. Les Sargasses, elles, ont été récoltées fraîches dans la baie de l'Anse à l'eau (Saint François, Guadeloupe) puis congelées jusqu'aux jours où elles ont été ajoutées aux bacs. Les eaux usées ajoutées ont été récoltées quotidiennement dans le canal du Raizet (Les Abymes, Guadeloupe).

Afin d'analyser les communautés de procaryotes vivant dans ces eaux, elles ont été filtrées sur des filtres en cellulose 0,2 μm . Des feuilles de palétuviers et les thalles de Sargasses ont été mis de côté afin d'analyser leur composition en acides gras et les communautés de procaryotes qui les colonisent.

2.2. Echantillonnage

5 temps d'échantillonnage ont été prédéfinis : T0 (avant les ajouts), T3 (3 jours après les ajouts), T15, T30, T60. L'eau de mer ajoutée dans les bacs ainsi que celle évacuée par les robinets a été prélevée à chaque temps d'échantillonnage puis filtrée sur filtre GF/F (0,7 μm). Lorsque les sédiments sont émergés, des chambres de mesure de gaz (10x10x10 cm) ont été posées sur les sédiments. Après 10 minutes d'attente et afin de ne pas intégrer la perturbation des sédiments liée à la pose de la chambre, l'air capturé a été purgé et remplacé par de l'air ambiant à l'aide d'une seringue (Fig. 1). Après cette homogénéisation, un premier échantillon d'air a été prélevé dans la chambre avec une seringue puis deux autres après 1 h et 2 h d'incubation. Afin d'éviter la stratification des gaz, l'air dans la chambre a été homogénéisé avant chaque prélèvement. Les échantillons de gaz ont été conservés dans le noir à température ambiante jusqu'à l'analyse. Juste après le dernier prélèvement de gaz, les sédiments de surface (1 cm) de 5 zones définies aléatoirement ont été échantillonnées dans chaque bac puis regroupés en un seul échantillon. Une zone donnée n'a jamais été échantillonnée 2 fois durant toute la durée de l'expérience. Les échantillons ont été ensuite congelés puis lyophilisés avant analyses.



Figure 1: Photo d'un prélèvement de gaz dans une chambre de mesure avec une seringue hypodermique

2.3. Extraction et séquençage illumina de l'ADNr 16S

L'ADN total des sédiments, des végétaux broyés (feuilles de palétuviers et des thalles de Sargasses) et des filtres (0,2 μm) contenant la MO des eaux usées a été extrait avec le kit d'extraction DNeasy PowerSoil Kit (Qiagen) selon les recommandations de Qiagen. La quantité d'ADN et sa qualité ont été estimées par spectrophotométrie (densité optique à 260 et 280 nm) avec un Nanodrop2000.

Afin de caractériser la structure des communautés de bactéries et d'archées, les régions hypervariables V3-V5 du génome de l'ARN ribosomal 16S ont été séquencées. Pour cela, les amorces Bakt_341F (CCTACGGGNGGCWGCAG) et R926 (CCGYCAATTYMTTTRAGTTT) ont été utilisées pour une amplification par PCR (Quince *et al.* 2011; Herlemann *et al.* 2011). Les PCR puis la purification et le séquençage des produits PCR ont été réalisées par le laboratoire Eurofins (Germany). Le séquençage a été effectué avec des séquenceurs utilisant la technologie MiSeq Illumina 2 x 250 paires de bases (pb). L'ADN d'une communauté de référence (ZymoBIOMICS Microbial Community DNA Standards, D6305), contenant des abondances connues de différents taxons bactériens, a été utilisé comme contrôle

interne. Les séquences finales sont d'une longueur allant de 522 à 536 pb en moyenne.

2.4. Analyse des séquences ADNr 16S

Les amplicons ont été analysés en utilisant le pipeline FROGS (Escudié *et al.* 2018). Les brins d'ADN « *forward* » (F) et « *reverse* » (R) ont été fusionnés et filtrés en utilisant la fonction VSearch (Fig. 2 ; Rognes *et al.* 2016). La fusion a été réalisée uniquement quand le taux de similarité dans la zone de recouvrement des deux brins d'ADN complémentaires (commune aux deux brins F et R) était supérieur à 90%. Les séquences dont le taux de similarité était trop faible ont été supprimées. Ensuite, afin de conserver un maximum de séquences analysables, une large gamme de taille d'amplicon a été définie et les séquences contenant des bases non identifiées ont été supprimées. Les séquences conservées ont ensuite été regroupées en unités taxonomiques (*Operational Taxonomic Units*, ou OTUs) en utilisant l'algorithme SWARM 3.0 avec une distance d'agrégation de 1 (Mahé *et al.* 2014). La séquence la plus abondante au sein d'un OTU est appelée séquence consensus. Les séquences chimères ont été retirées de la base de données en utilisant l'algorithme `remove_chimera.py` du pipeline FROGS. L'assignation taxonomique a été réalisée en utilisant la méthode BLAST sur la base de données SILVA_SSU_r138 (McGinnis et Madden 2004). Les données sont exprimées en abondances relatives des procaryotes appartenant aux différents OTUs. Les séquences d'OTUs ont ensuite été utilisées pour déduire les fonctions potentielles de la communauté procaryotique des sols avec l'outil PICRUSt2 (Douglas *et al.* 2020). Après avoir assigné les séquences à un organisme (80% de similarité), les ORFs (*Open Reading Frames* : correspondent à un gène putatif) ont été prédits avec une taille minimum de 100 paires de bases. Les ORFs ont ensuite été annotés avec la base de données Kyoto Encyclopedia of Genes et Genomes (KEGG⁵) afin de prédire la protéine codée par ce gène. Cet outil a finalement permis de déduire l'abondance des gènes putatifs codant pour différentes enzymes dans les sédiments de mangroves.

⁵ <https://www.kegg.jp/>

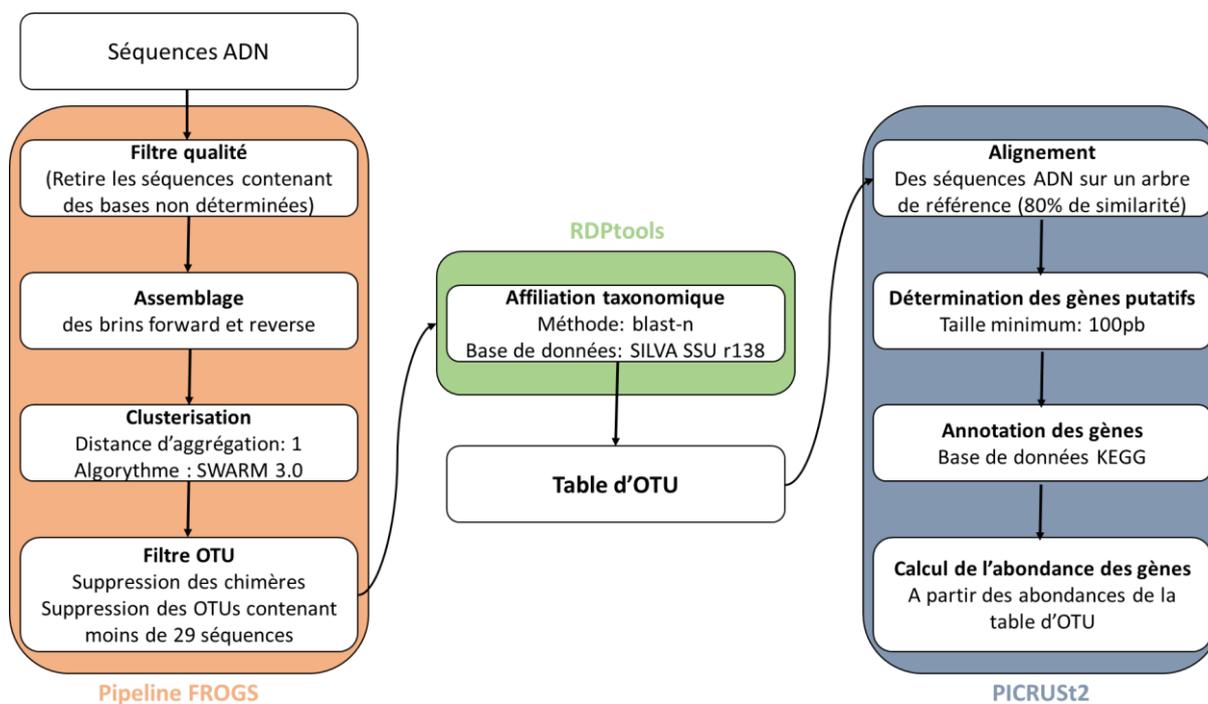


Figure 2: Schéma récapitulatif du traitement des données de métabarcoding. OTU : Operational Taxonomic Unit

2.5. Enzymes d'intérêt pour cette étude

Afin de comprendre la dynamique des gaz à effet de serre dans les sédiments de mangroves, l'abondance des gènes putatifs codant pour les enzymes impliquées dans les réactions clés de la méthanogenèse et de la dénitrification a été analysée (Fig. 3 inspirée de Li *et al.* 2019). De même, les gènes putatifs codant pour des enzymes impliquées dans la réduction dissimilatrice des nitrates et des sulfites ont été sélectionnés afin de déterminer l'impact de l'évolution du potentiel RedOx sur les flux de CO₂ (Fig. 3). En effet, le potentiel RedOx détermine l'espèce chimique permettant de réaliser la minéralisation de la MO et l'efficacité de cette reminéralisation. Ainsi, les flux de CO₂ sont dépendants de ce potentiel. De même, ce dernier est un facteur déterminant de la composition des communautés de procaryotes et de leur capacités métaboliques (Truu *et al.* 2009).

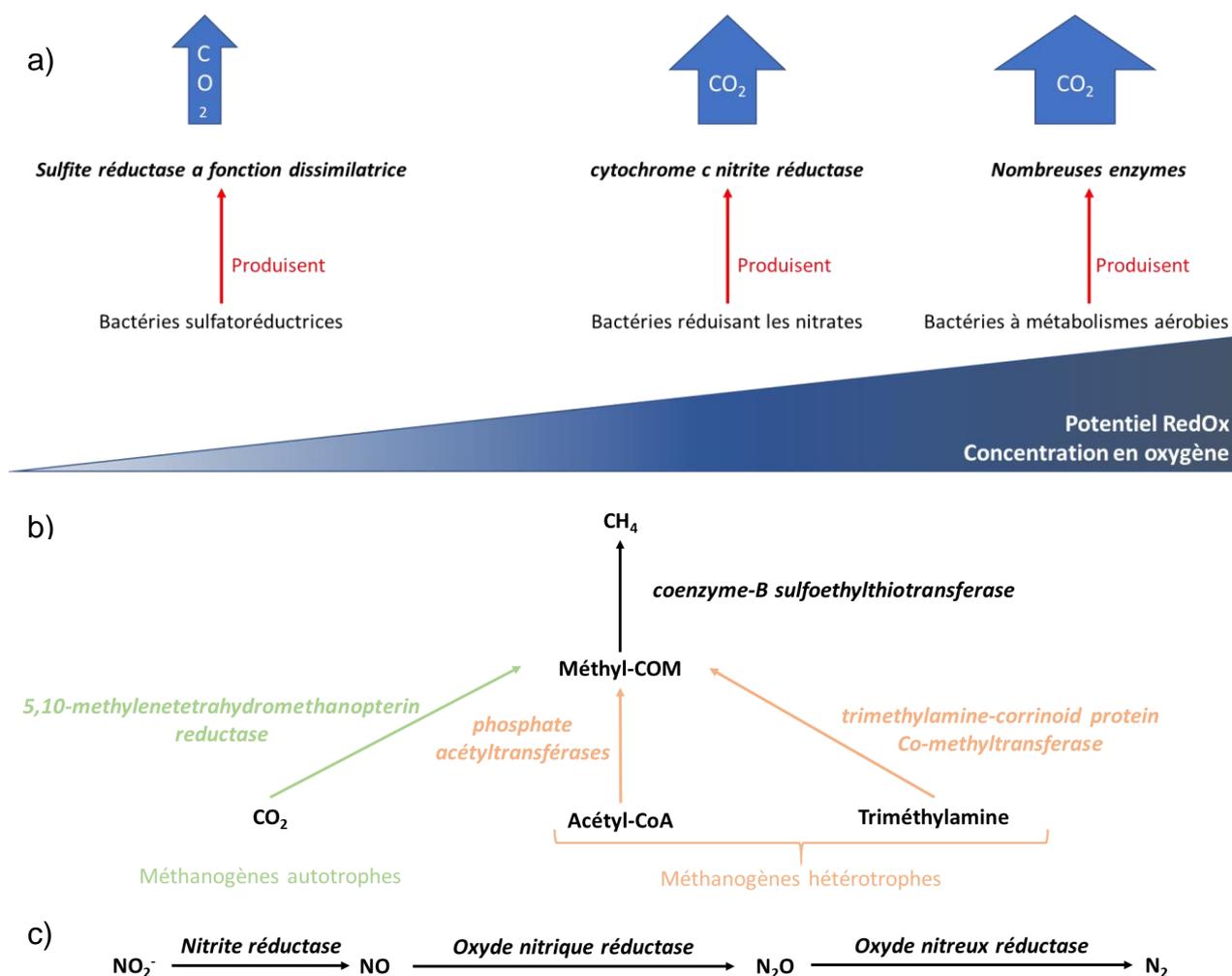


Figure 3: Schéma de synthèse des voies métaboliques et des enzymes impliquées dans la production de gaz à effet de serre chez les procaryotes présents dans les sédiments de mangroves. Enzymes impliquées dans (a) le flux de CO₂, (b) dans le flux de CH₄ et (c) dans le flux de N₂O.

2.6. Analyse d'acides gras

Les acides gras ont été extraits par sonication dans un mélange eau:méthanol:chloroforme (2:2:2 ; v:v:v). Les extraits ont ensuite été saponifiés puis méthylés pour obtenir des esters méthylés d'acides gras. Ces derniers ont été analysés par chromatographie gazeuse couplée à un ionisateur de flamme et identifiés en comparant les pics d'acides gras obtenus avec des standards Supelco et des échantillons injectés en chromatographie gazeuse couplée à un spectromètre de masse (GC-MS). Les concentrations en acides gras ont été calculées à partir de celle de l'étalon interne 23:0.

$$C_{FA} = \frac{A_{FA}}{A_i} \times \frac{C_i}{W_s} \times 1\mu L$$

Où C_{FA} est la concentration en acides ($\mu\text{g g}^{-1}$), A_{FA} est l'aire sous le pic d'acides gras, A_i est l'aire sous le pic de l'étalon interne 23:0, C_i est la concentration ajoutée de l'étalon interne ($\mu\text{g }\mu\text{L}^{-1}$) et W_s est le poids de l'échantillon (g). Les autres acides gras sont exprimés en pourcentage relatifs aux acides gras totaux (TFA).

2.7. Concentrations en carbone et en azote

Les concentrations en carbone organique (après acidification avec de l'acide chlorhydrique 5%) et en azote ont été mesurées au laboratoire LIENSs (Littoral ENvironnement et Sociétés) de l'université de La Rochelle (France) avec un spectromètre de masse isotopique (DeltaV Advantage, Thermo Finnigan) couplé à un analyseur élémentaire (Flash EA 1112 Series, Thermo Finnigan).

2.8. Analyse des concentrations de gaz

Les concentrations de CO_2 et de CH_4 dans les échantillons d'air des chambres ont été analysées par chromatographie gazeuse couplée avec un méthaniseur et un détecteur à ionisation de flamme (SRI 8610C GC-FID). Celles de N_2O ont, elles, été analysées avec un détecteur à capture d'électron (ECD). Les droites d'étalonnages ont été réalisées avec des étalons contenant 400, 1000 et 3000 ppmv de CO_2 (Air Liquide® France), 2, 10 et 30 ppm de CH_4 (Air Liquide® France) et 0,32, 1,0 et 5,0 ppb de N_2O . Les flux de ces trois gaz ont été calculés en soustrayant la concentration initiale à celle quantifiée après deux heures d'incubation dans les chambres de mesure. L'augmentation de la concentration en gaz pendant les deux heures de contact a été convertie en flux à l'aide du volume molaire de chaque gaz à pression atmosphérique, de la température de l'air, de la surface et du volume de la chambre.

2.9. Analyses statistiques

La variance entre les groupes d'échantillons (témoin, L, L+S et L+W avec et sans crabes) n'étant pas homogène, les analyses statistiques ont été réalisées avec des tests non paramétriques ou par permutation (niveau de significativité de 0,05). Une PERMANOVA (PER ; 5000 permutations résiduelles) a été réalisée pour déterminer l'effet du temps, des traitements, de la présence de crabes et du ratio PUFAs/LCFAs

(acides gras polyinsaturés/acides gras à longue chaîne : marqueurs de la qualité de la MO car les PUFAs sont les acides gras les plus labiles et les LCFAs les plus réfractaires ; Camacho-Ibar *et al.* 2003) sur la structure des communautés procaryotiques. De même, l'effet du traitement, du temps et de la présence de crabes sur le potentiel métabolique des communautés de procaryotes a été analysé par une autre PERMANOVA (5000 permutations résiduelles). De plus, des PERMANOVA ont été réalisées afin de déterminer l'effet du temps et de la présence de crabes pour chaque traitement. Dans ce cas, une correction de Bonferroni a été effectuée sur la p-value (p_{adj} ; seuil de significativité de 0,05). L'effet des traitements, du temps et de la présence de crabes sur l'abondance des gènes putatifs codant pour différentes enzymes a été analysé par des ANOVA par permutations (A : 5000 permutations résiduelles). Lorsque le traitement a montré un effet significatif sur l'abondance de ces gènes, les différences entre les traitements avec et sans crabes ont été analysées avec un test post-hoc (PH) par permutation dont la p-value a été ajustée avec la méthode de Bonferroni. Une analyse en coordonnées principales (PCoA) a été réalisée afin de visualiser l'effet des différents traitements sur la composition des familles de procaryotes. Les comparaisons des abondances moyennes de procaryotes (au niveau de la famille) entre les traitements ont été réalisées avec un test de Wilcoxon (W). Les liens entre le temps et les concentrations en acides gras, l'abondance des OTUs procaryotiques et les gènes putatifs codant pour les enzymes d'intérêt ont été analysés avec un test de rang de Spearman (Sp). Ce test a également permis d'évaluer la corrélation entre le ratio PUFAs/LCFAs et les BrFAs.

Les données ont été analysées avec le logiciel R (version 4.0.5). Les analyses ont été réalisées avec les packages « adonis » pour les PERMANOVA, « lmPerm » pour les ANOVA par permutation et « stat » pour les autres tests.

3. Résultats

3.1. Caractérisation des ajouts réalisés

Chaque jour, c'est en moyenne 0,1 g de carbone qui est apporté par les feuilles de palétuviers dans les bacs L, L+S et L+W. De même, 0,5 g C provenant des Sargasses sont ajoutés dans les bacs L+S, et 0,001 g C provenant de l'eau usée sont apportés

dans les bacs L+W. Les acides gras à longues chaînes (LCFAs $\geq 24C$) sont introduits dans les bacs uniquement *via* les feuilles de palétuviers. Les acides gras essentiels (EFAs ; 20:4 ω 6+20:5 ω 3+22:6 ω 3) sont, eux, apportés à la fois par les Sargasses (bacs L+S) et les eaux usées (bacs L+W). Toutefois, les apports journaliers d'EFAs des eaux usées sont 10 000 fois plus faibles que ceux des Sargasses. Les eaux usées étaient caractérisées par de plus fortes proportions d'acides gras dit détritiques (SewFAs = 15:0+16:0+ somme des 16:1 + 18:0 + somme des 18:1 ; 80% des acides gras totaux) comparativement aux feuilles (49% des acides gras totaux) et aux Sargasses (62% des acides gras totaux). Chaque jour, en moyenne, 17 μ g, 44 μ g et 0,5 μ g d'acides gras ramifiés (BrFAs : bactériens) sont ajoutés respectivement par les feuilles de palétuviers, les Sargasses et les eaux usées. Toutefois, la quantité d'acides gras ramifiés ajoutée correspond à moins d'un pour mille de la quantité de BrFAs présents à T0 dans les sédiments de surface des bacs.

Les sources de MO ajoutées étant non axéniques, nous avons dû déterminer la proportion relative et l'affiliation des procaryotes ajoutés dans les différents bacs et leur contribution aux communautés de procaryotes dans les sédiments des mésocosmes. Dans les feuilles de palétuviers, les 4 séquences d'ADN de procaryotes détectées sont réparties dans 2 OTUs affiliés aux *Actinobacteria* et aux *Alphaproteobacteria*. Ces OTUs sont présents dans les sédiments à T0 et leur abondance est stable au cours du temps dans tous les traitements. Dans les Sargasses, les 3192 séquences détectées sont réparties dans 33 OTUs affiliés principalement aux *Cyanobacteria*, *Bacteroidia*, *Alphaproteobacteria*, *Anaerolineae*, *Gammaproteobacteria* et *Kiritimatiellae*. Les OTUs présents dans les Sargasses appartenant aux *Cyanobacteria* n'ont jamais été détectés dans les sédiments. Les *Kiritimatiellaceae* (*Kiritimatiellae*) ont été apportées en faible proportion (moins de 1% des séquences dans les Sargasses) mais sont retrouvés en plus grande proportion dans les bacs L+S que dans les autres bacs (W : $p < 0,01$). Dans les eaux usées, les 1947 séquences détectées sont réparties dans 10 OTUs affiliés aux *Alphaproteobacteria* et aux *Gammaproteobacteria*. Ces bactéries ne sont pas détectées dans les sédiments L+W quel que soit le temps de prélèvement.

3.2. Carbone organique et l'azote total dans les sédiments de surface

Table 1: Concentration en carbone organique (C_{org}) et en azote total (TN) dans les sédiments de surface des traitements témoins, feuilles (L) et feuilles+Sargasses (L+S) ($mg\ g^{-1}$)

| Traitements | | C_{org} | TN |
|-------------|-------------|------------|-----------|
| Témoin | Avec crabes | 14,2 ± 0,9 | 0,5 ± 0,1 |
| | Sans crabes | 13,9 ± 1,0 | 0,5 ± 0,1 |
| L | Avec crabes | 15,3 ± 1,3 | 0,6 ± 0,2 |
| | Sans crabes | 16,7 ± 2,5 | 0,5 ± 0,1 |
| L+S | Avec crabes | 30,0 ± 3,9 | 0,7 ± 0,1 |
| | Sans crabes | 36,9 ± 7,0 | 0,7 ± 0,2 |

Les concentrations en carbone organique (C_{org}) et en azote total (TN) n'ont pas été mesurées dans les sédiments du traitement L+W. La concentration en C_{org} est plus grande dans les sédiments des bacs L avec crabes par rapport au traitement témoin (PH : $p_{adj} < 0,05$; Table 1). Elle est également plus grande dans les bacs L+S que dans les bacs L (PH : $p_{adj} < 0,001$).

3.3. Evolution des concentrations en acides gras

La concentration en acides gras totaux (TFAs) est stable au cours du temps dans les traitements témoins, L et L+S sans crabes tandis qu'elle augmente dans les bacs L+S avec crabes ($Sp : p < 0,001$) et diminue dans les bacs L+W avec et sans crabes ($Sp : p < 0,01$; Fig. 4). La concentration en BrFAs est stable dans les traitements témoins et L ($Sp : p < 0,05$) tandis qu'elle augmente avec le temps en présence et en l'absence de crabes dans les bacs L+S ($Sp : p < 0,01$) et diminue dans les bacs L+W ($Sp : p < 0,01$; Fig. 4). La valeur du ratio PUFAs/LCFAs, qui rend compte de la qualité de la MO, augmente avec le temps dans les bacs L+S en présence ou non de crabes ($Sp : p < 0,001$; Fig. 4). Dans les autres bacs, ce ratio est stable dans le temps ($Sp : p > 0,05$; Fig. 4). De plus, la concentration en BrFAs est significativement corrélée avec le ratio PUFAs/LCFAs ($Sp : p < 0,001$; Fig. 4).

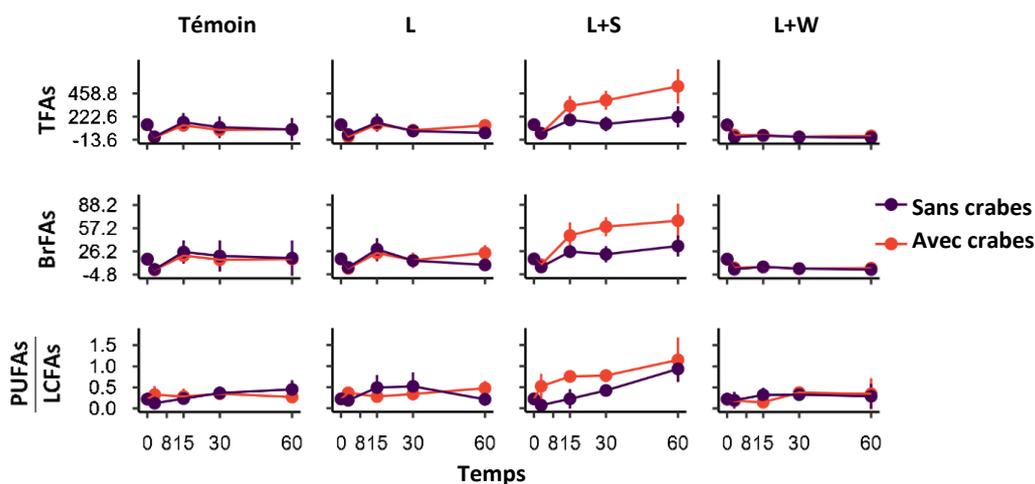


Figure 4 : Evolution de la concentration en acides gras totaux (TFAs) et branchés (BrFAs) et du ratio PUFAs/LCFAs dans les sédiments de surface dans les traitements témoins, feuilles (L), feuilles + sargasses (L+S) et feuilles + eaux usées (L+W).

3.4. Dynamique des gaz à effet de serre

L'effet du temps et de la présence de crabes sur le flux de CO_2 est différent en fonction du traitement (A : $p < 0,05$). Des flux de CO_2 les plus faibles aux flux les plus forts, les traitements se classent ainsi : témoin < L < L+W < L+S (PH : $p_{\text{adj}} < 0,01$; Fig. 5). Dans les bacs témoins, le flux de CO_2 est compris entre $0,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ et $2,1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, il est constant dans le temps avec et sans crabes (Sp : $p > 0,05$; Fig. 5). Dans les bacs L, ce flux augmente avec le temps (Sp : $p < 0,001$; Fig. 5) et se situe entre $1,0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ et $2,6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Dans les bacs, L+S et L+W, les crabes ont un effet significatif sur le flux de CO_2 vers l'atmosphère (PH : $p_{\text{adj}} < 0,05$; Fig. 5). En effet, les flux sont plus élevés sans crabes (L+S : $4,8 - 9,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$; L+W : $1,6 - 5,3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) qu'en présence de crabes (L+S : $8,8 - 20,4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$; L+W : $1,8 - 4,1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$). Après une augmentation entre T0 et T30, le flux de CO_2 diminue jusqu'à T60 (Fig. 5). Dans le traitement L+W, en présence de crabes, le flux de CO_2 est stable tandis que sans crabes, il augmente avec le temps (Sp : $p < 0,001$).

Les flux de CH_4 sont globalement entre 65 et 10 000 fois plus faibles que les flux de CO_2 . L'effet du temps sur le flux de CH_4 est différent selon le traitement (A : $p < 0,01$; Fig. 5). Ce flux est plus élevé dans les traitements L+S ($3,9 - 51,0 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) et L+W ($1,2 - 28,2 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) que dans les bacs témoins ($0,05 - 6,5 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) et L ($0,3 - 8,2 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) (PH : $p_{\text{adj}} < 0,01$; Fig. 5). Le flux de CH_4 est stable dans les bacs témoins mais augmente avec le temps dans les bacs des traitements L, L+S et L+W

(Sp : $p < 0,05$). Quel que soit le traitement, les crabes n'ont pas d'effet sur les flux de CH_4 (A : $p > 0,05$).

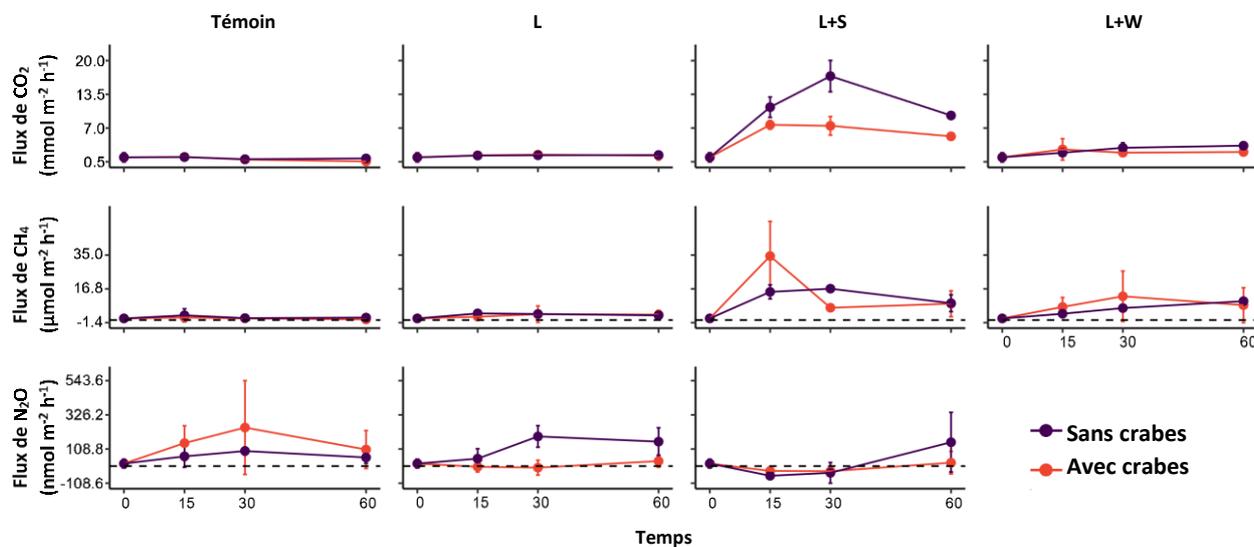


Figure 5: Dynamique temporelle des gaz à effet de serre dans les différents traitements témoins, feuilles (L), feuilles + sargasses (L+S) et feuilles + eaux usées (L+W). Dans le traitement L+W les flux N₂O n'ont pas été mesurés.

Le flux de N₂O n'a pas été mesuré dans les bacs L+W. L'effet de la présence de crabes sur le flux de N₂O est différent selon le traitement (Témoin, L et L+S ; A : $p < 0,05$; Fig. 5). Ce flux est plus faible dans le traitement L en présence de crabes que dans les bacs témoins et L sans crabes (PH : $p_{\text{adj}} < 0,05$; Fig. 5). Le flux de N₂O varie de 5 à 580 nmol m⁻² h⁻¹ dans les bacs témoins, de -324 à 148 nmol m⁻² h⁻¹ dans les bacs L, de -19 à 257 nmol m⁻² h⁻¹ dans le traitement L+S sans crabes et de -54 à 70 nmol m⁻² h⁻¹ avec crabes dans le traitement L.

3.5. Diversité des communautés procaryotiques

Le jeu de données est constitué de 1226 OTUs distribués entre le règne des Bactéries et celui des Archées. On observe dans tous les échantillons de sédiments de surface une prédominance des bactéries (entre 96,4% et 99,9% des séquences) sur les Archées.

3.5.1. Effet de la qualité de la MO sur les communautés de procaryotes

Une PCoA a été réalisée sur l'ensemble des familles de procaryotes identifiées dans les différents traitements afin d'illustrer ces différences (Fig. 6). Les deux premiers axes expliquent 57% de l'inertie totale du jeu de données et ont été retenus pour

illustrer la dissimilarité de Bray-Curtis entre les différents échantillons. La PCoA permet de distinguer les 4 traitements principalement sur l'axe 1 tandis que l'axe 2 met en évidence la dynamique temporelle (Fig. 6). Une PERMANOVA permet de confirmer les différences observées entre les traitements et en fonction du temps. En effet, on observe un effet significatif du temps ($df = 1$; $R^2 = 0,048$; $F = 7,26$; $p < 0,001$), du traitement ($df = 3$; $R^2 = 0,142$; $F = 7,043$; $p < 0,001$), et de la présence de crabes ($df = 1$; $R^2 = 0,032$; $F = 4,754$; $p < 0,001$; Fig. 6) sur la composition des communautés procaryotiques dans les sédiments de surface. En particulier, des changements importants dans la composition de ces communautés sont observés au cours du temps dans le traitement L+S (Fig. 6), comparativement aux faibles évolutions dans les bacs témoins et L, et à la composition à T0 (Fig. 6). En réalisant une PERMANOVA sur les traitements témoins et L+W pour tous les temps, on observe que la composition des communautés procaryotes n'est influencée ni par les crabes, ni par le ratio PUFAs/LCFAs indicatif de la labilité de la MO (Fig. 6). Le ratio PUFA/LCFA a un effet sur la composition de ces communautés dans les bacs L ($df = 1$; $R^2 = 0,117$; $F = 4,170$; $p_{adj} < 0,05$) mais pas la présence de crabes. Dans le traitement L+S, la présence de crabes ($df = 1$; $R^2 = 0,148$; $F = 5,449$; $p_{adj} < 0,01$) et le ratio PUFA/LCFA ($df = 1$; $R^2 = 0,082$; $F = 53,027$; $p_{adj} < 0,05$) ont des effets significatifs sur la composition des communautés procaryotes des sédiments de surface.

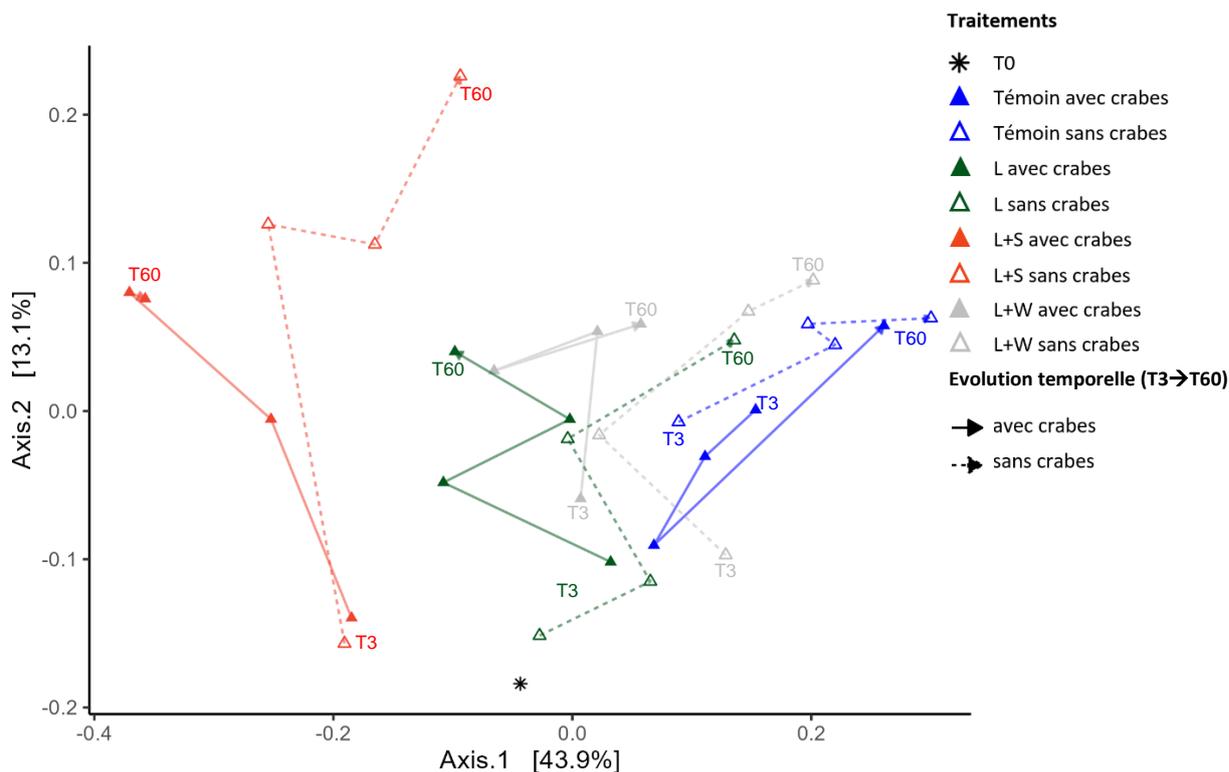


Figure 6: PCoA réalisée sur une matrice de dissimilarité de Bray-Curtis à partir des abondances relatives des familles de procaryotes séquencées dans les sédiments de surface des différents traitements. Les abondances de chaque famille de procaryotes des trois répliques de chaque traitement (témoins, feuilles (L), feuilles + sargasses (L+S) et feuilles + eaux usées (L+W)), en présence ou non de crabes à chaque temps, ont été moyennées. Les lignes relient les temps de prélèvement de chaque traitement (T3→T15 ; T15→T30 ; T30→T60).

3.5.2. Changement de la diversité des communautés procaryotiques

Dans le traitement témoin, les phyla les plus abondants sont *Chloroflexi*, *Proteobacteria*, *Bacteroidota*, *Desulfobacterota* et *Firmicutes* (Fig. 7). Dans les bacs L et L+W, les phyla majoritaires sont les mêmes et leur abondance ne diffère pas significativement du témoin ($W : p > 0,05$; Fig. 7). Parmi les phyla les plus représentés, les *Chloroflexi* sont moins abondants dans les bacs L+S par rapport aux bacs témoins ($W : p < 0,05$; Fig. 7). À l'inverse, les *Proteobacteria*, les *Bacteroidota*, les *Desulfobacterota* et les *Firmicutes* sont plus abondants dans le traitement L+S que dans les bacs témoins ($W : p < 0,05$; Fig. 7). Parmi les phyla les moins représentés, les *Fusobacteriota*, les *Verrucomicrobiota* et les *Spirochaetota* sont significativement plus abondants dans les bacs L+S que dans les bacs témoins et L ($W : p < 0,05$). Les *Nitrospirota* et le phylum *MBNT15* sont, eux, plus représentés dans les bacs témoins que dans les bacs L+S ($W : p < 0,05$; Fig. 7). Les Archées sont représentées uniquement par deux phyla, les *Halobacterota* et les *Crenarchaeota* (Fig. 6).

L'abondance de ces phyla n'est pas significativement différente selon les traitements (W ; $p < 0.05$).

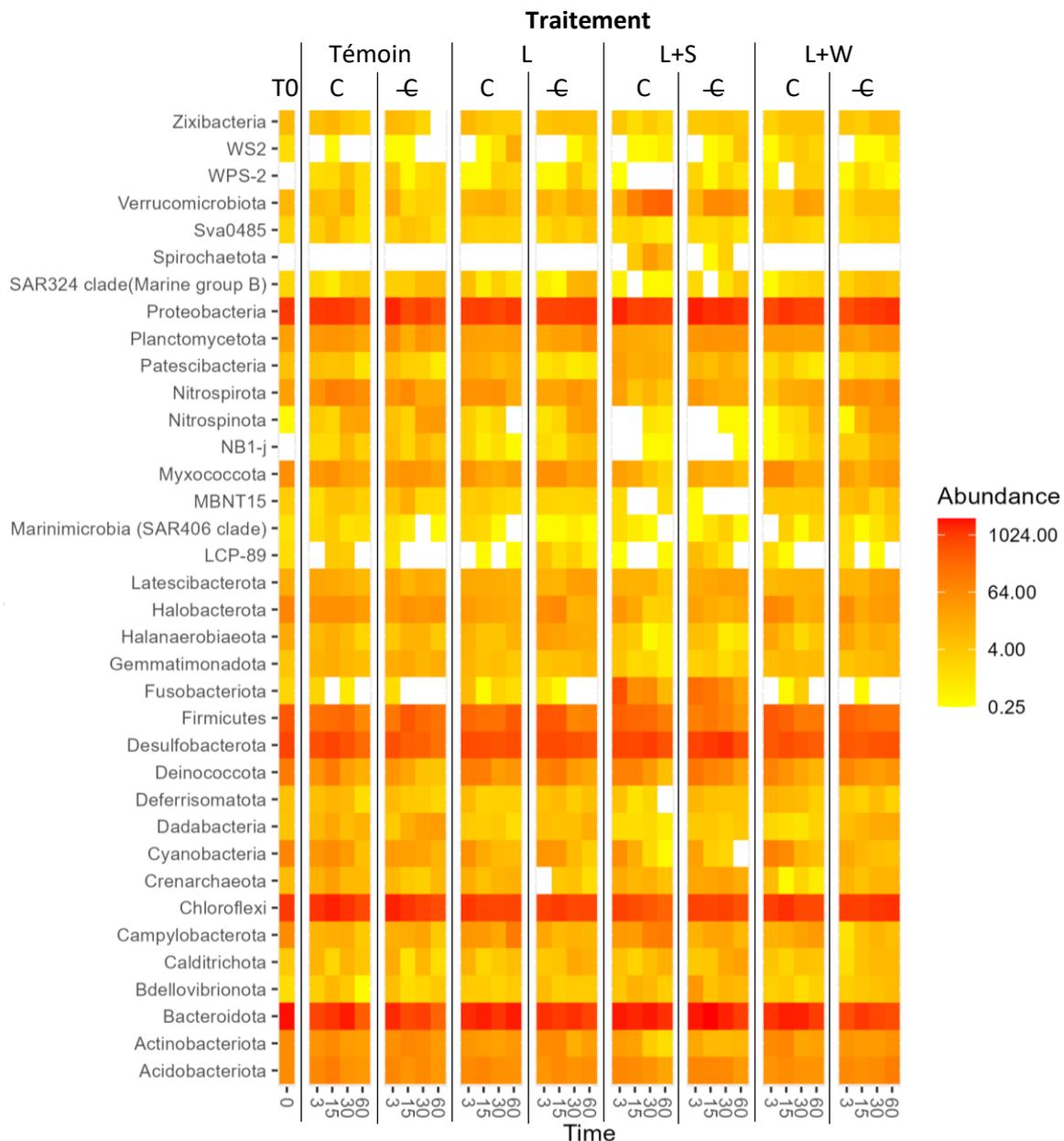


Figure 7: Distribution de l'ensemble des phyla colonisant les sédiments des bacs des traitement témoin, feuilles (L), feuilles+Sargasses (L+S) et feuilles +eaux usées (L+W) en présence de crabes (C) ou non (€).

Certaines familles bactériennes, comme les *Kiloniellaceae* et les *Anaerolineaceae* sont significativement plus abondantes dans les sédiments du traitement témoin que dans ceux des traitements L (Fig. 8a). À l'inverse, les *Kiritimatiellaceae*, les *Marinifilaceae*, les *Sulfurovaceae* ainsi que la classe des *Gammaproteobacteria* sont plus abondants dans les bacs L que dans les bacs témoins (W : $p < 0,05$; Fig. 8a).

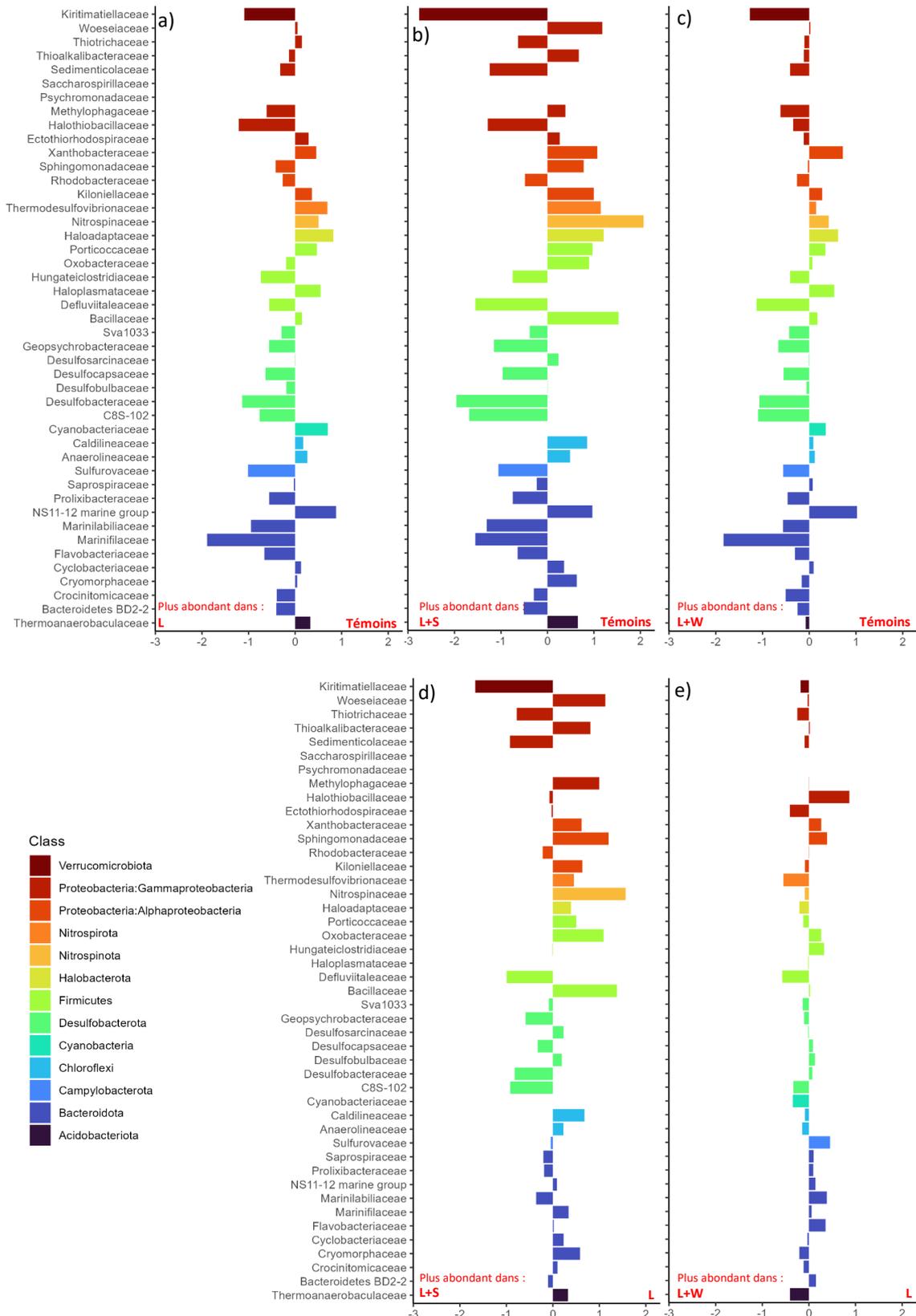


Figure 8: Analyse des différences de l'abondance relative des familles bactériennes (représentant plus de 1% des séquences) entre les différents traitements (témoins vs feuilles (L) (a), témoin vs feuilles + sargasses (L+S) (b), témoin vs feuilles + eaux usées (L+W) (c), L vs L+S (d) et L vs L+W (e)) à T60. Les valeurs sont exprimées en \log_{10} du ratio entre deux traitements. Les valeurs positives et négatives indiquent qu'un taxon est plus abondant dans un traitement ou dans l'autre.

À T60, le phylum des cyanobactéries (famille des *Cyanobacteriaceae*) n'est pas détecté dans les bacs L+S alors qu'il l'est dans les autres bacs (Fig. 8b et d). Dans les bacs témoins, les *Kiloniellaceae* et les *Anaerolineaceae* sont plus abondants que dans le traitement L+S ($W : p < 0,05$; Fig. 8b et d). À l'inverse, les *Desulfobacteraceae*, les *Kiritimatiellaceae*, les *Marinifilaceae* et les *Sulfurovaceae* sont plus représentés dans les sédiments des bacs L+S que dans les bacs témoins ($W : p < 0,01$; Fig. 8b). L'abondance des *Kiritimatiellaceae* est plus élevée dans le traitement L+S que dans les bacs L ($W : p < 0,01$; Fig. 8d). Dans le traitement L+S, les *Kiritimatiellaceae*, les *Desulfobacteraceae*, les *Sulfurovaceae* et les *Marinifilaceae* sont plus abondants en présence de crabes que sans crabes. Les *Kiloniellaceae* sont plus représentés en absence de crabes dans le traitement L+S. Cependant, en raison du faible nombre de répliques, aucun test statistique n'a été effectué.

Dans les bacs L+W, on trouve moins de *Kiritimatiellaceae* que dans les bacs témoins et moins de *Desulfobulbaceae* que dans les bacs L ($W : p < 0,05$; Fig. 8e).

3.6. Potentiel métabolique des communautés de procaryotes

À partir de la taxonomie des communautés de procaryotes identifiées dans les échantillons, le logiciel Picrust2 permet de différencier leur potentiel métabolique c'est-à-dire leur capacité génétique à synthétiser l'enzyme catalysant une réaction métabolique. Tous les OTUs correspondent aux séquences de références avec plus de 80% de similarité. Au total, 6708 KEGG orthologues (KO) ont été détectés correspondant à 2063 enzymes impliquées dans 407 voies métaboliques. L'abondance des KO, des enzymes et des voies métaboliques est proportionnelle au nombre de séquences présentes dans l'OTU d'origine. Le Nearest Sequenced Taxon Index (NSTI) a été utilisé par Picrust2 pour évaluer la qualité de la prédiction. Plus ce NSTI est faible plus la prédiction est fiable. Les valeurs du NSTI des échantillons se situent entre 0,22 et 0,35 et sont dans la gamme des valeurs observée par Langille et al. (2013) pour des échantillons de sols (terrestres) ou pour des tapis microbiens des environnements hypersalins.

Une PERMANOVA met en évidence un effet du temps ($df = 1$; $R^2 = 0,089$; $F = 9,865$; $p < 0,001$) et du traitement ($df = 3$; $R^2 = 0,071$; $F = 2,641$; $p < 0,05$) sur l'abondance des gènes putatifs codant pour toutes les enzymes prédites dans les sédiments de

surface, mais pas d'effet de la présence de crabes ($df = 1$; $R^2 = 0,006$; $F = 0,703$; $p > 0,05$).

3.6.1. Réduction dissimilatrice des nitrates et des sulfates

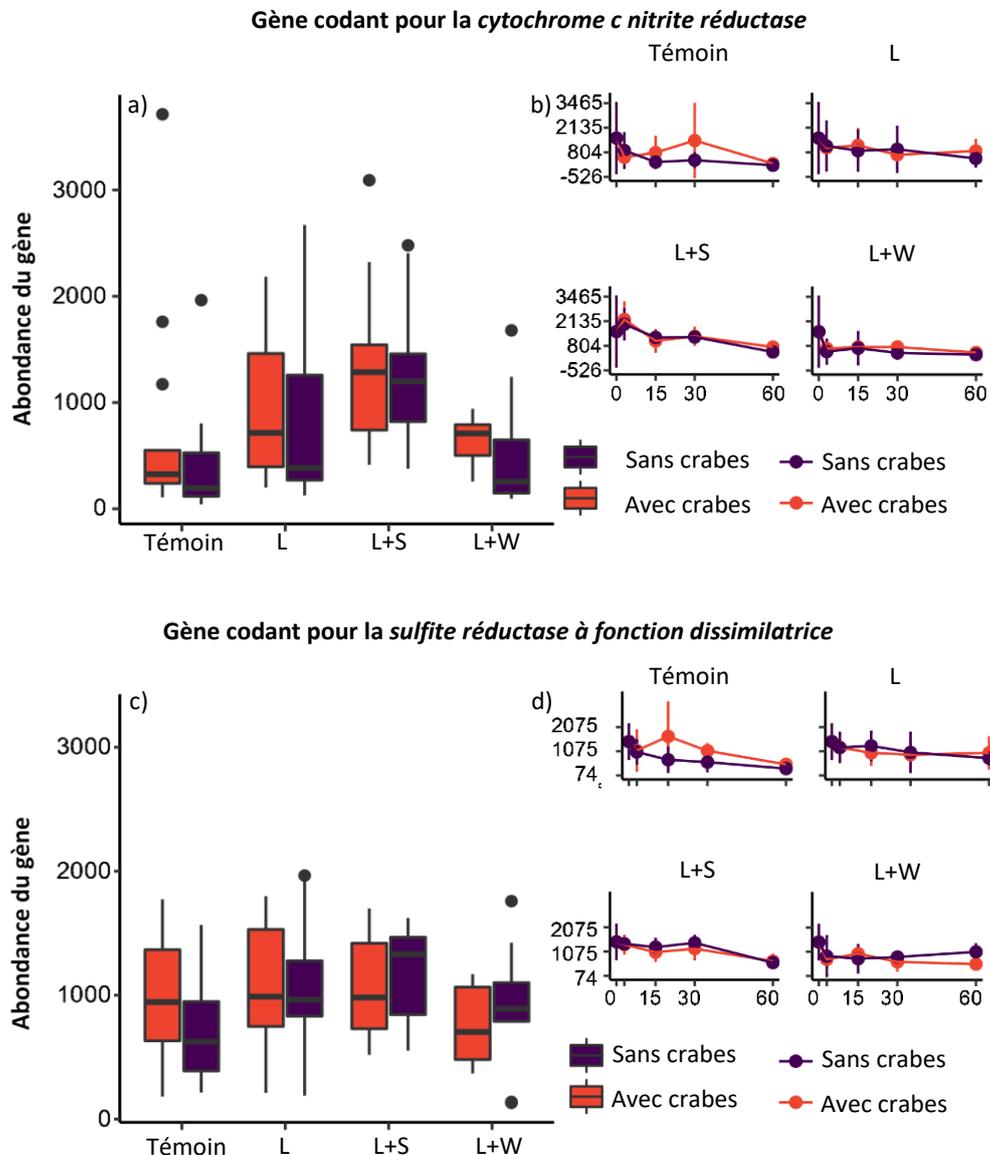


Figure 9 : Abondance absolue des gènes putatifs codants pour cytochrome c nitrite réductase (a,b) et la réductase des sulfites à fonction dissimilatrice en fonction (c,d) des traitements (a,c) (témoins, feuilles (L), feuilles + sargasses (L+S) et feuilles + eaux usées (L+W)) et du temps (b,d).

Le temps et les traitements ont un effet significatif sur l'abondance des gènes putatifs codant pour la *cytochrome c nitrite réductase* (Fig. 3) ($A : p < 0,001$; Fig. 9a). Une comparaison par paire a permis de montrer que ces gènes putatifs sont plus abondants dans les bacs L+S que dans les traitements témoins et les bacs L+W ($p_{adj} < 0,01$; Fig. 9a). Dans les traitements témoins, l'abondance de ces gènes diminue au cours du

temps (Sp : $p < 0,01$), tandis que dans les traitements L et L+W, après une diminution entre T0 et T3, elle ne varie plus (Sp : $p > 0,05$) et reste stable dans le temps dans les traitements L et L+S (Sp : $p > 0,05$; Fig. 9b).

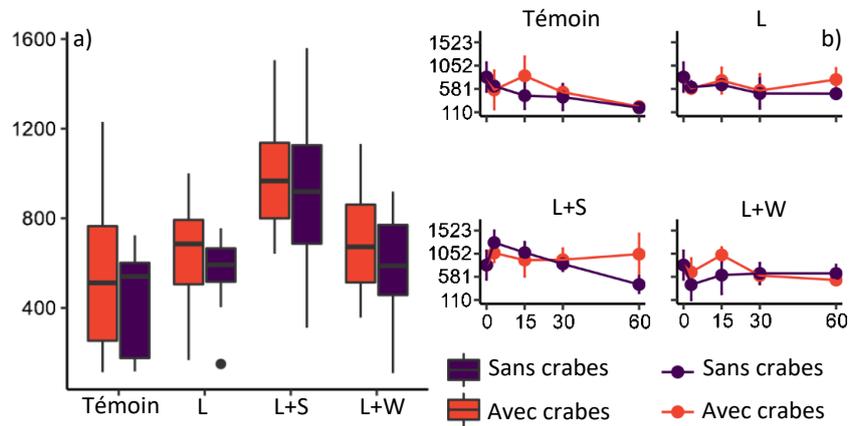
L'abondance des gènes putatifs codant pour la *sulfite réductase à fonction dissimilatrice* (Fig. 3) est similaire entre les différents traitements avec et sans crabes (ANOVA par permutation ; $p > 0,05$; Fig. 9c). Cette abondance diminue significativement avec le temps, quel que soit le traitement (Sp : $p < 0,001$; Fig. 9d).

3.6.2. Méthanogenèse et méthanotrophie

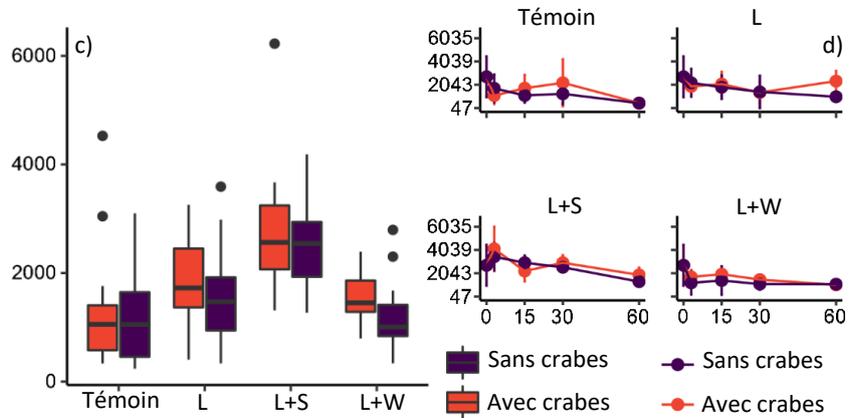
Le temps a un effet différent sur l'abondance des gènes putatifs codant pour la *trimethylamine-corrinoid protein Co-methyltransferase* qui est impliquée dans la méthanogenèse hétérotrophe (Fig. 3b) en fonction du traitement et de la présence de crabes (A : $p < 0,01$; Fig. 10b). Dans les bacs témoins en présence ou non de crabes, l'abondance de ces gènes putatifs diminue avec le temps (Sp : $p < 0,05$) tandis que dans les traitements L et L+W (avec et sans crabes), elle est stable (Sp : $p > 0,05$; Fig. 10B). Ces gènes sont entre 3 et 4 fois plus abondants dans les sédiments de surface des bacs L+S (avec et sans crabes) que dans ceux des autres traitements (PH : $p_{adj} < 0,01$; Fig. 10a). Dans les traitements L+S, le temps a un effet différent sur l'abondance de ces gènes putatifs selon qu'un crabe est présent ou non (PH : $p_{adj} < 0,01$; Fig. 10b). Après avoir doublé entre T0 et T3, l'abondance de ces gènes est stable en présence de crabes (Sp : $p < 0,05$), et diminue sans crabes (Sp : $p < 0,001$; Fig. 10b)

Le traitement a un effet significatif (A : $p < 0,001$) sur l'abondance des gènes putatifs codant pour la *phosphate acétyltransférase* impliquée dans la méthanogenèse hétérotrophe (Fig. 3b). Ces gènes sont entre 3 et 4 fois plus abondants dans les bacs L+S (avec et sans crabes) que dans ceux des autres traitements (PH : $p_{adj} < 0,05$; Fig. 10c) et l'évolution de leur abondance n'est pas différente selon la présence ou non de crabes, pour tous les traitements (Fig. 10d). Cette abondance diminue au cours du temps dans les traitements témoins et L+W (Sp : $p < 0,05$), est stable dans le temps dans les bacs du traitement L tandis qu'elle augmente entre T0 et T3 puis diminue dans les bacs L+S (Sp : $p < 0,01$; Fig. 10d).

Gène codant pour la triméthylamine-corrinoïde protéine Co-méthyltransférase



Gène codant pour la phosphate acétyltransférase



Gène codant pour la 5,10-méthylentétrahydropyriméthanopterine réductase

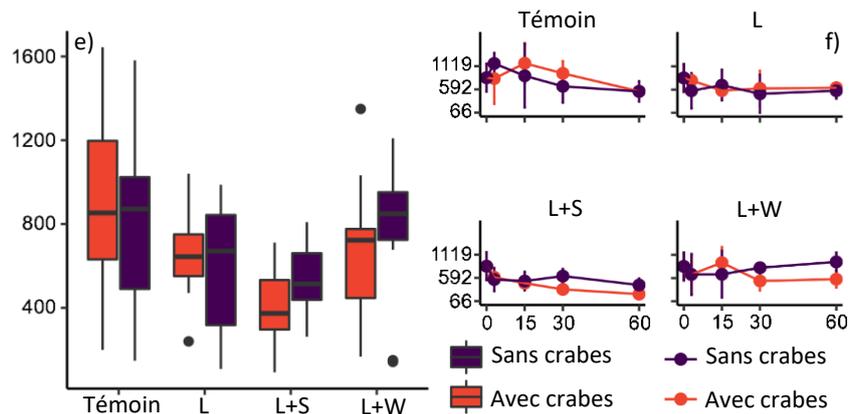


Figure 10: Abondance des gènes putatifs impliqués dans la méthanogénèse à partir de triméthylamine (a,b), à partir d'acétate (c,d) et à partir de CO₂ (e,f) en fonction des traitements (a,c,e ; témoins, feuilles (L), feuilles + sargasses (L+S) et feuilles + eaux usées (L+W)) et du temps (b,d,f).

Le traitement a un effet significatif (A : $p < 0,001$) sur l'abondance des gènes putatifs codant pour l'enzyme 5,10-méthylentétrahydropyriméthanopterine réductase qui est

impliquée dans la méthanogenèse autotrophe (Fig. 3b). L'abondance de ce gène est significativement plus faible dans les traitements L+S que dans ceux témoins et L+W (PH : $p_{\text{adj}} < 0,01$; Fig. 10e) et l'évolution de leur abondance n'est pas différente selon la présence ou non de crabes, pour tous les traitements (Fig. 10f). L'abondance de ces gènes est stable cours du temps dans les bacs témoins (Sp : $p > 0,05$), et dans les traitements L et L+W (Sp : $p < 0,05$) tandis qu'elle diminue significativement dans le traitement L+S (Sp : $p < 0,001$; Fig. 10f).

La *coenzyme-B sulfoethylthiotransferase* responsable de la synthèse finale du méthane n'est prédite dans aucun échantillon, tout comme les enzymes impliquées dans la méthanotrophie.

3.6.3. Dénitrification

Le temps a un effet différent sur l'abondance des gènes putatifs codant pour la *nitrites réductase* (Fig. 3c) dans les sédiments de surface, en fonction du traitement et de la présence de crabes (A : $p < 0,001$; Fig. 11a et b). Ces gènes putatifs sont plus présents dans les sédiments des bacs L+S que dans ceux des autres traitements (PH : $p_{\text{adj}} < 0,05$; Fig. 11a). Dans les traitements témoins, L et L+W, l'abondance de ces gènes putatifs diminue avec le temps (Sp : $p < 0,05$; Fig. 11b), que les crabes soient présents ou non. Dans le traitement L+S, le temps a un effet différent sur ces gènes putatifs selon si un crabe est présent ou non ($p_{\text{adj}} < 0,05$). En effet, sans crabes, l'abondance est stable jusqu'à T15 (Sp : $p > 0,05$; Fig. 11b) puis diminue (Sp : $p < 0,001$; Fig. 11b) tandis qu'avec des crabes, elle augmente de T0 à T60 (Sp : $p < 0,05$; Fig. 11b).

Le temps, le traitement et la présence de crabes ont des effets significatifs sur l'abondance des gènes putatifs codant pour l'*oxyde nitrique-réductase* (A : $p < 0,05$, $0,001$ et $0,001$ respectivement ; Fig. 11c et d). L'abondance de ces gènes est plus forte dans les bacs L+S que dans tous les autres traitements (PH : $p_{\text{adj}} < 0,05$; Fig. 11c). De même, elle est plus élevée en présence de crabes dans les traitements L, L+S et L+W (PH : $p_{\text{adj}} < 0,01$; Fig. 11c). Dans les bacs témoins, L+W (avec et sans crabes), L et L+S (sans crabes), l'abondance de ces gènes putatifs diminue avec le temps (Sp : $p < 0,01$), tandis qu'elle est stable dans les traitements L et L+S avec crabes (Sp : $p > 0,05$; Fig. 11d).

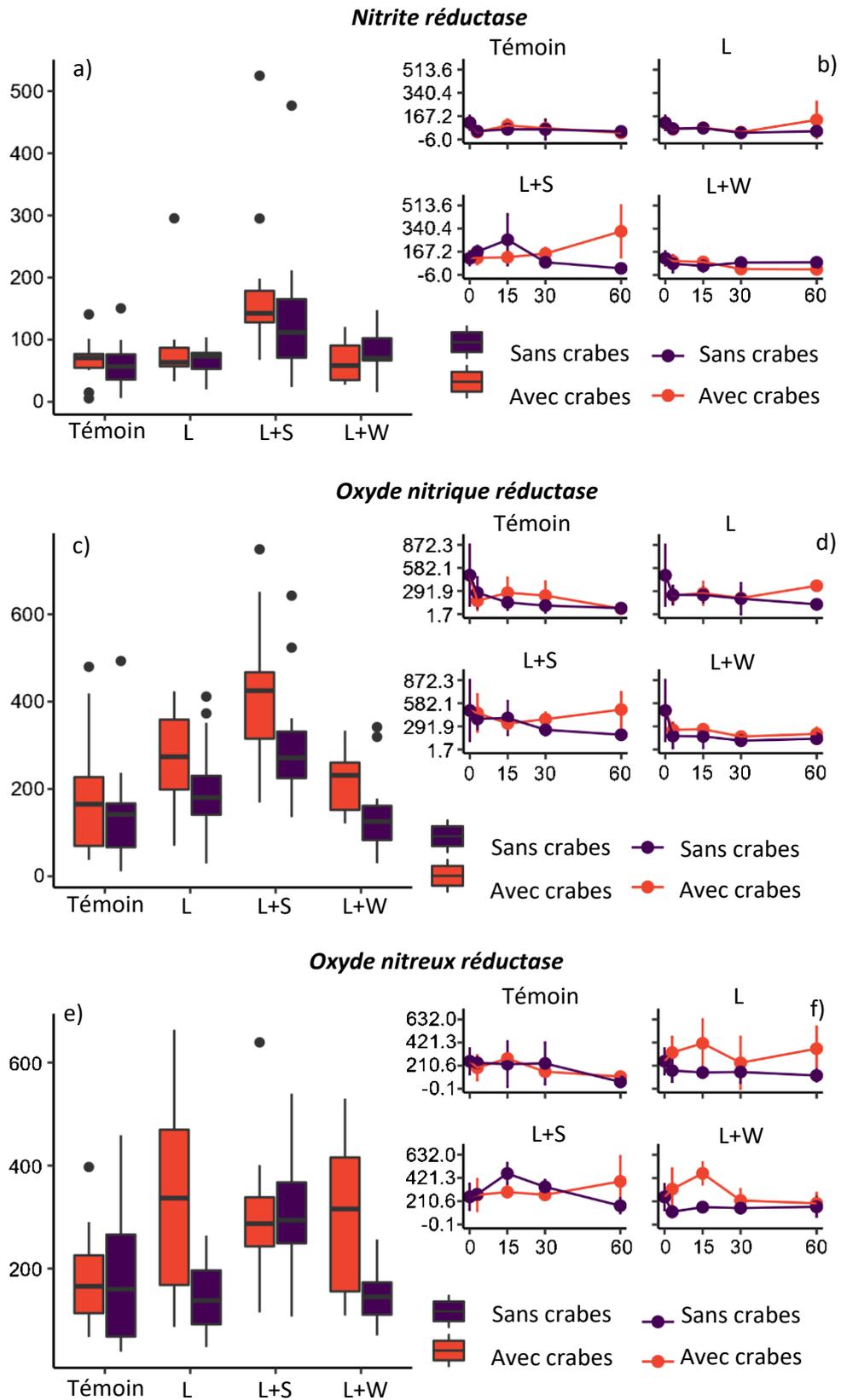


Figure 11: Abondance des gènes putatifs impliqués dans les trois étapes clés de la dénitrification en fonction des traitements (a,c,e ; témoins, feuilles (L), feuilles + sargasses (L+S) et feuilles + eaux usées (L+W)) et du temps (b,d,f). La nitrite réductase produit de l'oxyde nitrique (a,b), l'oxyde nitrique réductase produit de l'oxyde nitreux (c,d) et l'oxyde nitreux-réductase produit de l'azote (e,f).

Le temps a un effet différent sur l'abondance des gènes putatifs codant pour *l'oxyde nitreux-réductase* dans les sédiments de surface en fonction du traitement et de la présence de crabes (A : $p < 0,05$; Fig. 11e et f). Ces gènes sont plus abondants dans les sédiments des bacs L+S (avec et sans crabes) que dans ceux des bacs témoins (avec et sans crabes), L sans crabes et L+W sans crabes (PH : $p_{adj} < 0,05$; Fig. 11e). Dans les bacs L et L+W en présence de crabes, l'abondance de ces gènes est plus élevée que sans crabes (PH : $p_{adj} < 0,01$; Fig. 11e). Dans tous les traitements, cette abondance est stable au cours du temps (Sp : $p > 0,05$), excepté dans les bacs témoins où elle diminue au cours du temps (Sp : $p < 0,01$; Fig. 11e).

4. Discussion

4.1. *Changement des communautés procaryotiques induit par la modification de la MO sédimentaire*

Les résultats obtenus dans ces mésocosmes permettent d'analyser les changements de communautés de procaryotes des sédiments de mangroves en lien avec l'eutrophisation par des thalles de Sargasses ou des eaux usées. Les Sargasses sont riches en composés labiles tandis que les eaux usées ont de fortes proportions (80%) d'acides gras typiques de la MO en décomposition (SewFAs : David *et al.* 2019). Au cours de l'expérience, ces vecteurs d'eutrophisation qualitativement contrastés ont des effets radicalement différents sur les communautés procaryotiques des sédiments de surface.

Dans les sédiments des bacs témoins, L et L+W, avec et sans crabes, la stabilité du ratio PUFAs/LCFAs durant l'expérimentation (Fig.4) montre que la qualité de la MO a peu évolué. En revanche, l'apport de Sargasses, en plus des feuilles de palétuviers, entraîne une hausse du ratio PUFAs/LCFAs dans les sédiments de surface indiquant une amélioration qualitative de la MO sédimentaire (Fig.4). Cet ajout de MO plus labile a un impact significatif sur la biomasse de procaryotes comme le montrent la corrélation entre le ratio PUFAs/LCFAs et la concentration en BrFAs (Fig.4). Un tel impact avait déjà été documenté précédemment (Danovaro *et al.* 1993 ; Sparling *et al.* 1998).

Dans tous les traitements, les communautés de procaryotes sont dominées par les phyla *Chloroflexi*, *Protéobacteria*, *Bacteroidota*, *Desulfobacterota* et *Firmicutes* (Fig. 7). La prévalence de ces taxons est également observée dans les sédiments de mangroves naturelles du monde entier (Dias *et al.* 2010 ; Chithira *et al.* 2021 ; Fiard *et al.* 2022). Dans le traitement témoin, l'absence de changement qualitatif de la MO explique la stabilité des communautés de procaryotes au cours de l'expérience.

Dans les bacs L et L+S, la qualité de la MO (PUFAs/LCFAs) a un impact significatif sur la structure des communautés de procaryotes, en raison de l'apport de feuilles de palétuviers et de Sargasses fraîches. L'abondance plus faible des *Anaerolineaceae* dans les bacs L que dans le traitement témoin pourrait être expliquées par des différences de labilité des apports. En effet, ces bactéries sont des spécialistes de la dégradation des composés réfractaires (Oba *et al.* 2014) qui sont prédominants dans le traitement témoin (voir chapitre 3). De plus, l'ajout de feuilles fraîches a pu favoriser la croissance d'autres familles de procaryotes plus opportunistes. Parmi celles-ci, la classe des *Gammaproteobacteria* et la famille des *Marinifilaceae* sont plus abondantes dans les sédiments du traitement L que dans ceux des témoins (Fig. 8a). Les *Gammaproteobacteria* sont des organismes pionniers dans la dégradation des végétaux de mangroves (Moitinho *et al.* 2018) tandis que les *Marinifilaceae* regroupent des bactéries hétérotrophes opportunistes capables de métaboliser une grande variété de substrats (Li *et al.* 2022). L'ajout de Sargasses amplifie l'impact des feuilles sur ces groupes bactériens (Fig. 8b et d) car elles favorisent l'incorporation de MO provenant des feuilles de palétuviers vers les sédiments de surface (voir chapitre 3). En ajoutant des crabes dans le traitement L+S, l'abondance des *Marinifilaceae* augmente également. À l'image de ce qui a été observé par Liu *et al.* (2022), dans les bacs où des crabes ont été ajoutés, l'incorporation de MO dans les sédiments de surface est favorisée (voir chapitre 3). Cela pourrait expliquer leur plus forte colonisation par ces bactéries opportunistes.

La composition des communautés dans les bacs L+W était similaire à celle du traitement L (Fig. 6), indiquant ainsi que l'ajout d'eaux usées a peu d'effet sur elle comparativement aux apports en feuilles de palétuviers. Il est probable que la très faible quantité de MO apportée par les eaux usées dans les mésocosmes ne soit pas suffisante pour induire un changement des communautés procaryotiques.

4.2. Lien entre les changements des communautés procaryotiques et les flux de CO₂

Les voies métaboliques produisant du CO₂ sont variées (respiration aérobie, réduction des sulfates, du fer, des nitrates, cycle de Krebs...) circonscrivant notre capacité à prédire l'effet respectif de chaque voie métabolique sur le flux de ce gaz. Dans les sédiments des traitements témoins, L et L+W, la respiration anaérobie contribue de moins en moins au flux de CO₂ (constant ; Fig. 5) comme le montre la diminution de l'abondance des gènes putatifs codant pour les deux enzymes impliquées dans des voies métaboliques anaérobies (*cytochrome c nitrite réductase* et *sulfate réductase à fonction dissimilatrice*). Par ailleurs, la présence de cyanobactéries dans les sédiments de ces traitements suggérerait que du CO₂ est consommé et que de l'oxygène est produit. Dans les bacs L+S, ces bactéries photosynthétiques ne sont pas détectées bien qu'elles soient présentes dans les Sargasses. Toutefois, d'autres processus métaboliques, en particulier la réduction des nitrates, peuvent aussi expliquer une part des flux de CO₂. Dans les bacs L+S, les gènes putatifs codant pour la *cytochrome c nitrite réductase* sont plus abondants que dans le traitement témoin, indiquant ainsi une plus forte réduction des nitrates (Fig. 9a). Durant les 30 premiers jours, l'abondance élevée des gènes putatifs codant pour cette *cytochrome c nitrite réductase* (Fig. 9b) est concomitante à une augmentation des flux de CO₂ (Fig. 5). Cela suggère qu'à côté de la respiration aérobie, la réduction des nitrates génère une partie des flux de CO₂ mesurés dans le traitement L+S. Par ailleurs, l'abondance des gènes putatifs codant pour la *cytochrome c nitrite réductase* diminue en même temps que le flux de CO₂ entre T30 et T60 (Fig. 5 et 9b). Cela pourrait en partie s'expliquer par l'appauvrissement du milieu en oxygène et en nitrates, consommés par les hétérotrophes au fur et à mesure du déroulé de l'expérience. Par ailleurs, il est très probable que la consommation de l'oxygène en surface mène à une diminution du potentiel RedOx des sédiments, limitant ainsi la nitrification et donc le recyclage de l'ammonium en nitrates. En effet, la nitrification est réalisée dans des conditions oxyques tandis que les faibles potentiels RedOx des sédiments favorisent les procaryotes consommant les nitrates (dénitrifiantes ou non dénitrifiantes et réductrices des nitrates en ammonium (DNRA)) (Bauza *et al.* 2002 ; Meyer *et al.* 2008).

Dans les bacs témoins à T60, le cycle du soufre semble être principalement réalisé par des bactéries catalysant la dismutation du soufre comme c'est le cas pour les *Thermodesulfovibrionaceae* (Fig. 8a). Ces dernières utilisent les composés soufrés à la fois comme oxydants et comme réducteurs et produisent du H₂S (Umezawa *et al.* 2020). Par ailleurs, les bactéries oxydatrices du soufre et réductrices des sulfates sont vraisemblablement soit absentes, soit peu abondantes, car, en général, le cycle du soufre (oxydation et réduction des sulfates) a lieu sous la surface, dans des sédiments plus anoxiques (Holmer *et al.* 1994). Dans les bacs L et L+W, on constate une abondance plus élevée de *Halothiobacillaceae* et de *Sulfurovaceae* par rapport aux bacs témoins (Fig. 8a et c). Ces bactéries sont capables d'oxyder le soufre en conditions anaérobies (Vannini *et al.* 2008 ; Li *et al.* 2018), suggérant que les sédiments de surface dans les bacs L et L+W seraient moins oxygénés que ceux du traitement témoin. Dans les bacs L+S, les apports de Sargasses, riches en composés organiques soufrés (Thompson *et al.* 2013), ont entraîné la prolifération de *Kiritimatiellaceae* (présentes sur les thalles de Sargasses) plus élevée que dans les autres traitements (Fig. 8b et d). Ces bactéries font partie du phylum des *Verrucomicrobiota* qui dégradent des composés organiques riches en soufre et libèrent des sulfates dans le milieu (Orellana *et al.* 2022). Ainsi, les *Kiritimatiellaceae* pourraient favoriser le transfert des sulfates vers les sédiments dans le traitement L+S. Une fois dans les sédiments, ces sulfates sont disponibles pour les *Desulfobacteraceae* qui réalisent la réduction dissimilatrice des sulfates (Miletto *et al.* 2011) et sont plus abondants que dans les autres traitements (Fig. 8). Ainsi, les apports massifs de Sargasses dans le traitement L+S pourraient augmenter la diagénèse de la MO *via* la réduction des sulfates. La réduction des sulfates produit du H₂S et des ions bicarbonates (à la place du CO₂) lors de la reminéralisation de la MO dans les mangroves (Reithmaier *et al.* 2021). Ainsi, c'est la production et l'export de ces ions par les bactéries sulfato-réductrices lors de la reminéralisation qui pourrait expliquer une partie de la baisse des émissions de CO₂ en fin d'expérience dans le traitement L+S (Fig. 5). Malgré l'abondance accrue de bactéries réduisant les sulfates dans le traitement L+S, on n'observe pas d'augmentation de l'abondance des gènes putatifs codant pour la *sulfite réductase à fonction dissimilatrice* par rapport aux autres traitements (Fig. 9c). Cela pourrait résulter du fait que les *Thermodesulfovibrionaceae*, abondants dans tous les traitements à l'exception de L+S, possèdent les gènes codant

pour cette enzyme mais n'utilisent pas cette voie métabolique (Umezawa *et al.* 2020). La dégradation préférentielle des Sargasses par rapport aux feuilles de palétuviers, observée dans le chapitre précédent, pourrait ainsi être en partie causée par la prolifération de bactéries spécialisées dans la dégradation de la MO soufrée à l'image des *Kiritimatiellaceae* (Fig.8d). Ainsi, les changements de communautés de procaryotes viennent appuyer l'hypothèse de « *preferential substrate utilization* » émise dans le chapitre précédent pour expliquer l'effet d'amorçage négatif.

Les crabes ont un effet sur la composition des communautés de procaryotes des sédiments du traitement L+S. Ces invertébrés n'ont en revanche pas eu d'effet sur l'abondance des gènes putatifs codant pour la *cytochrome c nitrite réductase* (Fig. 9a). Liu *et al.* (2022) montrent qu'à des densités de crabes similaires aux notre, ces animaux ont peu d'effet sur l'abondance de la *cytochrome c nitrite réductase* alors que pour des densités plus élevées, ils favorisent les procaryotes synthétisant cette enzyme. De plus, la bioturbation par les crabes génère un meilleur transfert de la MO vers les sédiments comme le montrent les concentrations en C_{org} (Table 1). Cette augmentation de la MO sédimentaire pourrait entraîner une diminution du potentiel RedOx, favorisant ainsi la réduction dissimilatrice des sulfates. En effet, dans les sédiments des bacs L+S à T60, les bactéries réduisant les sulfates (*Desulfobacteraceae*) et dégradant les molécules soufrées (*Kiritimatiellaceae*) sont plus abondantes en présence de crabes. Ainsi, dans ces sédiments, la production d'ions bicarbonates pourrait contribuer davantage à la reminéralisation et donc expliquer la diminution des émissions de CO₂ par rapport à quand les crabes ne sont pas présents. Cette réduction des sulfates favorisée par les crabes avait aussi été montrée par Nielsen *et al.* (2003) pour des sédiments pollués par des déchets provenant d'aquaculture de crevettes.

4.3. *Lien entre les changements de potentiel métabolique des communautés de procaryotes méthanogènes et les flux de méthane*

Le CH₄ peut être produit en absence d'oxygène par des *Archées* via différentes voies métaboliques (Ferry 2012). En effet, ces micro-organismes ont la capacité métabolique de réduire le CO₂, de couper les molécules d'acétate ou d'utiliser des composés méthylés (e.g. méthanol, triméthylamine...) pour leur métabolisme

énergétique (Lyu *et al.* 2018). Dans cette étude, les *Archées* sont représentées uniquement par deux phyla, les *Halobacterota* et les *Crenarchaeota* (Fig. 7). Le premier intègre des organismes méthanogènes tandis que le second ne contient que des organismes non-méthanogènes (Kubo *et al.* 2012 ; Bräuer *et al.* 2020). Malgré la présence de ces méthanogènes, les flux de CH₄ sont faibles dans tous les traitements en comparaison avec ceux de CO₂ (Fig. 5). En effet, les sédiments de mangroves sont riches en sulfates et en sels, ce qui limite la croissance de la plupart des *Archées* méthanogènes hétérotrophes (Torres-Alvarado *et al.* 2013). Le gène codant pour l'enzyme réalisant la dernière étape de la méthanogenèse n'est jamais détecté, peut-être parce que la méthanogenèse est réalisée dans les sédiments plus profonds ou en raison de la méthode de clustering des OTUs qui regroupe les séquences et en tire une séquence consensus. Certaines séquences regroupées en un OTU peuvent appartenir à deux espèces ayant des génomes différents (Poretsky *et al.* 2014) induisant ainsi l'occultation de certaines fonctions dans le jeu de données.

Les émissions de méthane dans les sédiments des bacs témoins et L (en moyenne 2,1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$) sont dans la gamme des valeurs les plus faibles mesurées dans des mangroves naturelles (Lyimo *et al.* 2002 ; Barroso *et al.* 2022). Les gènes putatifs codant pour l'enzyme *5,10-methylenetetrahydromethanopterin reductase* qui permet la méthanogenèse autotrophe (consommatrice de CO₂, Fig. 3) ont une abondance constante dans les bacs témoins (Fig. 10c). *A contrario*, l'abondance des gènes putatifs codant pour les enzymes permettant la réduction de l'acétate et de la triméthylamine (Fig. 3b) diminue significativement au cours du temps (Fig. 10a et b). Cela indique que les méthanogènes hétérotrophes ne disposent pas de suffisamment de substrat pour maintenir une population stable, certainement en raison de l'oxygénation des sédiments et de l'absence d'apports de MO labile dans ce traitement. En effet, de faibles taux de MO favorisent généralement les *Archées* méthanogènes réductrices de CO₂ par rapport aux hétérotrophes (Ma *et al.* 2023). Dans les traitements L, l'abondance des trois gènes étudiés impliqués dans la méthanogenèse est stable au cours du temps (Fig. 10) indiquant que l'ajout de feuilles de palétuviers permet le maintien des communautés méthanogènes.

Plusieurs études montrent que la contamination des mangroves par des métaux ou des hydrocarbures entraîne des changements des communautés de méthanogènes (Taketani *et al.* 2010 ; Jing *et al.* 2016). De plus, ces changements peuvent être

accompagnés d'une augmentation de la production de méthane (Li *et al.* 2019). L'apport de Sargasses ou d'eaux usées augmente le flux de CH₄ (Fig. 5) et diminue le potentiel de méthanogenèse autotrophe dans les sédiments comme le montre la baisse de l'abondance des gènes putatifs codant pour la *5,10-methylenetetrahydromethanopterin reductase* dans les bacs L+S et L+W (Fig. 10c). Une telle diminution a également été rapportée dans les sédiments contaminés par des effluents anthropiques par rapport à ceux échantillonnés dans une mangrove pristine (Li *et al.* 2019). L'abondance des gènes putatifs codant pour les enzymes *trimethylamine-corrinoid protein Co-methyltransferase* et *phosphate acétyltransférase* est similaire dans les traitements L+W et L. Pourtant, le flux de CH₄ est plus élevé dans les bacs L+W que dans le traitement L. Dans les bacs L+W, la marée quotidienne était simulée en ajoutant un mélange de 2L d'eau de mer et 0.5mL d'eau douce diminuant ainsi la salinité par rapport aux autres traitements. La baisse de salinité dans les bacs L+W pourrait donc avoir favorisé la méthanogenèse par rapport aux bacs L comme ce fut observé dans les mangroves en milieu naturel (Chauhan *et al.* 2015). Dans les bacs L+S, l'ajout de Sargasses a entraîné une augmentation du potentiel des communautés de procaryotes à réaliser la méthanogenèse hétérotrophe, comme l'indique l'abondance plus élevée des gènes putatifs codant pour les enzymes *trimethylamine-corrinoid protein Co-methyltransferase* et *phosphate acétyltransférase* (Fig. 10a et b). L'augmentation des flux de CH₄ (Fig. 5 et 10 a et b) parallèlement à l'élévation du potentiel de méthanogenèse hétérotrophe a également été observée dans des sédiments de mangroves contaminés par des effluents anthropiques (Li *et al.* 2019). Ainsi, les apports de MO, et en particulier les échouages de macroalgues augmentent la capacité des microbes à générer du méthane.

4.4. *Lien entre les changements de potentiel métabolique des communautés procaryotiques et les flux de l'oxyde nitreux*

La dénitrification est une voie métabolique permettant la respiration de certaines bactéries hétérotrophes anaérobies *via* la réduction des ions nitrates et nitrites (Knowles 1982). Elle est constituée de trois réactions principales catalysées par trois enzymes (Fig. 3c ; Knowles 1982). Si certaines bactéries possèdent le potentiel de réaliser toutes les étapes de la dénitrification, d'autres ne sont pas capables de

cataboliser toutes les réactions (Imhoff et Wiese 2014). De plus, certaines bactéries non-dénitrifiantes ont la capacité de réduire le N₂O en N₂ *via* l'*oxyde nitreux-réductase* et peuvent induire des flux de l'oxyde nitreux de l'atmosphère vers les sédiments (Hallin *et al.* 2018). Le N₂O peut également être produit *via* la nitrification (*e.g.* par les *Nitrospiraceae*) dans les mangroves (Bauza *et al.* 2002). Toutefois les processus et les voies métaboliques produisant du N₂O demeurent mal compris (Wrage-Mönnig *et al.* 2018).

Les émissions de N₂O dans les sédiments des traitements témoins (avec et sans crabes) et L sans crabes (moyenne : 98,7 nmol m⁻² h⁻¹) sont dans la gamme de valeurs mesurées dans des mangroves naturelles (Otero *et al.* 2020). Dans les sédiments des traitements témoins (avec et sans crabes), l'abondance des gènes putatifs codant pour les trois enzymes impliquées dans la dénitrification était faible en comparaison des autres traitements (Fig. 11). Ainsi, étant donné ce faible potentiel de dénitrification, la production de N₂O dans les bacs témoins pourrait être réalisée principalement dans les sédiments plus profonds ou en surface par des organismes nitrifiants, comme cela a déjà été observé dans des mangroves proustines (Barnes *et al.* 2006). Par ailleurs, dans les sédiments superficiels de mangroves, la nitrification génère la majorité des émissions N₂O car la dénitrification a lieu dans des conditions anoxiques plus en profondeur (Meyer *et al.* 2008). De plus, la faible concentration en MO dans les sédiments des bacs témoins permet aussi de suggérer la prédominance de la nitrification dans la production de N₂O. En effet, dans des sols terrestres, de faibles teneurs en carbone semblent favoriser la nitrification (Mooshammer *et al.* 2014). Dans le traitement L sans crabes, l'abondance des gènes putatifs codant pour la *nitrite réductase*, l'*oxyde nitrique-réductase*, l'*oxyde nitreux-réductase*, le flux de N₂O et la concentration en carbone sont similaires à ceux observés dans le traitement témoin (Fig.5 et 11). Cela indique que dans le traitement L sans crabes, la production de N₂O pourrait également provenir de bactéries nitrifiantes.

Dans le traitement L+S sans crabes, l'abondance des gènes putatifs codant pour les enzymes impliquées dans la dénitrification est plus forte que dans les traitements témoins et L (Fig. 11), soulignant une augmentation du potentiel de dénitrification déjà observée dans des sédiments de mangroves contaminés (Li *et al.* 2019). L'eutrophisation des mangroves par des effluents provenant d'eaux usées et de la crevetticulture génère de forts flux de N₂O *via* la dénitrification (Chen *et al.* 2012) tandis

que, dans notre expérience, l'apport de Sargasses et de feuilles de palétuviers a significativement diminué le flux de N_2O par rapport aux bacs témoins (Fig. 5). Cette différence pourrait être due à la nature de la source de l'eutrophisation des sédiments. En effet, Rahman *et al.* (2019) ont montré que l'ajout de MO provenant de plantes favorise les DNRA capables de synthétiser l'enzyme réduisant le N_2O (Fig. 11e ; Maher *et al.* (2016)) et inhibant la dénitrification. À l'inverse, les apports d'acétate, très concentrés dans les eaux usées, favorisent la dénitrification (Chua *et al.* 2003). De plus, les concentrations en carbone sont fortes alors que celles en azote sont faibles (Table.1), ce qui pourrait favoriser les bactéries DNRA. En effet, les apports de carbone et les faibles concentrations en azote favorisent la croissance des bactéries non-dénitrifiantes (Hardison *et al.* 2015). Ainsi, les échouages de Sargasses pourraient limiter la capacité des mangroves à émettre du N_2O .

Dans les bacs L avec crabes, l'augmentation de l'abondance des gènes putatifs codant pour l'*oxyde nitrique-réductase* indique un accroissement du potentiel des bactéries sédimentaires à produire du N_2O par la dénitrification (Fig. 5 et 11c). Cependant, le flux de N_2O vers l'atmosphère dans ces bacs est inférieur à celui des traitements témoin et L sans crabes (Fig. 5). Par ailleurs, ces flux sont dans la gamme haute de ceux mesurés dans des mangroves proustines (Maher *et al.* 2016). La fragmentation des feuilles de palétuviers, pauvres en azote, par les crabes violonistes a permis une meilleure intégration du carbone dans les sédiments sans pour autant augmenter la concentration en azote (Table 1) favorisant de fait la DNRA. Ainsi, cette fragmentation par les crabes limite les flux de N_2O vers l'atmosphère. La capacité des mangroves à être des puits de N_2O (Maher *et al.* 2016) pourrait être due à la fragmentation de la litière par les crabes violonistes. En effet, Otero *et al.* (2020) ont rapporté que la bioturbation par les crabes violonistes diminue les émissions de N_2O vers l'atmosphère tandis que, dans notre expérience, ils changent les sédiments en puits de N_2O dans les traitements L et L+S (moyenne : $-3,9 \text{ nmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$; Fig. 9). Dans le traitement L, le flux de N_2O est toujours inférieur en ajoutant des crabes tandis que, dans les bacs L+S, il est plus faible en présence de crabes mais uniquement à T60 (Fig. 5). On observe une tendance inverse sur l'*oxyde nitreux-réductase* (Fig. 11e) indiquant que les crabes favorisent la réduction du N_2O en N_2 dans les sédiments de mangroves car, comme montré par Liu *et al.* (2022), la bioturbation par ces invertébrés augmente

l'activité des bactéries DNRA. Dans les mangroves et les zones intertidales, les crabes violonistes ont alors un rôle essentiel pour limiter les flux de N_2O vers l'atmosphère.

5. Conclusion

L'objectif premier de ce chapitre était de mettre en lien les changements des communautés de procaryotes et de leur métabolisme avec l'effet d'amorçage démontré dans le chapitre précédent. Les Sargasses favorisent la croissance de procaryotes opportunistes et de ceux ayant la capacité d'oxyder la matière organique soufrée particulièrement abondante dans ces macroalgues. La croissance de ces bactéries est cohérente avec l'hypothèse de dégradation préférentielle des Sargasses émise dans le chapitre précédent. Tout en dégradant les Sargasses échouées, ces bactéries appauvrissent progressivement les sédiments en oxydants, menant à la croissance puis au déclin de bactéries réduisant les nitrates et enfin à la prolifération des sulfato-réductrices et des méthanogènes hétérotrophes. Ainsi, le potentiel RedOx plus faible du milieu pourrait favoriser la préservation du carbone dans les sédiments profonds observé dans le chapitre précédent.

Le second objectif de ce chapitre était de lier les changements des émissions de gaz à effet de serre aux modifications de potentiel des communautés procaryotiques générées par les Sargasses et les eaux usées. Les ajouts de Sargasses et d'eaux usées entraînent des flux de CH_4 accrus en comparaison avec les traitements non eutrophisés qui s'accompagnent d'une augmentation du potentiel de méthanogenèse hétérotrophe au cours de l'expérience. Ces flux de CH_4 sont encore plus élevés en présence d'eaux usées que de Sargasses, certainement en raison de la diminution de la salinité due aux contraintes expérimentales. Les ajouts de Sargasses engendrent une augmentation du potentiel de dénitrification des procaryotes sédimentaires. Cette augmentation et les flux de N_2O négatifs indiquent que les bactéries impliquées ne catalysent en réalité que la dernière réaction de la dénitrification (DNRA), la réduction de N_2O en N_2 . Finalement, si l'eutrophisation augmente le potentiel des communautés bactériennes à émettre des gaz à effet de serre, ainsi que les flux de ces gaz, la présence de crabes limite les effets de cette eutrophisation principalement en diminuant les flux de CO_2 et de N_2O



par Mathias Chynel

Conclusion générale et perspectives

Cette thèse s'inscrit dans le cadre global d'un intérêt scientifique croissant pour les mangroves, s'expliquant en partie par la capacité de ces écotones à stocker du carbone et du fait que l'eutrophisation, c'est-à-dire l'augmentation du taux d'apport de matière organique naturelle ou anthropique dans un écosystème, pourrait altérer cette capacité de stockage. Plus particulièrement mes travaux participent à montrer comment la qualité et la quantité de la matière organique déposée sur les sédiments de mangroves eutrophes modifient les dynamiques biogéochimiques des sédiments et altèrent la capacité de ces écosystèmes à stocker du carbone bleu.

1. Eutrophisation, prolifération microbienne benthique et émission de gaz à effet de serre dans les mangroves

L'eutrophisation génère une augmentation de la labilité de la matière organique sédimentaire (MOS) dans les sédiments des mangroves comme c'est le cas dans ceux présents dans l'état de Rio de Janeiro (Brésil, chapitre 1), comme dans ceux de l'expérience en mésocosme décrite dans les chapitres 3 et 4. *In situ*, cette labilité plus élevée, caractérisée par différents traceurs et marqueurs chimiques ($\delta^{13}\text{C}$, C/N, acides gras), est directement due à l'apport d'eaux usées dans les mangroves de Rio de Janeiro (Barroso *et al.* 2022). Elle est également initiée par des blooms micro-algaux favorisés dans les baies attenantes aux mangroves par les apports massifs de nutriments (Cotovicz *et al.* 2018 ; Thakur *et al.* 2022). L'eutrophisation favorise les dépôts de MO labile provenant de microalgues dans les sédiments de mangroves, comme c'est aussi le cas lors des échouages de macroalgues à l'image des Sargasses sur les côtes Caraïbiennes (Chávez *et al.* 2020).

Dans les chapitres 3 et 4, nous avons montré, à travers notre approche expérimentale, que la réponse des communautés de procaryotes à l'eutrophisation est immédiate et intense. En effet, ces micro-organismes prolifèrent lors de l'ajout de macroalgues comme cela a déjà été observé dans des sédiments côtiers, mais aussi dans les eaux de nombreuses mangroves eutrophisées à travers le monde (Trott *et al.* 2004 ; Bala Krishna Prasad 2012 ; Keuskamp *et al.* 2015). Par ailleurs, dans les mangroves de Rio de Janeiro, selon la quantité et la nature des apports de MO additionnelle, la prédominance d'acides gras bactériens (BrFAs) ou fongiques (16:1 ω 5, 18:1 ω 9 ; Chen *et al.* 2001 ; Ngosong *et al.* 2012) indique que différents types de micro-organismes

prolifèrent. Ainsi, les résultats de nos études de terrain et en milieu contrôlé (chapitre 1, 3 et 4) montrent que l'intensité de l'eutrophisation ainsi que son origine déterminent la nature et la magnitude de la réponse des communautés microbiennes des sédiments de mangroves. Keuskamp *et al.* (2015) avaient également montré que les communautés microbiennes benthiques des mangroves réagissaient différemment selon que les apports étaient azotés ou phosphatés. Ainsi, en favorisant la prolifération de microbes hétérotrophes, l'eutrophisation a un effet très net sur la dynamique des gaz à effet de serre dans les mangroves (Barroso *et al.* 2022 ; chapitres 1 et 2).

Les flux de CO₂ dans les deux mangroves eutrophes de Rio de Janeiro sont environ 1,3 et 1,6 fois plus élevés que dans la mangrove pristine (Barroso *et al.* 2022). En conditions contrôlées, ces flux sont 3 à 5 fois plus élevés quand des Sargasses sont ajoutées que lorsque seules des feuilles de palétuviers forment une litière (voir chapitre 3). Les valeurs de ces flux sont comparables avec celles de nombreuses études dans des mangroves eutrophes du monde entier (Chen *et al.* 2010 ; Suárez-Abelenda *et al.* 2014 ; Hien *et al.* 2018). Toutefois, le niveau des émissions de CO₂ dépend de l'intensité de la contamination. En effet, dans nos mésocosmes (chapitre 4), les apports trop faibles de MO provenant des eaux usées n'entraînent pas d'augmentation des émissions de CO₂ vers l'atmosphère comparativement aux apports massifs de Sargasses. De plus, dans la mangrove brésilienne recevant des effluents en quantité modérée (mesures réalisées sur le site M2 du chapitre 1 par Barroso *et al.* (2022)), les émissions de ce gaz à effet de serre sont 30% plus faibles que celles de la mangrove plus fortement impactée (M3). Par ailleurs, ces émissions sont aussi dépendantes de la concentration en C_{org} des sédiments, de la présence de pneumatophores, de la saison et de l'abondance en microphytobenthos (Hien *et al.* 2018). Ces facteurs peuvent masquer l'effet de l'eutrophisation dans certaines mangroves recevant des effluents urbains (Kristensen *et al.* 2008b).

Malgré cette nuance, les résultats de cette thèse indiquent clairement que l'apport de MO labile causé par l'eutrophisation conduit à une prolifération microbienne et à l'augmentation de la reminéralisation. Ainsi, à plus large échelle, l'augmentation des rejets d'eaux usées par les populations côtières, les échouages croissants de macroalgues et l'utilisation d'engrais menant à la prolifération de phytoplancton

toujours plus importante vont sans nul doute accentuer les émissions de CO₂ vers l'atmosphère depuis les sédiments de mangroves.

2. Stockage de carbone dans les mangroves naturelles

Bien que les palétuviers soient en général les contributeurs principaux à la matière organique sédimentaire de surface, dans les mangroves pristines et eutrophes, les sources de carbone sont néanmoins variées (eaux usées, Sargasses, diatomées... ; voir chapitre 1 et 2). Dans les mangroves brésiliennes étudiées dans le chapitre 1, les apports de MO labile ont favorisé la reminéralisation, ce qui pourrait indiquer un effet d'amorçage positif. Toutefois, cette reminéralisation pourrait uniquement s'expliquer par la dégradation de la MO labile apportée par les eaux usées et non par celle de la MOS réfractaire *via* un effet d'amorçage (voir chapitre 1). À l'inverse, en Guadeloupe, les apports de Sargasses ne semblent pas avoir entraîné une plus forte reminéralisation (voir chapitre 2). Cette différence pourrait s'expliquer par une labilité plus élevée des eaux usées et du phytoplancton car riches en azote (voir chapitre 1) alors que ce nutriment est bien moins présent dans les thalles de Sargasses (Lapointe *et al.* 2014). Par ailleurs, les rejets d'effluents urbains sont continus dans les mangroves étudiées au Brésil tandis qu'en Guadeloupe, les échouages massifs de Sargasses sont ponctuels. Ainsi, ces macroalgues pourraient temporairement susciter la reminéralisation alors qu'au Brésil, elle est permanente. À l'image de ce que proposent Marchand *et al.* (2022), la mesure de la signature isotopique du CO₂ pourrait permettre d'identifier les sources de cette respiration et ainsi de mieux comprendre l'effet des apports de MO labile sur la reminéralisation de la MOS.

À long terme, dans les mangroves de Guadeloupe, seule la MO provenant des palétuviers est enfouie et atteint les couches profondes et stables des sédiments tandis qu'aucun traceur de la MO des Sargasses n'a été retrouvé dans ces couches sédimentaires (voir chapitre 2). Dans ces mangroves, les taux d'accumulation de carbone sont compris dans une gamme de valeurs allant de 48 à 385 g C_{org} m⁻² an⁻¹. Cela concorde avec les valeurs les plus faibles généralement rapportées dans des mangroves lagunaires et estuariennes (Jennerjahn 2020). Dans les zones de front de mer, la houle a un fort impact sur l'enfouissement de carbone en créant une couche de mélange et en favorisant le dépôt des particules les plus grossières. Par ailleurs les

ouragans peuvent favoriser des dépôts ponctuels de carbone dans les sédiments du front de mer, comme cela est par ailleurs observé dans d'autres mangroves (Smoak *et al.* 2013). On note également que, si les taux d'accumulation de carbone sont similaires dans les sites internes des deux mangroves étudiées dans le chapitre 2, au sein d'une même lagune le taux d'accumulation de carbone de deux mangroves peut varier d'un facteur 5 (voir chapitre 2 et Crémière *et al.* (2017). Le stockage de carbone bleu dans les sédiments de mangroves est très variable spatialement (Breithaupt et Steinmuller 2022). En effet, bien que ces auteurs aient sélectionné uniquement des mangroves proustines, les écarts-types de leur jeu de données sont élevés quelle que soit la morphologie côtière considéré (mangrove lagunaire : $62,3 \pm 42,6 \text{ g C}_{\text{org}} \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$; mangrove estuarienne : $199,0 \pm 212,7 \text{ g C}_{\text{org}} \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$; mangrove deltaïque : $306,7 \pm 316,6 \text{ g C}_{\text{org}} \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$; mangrove côtière : $184,1 \pm 167,9 \text{ g C}_{\text{org}} \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$). Cette très forte hétérogénéité spatiale souligne l'importance de multiplier les mesures de taux d'accumulation de carbone dans différentes mangroves afin de mieux comprendre les facteurs locaux qui l'impactent. En effet, des synthèses ont été réalisées récemment dans cet objectif mais avec un nombre limité de mesures ($n = 205$, soit moins d'une mesure tous les 700 km^2 de mangroves) pour l'ensemble des mangroves mondiales (Jennerjahn 2020 ; Breithaupt et Steinmuller 2022). Par ailleurs, les méta-analyses récentes compilant des données de taux d'accumulation, ne disposent d'aucune donnée pour les Petites Antilles. Ainsi, les mesures présentées dans le chapitre 2 de cette thèse pourront participer à une compréhension affinée des facteurs qui contrôlent la vitesse d'accumulation de carbone dans les sédiments de mangroves, à une plus large échelle. Par ailleurs, au sein du laboratoire BOREA, d'autres mesures de taux d'accumulation de carbone sont réalisées dans les mangroves de Martinique, dans le cadre de la thèse de Melissa Narayaninsamy.

Le carbone organique enfoui sous la couche de mélange est considéré comme stocké sur du long terme. Le carbone présent dans les sédiments profonds du site de la manche à eau (pristine) est extrêmement bien préservé, comme le montre l'absence de dégradation apparente et le taux d'accumulation constant. Lallier-Verges *et al.* (1998) ont estimé à 1 440 ans « before present » l'âge du carbone dans les sédiments à 180 cm sous une autre mangrove à *Rhizophora*, situé à 1 km de la lagune de la Manche à Eau, plus précisément dans un site protégé du Grand Cul-de-Sac Marin. Par ailleurs, cette préservation est confirmée dans la même mangrove par la stabilité

des concentrations en carbone et de la qualité de la MO sur toute la profondeur (Lallier-Vergès *et al.* 2008). Ainsi, dans le site de la Manche à Eau, étudié dans le cadre de cette thèse, nous pouvons faire l'hypothèse que le carbone est également extrêmement bien préservé. Des mesures de radiocarbone ont par ailleurs été réalisées afin de confirmer cette hypothèse.

Dans les mangroves de Rio de Janeiro et de Guadeloupe, le facteur impactant le plus les stocks de carbone dans les sédiments est la quantité d'apports terrigènes, plutôt que les quantités de MO apportées. Ainsi, les données de cette thèse vont dans le sens de celles des synthèses bibliographiques qui indiquent que les caractéristiques géomorphologiques des mangroves sont les facteurs principaux qui contrôlent les stocks de carbone (Rovai *et al.* 2018 ; Twilley *et al.* 2018). Ces études évaluent les stocks de carbone selon une typologie séparant les environnements carbonatés des terrigènes et au sein de ces derniers les mangroves estuariennes, deltaïques et lagunaires. Selon cette typologie, les stocks de carbone sont très hétérogènes au niveau régional (Worthington *et al.* 2020). Les mangroves Guadeloupéennes sont classées dans la catégorie carbonatées (Worthington *et al.* 2020) alors que les mesures réalisées dans la mangrove localisée dans le Petit Cul-de-Sac Marin indiquent clairement que cette dernière est estuarienne (voir chapitre 2). Par ailleurs, à moins de 10 km de cette mangrove, on trouve des mangroves lagunaires que l'on pourrait classer comme « carbonatées » (voir chapitre 2). Ces résultats montrent qu'il est nécessaire de mieux déterminer la typologie des mangroves à l'échelle locale plutôt que régionale si on souhaite affiner les estimations des stocks de carbone au niveau mondial. La haute variabilité spatiale des stocks et du transfert de carbone limite notre capacité à évaluer l'effet de l'eutrophisation sur le stockage de carbone dans les mangroves naturelles. De plus, afin de mieux comprendre cet effet sur le cycle du carbone il faut également déterminer les taux de dépôts de MO labiles dans les mangroves (Sargasses, eaux usées). Ces taux peuvent être estimés par des approches combinant des mesures des quantités de matériel déposés à l'aide de pièges à sédiments (Horstman *et al.* 2015) et par la détermination de la qualité chimique de ces sédiments, par exemple *via* des analyses isotopiques et des marqueurs lipidiques.

Finalement, s'il a été possible de mettre en évidence des perturbations du cycle du carbone dues à l'eutrophisation sur les sites brésiliens, cela n'a pas été le cas pour la Guadeloupe où les traceurs de Sargasses n'ont pas été retrouvés. Ce sont leurs caractéristiques géomorphologiques propres qui expliquent les différences entre les deux sites et non les échouages de Sargasses, dans le cas de la Guadeloupe, qui semblent être dégradées avant d'être incorporées aux sédiments.

3. Effet d'amorçage (*Priming effect*)

L'expérience en mésocosmes, décrite dans les chapitres 3 et 4, avait pour but d'étudier en milieu contrôlé les effets de l'eutrophisation sur le transfert de carbone dans les sédiments superficiels. L'objectif était également de déterminer si les apports de Sargasses pouvaient amorcer la reminéralisation du carbone sédimentaire. Dans le chapitre 3 nous avons montré grâce aux marqueurs acides gras et aux traceurs isotopiques, que ces apports de Sargasses favorisent la préservation du matériel issu des feuilles de palétuviers et le transfert de carbone organique dans les sédiments de subsurface *via* un effet d'amorçage négatif (*negative priming effect*). Par ailleurs, les résultats du chapitre 4 suggèrent, à partir des changements de communautés procaryotiques des sédiments de surface, que ces dernières deviennent dans le temps de plus en plus spécialisées dans la dégradation des Sargasses. Cette spécialisation des communautés benthiques pourrait expliquer en partie la stabilisation de la MO provenant des feuilles de palétuviers dans les sédiments de subsurface. Toutefois, il conviendra de suivre les changements de communautés procaryotiques également dans les sédiments de subsurface avant de pouvoir confirmer cette hypothèse.

Dans le chapitre 3, nous avons montré que les Sargasses sont préférentiellement reminéralisées et qu'elles favorisent le transfert de MO plus réfractaire provenant des feuilles de palétuviers vers les sédiments de subsurface. Cet effet d'amorçage négatif a déjà été observé dans des sédiments côtiers mélangés avec du charbon végétal (Zheng *et al.* 2018). Toutefois, contrairement à mes travaux, la majorité des études portant sur l'effet d'amorçage montrent que celui-ci est positif (van Nugteren *et al.* 2009 ; Gontikaki *et al.* 2015). Ces dernières montrent que cet amorçage est plus intense lorsque les quantités de MO labile ajoutées sont plus élevées. À l'avenir, la mesure de la signature $\delta^{13}\text{C}$ du CO_2 et du CH_4 dans les chambres serait complémentaire des

acides gras et permettrait de déterminer l'origine de ces gaz (feuilles de palétuviers ou Sargasses) et de confirmer l'effet d'amorçage négatif observé dans le chapitre 3.

Dans les expériences décrites par van Nugteren *et al.* (2009) et Gontikaki *et al.* (2015), les sédiments sont artificiellement homogénéisés (*slurries*) entraînant l'absence de stratification et des gradients verticaux qui y sont associés. Cette homogénéisation pourrait faciliter les interactions entre les micro-organismes spécialisés dans la dégradation de la MOS et ceux dégradant la MO fraîche et donc entraîner un effet de cométabolisme. À l'inverse, dans l'expérience en mésocosmes de cette thèse, la MO labile était déposée en surface et n'était pas mélangée aux sédiments dont la stratification a ainsi été conservée, ce qui pourrait expliquer l'absence de cométabolisme dans nos bacs (chapitre 3). Dans une autre expérience où cette stratification a été maintenue, Dinter *et al.* (2019) ont montré que la saturation en eau des sédiments favorise les effets d'amorçage négatifs. L'oxygène pénètre difficilement dans les sédiments saturés en eau, diminuant le potentiel RedOx et favorisant ainsi les métabolismes anaérobies qui dégradent moins efficacement la MO que la respiration aérobie. Le suivi des gradients RedOx pourrait être réalisé en insérant des gels 2D dans les sédiments afin de mieux comprendre les processus de diagénèse prenant place lors des effets d'amorçage. En effet, cette technique permet de conserver l'intégrité des sédiments (maintien d'une sonde dans les sédiments tout au long de l'expérience et insertion de gels pour les mesures) tout en mesurant les gradients des différentes espèces chimiques (nitrates, nitrites, sulfide, fer(II)...) impliquées dans la diagénèse de la MO (Pagès *et al.* 2011 ; Metzger *et al.* 2016). Dans le chapitre 4, nous avons vu que l'abondance des bactéries sulfato-réductrices augmentait en fin d'expérience, en parallèle de la diminution des flux de CO₂ et de l'augmentation de l'émission de méthane. Cela pourrait indiquer une diminution de la vitesse de dégradation de la MOS et favoriser l'effet d'amorçage négatif. Cependant, la reminéralisation de la MO par la réduction des sulfates ne produit pas de CO₂ mais des ions bicarbonates (Reithmaier *et al.* 2021). Ces derniers étaient susceptibles d'être exportés lorsque les bacs étaient vidés. Le suivi des quantités et de la signature $\delta^{13}\text{C}$ du COD, du CID et de l'alcalinité exportés lorsque les bacs sont vidés pourraient être réalisés afin de vérifier si l'ajout de Sargasses conduit à une baisse mesurée de la reminéralisation ou à plus d'export d'ions bicarbonates. De plus, ces mesures permettraient d'évaluer l'impact de l'effet d'amorçage sur le pompage tidal qui est une

voie majeure de perte de carbone dans les sédiments de mangroves (Maher *et al.* 2018).

Une étude réalisée sur la couche de 0-1 cm de sédiments collectés dans des herbiers de phanérogames a montré des résultats contrastés (Trevathan-Tackett *et al.* 2018). En effet, dans ces sédiments de surface, l'ajout de microalgues mène à un effet d'amorçage négatif de la MOS des sédiments de surface tandis que l'ajout d'herbiers de phanérogames génère un amorçage positif. Chimiquement, les microalgues sont plus homogènes que les herbiers ce qui pourrait expliquer cette différence. En effet, les auteurs de cette étude suggèrent que l'ajout de MO chimiquement hétérogène entraîne la prolifération de micro-organismes variés qui ont ainsi plus de probabilité de dégrader également la MOS. Dans nos mésocosmes, les procaryotes opportunistes et spécialisés dans la dégradation de composés soufrés sont très abondants en présence de Sargasses (voir chapitre 4). Cette spécialisation des bactéries sédimentaires pourrait expliquer la dégradation préférentielle des Sargasses et la faible perte de MO provenant des feuilles de palétuviers. L'analyse future des changements d'activité enzymatique des micro-organismes benthiques pourrait permettre de confirmer cette hypothèse (Bianchi 2011) car la production d'exoenzymes par les microbes benthiques ainsi que leur efficacité, sont conditionnées par la disponibilité et la nature du substrat (Arnosti 2011). Ainsi, la qualité de la MO générant l'eutrophisation des mangroves semble être un facteur clé pour déterminer son effet sur les stocks de carbone des mangroves. Trevathan-Tackett *et al.* (2018) formulent par ailleurs l'hypothèse selon laquelle le priming négatif génère une augmentation du stockage de carbone. Cette hypothèse est soutenue par nos mesures portant sur les 20 premiers cm de la colonne sédimentaire et qui ont permis de constater un transfert plus intense de carbone vers les sédiments de subsurface lors que des Sargasses étaient ajoutées.

L'effet d'amorçage négatif est favorisé par la présence de crabes (chapitre 3). Ces derniers accélèrent le transfert de la MO provenant des feuilles de palétuviers en profondeur en fragmentant la litière tout en se nourrissant préférentiellement des Sargasses comme le montre clairement la composition en acides gras de leur hépatopancréas. Une autre étude ayant mis en lumière un effet priming négatif causé par l'ajout d'herbes marines (*Zostera muelleri*) sur des sédiments non bioturbés

rapporte que la bioturbation par des crevettes (*Trypaea australiensis*) génère une augmentation du transfert MO provenant de la litière d'herbiers vers la profondeur (Thomson *et al.* 2019). Cependant, contrairement aux crabes de notre étude, ces crevettes favorisent une augmentation des émissions de CO₂ vers l'atmosphère, qui selon les auteurs, pourrait être due à la reminéralisation de la MOS ou de la litière. Par ailleurs, dans des sédiments eutrophisés par des aliments pour poissons, la reminéralisation des sédiments diminue et l'enfouissement de MO augmente quand des polychètes (*Lumbrineris latreilli*) sont ajoutés (Casado-Coy *et al.* 2020). L'oxygénation des sédiments par la bioturbation pourrait favoriser la formation de complexes organo-métalliques et/ou organo-minéraux qui protègent la MO de la dégradation (Ferreira *et al.* 2007). Ainsi, la faune benthique a un rôle prépondérant dans les cycles du carbone au sein des milieux marins benthiques eutrophisés. Afin de mieux comprendre l'effet des crabes violonistes sur le cycle du carbone dans les mangroves naturelles, des expériences d'inclusion/exclusion de crabes en mangroves naturelles sont en cours à l'UMR BOREA.

Dans les mangroves naturelles et dans le contexte d'augmentation des échouages massifs de Sargasses depuis une dizaine d'années (Bernard *et al.* 2022), les résultats de mes travaux (chapitres 3 et 4) suggèrent que ces macroalgues pourraient favoriser le stockage de carbone. Toutefois, toutes les études sur l'effet d'amorçage dans les sédiments marins, y compris celle décrite dans les chapitres 3 et 4, ont été réalisées en microcosme ou en mésocosme (van Nugteren *et al.* 2009 ; Gontikaki *et al.* 2015 ; Trevathan-Tackett *et al.* 2018). Tout comme notre expérience (60 jours), ces études ont été réalisées sur des périodes très courtes (entre 21 et 80 jours) par rapport à la durée nécessaire pour enfouir du carbone à 1m de profondeur dans les mangroves (entre 200 et 1000 ans : chapitre 2). De plus, toutes ces expériences ont été réalisées sur des couches superficielles de sédiments (≤ 20 cm de profondeur) tandis que le carbone est considéré comme stocké dans les couches plus profondes des sédiments. Afin de déterminer l'effet de l'eutrophisation sur le stockage de carbone à long terme dans les mangroves, une solution serait d'isoler une zone de sédiments dans une mangrove pristine dont les stocks de carbone et le taux d'accumulation sont déjà connus (ex. Manche à eau : voir chapitre 2) et d'y ajouter en permanence de la MO labile (Sargasses, eaux usées). Ainsi, il serait possible de suivre l'évolution de la quantité et de la qualité de la MOS, même dans les sédiments profonds.

4. Les savoirs locaux dans le cadre de la recherche et de la protection des écosystèmes côtiers

Nous l'avons vu, les activités anthropiques, telles que l'eutrophisation, peuvent avoir des impacts négatifs majeurs sur les mangroves (mortalité des arbres, des crabes, modification des cycles biogéochimiques...) et plus globalement sur les écosystèmes côtiers. C'est dans ce cadre que se mettent en place des programmes de recherche et de protection de ces écosystèmes, à l'image de « The Blue carbon Initiative »⁶. Ce programme de gestion a la particularité d'intégrer en son sein des scientifiques, des politiques et des représentants des populations locales. Ces dernières, en contact direct avec les milieux côtiers, ont historiquement été reléguées à des rôles de spectateurs des programmes de gestion et de protection de ces écosystèmes (Parsons *et al.* 2021). Ainsi, malgré leurs connaissances indéniables sur les milieux dans lesquels elles vivent et leur intérêt à conserver et restaurer les écosystèmes côtiers, les populations locales sont mises à l'écart des processus de décision (McElwee *et al.* 2020 ; Parsons *et al.* 2021). De plus, les savoirs locaux (empiriques ou historiques) permettent de compléter les connaissances scientifiques sur les écosystèmes côtiers et ainsi d'affiner les plans de conservations et de restauration de ces derniers (Loch et Riechers 2021), par exemple en apportant des données locales de long terme sur l'abondance d'espèces (Tran *et al.* 2020). Par ailleurs, certaines communautés vivant à proximité de la zone côtière ont d'ores et déjà mis en place des stratégies de conservation des écosystèmes dits à « carbone bleu ». Vierros (2017) suggère qu'en s'appuyant sur ces stratégies, les gouvernements pourraient favoriser la conservation et la restauration de ces écosystèmes. Par exemple, le gouvernement Japonais a implémenté la pratique traditionnelle « satoumi » (les pêcheurs participent activement à la réhabilitation des herbiers et des mangroves) dans sa stratégie nationale pour l'environnement (Toyoshima *et al.* 2022). Ainsi, les pratiques locales pourraient être particulièrement utiles dans les stratégies de conservation des mangroves dans les régions où les données et les connaissances en écologie manquent (Vierros 2017). Finalement, l'intégration des savoirs et pratiques locales aux projets visant à favoriser le stockage de carbone bleu pourrait accélérer leur

⁶ <https://www.thebluecarboninitiative.org/>

développement et leur efficacité car les communautés sont plus susceptibles de suivre des approches de gestion qui leur sont familières (Drew 2005 ; Vierros 2017).

Toutefois, la participation des populations locales à l'enrichissement des connaissances scientifiques et aux programmes de gestion est limitée par de nombreux facteurs. En effet, si certains évoquent des barrières de langages (ex : potentiels problèmes de traduction ou différence de formalisme entre les langages académiques et non académiques (Le Fur *et al.* 2011)), d'autres soulèvent des problématiques plus profondes telles que l'inadéquation entre les priorités des chercheurs et les attentes des populations locales (Brandt *et al.* 2013), l'échec de la prise en compte de la complexité socio-culturelle de ces populations (Stacey *et al.* 2012) et la lutte contre l'extraction de leurs connaissances au profit d'étrangers (Walshe et Nunn 2012). De plus, certains savoirs locaux sont perdus au fil des générations en raison de leur marginalisation politique et de leur dévalorisation culturelle (Rist et Dahdouh-Guebas 2006). Ces pertes peuvent, par exemple, être liées à la restriction d'accès au droit de propriété et aux ressources (Orofino *et al.* 2018). D'après Loch et Riechers (2021), ces limites au développement et à l'incorporation des savoirs locaux sont liées à des dépendances historiques et particulièrement à la gestion coloniale de l'extraction de ressources, à l'interdiction de pratiques de gestions historiques (ex. suppression du droit coutumier à la mer en Océanie (Johannes 1978)), à la dévalorisation des méthodes de conservation des indigènes (e.g. délégitimation des méthodes de conservation basées sur un mode de vie nomade en Indonésie (Satria et Adhuri 2010)).

Afin de permettre l'intégration des savoirs locaux aux corpus de connaissances scientifiques et aux programmes de protection des mangroves, la communauté scientifique gagnerait à envisager 1) Un changement dans le paradigme de la recherche afin d'inclure les savoirs locaux en impliquant plus activement les acteurs et les populations locales et 2) La diversification et le croisement des méthodes de recherches (anthropologie, ethnographie, écologie...).

5. Conclusion

Le réchauffement climatique génère des pressions sur les écosystèmes côtiers qui vont s'accroître dans un futur proche. En effet, ce réchauffement entraîne une montée du niveau marin (Meehl *et al.* 2005) qui menace de submersion certains littoraux mais aussi une augmentation des événements météorologiques extrêmes (ouragans, tempêtes, inondations...) (Diffenbaugh *et al.* 2017). Ces écosystèmes subissent ces changements en plus de diverses pressions anthropiques telles que la perte des habitats (déforestation, destruction des récifs, assèchement des marais, etc.), les apports d'hydrocarbures et d'éléments traces métalliques et l'eutrophisation (He et Silliman 2019). Or ils fournissent des services écosystémiques tels que l'approvisionnement pour des populations locales (nourriture, combustibles, matériaux, médicaments), la protection de ces populations contre les événements climatiques extrêmes et la mitigation de l'augmentation des concentrations en CO₂ via le stockage de carbone bleu (Barbier *et al.* 2011). Ainsi, ces écosystèmes fournissent des solutions fondées sur la nature pour compenser les impacts anthropiques (Jordan et Fröhle 2022). C'est dans ce cadre que qu'il est nécessaire de mettre en place des projets visant à améliorer la compréhension du fonctionnement des écosystèmes à mangroves dans l'objectif d'apporter des réponses aux défis imposés par le changement climatique à l'image de l'initiative mangroves⁷. En effet, les mangroves sont des lieux privilégiés de l'appréhension des dynamiques de stockage du carbone bleu.

Cette thèse a modestement participé à la compréhension de ces dynamiques, en particulier dans les milieux eutrophes où les apports massifs de MO labile altèrent le cycle du carbone. La compréhension approfondie de ce cycle nécessite d'augmenter l'effort de recherche en se focalisant sur des mangroves situées dans des zones géographiques variées, tout en quantifiant l'intensité des pressions qu'elles subissent. Par ailleurs, pour toutes les raisons évoquées précédemment, il est nécessaire de conserver, protéger et réhabiliter ces écosystèmes atypiques afin d'augmenter les connaissances et de maximiser leur effet de mitigation du réchauffement climatique.

⁷ <https://initiative-mangroves-ffem.com/>

Bibliographie

A

- Abdullah, M. M., and S. Y. Lee. 2017. Structure of mangrove meiofaunal assemblages associated with local sediment conditions in subtropical eastern australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **198**: 438–449. doi:[10.1016/j.ecss.2016.10.039](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.10.039)
- Abril, G., L. C. Cotovicz Jr., A. Nepomuceno, and others. 2022. SPREADING EUTROPHICATION AND CHANGING CO₂ FLUXES IN THE TROPICAL COASTAL OCEAN: A FEW LESSONS FROM RIO DE JANEIRO. *A CMAR* **55**: 461–476. doi:[10.32360/a_cmar.v55iEspecial.78518](https://doi.org/10.32360/a_cmar.v55iEspecial.78518)
- Adame, M. F., and B. Fry. 2016. Source and stability of soil carbon in mangrove and freshwater wetlands of the Mexican Pacific coast. *Wetlands Ecol Manage* **24**: 129–137. doi:[10.1007/s11273-015-9475-6](https://doi.org/10.1007/s11273-015-9475-6)
- Adame, M. F., A. Zaldívar-Jimenez, C. Teutli, and others. 2013. Drivers of Mangrove Litterfall within a Karstic Region Affected by Frequent Hurricanes. *Biotropica* **45**: 147–154. doi:[10.1111/btp.12000](https://doi.org/10.1111/btp.12000)
- Aerts, R. 1996. Nutrient Resorption from Senescing Leaves of Perennials: Are there General Patterns? *Journal of Ecology* **84**: 597–608. doi:[10.2307/2261481](https://doi.org/10.2307/2261481)
- Ahmed, N., and S. Thompson. 2019. The blue dimensions of aquaculture: A global synthesis. *Science of The Total Environment* **652**: 851–861. doi:[10.1016/j.scitotenv.2018.10.163](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.163)
- Alfaro-Espinoza, G., and M. S. Ullrich. 2015. Bacterial N₂-fixation in mangrove ecosystems: insights from a diazotroph–mangrove interaction. *Front. Microbiol.* **6**. doi:[10.3389/fmicb.2015.00445](https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00445)
- Aller, R. C. 1994. Bioturbation and remineralization of sedimentary organic matter: effects of redox oscillation. *Chemical Geology* **114**: 331–345. doi:[10.1016/0009-2541\(94\)90062-0](https://doi.org/10.1016/0009-2541(94)90062-0)
- Aller, R. C., and N. E. Blair. 2006. Carbon remineralization in the Amazon–Guianas tropical mobile mudbelt: A sedimentary incinerator. *Continental Shelf Research* **26**: 2241–2259. doi:[10.1016/j.csr.2006.07.016](https://doi.org/10.1016/j.csr.2006.07.016)
- Alongi, D. M. 2012. Carbon sequestration in mangrove forests. *Carbon Management* **3**: 313–322. doi:[10.4155/cmt.12.20](https://doi.org/10.4155/cmt.12.20)
- Alongi, D. M. 2014. Carbon Cycling and Storage in Mangrove Forests. *Annu. Rev. Mar. Sci.* **6**: 195–219. doi:[10.1146/annurev-marine-010213-135020](https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135020)
- Alongi, D. M. 2020. Carbon Balance in Salt Marsh and Mangrove Ecosystems: A Global Synthesis. *Journal of Marine Science and Engineering* **8**: 767. doi:[10.3390/jmse8100767](https://doi.org/10.3390/jmse8100767)
- Alongi, D. M. 2022. Lateral Export and Sources of Subsurface Dissolved Carbon and Alkalinity in Mangroves: Revising the Blue Carbon Budget. *Journal of Marine Science and Engineering* **10**: 1916. doi:[10.3390/jmse10121916](https://doi.org/10.3390/jmse10121916)

- Anand, A., P. C. Pandey, G. P. Petropoulos, A. Pavlides, P. K. Srivastava, J. K. Sharma, and R. K. M. Malhi. 2020. Use of Hyperion for Mangrove Forest Carbon Stock Assessment in Bhitarkanika Forest Reserve: A Contribution Towards Blue Carbon Initiative. *Remote Sensing* **12**: 597. doi:[10.3390/rs12040597](https://doi.org/10.3390/rs12040597)
- Andreote, F. D., D. J. Jiménez, D. Chaves, and others. 2012. The Microbiome of Brazilian Mangrove Sediments as Revealed by Metagenomics A.M. Ibekwe [ed.]. *PLoS ONE* **7**: e38600. doi:[10.1371/journal.pone.0038600](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038600)
- Antonio, E. S., and N. B. Richoux. 2016. Tide-Induced Variations in the Fatty Acid Composition of Estuarine Particulate Organic Matter. *Estuaries and Coasts* **39**: 1072–1083. doi:[10.1007/s12237-015-0049-x](https://doi.org/10.1007/s12237-015-0049-x)
- Arai, H., K. Inubushi, and C.-Y. Chiu. 2021. Dynamics of Methane in Mangrove Forest: Will It Worsen with Decreasing Mangrove Forests? *Forests* **12**: 1204. doi:[10.3390/f12091204](https://doi.org/10.3390/f12091204)
- Arai, M. N. 2001. Pelagic coelenterates and eutrophication: a review. *Hydrobiologia* **451**: 69–87. doi:[10.1023/A:1011840123140](https://doi.org/10.1023/A:1011840123140)
- Arias-Ortiz, A., P. Masqué, L. Glass, and others. 2021. Losses of Soil Organic Carbon with Deforestation in Mangroves of Madagascar. *Ecosystems* **24**: 1–19. doi:[10.1007/s10021-020-00500-z](https://doi.org/10.1007/s10021-020-00500-z)
- Arndt, S., B. B. Jørgensen, D. E. LaRowe, J. J. Middelburg, R. D. Pancost, and P. Regnier. 2013. Quantifying the degradation of organic matter in marine sediments: A review and synthesis. *Earth-Science Reviews* **123**: 53–86. doi:[10.1016/j.earscirev.2013.02.008](https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2013.02.008)
- Arnosti, C. 2011. Microbial extracellular enzymes and the marine carbon cycle. *Ann Rev Mar Sci* **3**: 401–425. doi:[10.1146/annurev-marine-120709-142731](https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120709-142731)
- Augustinus, P. G. E. F. 1995. Chapter 12 Geomorphology and Sedimentology of Mangroves, p. 333–357. *In* G.M.E. Perillo [ed.], *Developments in Sedimentology*. Elsevier.
- Austin, D., K. Cao, and G. Rys. 2006. Modelling Nitrogen Fertiliser Demand in New Zealand. *AgEcon Search*. doi: 10.22004/ag.econ.31970

B

- Baccini, A., S. J. Goetz, W. S. Walker, and others. 2012. Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. *Nature Clim Change* **2**: 182–185. doi:[10.1038/nclimate1354](https://doi.org/10.1038/nclimate1354)
- Bai, M., B. Wilske, F. Buegger, and others. 2013. Degradation kinetics of biochar from pyrolysis and hydrothermal carbonization in temperate soils. *Plant Soil* **372**: 375–387. doi:[10.1007/s11104-013-1745-6](https://doi.org/10.1007/s11104-013-1745-6)
- Bala Krishna Prasad, M. 2012. Nutrient stoichiometry and eutrophication in Indian mangroves. *Environ Earth Sci* **67**: 293–299. doi:[10.1007/s12665-011-1508-8](https://doi.org/10.1007/s12665-011-1508-8)
- Banerjee, K., B. Senthilkumar, R. Purvaja, and R. Ramesh. 2012. Sedimentation and trace metal distribution in selected locations of Sundarbans mangroves and Hooghly estuary, Northeast coast of India. *Environ Geochem Health* **34**: 27–42. doi:[10.1007/s10653-011-9388-0](https://doi.org/10.1007/s10653-011-9388-0)

- Barbier, E. B., S. D. Hacker, C. Kennedy, E. W. Koch, A. C. Stier, and B. R. Silliman. 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs* **81**: 169–193. doi:[10.1890/10-1510.1](https://doi.org/10.1890/10-1510.1)
- Barcellos, D., H. M. Queiroz, G. N. Nóbrega, R. L. de Oliveira Filho, S. T. Santaella, X. L. Otero, and T. O. Ferreira. 2019. Phosphorus enriched effluents increase eutrophication risks for mangrove systems in northeastern Brazil. *Marine Pollution Bulletin* **142**: 58–63. doi:[10.1016/j.marpolbul.2019.03.031](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.03.031)
- Barnes, J., R. Ramesh, R. Purvaja, and others. 2006. Tidal dynamics and rainfall control N₂O and CH₄ emissions from a pristine mangrove creek. *Geophysical Research Letters* **33**. doi:[10.1029/2006GL026829](https://doi.org/10.1029/2006GL026829)
- Barroso, G. C., G. Abril, W. Machado, and others. 2022. Linking eutrophication to carbon dioxide and methane emissions from exposed mangrove soils along an urban gradient. *Science of The Total Environment* **850**: 157988. doi:[10.1016/j.scitotenv.2022.157988](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157988)
- Bastida, F., C. García, N. Fierer, and others. 2019. Global ecological predictors of the soil priming effect. *Nat Commun* **10**: 3481. doi:[10.1038/s41467-019-11472-7](https://doi.org/10.1038/s41467-019-11472-7)
- Bauer, D. F. 1972. Constructing Confidence Sets Using Rank Statistics. *Journal of the American Statistical Association* **67**: 687–690. doi:[10.1080/01621459.1972.10481279](https://doi.org/10.1080/01621459.1972.10481279)
- Bauer, J. E., W.-J. Cai, P. A. Raymond, T. S. Bianchi, C. S. Hopkinson, and P. A. G. Regnier. 2013. The changing carbon cycle of the coastal ocean. *Nature* **504**: 61–70. doi:[10.1038/nature12857](https://doi.org/10.1038/nature12857)
- Bauza, J. F., J. M. Morell, and J. E. Corredor. 2002. Biogeochemistry of Nitrous Oxide Production in the Red Mangrove (*Rhizophora mangle*) Forest Sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **55**: 697–704. doi:[10.1006/ecss.2001.0913](https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0913)
- Bengtsson, M. M., K. Attermeyer, and N. Catalán. 2018. Interactive effects on organic matter processing from soils to the ocean: are priming effects relevant in aquatic ecosystems? *Hydrobiologia* **822**: 1–17. doi:[10.1007/s10750-018-3672-2](https://doi.org/10.1007/s10750-018-3672-2)
- Bergamino, L., T. Dalu, and N. B. Richoux. 2014. Evidence of spatial and temporal changes in sources of organic matter in estuarine sediments: stable isotope and fatty acid analyses. *Hydrobiologia* **732**: 133–145. doi:[10.1007/s10750-014-1853-1](https://doi.org/10.1007/s10750-014-1853-1)
- Bernard, D., E. Biabiany, R. Cécé, R. Chery, and N. Sekkat. 2022. Clustering analysis of the *Sargassum* transport process: application to beaching prediction in the Lesser Antilles. *Ocean Science* **18**: 915–935. doi:[10.5194/os-18-915-2022](https://doi.org/10.5194/os-18-915-2022)
- Bernard, D., H. Pascaline, and J.-J. Jeremie. 1996. Distribution and origin of hydrocarbons in sediments from lagoons with fringing mangrove communities. *Marine Pollution Bulletin* **32**: 734–739. doi:[10.1016/0025-326X\(96\)00034-3](https://doi.org/10.1016/0025-326X(96)00034-3)
- Bernardino, A. F., C. J. Sanders, L. B. Bissoli, L. E. de O. Gomes, J. B. Kauffman, and T. O. Ferreira. 2020. Land use impacts on benthic bioturbation potential and carbon burial in Brazilian mangrove ecosystems. *Limnology and Oceanography* **65**: 2366–2376. doi:[10.1002/lno.11458](https://doi.org/10.1002/lno.11458)
- Bianchi, T. S. 2011. The role of terrestrially derived organic carbon in the coastal ocean: A changing paradigm and the priming effect. *PNAS* **108**: 19473–19481. doi:[10.1073/pnas.1017982108](https://doi.org/10.1073/pnas.1017982108)

- Bingeman, C. W., J. E. Varner, and W. P. Martin. 1953. The Effect of the Addition of Organic Materials on the Decomposition of an Organic Soil. *Soil Science Society of America Journal* **17**: 34–38. doi:[10.2136/sssaj1953.03615995001700010008x](https://doi.org/10.2136/sssaj1953.03615995001700010008x)
- Blanc, L., C. Aliaume, A. Zerbi, and G. Lasserre. 2001. Spatial and temporal co-structure analyses between ichthyofauna and environment: an example in the tropics. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* **324**: 635–646. doi:[10.1016/S0764-4469\(01\)01338-5](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(01)01338-5)
- Blanchard, G. F., J.-M. Guarini, F. Orvain, and P.-G. Sauriau. 2001. Dynamic behaviour of benthic microalgal biomass in intertidal mudflats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **264**: 85–100. doi:[10.1016/S0022-0981\(01\)00312-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00312-4)
- Błaszczuk, K., and T. Krzyśko-Łupicka. 2013. Microbial diversity of sewage sludge. *Proceedings of ECOpole Vol. 7, No. 2*. doi:[10.2429/proc.2013.7\(2\)059](https://doi.org/10.2429/proc.2013.7(2)059)
- Borges, A. C., C. J. Sanders, H. L. R. Santos, D. R. Araripe, W. Machado, and S. R. Patchineelam. 2009. Eutrophication history of Guanabara Bay (SE Brazil) recorded by phosphorus flux to sediments from a degraded mangrove area. *Marine Pollution Bulletin* **58**: 1750–1754. doi:[10.1016/j.marpolbul.2009.07.025](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.07.025)
- Borges, A. V. 2005. Do we have enough pieces of the jigsaw to integrate CO₂ fluxes in the coastal ocean? *Estuaries* **28**: 3–27. doi:[10.1007/BF02732750](https://doi.org/10.1007/BF02732750)
- Borges, A. V., B. Delille, and M. Frankignoulle. 2005. Budgeting sinks and sources of CO₂ in the coastal ocean: Diversity of ecosystems counts. *Geophysical Research Letters* **32**. doi:[10.1029/2005GL023053](https://doi.org/10.1029/2005GL023053)
- Borges, A. V., S. Djenidi, G. Lacroix, J. Théate, B. Delille, and M. Frankignoulle. 2003. Atmospheric CO₂ flux from mangrove surrounding waters. *Geophysical Research Letters* **30**. doi:<https://doi.org/10.1029/2003GL017143>
- Boto, K., D. Alongi, and A. Nott. 1989. Dissolved organic carbon-bacteria interactions at sediment-water interface in a tropical mangrove system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **51**: 243–251. doi:[10.3354/meps051243](https://doi.org/10.3354/meps051243)
- Boto, K., and J. Wellington. 1983. Phosphorus and nitrogen nutritional status of a northern Australian mangrove forest. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **11**: 63–69. doi:[10.3354/meps011063](https://doi.org/10.3354/meps011063)
- Bouillon, S., A. V. Borges, E. Castañeda-Moya, and others. 2008a. Mangrove production and carbon sinks: A revision of global budget estimates. *Global Biogeochemical Cycles* **22**. doi:[10.1029/2007GB003052](https://doi.org/10.1029/2007GB003052)
- Bouillon, S., R. M. Connolly, and S. Y. Lee. 2008b. Organic matter exchange and cycling in mangrove ecosystems: Recent insights from stable isotope studies. *Journal of Sea Research* **59**: 44–58. doi:[10.1016/j.seares.2007.05.001](https://doi.org/10.1016/j.seares.2007.05.001)
- Bouillon, S., F. Dahdouh-Guebas, A. V. V. S. Rao, N. Koedam, and F. Dehairs. 2003. Sources of organic carbon in mangrove sediments: variability and possible ecological implications. *Hydrobiologia* **495**: 33–39. doi:[10.1023/A:1025411506526](https://doi.org/10.1023/A:1025411506526)
- Bouillon, S., T. Moens, and F. Dehairs. 2004. Carbon sources supporting benthic mineralization in mangrove and adjacent seagrass sediments (Gazi Bay, Kenya).
- Bouma, T., J. van Belzen, T. Balke, and others. 2014. Identifying knowledge gaps hampering application of intertidal habitats in coastal protection: Opportunities & steps to take. *Coastal Engineering* **87**: 147–157. doi:[10.1016/j.coastaleng.2013.11.014](https://doi.org/10.1016/j.coastaleng.2013.11.014)

- Bourgoin, L.-H., and L. Tremblay. 2010. Bacterial reworking of terrigenous and marine organic matter in estuarine water columns and sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **74**: 5593–5609. doi:[10.1016/j.gca.2010.06.037](https://doi.org/10.1016/j.gca.2010.06.037)
- Brandini, F., L. S. Michelazzo, G. R. Freitas, G. Campos, M. Chuqui, and L. Jovane. 2019. Carbon Flow for Plankton Metabolism of Saco do Mamanguá Ría, Bay of Ilha Grande, a Subtropical Coastal Environment in the South Brazil Bight. *Front. Mar. Sci.* **6**: 584. doi:[10.3389/fmars.2019.00584](https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00584)
- Brandt, P., A. Ernst, F. Gralla, and others. 2013. A review of transdisciplinary research in sustainability science. *Ecological Economics* **92**: 1–15. doi:[10.1016/j.ecolecon.2013.04.008](https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2013.04.008)
- Bräuer, S. L., N. Basiliko, H. M P Siljanen, and S. H Zinder. 2020. Methanogenic archaea in peatlands. *FEMS Microbiol Lett* **367**: fnaa172. doi:[10.1093/femsle/fnaa172](https://doi.org/10.1093/femsle/fnaa172)
- Breitburg, D., L. A. Levin, A. Oschlies, and others. 2018. Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science* **359**: eaam7240. doi:[10.1126/science.aam7240](https://doi.org/10.1126/science.aam7240)
- Breithaupt, J. L., J. M. Smoak, V. H. Rivera-Monroy, E. Castañeda-Moya, R. P. Moyer, M. Simard, and C. J. Sanders. 2017. Partitioning the relative contributions of organic matter and mineral sediment to accretion rates in carbonate platform mangrove soils. *Marine Geology* **390**: 170–180. doi:[10.1016/j.margeo.2017.07.002](https://doi.org/10.1016/j.margeo.2017.07.002)
- Breithaupt, J. L., and H. E. Steinmuller. 2022. Refining the Global Estimate of Mangrove Carbon Burial Rates Using Sedimentary and Geomorphic Settings. *Geophysical Research Letters* **49**: e2022GL100177. doi:[10.1029/2022GL100177](https://doi.org/10.1029/2022GL100177)
- Bunting, P., A. Rosenqvist, R. M. Lucas, and others. 2018. The Global Mangrove Watch—A New 2010 Global Baseline of Mangrove Extent. *Remote Sensing* **10**: 1669. doi:[10.3390/rs10101669](https://doi.org/10.3390/rs10101669)

C

- Cabidoche, Y.-M. 2006. Risques de contamination par la chlordécone des baies du Grand et du Petit Cul-de-Sac marin à la Guadeloupe. 8.
- Camacho-Ibar, V. F., L. Aveytua-Alcázar, and J. D. Carriquiry. 2003. Fatty acid reactivities in sediment cores from the northern Gulf of California. *Organic Geochemistry* **34**: 425–439. doi:[10.1016/S0146-6380\(02\)00211-5](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(02)00211-5)
- Canadell, J. G., P. Scheel Monteiro, M. H. Costa, and others. 2021. Global carbon and other biogeochemical cycles and feedbacks, p. 673–816. *In* V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, et al. [eds.], *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- Canuel, E. A. 2001. Relations between river flow, primary production and fatty acid composition of particulate organic matter in San Francisco and Chesapeake Bays: a multivariate approach. *Organic Geochemistry* **32**: 563–583. doi:[10.1016/S0146-6380\(00\)00195-9](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(00)00195-9)
- Canuel, E. A., and C. S. Martens. 1996. Reactivity of recently deposited organic matter: Degradation of lipid compounds near the sediment-water interface. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **60**: 1793–1806. doi:[10.1016/0016-7037\(96\)00045-2](https://doi.org/10.1016/0016-7037(96)00045-2)

- Casado-Coy, N., P. Sánchez-Jerez, M. Holmer, and C. Sanz-Lazaro. 2020. Bioturbation may not always enhance the metabolic capacity of organic polluted sediments. *Marine Environmental Research* **155**: 104882. doi:[10.1016/j.marenvres.2020.104882](https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.104882)
- Ceccon, D. M., H. Faoro, P. da C. Lana, E. M. de Souza, and F. de O. Pedrosa. 2019. Metataxonomic and metagenomic analysis of mangrove microbiomes reveals community patterns driven by salinity and pH gradients in Paranaguá Bay, Brazil. *Science of The Total Environment* **694**: 133609. doi:[10.1016/j.scitotenv.2019.133609](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.133609)
- Chauhan, R., A. Datta, AL. Ramanathan, and T. K. Adhya. 2015. Factors influencing spatio-temporal variation of methane and nitrous oxide emission from a tropical mangrove of eastern coast of India. *Atmospheric Environment* **107**: 95–106. doi:[10.1016/j.atmosenv.2015.02.006](https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2015.02.006)
- Chávez, V., A. Uribe-Martínez, E. Cuevas, and others. 2020. Massive Influx of Pelagic Sargassum spp. on the Coasts of the Mexican Caribbean 2014–2020: Challenges and Opportunities. *Water* **12**: 2908. doi:[10.3390/w12102908](https://doi.org/10.3390/w12102908)
- Chen, G. C., N. F. Y. Tam, and Y. Ye. 2010. Summer fluxes of atmospheric greenhouse gases N₂O, CH₄ and CO₂ from mangrove soil in South China. *Science of The Total Environment* **408**: 2761–2767. doi:[10.1016/j.scitotenv.2010.03.007](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2010.03.007)
- Chen, G. C., N. F. Y. Tam, and Y. Ye. 2012. Spatial and seasonal variations of atmospheric N₂O and CO₂ fluxes from a subtropical mangrove swamp and their relationships with soil characteristics. *Soil Biology and Biochemistry* **48**: 175–181. doi:[10.1016/j.soilbio.2012.01.029](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.01.029)
- Chen, J., H. Ferris, K. M. Scow, and K. J. Graham. 2001. Fatty acid composition and dynamics of selected fungal-feeding nematodes and fungi. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* **130**: 135–144. doi:[10.1016/S1096-4959\(01\)00414-6](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(01)00414-6)
- Chen, X., I. R. Santos, M. Call, and others. 2021. The mangrove CO₂ pump: Tidally driven pore-water exchange. *Limnology and Oceanography* **66**: 1563–1577. doi:[10.1002/lno.11704](https://doi.org/10.1002/lno.11704)
- Chithira, M. S., P. V. Aishwarya, A. S. Mohan, and S. P. Antony. 2021. Profiling bacteriome associated with the sediments of a mangrove ecosystem in Kerala, India. *Ecological Genetics and Genomics* **21**: 100103. doi:[10.1016/j.egg.2021.100103](https://doi.org/10.1016/j.egg.2021.100103)
- Choudhury, A. K., M. Das, P. Philip, and P. Bhadury. 2015. An Assessment of the Implications of Seasonal Precipitation and Anthropogenic Influences on a Mangrove Ecosystem Using Phytoplankton as Proxies. *Estuaries and Coasts* **38**: 854–872. doi:[10.1007/s12237-014-9854-x](https://doi.org/10.1007/s12237-014-9854-x)
- Chua, A. S. M., H. Takabatake, H. Satoh, and T. Mino. 2003. Production of polyhydroxyalkanoates (PHA) by activated sludge treating municipal wastewater: effect of pH, sludge retention time (SRT), and acetate concentration in influent. *Water Research* **37**: 3602–3611. doi:[10.1016/S0043-1354\(03\)00252-5](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(03)00252-5)
- Chung, N., and K. Suberkropp. 2008. Influence of shredder feeding and nutrients on fungal activity and community structure in headwater streams. *Fundamental and Applied Limnology* **173**(1):35-46 **173**: 35–46. doi:[10.1127/1863-9135/2008/0173-0035](https://doi.org/10.1127/1863-9135/2008/0173-0035)
- Chynel, M., S. Rockomanovic, G. Abril, and others. 2022. Contrasting organic matter composition in pristine and eutrophicated mangroves revealed by fatty acids and stable

- isotopes (Rio de Janeiro, Brazil). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **277**: 108061. doi:[10.1016/j.ecss.2022.108061](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.108061)
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecol* **18**: 117–143. doi:[10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x)
- Cloern, J. E., S. Q. Foster, and A. E. Kleckner. 2014. Phytoplankton primary production in the world's estuarine-coastal ecosystems. *Biogeosciences* **11**: 2477–2501. doi:[10.5194/bg-11-2477-2014](https://doi.org/10.5194/bg-11-2477-2014)
- Colas, R., R. Cabaud, and P. Vivier. 1968. Dictionnaire technique de l'eau et des questions connexes, G. Le Prat.
- Comans, R. N. J., and D. E. Hockley. 1992. Kinetics of cesium sorption on illite. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **56**: 1157–1164. doi:[10.1016/0016-7037\(92\)90053-L](https://doi.org/10.1016/0016-7037(92)90053-L)
- Cooley, S., D. Schoeman, L. Bopp, and others. 2022. Chapter 3: Oceans and Coastal Ecosystems and their Services, *In IPCC AR6 WGII*. Cambridge University Press.
- Corbett, D. R., and J. p. Walsh. 2015. 210Lead and 137Cesium, p. 361–372. *In Handbook of Sea-Level Research*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Costa, E. S., F. Sá, L. E. O. Gomes, C. A. Silva, A. T. Lima, B. D. Lehrback, and R. R. Neto. 2020. Can severe drought periods increase metal concentrations in mangrove sediments? A case study in eastern Brazil. *Science of The Total Environment* **748**: 142443. doi:[10.1016/j.scitotenv.2020.142443](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142443)
- Cotovicz, L. C., B. A. Knoppers, N. Brandini, D. Poirier, S. J. Costa Santos, R. C. Cordeiro, and G. Abril. 2018. Predominance of phytoplankton-derived dissolved and particulate organic carbon in a highly eutrophic tropical coastal embayment (Guanabara Bay, Rio de Janeiro, Brazil). *Biogeochemistry* **137**: 1–14. doi:[10.1007/s10533-017-0405-y](https://doi.org/10.1007/s10533-017-0405-y)
- Crémière, A., H. Strauss, M. Sebilo, and others. 2017. Sulfur diagenesis under rapid accumulation of organic-rich sediments in a marine mangrove from Guadeloupe (French West Indies). *Chemical Geology* **454**: 67–79. doi:[10.1016/j.chemgeo.2017.02.017](https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2017.02.017)
- Crossland, C. J., H. H. Kremer, H. Lindeboom, J. I. M. Crossland, and M. D. A. L. Tissier, eds. 2005. *Coastal Fluxes in the Anthropocene: The Land-Ocean Interactions in the Coastal Zone Project of the International Geosphere-Biosphere Programme*, Springer-Verlag.
- Cuellar-Gempeler, C., and P. Munguia. 2013. Fiddler crabs (*Uca thayeri* , Brachyura: Ocypodidae) affect bacterial assemblages in mangrove forest sediments. *Community Ecology* **14**: 59–66. doi:[10.1556/ComEc.14.2013.1.7](https://doi.org/10.1556/ComEc.14.2013.1.7)
- Cuenca, G. C., E. D. Macusi, N. A. S. Abreo, C. T. Ranara, M. B. Andam, L. C. Cardona, and G. G. Conserva. 2015. Mangrove Ecosystems and Associated Fauna with Special Reference to Mangrove Crabs in the Philippines: A Review. *ijec* **15**. doi:[10.7718/ijec.v15i1.998](https://doi.org/10.7718/ijec.v15i1.998)
- Cundell, A. M., M. S. Brown, R. Stanford, and R. Mitchell. 1979. Microbial degradation of *Rhizophora* mangrove leaves immersed in the sea. *Estuarine and Coastal Marine Science* **9**: 281–IN4. doi:[10.1016/0302-3524\(79\)90041-0](https://doi.org/10.1016/0302-3524(79)90041-0)

D

- Dale, B. 2001. Marine dinoflagellate cysts as indicators of eutrophication and industrial pollution: a discussion. *Science of The Total Environment* **264**: 235–240. doi:[10.1016/S0048-9697\(00\)00719-1](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(00)00719-1)
- Dalsgaard, J., M. St. John, G. Kattner, D. Müller-Navarra, and W. Hagen. 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment, p. 225–340. *In* *Advances in Marine Biology*. Academic Press.
- Danovaro, R., M. Fabiano, and N. Della Croce. 1993. Labile organic matter and microbial biomasses in deep-sea sediments (Eastern Mediterranean Sea). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **40**: 953–965. doi:[10.1016/0967-0637\(93\)90083-F](https://doi.org/10.1016/0967-0637(93)90083-F)
- Das, N., and S. Mandal. 2022. Microbial populations regulate greenhouse gas emissions in Sundarban mangrove ecosystem, India. *Acta Ecologica Sinica* **42**: 641–652. doi:[10.1016/j.chnaes.2021.07.011](https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2021.07.011)
- David, F., C. Marchand, P. Taillardat, N. Thành-Nho, and T. Meziane. 2018a. Nutritional composition of suspended particulate matter in a tropical mangrove creek during a tidal cycle (Can Gio, Vietnam). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **200**: 126–130. doi:[10.1016/j.ecss.2017.10.017](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.10.017)
- David, F., C. Marchand, N. Thiney, T.-T. Nhu-Trang, and T. Meziane. 2019. Short-term changes in the quality of suspended particulate matter in a human impacted and mangrove dominated tropical estuary (Can Gio, Vietnam). *Continental Shelf Research* **178**: 59–67. doi:[10.1016/j.csr.2019.03.011](https://doi.org/10.1016/j.csr.2019.03.011)
- David, F., T. Meziane, N.-T. Tran-Thi, V. Truong Van, N. Thanh-Nho, P. Taillardat, and C. Marchand. 2018b. Carbon biogeochemistry and CO₂ emissions in a human impacted and mangrove dominated tropical estuary (Can Gio, Vietnam). *Biogeochemistry* **138**: 261–275. doi:[10.1007/s10533-018-0444-z](https://doi.org/10.1007/s10533-018-0444-z)
- Davis, S. E., C. Corronado-Molina, D. L. Childers, and J. W. Day. 2003. Temporally dependent C, N, and P dynamics associated with the decay of *Rhizophora* mangle L. leaf litter in oligotrophic mangrove wetlands of the Southern Everglades. *Aquatic Botany* **75**: 199–215. doi:[10.1016/S0304-3770\(02\)00176-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00176-6)
- de Almeida, L. T., J. L. S. Olímpio, A. F. Pantalena, B. S. de Almeida, and M. de Oliveira Soares. 2016. Evaluating ten years of management effectiveness in a mangrove protected area. *Ocean & Coastal Management* **125**: 29–37. doi:[10.1016/j.ocecoaman.2016.03.008](https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2016.03.008)
- de M. M. Costa, T., and A. Soares-Gomes. 2015. Secondary production of the fiddler crab *Uca rapax* from mangrove areas under anthropogenic eutrophication in the Western Atlantic, Brazil. *Marine Pollution Bulletin* **101**: 533–538. doi:[10.1016/j.marpolbul.2015.10.061](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.10.061)
- De Nobili, M., M. Contin, C. Mondini, and P. C. Brookes. 2001. Soil microbial biomass is triggered into activity by trace amounts of substrate. *Soil Biology and Biochemistry* **33**: 1163–1170. doi:[10.1016/S0038-0717\(01\)00020-7](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00020-7)
- Desarthe, J. 2015. Ouragans et submersions dans les Antilles françaises (xviiie - xxe siècle). *Études caribéennes*. doi:[10.4000/etudescaribeennes.7176](https://doi.org/10.4000/etudescaribeennes.7176)

- Devault, D. A., E. Modestin, V. Cottereau, F. Védie, V. Stiger-Pouvreau, R. Pierre, A. Coynel, and F. Dolique. 2021. The silent spring of Sargassum. *Environ Sci Pollut Res* **28**: 15580–15583. doi:[10.1007/s11356-020-12216-7](https://doi.org/10.1007/s11356-020-12216-7)
- DeVries, T. 2022. The Ocean Carbon Cycle. *Annu. Rev. Environ. Resour.* **47**: 317–341. doi:[10.1146/annurev-environ-120920-111307](https://doi.org/10.1146/annurev-environ-120920-111307)
- Dias, A. C. F., F. D. Andreote, J. Rigonato, M. F. Fiore, I. S. Melo, and W. L. Araújo. 2010. The bacterial diversity in a Brazilian non-disturbed mangrove sediment. *Antonie van Leeuwenhoek* **98**: 541–551. doi:[10.1007/s10482-010-9471-z](https://doi.org/10.1007/s10482-010-9471-z)
- Diffenbaugh, N. S., D. Singh, J. S. Mankin, and others. 2017. Quantifying the influence of global warming on unprecedented extreme climate events. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **114**: 4881–4886. doi:[10.1073/pnas.1618082114](https://doi.org/10.1073/pnas.1618082114)
- Dinter, T., S. Geihser, M. Gube, R. Daniel, and Y. Kuzyakov. 2019. Impact of sea level change on coastal soil organic matter, priming effects and prokaryotic community assembly. *FEMS Microbiology Ecology* **95**: fiz129. doi:[10.1093/femsec/fiz129](https://doi.org/10.1093/femsec/fiz129)
- Dittmar, T., N. Hertkorn, G. Kattner, and R. J. Lara. 2006. Mangroves, a major source of dissolved organic carbon to the oceans. *Global Biogeochemical Cycles* **20**. doi:[10.1029/2005GB002570](https://doi.org/10.1029/2005GB002570)
- Dittmar, T., and R. J. Lara. 2001. Driving Forces Behind Nutrient and Organic Matter Dynamics in a Mangrove Tidal Creek in North Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **52**: 249–259. doi:[10.1006/ecss.2000.0743](https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0743)
- Douglas, G. M., V. J. Maffei, J. R. Zaneveld, S. N. Yurgel, J. R. Brown, C. M. Taylor, C. Huttenhower, and M. G. I. Langille. 2020. PICRUSt2 for prediction of metagenome functions. *Nat Biotechnol* **38**: 685–688. doi:[10.1038/s41587-020-0548-6](https://doi.org/10.1038/s41587-020-0548-6)
- Drew, J. A. 2005. Use of Traditional Ecological Knowledge in Marine Conservation. *Conservation Biology* **19**: 1286–1293.
- Duarte, C. M., W. C. Dennison, R. J. W. Orth, and T. J. B. Carruthers. 2008. The Charisma of Coastal Ecosystems: Addressing the Imbalance. *Estuaries and Coasts: J CERF* **31**: 233–238. doi:[10.1007/s12237-008-9038-7](https://doi.org/10.1007/s12237-008-9038-7)
- Dugdale, R. C., and F. P. Wilkerson. 1986. The use of ¹⁵N to measure nitrogen uptake in eutrophic oceans; experimental considerations^{1,2}. *Limnology and Oceanography* **31**: 673–689. doi:<https://doi.org/10.4319/lo.1986.31.4.0673>
- Duke, N., M. Ball, and J. Ellison. 1998. Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangroves. *Global Ecology & Biogeography Letters* **7**: 27–47. doi:[10.1111/j.1466-8238.1998.00269.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.1998.00269.x)
- Dunaj, S. J., J. J. Vallino, M. E. Hines, M. Gay, C. Kobyljanec, and J. N. Rooney-Varga. 2012. Relationships between Soil Organic Matter, Nutrients, Bacterial Community Structure, And the Performance of Microbial Fuel Cells. *Environ. Sci. Technol.* **46**: 1914–1922. doi:[10.1021/es2032532](https://doi.org/10.1021/es2032532)
- Dunn, R. J. K., D. T. Welsh, P. R. Teasdale, S. Y. Lee, C. J. Lemckert, and T. Meziane. 2008. Investigating the distribution and sources of organic matter in surface sediment of Coombabah Lake (Australia) using elemental, isotopic and fatty acid biomarkers. *Continental Shelf Research* **28**: 2535–2549. doi:[10.1016/j.csr.2008.04.009](https://doi.org/10.1016/j.csr.2008.04.009)

Dürr, H. H., G. G. Laruelle, C. M. van Kempen, C. P. Slomp, M. Meybeck, and H. Middelkoop. 2011. Worldwide Typology of Nearshore Coastal Systems: Defining the Estuarine Filter of River Inputs to the Oceans. *Estuaries and Coasts* **34**: 441–458. doi:[10.1007/s12237-011-9381-y](https://doi.org/10.1007/s12237-011-9381-y)

Dwyer, J. M., R. J. Hobbs, and M. M. Mayfield. 2014. Specific leaf area responses to environmental gradients through space and time. *Ecology* **95**: 399–410. doi:[10.1890/13-0412.1](https://doi.org/10.1890/13-0412.1)

E

Escudié, F., L. Auer, M. Bernard, and others. 2018. FROGS: Find, Rapidly, OTUs with Galaxy Solution. *Bioinformatics* **34**: 1287–1294. doi:[10.1093/bioinformatics/btx791](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btx791)

F

FAO. 2007. The world's mangroves 1980-2005, Food and Agriculture Organization of the United Nations.

FAO. 2017. Report of the Launching workshop of the Climate Change Adaptation for Eastern Caribbean Fisheries Project "CC4FISH", FAO.

Feller, I. C., K. L. McKee, D. F. Whigham, and J. P. O'Neill. 2003. Nitrogen vs. phosphorus limitation across an ecotonal gradient in a mangrove forest. *Biogeochemistry* **62**: 145–175. doi:[10.1023/A:1021166010892](https://doi.org/10.1023/A:1021166010892)

Fenchel, T. 2008. The microbial loop – 25 years later. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **366**: 99–103. doi:[10.1016/j.jembe.2008.07.013](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.013)

Ferreira, T. O., X. L. Otero, P. Vidal-Torrado, and F. Macías. 2007. Effects of bioturbation by root and crab activity on iron and sulfur biogeochemistry in mangrove substrate. *Geoderma* **142**: 36–46. doi:[10.1016/j.geoderma.2007.07.010](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2007.07.010)

Ferreira, V., V. Gulis, and M. A. S. Graça. 2006. Whole-stream nitrate addition affects litter decomposition and associated fungi but not invertebrates. *Oecologia* **149**: 718–729. doi:[10.1007/s00442-006-0478-0](https://doi.org/10.1007/s00442-006-0478-0)

Ferry, J. G. 2012. *Methanogenesis: Ecology, Physiology, Biochemistry & Genetics*, Springer Science & Business Media.

Fiard, M., P. Cuny, L. Sylvi, and others. 2022. Mangrove microbiota along the urban-to-rural gradient of the Cayenne estuary (French Guiana, South America): Drivers and potential bioindicators. *Science of The Total Environment* **807**: 150667. doi:[10.1016/j.scitotenv.2021.150667](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150667)

Fistarol, G. O., F. H. Coutinho, A. P. B. Moreira, and others. 2015. Environmental and Sanitary Conditions of Guanabara Bay, Rio de Janeiro. *Front. Microbiol.* **6**. doi:[10.3389/fmicb.2015.01232](https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01232)

Fontaine, S., A. Mariotti, and L. Abbadie. 2003. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry* **35**: 837–843. doi:[10.1016/S0038-0717\(03\)00123-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00123-8)

Fort, A. 2019. Évaluation Environnementale Stratégique (EES) du Programme Régional de la Forêt et du Bois (PRFB) de Guadeloupe.

- Freitas, R. F., and P. R. Pagliosa. 2020. Mangrove benthic macrofauna: drivers of community structure and functional traits at multiple spatial scales. *Marine Ecology Progress Series* **638**: 25–38. doi:[10.3354/meps13260](https://doi.org/10.3354/meps13260)
- Friedlingstein, P., M. O’Sullivan, M. Jones, and others. 2022. Global Carbon Budget 2022. *Earth System Science Data* **14**: 4811–4900. doi:[10.5194/essd-14-4811-2022](https://doi.org/10.5194/essd-14-4811-2022)
- Friesen, S. D., C. Dunn, and C. Freeman. 2018. Decomposition as a regulator of carbon accretion in mangroves: a review. *Ecological Engineering* **114**: 173–178. doi:[10.1016/j.ecoleng.2017.06.069](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.06.069)
- Froelich, P. N., G. P. Klinkhammer, M. L. Bender, and others. 1979. Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic: suboxic diagenesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **43**: 1075–1090. doi:[10.1016/0016-7037\(79\)90095-4](https://doi.org/10.1016/0016-7037(79)90095-4)
- Fuller, T. L., G. Calvet, C. G. Estevam, and others. 2017. Behavioral, climatic, and environmental risk factors for Zika and Chikungunya virus infections in Rio de Janeiro, Brazil, 2015-16. *PLOS ONE* **12**: e0188002. doi:[10.1371/journal.pone.0188002](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188002)

G

- Ganguly, D., M. Dey, S. Sen, and T. K. Jana. 2009. Biosphere-atmosphere exchange of NO_x in the tropical mangrove forest. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* **114**. doi:[10.1029/2008JG000852](https://doi.org/10.1029/2008JG000852)
- Ghizelini, A. M., L. C. S. Mendonça-Hagler, and A. Macrae. 2012. Microbial diversity in Brazilian mangrove sediments: a mini review. *Braz. J. Microbiol.* **43**: 1242–1254. doi:[10.1590/S1517-83822012000400002](https://doi.org/10.1590/S1517-83822012000400002)
- Giri, C., E. Ochieng, L. L. Tieszen, Z. Zhu, A. Singh, T. Loveland, J. Masek, and N. Duke. 2011. Status and distribution of mangrove forests of the world using earth observation satellite data. *Global Ecology and Biogeography* **20**: 154–159. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00584.x>
- Gomes, N. C. M., D. F. R. Cleary, F. N. Pinto, C. Egas, A. Almeida, A. Cunha, L. C. S. Mendonça-Hagler, and K. Smalla. 2010. Taking Root: Enduring Effect of Rhizosphere Bacterial Colonization in Mangroves. *PLOS ONE* **5**: e14065. doi:[10.1371/journal.pone.0014065](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014065)
- Gontikaki, E., B. Thornton, T. Cornulier, and U. Witte. 2015. Occurrence of Priming in the Degradation of Lignocellulose in Marine Sediments. *PLOS ONE* **10**: e0143917. doi:[10.1371/journal.pone.0143917](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143917)
- Gontikaki, E., B. Thornton, V. A. I. Huvenne, and U. Witte. 2013. Negative Priming Effect on Organic Matter Mineralisation in NE Atlantic Slope Sediments. *PLOS ONE* **8**: 9.
- González-Farias, F., and L. D. Mee. 1988. Effect of mangrove humic-like substances on biodegradation rate of detritus. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **119**: 1–13. doi:[10.1016/0022-0981\(88\)90148-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(88)90148-7)
- Gouvêa, L. P., J. Assis, C. F. D. Gurgel, and others. 2020. Golden carbon of Sargassum forests revealed as an opportunity for climate change mitigation. *Science of The Total Environment* **729**: 138745. doi:[10.1016/j.scitotenv.2020.138745](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138745)

- Gower, J., E. Young, and S. King. 2013. Satellite images suggest a new Sargassum source region in 2011. *Remote Sensing Letters* **4**: 764–773. doi:[10.1080/2150704X.2013.796433](https://doi.org/10.1080/2150704X.2013.796433)
- Gritcan, I., M. Duxbury, S. Leuzinger, and A. C. Alfaro. 2016. Leaf Stable Isotope and Nutrient Status of Temperate Mangroves As Ecological Indicators to Assess Anthropogenic Activity and Recovery from Eutrophication. *Front. Plant Sci.* **7**. doi:[10.3389/fpls.2016.01922](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01922)
- Guenet, B., J. Leloup, X. Raynaud, G. Bardoux, and L. Abbadie. 2010a. Negative priming effect on mineralization in a soil free of vegetation for 80 years. *European Journal of Soil Science* **61**: 384–391. doi:[10.1111/j.1365-2389.2010.01234.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2010.01234.x)
- Guenet, B., M. Danger, L. Abbadie, and G. Lacroix. 2010b. Priming effect: bridging the gap between terrestrial and aquatic ecology. *Ecology* **91**: 2850–2861. doi:<https://doi.org/10.1890/09-1968.1>
- Guidi-Rontani, C., M. R. N. Jean, S. Gonzalez-Rizzo, S. Bolte-Kluge, and O. Gros. 2014. Description of new filamentous toxic Cyanobacteria (Oscillatoriales) colonizing the sulfidic periphyton mat in marine mangroves. *FEMS Microbiology Letters* **359**: 173–181. doi:[10.1111/1574-6968.12551](https://doi.org/10.1111/1574-6968.12551)
- Gunnarsson, T., P. Sundin, and A. Tunlid. 1988. Importance of Leaf Litter Fragmentation for Bacterial Growth. *Oikos* **52**: 303–308. doi:[10.2307/3565203](https://doi.org/10.2307/3565203)
- Gustafson, D. I., and L. R. Holden. 1990. Nonlinear pesticide dissipation in soil: a new model based on spatial variability. *Environ. Sci. Technol.* **24**: 1032–1038. doi:[10.1021/es00077a013](https://doi.org/10.1021/es00077a013)
- Guyomard-Rabenirina, S., C. Dartron, M. Falord, and others. 2017. Resistance to antimicrobial drugs in different surface waters and wastewaters of Guadeloupe. *PLOS ONE* **12**: e0173155. doi:[10.1371/journal.pone.0173155](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173155)

H

- Hall, D., S. Y. Lee, and T. Meziane. 2006. Fatty acids as trophic tracers in an experimental estuarine food chain: Tracer transfer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **336**: 42–53. doi:[10.1016/j.jembe.2006.04.004](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.04.004)
- Hallin, S., L. Philippot, F. E. Löffler, R. A. Sanford, and C. M. Jones. 2018. Genomics and Ecology of Novel N₂O-Reducing Microorganisms. *Trends in Microbiology* **26**: 43–55. doi:[10.1016/j.tim.2017.07.003](https://doi.org/10.1016/j.tim.2017.07.003)
- Hansell, D. A. 2013. Recalcitrant dissolved organic carbon fractions. *Ann Rev Mar Sci* **5**: 421–445. doi:[10.1146/annurev-marine-120710-100757](https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120710-100757)
- Hardison, A. K., C. K. Algar, A. E. Giblin, and J. J. Rich. 2015. Influence of organic carbon and nitrate loading on partitioning between dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA) and N₂ production. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **164**: 146–160. doi:[10.1016/j.gca.2015.04.049](https://doi.org/10.1016/j.gca.2015.04.049)
- Hartnoll, R. G., S. Cannici, W. D. Emmerson, and others. 2002. Geographic trends in mangrove crab abundance in East Africa. *Wetlands Ecology and Management* **10**: 203–213. doi:[10.1023/A:1020123713133](https://doi.org/10.1023/A:1020123713133)

- He, Q., and B. R. Silliman. 2019. Climate Change, Human Impacts, and Coastal Ecosystems in the Anthropocene. *Current Biology* **29**: R1021–R1035. doi:[10.1016/j.cub.2019.08.042](https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.08.042)
- He, Z., J. D. Van Nostrand, and J. Zhou. 2012. Applications of functional gene microarrays for profiling microbial communities. *Current Opinion in Biotechnology* **23**: 460–466. doi:[10.1016/j.copbio.2011.12.021](https://doi.org/10.1016/j.copbio.2011.12.021)
- Hemminga, M., F. Slim, J. Kazungu, G. Ganssen, J. Nieuwenhuize, and N. Kruyt. 1994. Carbon outwelling from a mangrove forest with adjacent seagrass beds and coral reefs (Gazi Bay, Kenya). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **106**: 291–301. doi:[10.3354/meps106291](https://doi.org/10.3354/meps106291)
- Herbeck, L. S., U. Krumme, T. J. Andersen, and T. C. Jennerjahn. 2020. Decadal trends in mangrove and pond aquaculture cover on Hainan (China) since 1966: mangrove loss, fragmentation and associated biogeochemical changes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **233**: 106531. doi:[10.1016/j.ecss.2019.106531](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106531)
- Herlemann, D. P., M. Labrenz, K. Jürgens, S. Bertilsson, J. J. Waniek, and A. F. Andersson. 2011. Transitions in bacterial communities along the 2000 km salinity gradient of the Baltic Sea. *ISME J* **5**: 1571–1579. doi:[10.1038/ismej.2011.41](https://doi.org/10.1038/ismej.2011.41)
- Hien, H. T., C. Marchand, J. Aimé, and N. T. K. Cuc. 2018. Seasonal variability of CO₂ emissions from sediments in planted mangroves (Northern Viet Nam). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **213**: 28–39. doi:[10.1016/j.ecss.2018.08.006](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.08.006)
- Hilaluddin, F., F. M. Yusoff, F. M. I. Natrah, and P. T. Lim. 2020. Disturbance of mangrove forests causes alterations in estuarine phytoplankton community structure in Malaysian Matang mangrove forests. *Marine Environmental Research* 104935. doi:[10.1016/j.marenvres.2020.104935](https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.104935)
- Hogarth, P. J. 2015. *The Biology of Mangroves and Seagrasses*, Oxford University Press.
- Holguin, G., P. Vazquez, and Y. Bashan. 2001. The role of sediment microorganisms in the productivity, conservation, and rehabilitation of mangrove ecosystems: an overview. *Biology and Fertility of Soils* **33**: 265–278. doi:[10.1007/s003740000319](https://doi.org/10.1007/s003740000319)
- Holmer, M., E. Kristensen, G. Banta, K. Hansen, M. H. Jensen, and N. Bussawarit. 1994. Biogeochemical cycling of sulfur and iron in sediments of a south-east Asian mangrove, Phuket Island, Thailand. *Biogeochemistry* **26**: 145–161. doi:[10.1007/BF00002904](https://doi.org/10.1007/BF00002904)
- Hooda, P. S., and B. J. Alloway. 1998. Cadmium and lead sorption behaviour of selected English and Indian soils. *Geoderma* **84**: 121–134. doi:[10.1016/S0016-7061\(97\)00124-9](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(97)00124-9)
- Horstman, E. M., C. M. Dohmen-Janssen, T. J. Bouma, and S. J. M. H. Hulscher. 2015. Tidal-scale flow routing and sedimentation in mangrove forests: Combining field data and numerical modelling. *Geomorphology* **228**: 244–262. doi:[10.1016/j.geomorph.2014.08.011](https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2014.08.011)
- Houghton, R. A. 2007. Balancing the Global Carbon Budget. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **35**: 313–347. doi:[10.1146/annurev.earth.35.031306.140057](https://doi.org/10.1146/annurev.earth.35.031306.140057)



- IBGE [WWW Document], 2021. URL <https://cidades.ibge.gov.br/brasil/rj/panorama> (accessed 11.14.22).
- Imbert, D., P. Labbé, and A. Rousteau. 1996. Hurricane damage and forest structure in Guadeloupe, French West Indies. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 663–680. doi:[10.1017/S026646740000986X](https://doi.org/10.1017/S026646740000986X)
- Imhoff, J. F., and J. Wiese. 2014. The order Kiloniellales, p. 301–306. *In* E. Rosenberg, E.F. DeLong, S. Lory, S. Stackebrandt, and F. Thompson [eds.]. Springer.
- IOC/UNESCO, 2011. A Blueprint for Ocean and Coastal Sustainability. Paris.
- IPCC 2022: The Physical Science Basis, 2022. 2409.
- Ito, A. 2011. A historical meta-analysis of global terrestrial net primary productivity: are estimates converging? *Global Change Biology* **17**: 3161–3175. doi:[10.1111/j.1365-2486.2011.02450.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02450.x)

J

- Jamarun, N., R. Pazla, A. Arief, A. Jayanegara, and G. Yanti. 2020. Chemical composition and rumen fermentation profile of mangrove leaves (*Avicennia marina*) from West Sumatra, Indonesia. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity* **21**. doi:[10.13057/biodiv/d211126](https://doi.org/10.13057/biodiv/d211126)
- Jennerjahn, T. C. 2020. Relevance and magnitude of “Blue Carbon” storage in mangrove sediments: Carbon accumulation rates vs. stocks, sources vs. sinks. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **247**: 107027. doi:[10.1016/j.ecss.2020.107027](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.107027)
- Jennerjahn, T. C., and V. Ittekkot. 1999. Changes in organic matter from surface waters to continental slope sediments off the São Francisco River, eastern Brazil. *Marine Geology* **161**: 129–140. doi:[10.1016/S0025-3227\(99\)00045-6](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(99)00045-6)
- Jennerjahn, T. C., and V. Ittekkot. 2002. Relevance of mangroves for the production and deposition of organic matter along tropical continental margins. *Naturwissenschaften* **89**: 23–30. doi:[10.1007/s00114-001-0283-x](https://doi.org/10.1007/s00114-001-0283-x)
- Jennerjahn, T. C., V. Ittekkot, S. Klöpffer, and others. 2004. Biogeochemistry of a tropical river affected by human activities in its catchment: Brantas River estuary and coastal waters of Madura Strait, Java, Indonesia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **60**: 503–514. doi:[10.1016/j.ecss.2004.02.008](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.02.008)
- Jennerjahn, T., and V. Ittekkot. 1997. Organic matter in sediments in the mangrove areas and adjacent continental margins of Brazil .1. Amino acids and hexosamines. *Oceanologica Acta* **20**: 359–369.
- Jessen, B. 2016. Ecological Effects of Nutrient Enrichment on a Coastal Fringe Mangrove Forest. Open Access Dissertations. doi:[10.23860/diss-jessen-brita-2016](https://doi.org/10.23860/diss-jessen-brita-2016)
- Jiao, N., G. J. Herndl, D. A. Hansell, and others. 2010. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean. *Nat Rev Microbiol* **8**: 593–599. doi:[10.1038/nrmicro2386](https://doi.org/10.1038/nrmicro2386)
- Jin, L., C.-Y. Lu, Y. Ye, and G.-F. Ye. 2013. Soil Respiration in a Subtropical Mangrove Wetland in the Jiulong River Estuary, China. *Pedosphere* **23**: 678–685. doi:[10.1016/S1002-0160\(13\)60060-0](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(13)60060-0)

- Jing, H., S. Cheung, Z. Zhou, C. Wu, S. Nagarajan, and H. Liu. 2016. Spatial Variations of the Methanogenic Communities in the Sediments of Tropical Mangroves. *PLOS ONE* **11**: e0161065. doi:[10.1371/journal.pone.0161065](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161065)
- Johannes, R. E. 1978. Traditional Marine Conservation Methods in Oceania and Their Demise. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **9**: 349–364. doi:[10.1146/annurev.es.09.110178.002025](https://doi.org/10.1146/annurev.es.09.110178.002025)
- Jordan, P., and P. Fröhle. 2022. Bridging the gap between coastal engineering and nature conservation? *J Coast Conserv* **26**: 4. doi:[10.1007/s11852-021-00848-x](https://doi.org/10.1007/s11852-021-00848-x)

K

- Kaneda, T. 1991. Iso- and anteiso-fatty acids in bacteria: biosynthesis, function, and taxonomic significance. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* **55**: 288–302.
- Kanehisa, M., M. Araki, S. Goto, and others. 2008. KEGG for linking genomes to life and the environment. *Nucleic Acids Research* **36**: D480–D484. doi:[10.1093/nar/gkm882](https://doi.org/10.1093/nar/gkm882)
- Kathiresan, K., and B. L. Bingham. 2001. Biology of mangroves and mangrove Ecosystems, p. 81–251. *In Advances in Marine Biology*. Academic Press.
- Kawaida, S., K. Nanjo, N. Ohtsuchi, H. Kohno, and M. Sano. 2019. Cellulose digestion abilities determine the food utilization of mangrove estuarine crabs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **222**: 43–52. doi:[10.1016/j.ecss.2019.04.004](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.04.004)
- Ke, Z., Y. Tan, L. Huang, J. Liu, C. Xiang, C. Zhao, and J. Zhang. 2019. Significantly depleted ¹⁵N in suspended particulate organic matter indicating a strong influence of sewage loading in Daya Bay, China. *Science of The Total Environment* **650**: 759–768. doi:[10.1016/j.scitotenv.2018.09.076](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.076)
- Keeling, R. F., and C. D. Keeling. 2017. Atmospheric Monthly In Situ CO₂ Data - Mauna Loa Observatory, Hawaii. In *Scripps CO₂ Program Data*. UC San Diego Library Digital Collections.
- Keil, R. G., D. B. Montluçon, F. G. Prahl, and J. I. Hedges. 1994. Sorptive preservation of labile organic matter in marine sediments. *Nature* **370**: 549–552. doi:[10.1038/370549a0](https://doi.org/10.1038/370549a0)
- Kennedy, H., E. Gacia, D. P. Kennedy, S. Papadimitriou, and C. M. Duarte. 2004. Organic carbon sources to SE Asian coastal sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **60**: 59–68. doi:[10.1016/j.ecss.2003.11.019](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2003.11.019)
- Keuskamp, J. A., I. C. Feller, H. J. Laanbroek, J. T. A. Verhoeven, and M. M. Hefting. 2015. Short- and long-term effects of nutrient enrichment on microbial exoenzyme activity in mangrove peat. *Soil Biology and Biochemistry* **81**: 38–47. doi:[10.1016/j.soilbio.2014.11.003](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.11.003)
- Khan, M. N., and F. Mohammad. 2014. Eutrophication: Challenges and Solutions, p. 1–15. *In* A.A. Ansari and S.S. Gill [eds.], *Eutrophication: Causes, Consequences and Control: Volume 2*. Springer Netherlands.
- Kida, M., and N. Fujitake. 2020. Organic Carbon Stabilization Mechanisms in Mangrove Soils: A Review. *Forests* **11**: 981. doi:[10.3390/f11090981](https://doi.org/10.3390/f11090981)

- Kida, M., M. Tomotsune, Y. Imura, K. Kinjo, T. Ohtsuka, and N. Fujitake. 2017. High salinity leads to accumulation of soil organic carbon in mangrove soil. *Chemosphere* **177**: 51–55. doi:[10.1016/j.chemosphere.2017.02.074](https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.02.074)
- Kitsiou, D., and M. Karydis. 2011. Coastal marine eutrophication assessment: A review on data analysis. *Environment International* **37**: 778–801. doi:[10.1016/j.envint.2011.02.004](https://doi.org/10.1016/j.envint.2011.02.004)
- Knowles, R. 1982. Denitrification. *MICROBIOL. REV.* **46**: 28.
- Kopprio, G. A., M. S. Dutto, J. E. Garzón Cardona, A. Gärdes, R. J. Lara, and M. Graeve. 2018. Biogeochemical markers across a pollution gradient in a Patagonian estuary: A multidimensional approach of fatty acids and stable isotopes. *Marine Pollution Bulletin* **137**: 617–626. doi:[10.1016/j.marpolbul.2018.10.059](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.10.059)
- Krien, Y., B. Dudon, J. Roger, and N. Zahibo. 2015. Probabilistic hurricane-induced storm surge hazard assessment in Guadeloupe, Lesser Antilles. *Nat. Hazards Earth Syst. Sci.* **15**: 1711–1720. doi:[10.5194/nhess-15-1711-2015](https://doi.org/10.5194/nhess-15-1711-2015)
- Kristensen, E. 2000. Organic matter diagenesis at the oxic/anoxic interface in coastal marine sediments, with emphasis on the role of burrowing animals. *Life at Interfaces and Under Extreme Conditions*. Springer Netherlands. 1–24.
- Kristensen, E. 2008. Mangrove crabs as ecosystem engineers; with emphasis on sediment processes. *Journal of Sea Research* **59**: 30–43. doi:[10.1016/j.seares.2007.05.004](https://doi.org/10.1016/j.seares.2007.05.004)
- Kristensen, E., and D. M. Alongi. 2006. Control by fiddler crabs (*Uca vocans*) and plant roots (*Avicennia marina*) on carbon, iron, and sulfur biogeochemistry in mangrove sediment. *Limnology and Oceanography* **51**: 1557–1571. doi:[10.4319/lo.2006.51.4.1557](https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.4.1557)
- Kristensen, E., S. Bouillon, T. Dittmar, and C. Marchand. 2008a. Organic carbon dynamics in mangrove ecosystems: A review. *Aquatic Botany* **89**: 201–219. doi:[10.1016/j.aquabot.2007.12.005](https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.12.005)
- Kristensen, E., M. R. Flindt, S. Ulomi, A. V. Borges, G. Abril, and S. Bouillon. 2008b. Emission of CO₂ and CH₄ to the atmosphere by sediments and open waters in two Tanzanian mangrove forests. *Marine Ecology Progress Series* **370**: 53–67. doi:[10.3354/meps07642](https://doi.org/10.3354/meps07642)
- Kubo, K., K. G. Lloyd, J. F. Biddle, R. Amann, A. Teske, and K. Knittel. 2012. Archaea of the Miscellaneous Crenarchaeotal Group are abundant, diverse and widespread in marine sediments. *ISME J* **6**: 1949–1965. doi:[10.1038/ismej.2012.37](https://doi.org/10.1038/ismej.2012.37)
- Kumar, P. S., and A. Khan. 2013. The distribution and diversity of benthic macroinvertebrate fauna in Pondicherry mangroves, India. *Aquatic biosystems* **9**: 15. doi:[10.1186/2046-9063-9-15](https://doi.org/10.1186/2046-9063-9-15)
- Kwon, E. Y., T. DeVries, E. D. Galbraith, J. Hwang, G. Kim, and A. Timmermann. 2021. Stable Carbon Isotopes Suggest Large Terrestrial Carbon Inputs to the Global Ocean. *Global Biogeochemical Cycles* **35**: e2020GB006684. doi:[10.1029/2020GB006684](https://doi.org/10.1029/2020GB006684)

L

- Laegdsgaard, P., and C. Johnson. 2001. Why do juvenile fish utilise mangrove habitats? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **257**: 229–253. doi:[10.1016/s0022-0981\(00\)00331-2](https://doi.org/10.1016/s0022-0981(00)00331-2)
- Lai, L., X. Huang, H. Yang, and others. 2016. Carbon emissions from land-use change and management in China between 1990 and 2010. *Science Advances* **2**: e1601063. doi:[10.1126/sciadv.1601063](https://doi.org/10.1126/sciadv.1601063)
- Lal, R. 2004. Soil carbon sequestration to mitigate climate change. *Geoderma* **123**: 1–22. doi:[10.1016/j.geoderma.2004.01.032](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.01.032)
- Lallier-Vergès, E., C. Marchand, J.-R. Disnar, and N. Lottier. 2008. Origin and diagenesis of lignin and carbohydrates in mangrove sediments of Guadeloupe (French West Indies): Evidence for a two-step evolution of organic deposits. *Chemical Geology* **255**: 388–398. doi:[10.1016/j.chemgeo.2008.07.009](https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2008.07.009)
- Lallier-Verges, E., B. P. Perrussel, J.-R. Disnar, and F. Baltzer. 1998. Relationships between environmental conditions and the diagenetic evolution of organic matter derived from higher plants in a modern mangrove swamp system (Guadeloupe, French West Indies). *Organic Geochemistry* **29**: 1663–1686. doi:[10.1016/S0146-6380\(98\)00179-X](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(98)00179-X)
- Langille, M. G. I., J. Zaneveld, J. G. Caporaso, and others. 2013. Predictive functional profiling of microbial communities using 16S rRNA marker gene sequences. *Nat Biotechnol* **31**: 814–821. doi:[10.1038/nbt.2676](https://doi.org/10.1038/nbt.2676)
- Lapointe, B. E., L. E. West, T. T. Sutton, and C. Hu. 2014. Ryther revisited: nutrient excretions by fishes enhance productivity of pelagic Sargassum in the western North Atlantic Ocean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **458**: 46–56. doi:[10.1016/j.jembe.2014.05.002](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.05.002)
- Le Cozannet, G., D. Idier, M. de Michele, and others. 2021. Timescales of emergence of chronic flooding in the major economic center of Guadeloupe. *Natural Hazards and Earth System Sciences* **21**: 703–722. doi:[10.5194/nhess-21-703-2021](https://doi.org/10.5194/nhess-21-703-2021)
- Le Fur, J., A. Guilavogui, and A. Teitelbaum. 2011. Contribution of local fishermen to improving knowledge of the marine ecosystem and resources in the Republic of Guinea, West Africa. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **68**: 1454–1469. doi:[10.1139/f2011-061](https://doi.org/10.1139/f2011-061)
- Lee, Z., A. Weidemann, J. Kindle, R. Arnone, K. L. Carder, and C. Davis. 2007. Euphotic zone depth: Its derivation and implication to ocean-color remote sensing. *Journal of Geophysical Research: Oceans* **112**. doi:[10.1029/2006JC003802](https://doi.org/10.1029/2006JC003802)
- Leng, M. J., and J. P. Lewis. 2017. C/N ratios and Carbon Isotope Composition of Organic Matter in Estuarine Environments, p. 213–237. *In* K. Weckström, K.M. Saunders, P.A. Gell, and C.G. Skilbeck [eds.], *Applications of Paleoenvironmental Techniques in Estuarine Studies*. Springer Netherlands.
- Li, J., C. Dong, Q. Lai, G. Wang, and Z. Shao. 2022. Frequent Occurrence and Metabolic Versatility of *Marinifilaceae* Bacteria as Key Players in Organic Matter Mineralization in Global Deep Seas T.J. Sharpton [ed.]. *mSystems* e00864-22. doi:[10.1128/msystems.00864-22](https://doi.org/10.1128/msystems.00864-22)

- Li, Y., K. Tang, L. Zhang, and others. 2018. Coupled Carbon, Sulfur, and Nitrogen Cycles Mediated by Microorganisms in the Water Column of a Shallow-Water Hydrothermal Ecosystem. *Front. Microbiol.* **9**: 2718. doi:[10.3389/fmicb.2018.02718](https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02718)
- Li, Y., L. Zheng, Y. Zhang, H. Liu, and H. Jing. 2019. Comparative metagenomics study reveals pollution induced changes of microbial genes in mangrove sediments. *Sci Rep* **9**: 5739. doi:[10.1038/s41598-019-42260-4](https://doi.org/10.1038/s41598-019-42260-4)
- Lin, H.-J., X.-X. Dai, K.-T. Shao, H.-M. Su, W.-T. Lo, H.-L. Hsieh, L.-S. Fang, and J.-J. Hung. 2006. Trophic structure and functioning in a eutrophic and poorly flushed lagoon in southwestern Taiwan. *Marine Environmental Research* **62**: 61–82. doi:[10.1016/j.marenvres.2006.03.003](https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2006.03.003)
- Lin, Y.-M., X.-W. Liu, H. Zhang, H.-Q. Fan, and G.-H. Lin. 2010. Nutrient conservation strategies of a mangrove species *Rhizophora stylosa* under nutrient limitation. *Plant Soil* **326**: 469–479. doi:[10.1007/s11104-009-0026-x](https://doi.org/10.1007/s11104-009-0026-x)
- Liu, C., J. Xia, Q. Cui, D. Zhang, M. Liu, L. Hou, and D. Gao. 2022a. Crab bioturbation affects competition between microbial nitrogen removal and retention in estuarine and coastal wetlands. *Environmental Research* **215**: 114280. doi:[10.1016/j.envres.2022.114280](https://doi.org/10.1016/j.envres.2022.114280)
- Liu, K.-K., S.-J. Kao, K.-P. Chiang, G.-C. Gong, J. Chang, J.-S. Cheng, and C.-Y. Lan. 2013. Concentration dependent nitrogen isotope fractionation during ammonium uptake by phytoplankton under an algal bloom condition in the Danshuei estuary, northern Taiwan. *Marine Chemistry* **157**: 242–252. doi:[10.1016/j.marchem.2013.10.005](https://doi.org/10.1016/j.marchem.2013.10.005)
- Liu, S., S. M. Trevathan-Tackett, C. J. Ewers Lewis, X. Huang, and P. I. Macreadie. 2020a. Macroalgal Blooms Trigger the Breakdown of Seagrass Blue Carbon. *Environ. Sci. Technol.* **54**: 14750–14760. doi:[10.1021/acs.est.0c03720](https://doi.org/10.1021/acs.est.0c03720)
- Liu, X.-J. A., B. K. Finley, R. L. Mau, E. Schwartz, P. Dijkstra, M. A. Bowker, and B. A. Hungate. 2020b. The soil priming effect: Consistent across ecosystems, elusive mechanisms. *Soil Biology and Biochemistry* **140**: 107617. doi:[10.1016/j.soilbio.2019.107617](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107617)
- Liu, Z., Z. Deng, S. J. Davis, C. Giron, and P. Ciais. 2022b. Monitoring global carbon emissions in 2021. *Nat Rev Earth Environ* **3**: 217–219. doi:[10.1038/s43017-022-00285-w](https://doi.org/10.1038/s43017-022-00285-w)
- Lloret, E., C. Dessert, L. Pastor, E. Lajeunesse, O. Crispi, J. Gaillardet, and M. F. Benedetti. 2013. Dynamic of particulate and dissolved organic carbon in small volcanic mountainous tropical watersheds. *Chemical Geology* **351**: 229–244. doi:[10.1016/j.chemgeo.2013.05.023](https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2013.05.023)
- Loch, T. K., and M. Riechers. 2021. Integrating indigenous and local knowledge in management and research on coastal ecosystems in the Global South: A literature review. *Ocean & Coastal Management* **212**: 105821. doi:[10.1016/j.ocecoaman.2021.105821](https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2021.105821)
- Lopez, G. R., J. S. Levinton, and D. Baird. 2022. Particulate Organic Detritus and Detritus Feeders in Coastal Food Webs, *In* Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences. Elsevier.

- Lovelock, C. E. 2008. Soil Respiration and Belowground Carbon Allocation in Mangrove Forests. *Ecosystems* **11**: 342–354. doi:[10.1007/s10021-008-9125-4](https://doi.org/10.1007/s10021-008-9125-4)
- Lovelock, C. E., M. C. Ball, K. C. Martin, and I. C. Feller. 2009. Nutrient Enrichment Increases Mortality of Mangroves. *PLOS ONE* **4**: e5600. doi:[10.1371/journal.pone.0005600](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005600)
- Lovelock, C. E., and C. M. Duarte. 2019. Dimensions of Blue Carbon and emerging perspectives. *Biology Letters* **15**: 20180781. doi:[10.1098/rsbl.2018.0781](https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0781)
- Lovelock, C. E., I. C. Feller, K. L. McKee, B. M. J. Engelbrecht, and M. C. Ball. 2004. The effect of nutrient enrichment on growth, photosynthesis and hydraulic conductance of dwarf mangroves in Panamá. *Functional Ecology* **18**: 2533. doi:[10.1046/j.0269-8463.2004.00805.x](https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2004.00805.x)
- Lovelock, C. E., I. C. Feller, R. Reef, and R. W. Ruess. 2014. Variable effects of nutrient enrichment on soil respiration in mangrove forests. *Plant Soil* **379**: 135–148. doi:[10.1007/s11104-014-2036-6](https://doi.org/10.1007/s11104-014-2036-6)
- Lovelock, C. E., J. W. Fourqurean, and J. T. Morris. 2017. Modeled CO₂ Emissions from Coastal Wetland Transitions to Other Land Uses: Tidal Marshes, Mangrove Forests, and Seagrass Beds. *Front. Mar. Sci.* **4**. doi:[10.3389/fmars.2017.00143](https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00143)
- Lovelock, C. E., and R. Reef. 2020. Variable Impacts of Climate Change on Blue Carbon. *One Earth* **3**: 195–211. doi:[10.1016/j.oneear.2020.07.010](https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.07.010)
- Lovelock, C. E., R. W. Ruess, and I. C. Feller. 2011. CO₂ Efflux from Cleared Mangrove Peat S. Thrush [ed.]. *PLoS ONE* **6**: e21279. doi:[10.1371/journal.pone.0021279](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021279)
- Luis, P., G. Saint-Genis, L. Vallon, C. Bourgeois, M. Bruto, C. Marchand, E. Record, and M. Hugoni. 2019. Contrasted ecological niches shape fungal and prokaryotic community structure in mangroves sediments. *Environmental Microbiology* **21**: 1407–1424. doi:[10.1111/1462-2920.14571](https://doi.org/10.1111/1462-2920.14571)
- Lützow, M. v., I. Kögel-Knabner, K. Ekschmitt, E. Matzner, G. Guggenberger, B. Marschner, and H. Flessa. 2006. Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions – a review. *European Journal of Soil Science* **57**: 426–445. doi:[10.1111/j.1365-2389.2006.00809.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00809.x)
- Lyu, Z., N. Shao, T. Akinyemi, and W. B. Whitman. 2018. Methanogenesis. *Current Biology* **28**: R727–R732. doi:[10.1016/j.cub.2018.05.021](https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.05.021)

M

- Ma, X., K. Wang, X. Gao, X. Li, G. Liu, H. Chen, C. Piao, and S. You. 2023. Temperature-regulated and starvation-induced refractory para-toluic acid anaerobic biotransformation. *Chemosphere* **311**: 137008. doi:[10.1016/j.chemosphere.2022.137008](https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.137008)
- Macreadie, P. I., M. D. P. Costa, T. B. Atwood, and others. 2021. Blue carbon as a natural climate solution. *Nat Rev Earth Environ* **2**: 826–839. doi:[10.1038/s43017-021-00224-1](https://doi.org/10.1038/s43017-021-00224-1)
- Magris, R. A., and R. Barreto. 2010. Mapping and assessment of protection of mangrove habitats in Brazil. 11.

- Mahé, F., T. Rognes, C. Quince, C. de Vargas, and M. Dunthorn. 2014. Swarm: robust and fast clustering method for amplicon-based studies. *PeerJ* **2**: e593. doi:[10.7717/peerj.593](https://doi.org/10.7717/peerj.593)
- Maher, D. T., M. Call, I. R. Santos, and C. J. Sanders. 2018. Beyond burial: lateral exchange is a significant atmospheric carbon sink in mangrove forests. *Biology Letters* **14**: 20180200. doi:[10.1098/rsbl.2018.0200](https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0200)
- Maher, D. T., I. R. Santos, L. Golsby-Smith, J. Gleeson, and B. D. Eyre. 2013. Groundwater-derived dissolved inorganic and organic carbon exports from a mangrove tidal creek: The missing mangrove carbon sink? *Limnology and Oceanography* **58**: 475–488. doi:[10.4319/lo.2013.58.2.0475](https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.2.0475)
- Maher, D. T., J. Z. Sippo, D. R. Tait, C. Holloway, and I. R. Santos. 2016. Pristine mangrove creek waters are a sink of nitrous oxide. *Sci Rep* **6**: 1–8. doi:[10.1038/srep25701](https://doi.org/10.1038/srep25701)
- Manna, S., K. Chaudhuri, S. Bhattacharyya, and M. Bhattacharyya. 2010. Dynamics of Sundarban estuarine ecosystem: eutrophication induced threat to mangroves. *Aquat. Biosyst.* **6**: 8. doi:[10.1186/1746-1448-6-8](https://doi.org/10.1186/1746-1448-6-8)
- Mantran, M., R. Hamparian, and J.-L. Bouchereau. 2009. Géomorphologie et hydrologie de la lagune de la Manche-à-Eau (Guadeloupe, Antilles françaises). *Géomorphologie : relief, processus, environnement* **15**: 199–210. doi:[10.4000/geomorphologie.7606](https://doi.org/10.4000/geomorphologie.7606)
- Marchand, C., P. Albéric, E. Lallier-Vergès, and F. Baltzer. 2006. Distribution and Characteristics of Dissolved Organic Matter in Mangrove Sediment Pore Waters along the Coastline of French Guiana. *Biogeochemistry* **81**: 59–75. doi:[10.1007/s10533-006-9030-x](https://doi.org/10.1007/s10533-006-9030-x)
- Marchand, C., F. Baltzer, E. Lallier-Vergès, and P. Albéric. 2004. Pore-water chemistry in mangrove sediments: relationship with species composition and developmental stages (French Guiana). *Marine Geology* **208**: 361–381. doi:[10.1016/j.margeo.2004.04.015](https://doi.org/10.1016/j.margeo.2004.04.015)
- Marchand, C., F. David, A. Jacotot, A. Leopold, and X. Ouyang. 2022. CO₂ and CH₄ emissions from coastal wetland soils, p. 55–91. *In Carbon Mineralization in Coastal Wetlands*. Elsevier.
- Marchand, C., J. R. Disnar, E. Lallier-Vergès, and N. Lottier. 2005. Early diagenesis of carbohydrates and lignin in mangrove sediments subject to variable redox conditions (French Guiana). *Geochimica et Cosmochimica Acta* **69**: 131–142. doi:[10.1016/j.gca.2004.06.016](https://doi.org/10.1016/j.gca.2004.06.016)
- Maréchal, J.-P., C. Hellio, and C. Hu. 2017. A simple, fast, and reliable method to predict Sargassum washing ashore in the Lesser Antilles. *Remote Sensing Applications: Society and Environment* **5**: 54–63. doi:[10.1016/j.rsase.2017.01.001](https://doi.org/10.1016/j.rsase.2017.01.001)
- Martens, C. S., and R. A. Berner. 1974. Methane Production in the Interstitial Waters of Sulfate-Depleted Marine Sediments. *Science* **185**: 1167–1169. doi:[10.1126/science.185.4157.1167](https://doi.org/10.1126/science.185.4157.1167)
- Martin, R. M., C. Wigand, A. Oczkowski, A. Hanson, S. Balogh, B. Branoff, E. Santos, and E. Huertas. 2020. Greenhouse Gas Fluxes of Mangrove Soils and Adjacent Coastal Waters in an Urban, Subtropical Estuary. *Wetlands* **40**: 1469–1480. doi:[10.1007/s13157-020-01300-w](https://doi.org/10.1007/s13157-020-01300-w)
- Matos, C., J. Berredo, W. Machado, E. Metzger, C. Sanders, K. Faial, and M. Cohen. 2022. Seasonal changes in metal and nutrient fluxes across the sediment-water interface in

- tropical mangrove creeks in the Amazon region. *Applied Geochemistry* **138**. doi:[10.1016/j.apgeochem.2022.105217](https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2022.105217)
- McCraith, B. J., L. R. Gardner, D. S. Wethey, and W. S. Moore. 2003. The effect of fiddler crab burrowing on sediment mixing and radionuclide profiles along a topographic gradient in a southeastern salt marsh. *Journal of Marine Research* **61**: 359–390. doi:[10.1357/002224003322201232](https://doi.org/10.1357/002224003322201232)
- McDonald, K. O., D. F. Webber, and M. K. Webber. 2003. Mangrove forest structure under varying environmental conditions. *BULLETIN OF MARINE SCIENCE* **73**: 15.
- McElwee, P., Á. Fernández-Llamazares, Y. Aumeeruddy-Thomas, and others. 2020. Working with Indigenous and local knowledge (ILK) in large-scale ecological assessments: Reviewing the experience of the IPBES Global Assessment. *Journal of Applied Ecology* **57**: 1666–1676. doi:[10.1111/1365-2664.13705](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13705)
- McGinnis, S., and T. L. Madden. 2004. BLAST: at the core of a powerful and diverse set of sequence analysis tools. *Nucleic Acids Research* **32**: W20–W25. doi:[10.1093/nar/gkh435](https://doi.org/10.1093/nar/gkh435)
- McKee, K. L., I. A. Mendelssohn, and M. W. Hester. 1988. Reexamination of Pore Water Sulfide Concentrations and Redox Potentials Near the Aerial Roots of *Rhizophora Mangle* and *Avicennia Germinans*. *American Journal of Botany* **75**: 1352–1359. doi:[10.1002/j.1537-2197.1988.tb14196.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1988.tb14196.x)
- McLeod, E., G. L. Chmura, S. Bouillon, and others. 2011. A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂. *Frontiers in Ecology and the Environment* **9**: 552–560. doi:[10.1890/110004](https://doi.org/10.1890/110004)
- Medina-Contreras, D., F. Arenas-González, J. Cantera-Kintz, A. Sánchez-González, and A. Giraldo. 2020. Food web structure and isotopic niche in a fringe macro-tidal mangrove system, Tropical Eastern Pacific. *Hydrobiologia* **847**: 3185–3199. doi:[10.1007/s10750-020-04295-x](https://doi.org/10.1007/s10750-020-04295-x)
- Meehl, G. A., W. M. Washington, W. D. Collins, J. M. Arblaster, A. Hu, L. E. Buja, W. G. Strand, and H. Teng. 2005. How Much More Global Warming and Sea Level Rise? *Science* **307**: 1769–1772. doi:[10.1126/science.1106663](https://doi.org/10.1126/science.1106663)
- Menesguen, A., A. Aminot, C. Belin, and others. 2001. L'eutrophisation des eaux marines et saumâtres en Europe, en particulier en France.
- Metzger, E., A. Thibault de Chanvalon, F. Cesbron, A. Barbe, P. Launeau, D. Jézéquel, and A. Mouret. 2016. Simultaneous Nitrite/Nitrate Imagery at Millimeter Scale through the Water–Sediment Interface. *Environ. Sci. Technol.* **50**: 8188–8195. doi:[10.1021/acs.est.6b00187](https://doi.org/10.1021/acs.est.6b00187)
- Meyer, R. L., D. E. Allen, and S. Schmidt. 2008. Nitrification and denitrification as sources of sediment nitrous oxide production: A microsensor approach. *Marine Chemistry* **110**: 68–76. doi:[10.1016/j.marchem.2008.02.004](https://doi.org/10.1016/j.marchem.2008.02.004)
- Meziane, T., F. d'Agata, and S. Y. Lee. 2006. Fate of mangrove organic matter along a subtropical estuary: small-scale exportation and contribution to the food of crab communities. *Marine Ecology Progress Series* **312**: 15–27. doi:[10.3354/meps312015](https://doi.org/10.3354/meps312015)
- Meziane, T., S. Y. Lee, P. L. Mfilinge, P. K. S. Shin, M. H. W. Lam, and M. Tsuchiya. 2007. Inter-specific and geographical variations in the fatty acid composition of mangrove

- leaves: implications for using fatty acids as a taxonomic tool and tracers of organic matter. *Mar Biol* **150**: 1103–1113. doi:[10.1007/s00227-006-0424-z](https://doi.org/10.1007/s00227-006-0424-z)
- Meziane, T., M. C. Sanabe, and M. Tsuchiya. 2002. Role of fiddler crabs of a subtropical intertidal flat on the fate of sedimentary fatty acids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **270**: 191–201. doi:[10.1016/S0022-0981\(02\)00019-9](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00019-9)
- Meziane, T., and M. Tsuchiya. 2002. Organic matter in a subtropical mangrove-estuary subjected to wastewater discharge: Origin and utilisation by two macrozoobenthic species. *Journal of Sea Research* **47**: 1–11. doi:[10.1016/S1385-1101\(01\)00092-2](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(01)00092-2)
- Mfilinge, P. L., T. Meziane, Z. Bachok, and M. Tsuchiya. 2003. Fatty acids in decomposing mangrove leaves: microbial activity, decay and nutritional quality. *Marine Ecology Progress Series* **265**: 97–105. doi:[10.3354/meps265097](https://doi.org/10.3354/meps265097)
- Miletto, M., K. H. Williams, A. L. N'Guessan, and D. R. Lovley. 2011. Molecular Analysis of the Metabolic Rates of Discrete Subsurface Populations of Sulfate Reducers. *Appl Environ Microbiol* **77**: 6502–6509. doi:[10.1128/AEM.00576-11](https://doi.org/10.1128/AEM.00576-11)
- Moitinho, M. A., L. Bononi, D. T. Souza, I. S. Melo, and R. G. Taketani. 2018. Bacterial Succession Decreases Network Complexity During Plant Material Decomposition in Mangroves. *Microb Ecol* **76**: 954–963. doi:[10.1007/s00248-018-1190-4](https://doi.org/10.1007/s00248-018-1190-4)
- Montoya, J. P. 2008. Nitrogen Stable Isotopes in Marine Environments, p. 1277–1302. *In* *Nitrogen in the Marine Environment*. Elsevier.
- Morell, M. 1990. Ouragans, crues, et inondations en Guadeloupe.
- Mortillaro, J.-M., F. Rigal, H. Rybarczyk, M. Bernardes, G. Abril, and T. Meziane. 2012. Particulate Organic Matter Distribution along the Lower Amazon River: Addressing Aquatic Ecology Concepts Using Fatty Acids. *PLOS ONE* **7**: e46141. doi:[10.1371/journal.pone.0046141](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046141)
- Mostofa, K. M. G., T. Yoshioka, E. Konohira, E. Tanoue, K. Hayakawa, and M. Takahashi. 2005. Three-dimensional fluorescence as a tool for investigating the dynamics of dissolved organic matter in the Lake Biwa watershed. *Limnology* **6**: 101–115. doi:[10.1007/s10201-005-0149-6](https://doi.org/10.1007/s10201-005-0149-6)
- Munoz, D., M. guiliano, P. Doumenq, F. Jacquot, P. Scherrer, and G. Mille. 1997. Long term evolution of petroleum biomarkers in mangrove soil (Guadeloupe). *Marine Pollution Bulletin* **34**: 868–874. doi:[10.1016/S0025-326X\(97\)00061-1](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(97)00061-1)
- Murray, R., D. Erler, J. Rosentreter, D. Maher, and B. Eyre. 2018. A seasonal source and sink of nitrous oxide in mangroves: Insights from concentration, isotope, and isotopomer measurements. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **238**: 169–192. doi:[10.1016/j.gca.2018.07.003](https://doi.org/10.1016/j.gca.2018.07.003)
- Muwawa, E. M., C. C. Obieze, H. M. Makonde, J. M. Jefwa, J. H. P. Kahindi, and D. P. Khasa. 2021. 16S rRNA gene amplicon-based metagenomic analysis of bacterial communities in the rhizospheres of selected mangrove species from Mida Creek and Gazi Bay, Kenya. *PLOS ONE* **16**: e0248485. doi:[10.1371/journal.pone.0248485](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0248485)

N

- Nagelkerken, I., S. J. M. Blaber, S. Bouillon, and others. 2008. The habitat function of mangroves for terrestrial and marine fauna: A review. *Aquatic Botany* **89**: 155–185. doi:[10.1016/j.aquabot.2007.12.007](https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.12.007)
- Najjar, R. G., M. Herrmann, R. Alexander, and others. 2018. Carbon Budget of Tidal Wetlands, Estuaries, and Shelf Waters of Eastern North America. *Global Biogeochemical Cycles* **32**: 389–416. doi:[10.1002/2017GB005790](https://doi.org/10.1002/2017GB005790)
- Napolitano, G. E., R. J. Pollero, A. M. Gayoso, B. A. Macdonald, and R. J. Thompson. 1997. Fatty acids as trophic markers of phytoplankton blooms in the Bahía Blanca estuary (Buenos Aires, Argentina) and in Trinity Bay (Newfoundland, Canada). *Biochemical Systematics and Ecology* **25**: 739–755. doi:[10.1016/S0305-1978\(97\)00053-7](https://doi.org/10.1016/S0305-1978(97)00053-7)
- Nathan, V. K., J. Vijayan, and P. Ammini. 2020. Comparison of bacterial diversity from two mangrove ecosystems from India through metagenomic sequencing. *Regional Studies in Marine Science* **35**: 101184. doi:[10.1016/j.rsma.2020.101184](https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101184)
- Nebbioso, A., and A. Piccolo. 2013. Molecular characterization of dissolved organic matter (DOM): a critical review. *Anal Bioanal Chem* **405**: 109–124. doi:[10.1007/s00216-012-6363-2](https://doi.org/10.1007/s00216-012-6363-2)
- Nellemann, C. 2009. Blue carbon: the role of healthy oceans in binding carbon: a rapid response assessment, GRID--Arendal [ed.]. GRID-Arendal.
- Ngosong, C., E. Gabriel, and L. Ruess. 2012. Use of the Signature Fatty Acid 16:1 ω 5 as a Tool to Determine the Distribution of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Soil. *Journal of Lipids* **2012**: e236807. doi:[10.1155/2012/236807](https://doi.org/10.1155/2012/236807)
- Nielsen, O. I., E. Kristensen, and D. J. Macintosh. 2003. Impact of fiddler crabs (*Uca* spp.) on rates and pathways of benthic mineralization in deposited mangrove shrimp pond waste. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **289**: 59–81. doi:[10.1016/S0022-0981\(03\)00041-8](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(03)00041-8)
- Nixon, S. W. 1995. Coastal marine eutrophication: A definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* **41**: 199–219. doi:[10.1080/00785236.1995.10422044](https://doi.org/10.1080/00785236.1995.10422044)
- Nixon, S.W., Oviatt, C.A., Frithsen, J., Sullivan, B., 1986. Nutrients and the productivity of estuarine and coastal marine ecosystems. *J. Limnol. Soc. South. Afr.*
- Nóbrega, G. N., T. O. Ferreira, M. Siqueira Neto, H. M. Queiroz, A. G. Artur, E. D. S. Mendonça, E. D. O. Silva, and X. L. Otero. 2016. Edaphic factors controlling summer (rainy season) greenhouse gas emissions (CO₂ and CH₄) from semiarid mangrove soils (NE-Brazil). *Science of The Total Environment* **542**: 685–693. doi:[10.1016/j.scitotenv.2015.10.108](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.10.108)
- Nordhaus, I., T. Salewski, and T. C. Jennerjahn. 2011. Food preferences of mangrove crabs related to leaf nitrogen compounds in the Segara Anakan Lagoon, Java, Indonesia. *Journal of Sea Research* **65**: 414–426. doi:[10.1016/j.seares.2011.03.006](https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.03.006)
- Nordhaus, I., T. Salewski, and T. C. Jennerjahn. 2017. Interspecific variations in mangrove leaf litter decomposition are related to labile nitrogenous compounds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **192**: 137–148. doi:[10.1016/j.ecss.2017.04.029](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.04.029)

Nunes, S., M. Gastauer, R. B. L. Cavalcante, and others. 2020. Challenges and opportunities for large-scale reforestation in the Eastern Amazon using native species. *Forest Ecology and Management* **466**: 118120. doi:[10.1016/j.foreco.2020.118120](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118120)

O

Oba, Y., T. Futagami, and S. Amachi. 2014. Enrichment of a microbial consortium capable of reductive deiodination of 2,4,6-triiodophenol. *Journal of Bioscience and Bioengineering* **117**: 310–317. doi:[10.1016/j.jbiosc.2013.08.011](https://doi.org/10.1016/j.jbiosc.2013.08.011)

Ody, A., T. Thibaut, L. Berline, and others. 2019. From In Situ to satellite observations of pelagic Sargassum distribution and aggregation in the Tropical North Atlantic Ocean. *PLOS ONE* **14**: e0222584. doi:[10.1371/journal.pone.0222584](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222584)

Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, and others. 2015. *Vegan: Community Ecology Package*. R Package Version 2.2-1 **2**: 1–2.

Opsahl, S., and R. Benner. 1995. Early diagenesis of vascular plant tissues: Lignin and cutin decomposition and biogeochemical implications. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **59**: 4889–4904. doi:[10.1016/0016-7037\(95\)00348-7](https://doi.org/10.1016/0016-7037(95)00348-7)

Orellana, L. H., T. B. Francis, M. Ferraro, J.-H. Hehemann, B. M. Fuchs, and R. I. Amann. 2022. Verrucomicrobiota are specialist consumers of sulfated methyl pentoses during diatom blooms. *ISME J* **16**: 630–641. doi:[10.1038/s41396-021-01105-7](https://doi.org/10.1038/s41396-021-01105-7)

Orofino, G. G., T. V. Roque, V. S. da Fonseca Krueel, N. Peroni, and N. Hanazaki. 2018. Local knowledge about dugout canoes reveals connections between forests and fisheries. *Environ Dev Sustain* **20**: 2773–2793. doi:[10.1007/s10668-017-0016-8](https://doi.org/10.1007/s10668-017-0016-8)

Otero, X. L., J. M. C. Araújo, D. Barcellos, H. M. Queiroz, D. J. Romero, G. N. Nóbrega, M. Siqueira Neto, and T. O. Ferreira. 2020. Crab Bioturbation and Seasonality Control Nitrous Oxide Emissions in Semiarid Mangrove Forests (Ceará, Brazil). *Applied Sciences* **10**: 2215. doi:[10.3390/app10072215](https://doi.org/10.3390/app10072215)

Ouyang, X., and S. Y. Lee. 2020. Improved estimates on global carbon stock and carbon pools in tidal wetlands. *Nat Commun* **11**: 317. doi:[10.1038/s41467-019-14120-2](https://doi.org/10.1038/s41467-019-14120-2)

Ouyang, X., S. Y. Lee, and R. M. Connolly. 2017. Structural equation modelling reveals factors regulating surface sediment organic carbon content and CO₂ efflux in a subtropical mangrove. *Science of The Total Environment* **578**: 513–522. doi:[10.1016/j.scitotenv.2016.10.218](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.10.218)

P

Pagès, A., P. R. Teasdale, D. Robertson, W. W. Bennett, J. Schäfer, and D. T. Welsh. 2011. Representative measurement of two-dimensional reactive phosphate distributions and co-distributed iron(II) and sulfide in seagrass sediment porewaters. *Chemosphere* **85**: 1256–1261. doi:[10.1016/j.chemosphere.2011.07.020](https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.07.020)

Palacios, M. M., S. M. Trevathan-Tackett, M. E. Malerba, and P. I. Macreadie. 2021. Effects of a nutrient enrichment pulse on blue carbon ecosystems. *Marine Pollution Bulletin* **165**: 112024. doi:[10.1016/j.marpolbul.2021.112024](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112024)

Park, K. Y., Y. H. Jo, J. Ghassemi Nejad, J. C. Lee, and H. G. Lee. 2022. Evaluation of nutritional value of *Ulva* sp. and *Sargassum horneri* as potential eco-friendly ruminants feed. *Algal Research* **65**: 102706. doi:[10.1016/j.algal.2022.102706](https://doi.org/10.1016/j.algal.2022.102706)

- Parsons, M., L. Taylor, and R. Crease. 2021. Indigenous Environmental Justice within Marine Ecosystems: A Systematic Review of the Literature on Indigenous Peoples' Involvement in Marine Governance and Management. *Sustainability* **13**: 4217. doi:[10.3390/su13084217](https://doi.org/10.3390/su13084217)
- Pascal, P., S. Dubois, H. Boschker, and O. Gros. 2014. Trophic role of large benthic sulfur bacteria in mangrove sediment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **516**: 127–138. doi:[10.3354/meps11035](https://doi.org/10.3354/meps11035)
- Pendleton, L., D. C. Donato, B. C. Murray, and others. 2012. Estimating Global “Blue Carbon” Emissions from Conversion and Degradation of Vegetated Coastal Ecosystems. *PLOS ONE* **7**: e43542. doi:[10.1371/journal.pone.0043542](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043542)
- Penha-Lopes, G., F. Bartolini, S. Limbu, S. Cannicci, Y. Mgaya, E. Kristensen, and J. Paula. 2010. Ecosystem engineering potential of the gastropod *Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767) in mangrove wastewater wetlands – A controlled mesocosm experiment. *Environmental Pollution* **158**: 258–266. doi:[10.1016/j.envpol.2009.07.009](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.07.009)
- Pérez, A., B. G. Libardoni, and C. J. Sanders. 2018a. Factors influencing organic carbon accumulation in mangrove ecosystems. *Biology Letters* **14**: 20180237. doi:[10.1098/rsbl.2018.0237](https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0237)
- Pérez, A., W. Machado, D. Gutiérrez, A. C. Borges, S. R. Patchineelam, and C. J. Sanders. 2018b. Carbon accumulation and storage capacity in mangrove sediments three decades after deforestation within a eutrophic bay. *Marine Pollution Bulletin* **126**: 275–280. doi:[10.1016/j.marpolbul.2017.11.018](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.11.018)
- Pérez, A., W. Machado, D. Gutierrez, and others. 2020. Carbon and nutrient accumulation in mangrove sediments affected by multiple environmental changes. *J Soils Sediments* **20**: 2504–2509. doi:[10.1007/s11368-020-02612-4](https://doi.org/10.1007/s11368-020-02612-4)
- Pessenda, L. C. R., E. Vidotto, P. E. De Oliveira, A. A. Buso, M. C. L. Cohen, D. de F. Rossetti, F. Ricardi-Branco, and J. A. Bendassolli. 2012. Late Quaternary vegetation and coastal environmental changes at Ilha do Cardoso mangrove, southeastern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **363–364**: 57–68. doi:[10.1016/j.palaeo.2012.08.014](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.08.014)
- Popp, M., F. Larher, and P. Weigel. 1985. Osmotic adaption in Australian mangroves, p. 247–253. *In* W.G. Beeftink, J. Rozema, and A.H.L. Huiskes [eds.], *Ecology of coastal vegetation: Proceedings of a Symposium, Haamstede, March 21–25, 1983*. Springer Netherlands.
- Poretsky, R., L. M. Rodriguez-R, C. Luo, D. Tsementzi, and K. T. Konstantinidis. 2014. Strengths and Limitations of 16S rRNA Gene Amplicon Sequencing in Revealing Temporal Microbial Community Dynamics. *PLOS ONE* **9**: e93827. doi:[10.1371/journal.pone.0093827](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093827)
- Pot, M., S. Guyomard-Rabenirina, D. Couvin, and others. 2021. Dissemination of Extended-Spectrum- β -Lactamase-Producing *Enterobacter cloacae* Complex from a Hospital to the Nearby Environment in Guadeloupe (French West Indies): ST114 Lineage Coding for a Successful IncHI2/ST1 Plasmid. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy* **65**: e02146-20. doi:[10.1128/AAC.02146-20](https://doi.org/10.1128/AAC.02146-20)
- Poungparn, S., A. Komiyama, A. Tanaka, T. Sangtjean, C. Maknual, S. Kato, P. Tanapermpool, and P. Patanaponpaiboon. 2009. Carbon dioxide emission through soil

respiration in a secondary mangrove forest of eastern Thailand. *J. Trop. Ecol.* **25**: 393–400. doi:[10.1017/S0266467409006154](https://doi.org/10.1017/S0266467409006154)

Q

Queiroz, H. M., T. O. Ferreira, C. A. K. Taniguchi, D. Barcellos, J. C. do Nascimento, G. N. Nóbrega, X. L. Otero, and A. G. Artur. 2020. Nitrogen mineralization and eutrophication risks in mangroves receiving shrimp farming effluents. *Environ Sci Pollut Res* **27**: 34941–34950. doi:[10.1007/s11356-020-09720-1](https://doi.org/10.1007/s11356-020-09720-1)

Quince, C., A. Lanzen, R. J. Davenport, and P. J. Turnbaugh. 2011. Removing Noise From Pyrosequenced Amplicons. *BMC Bioinformatics* **12**: 38. doi:[10.1186/1471-2105-12-38](https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-38)

R

Rahman, Md. M., K. L. Roberts, M. R. Grace, A. J. Kessler, and P. L. M. Cook. 2019. Role of organic carbon, nitrate and ferrous iron on the partitioning between denitrification and DNRA in constructed stormwater urban wetlands. *Science of The Total Environment* **666**: 608–617. doi:[10.1016/j.scitotenv.2019.02.225](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.02.225)

Raj, R. P. 1987. Lipids and essential fatty acid requirements of fish and shellfish. 31.

Ray, R., A. Baum, T. Rixen, G. Gleixner, and T. K. Jana. 2018. Exportation of dissolved (inorganic and organic) and particulate carbon from mangroves and its implication to the carbon budget in the Indian Sundarbans. *Science of The Total Environment* **621**: 535–547. doi:[10.1016/j.scitotenv.2017.11.225](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.11.225)

Reef, R., and C. E. Lovelock. 2015. Regulation of water balance in mangroves. *Ann Bot* **115**: 385–395. doi:[10.1093/aob/mcu174](https://doi.org/10.1093/aob/mcu174)

Reef, R., M. Slot, U. Motro, and others. 2016. The effects of CO₂ and nutrient fertilisation on the growth and temperature response of the mangrove *Avicennia germinans*. *Photosynth Res* **129**: 159–170. doi:[10.1007/s11120-016-0278-2](https://doi.org/10.1007/s11120-016-0278-2)

Reiffarth, D. G., E. L. Petticrew, P. N. Owens, and D. A. Lobb. 2016. Sources of variability in fatty acid (FA) biomarkers in the application of compound-specific stable isotopes (CSSIs) to soil and sediment fingerprinting and tracing: A review. *Science of The Total Environment* **565**: 8–27. doi:[10.1016/j.scitotenv.2016.04.137](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.04.137)

Reis, C. R. G., G. B. Nardoto, and R. S. Oliveira. 2017. Global overview on nitrogen dynamics in mangroves and consequences of increasing nitrogen availability for these systems. *Plant Soil* **410**: 1–19. doi:[10.1007/s11104-016-3123-7](https://doi.org/10.1007/s11104-016-3123-7)

Reithmaier, G. M. S., S. G. Johnston, T. Junginger, M. M. Goddard, C. J. Sanders, L. B. Hutley, D. T. Ho, and D. T. Maher. 2021. Alkalinity Production Coupled to Pyrite Formation Represents an Unaccounted Blue Carbon Sink. *Global Biogeochemical Cycles* **35**: e2020GB006785. doi:[10.1029/2020GB006785](https://doi.org/10.1029/2020GB006785)

Resiere, D., R. Valentino, R. Nevière, and others. 2018. Sargassum seaweed on Caribbean islands: an international public health concern. *The Lancet* **392**: 2691. doi:[10.1016/S0140-6736\(18\)32777-6](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(18)32777-6)

Ribeiro, C., and B. Kjerfve. 2002. Anthropogenic influence on the water quality in Guanabara Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Regional Environmental Change* **3**: 13–19. doi:[10.1007/s10113-001-0037-5](https://doi.org/10.1007/s10113-001-0037-5)

- Richardson, K., and B. B. Jørgensen. 2013. Eutrophication: Definition, History and Effects, p. 1–19. *In* Eutrophication in Coastal Marine Ecosystems. American Geophysical Union (AGU).
- Ricklefs, R. E., and R. E. Latham. 1993. Global Patterns of Diversity in Mangrove Floras. 16.
- Riedel, B., T. Pados, K. Pretterebner, L. Schiemer, A. Steckbauer, A. Haselmair, M. Zuschin, and M. Stachowitsch. 2014. Effect of hypoxia and anoxia on invertebrate behaviour: ecological perspectives from species to community level. *Biogeosciences* **11**: 1491–1518. doi:<https://doi.org/10.5194/bg-11-1491-2014>
- Rist, S., and F. Dahdouh-Guebas. 2006. Ethnoscience—A step towards the integration of scientific and indigenous forms of knowledge in the management of natural resources for the future. *Environ Dev Sustain* **8**: 467–493. doi:[10.1007/s10668-006-9050-7](https://doi.org/10.1007/s10668-006-9050-7)
- Rivera-Monroy, V. H., E. Castañeda-Moya, J. G. Barr, and others. 2013. Current Methods to Evaluate Net Primary Production and Carbon Budgets in Mangrove Forests, p. 243–288. *In* *Methods in Biogeochemistry of Wetlands*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Rivera-Monroy, V. H., S. Y. Lee, E. Kristensen, and R. R. Twilley, eds. 2017. *Mangrove Ecosystems: A Global Biogeographic Perspective: Structure, Function, and Services*, Springer International Publishing.
- Rodrigues, R. P., B. A. Knoppers, W. F. L. de Souza, and E. S. Santos. 2009. Suspended matter and nutrient gradients of a small-scale river plume in Sepetiba Bay, SE-Brazil. *Braz. arch. biol. technol.* **52**: 503–512. doi:[10.1590/S1516-89132009000200030](https://doi.org/10.1590/S1516-89132009000200030)
- Rodríguez-Martínez, R. E., A. E. Medina-Valmaseda, P. Blanchon, and others. 2019. Faunal mortality associated with massive beaching and decomposition of pelagic Sargassum. *Marine Pollution Bulletin* **146**: 201–205. doi:[10.1016/j.marpolbul.2019.06.015](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.06.015)
- Rognes, T., T. Flouri, B. Nichols, C. Quince, and F. Mahé. 2016. VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics. *PeerJ* **4**: e2584. doi:[10.7717/peerj.2584](https://doi.org/10.7717/peerj.2584)
- Romañach, S. S., D. L. DeAngelis, H. L. Koh, Y. Li, S. Y. Teh, R. S. Raja Barizan, and L. Zhai. 2018. Conservation and restoration of mangroves: Global status, perspectives, and prognosis. *Ocean & Coastal Management* **154**: 72–82. doi:[10.1016/j.ocecoaman.2018.01.009](https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2018.01.009)
- Rovai, A. S., R. R. Twilley, E. Castañeda-Moya, and others. 2018. Global controls on carbon storage in mangrove soils. *Nature Climate Change* **8**: 534–538. doi:[10.1038/s41558-018-0162-5](https://doi.org/10.1038/s41558-018-0162-5)
- Ruiz-Fernández, A. C., J. L. Marrugo-Negrete, R. Paternina-Urbe, and L. H. Pérez-Bernal. 2011. 210Pb-derived Sedimentation Rates and Corg Fluxes in Soledad Lagoon (Cispatá Lagoon System, NW Caribbean Coast of Colombia). *Estuaries and Coasts* **34**: 1117–1128. doi:[10.1007/s12237-011-9394-6](https://doi.org/10.1007/s12237-011-9394-6)

S

- Sánchez-Paz, A., F. García-Carreño, A. Muhlia-Almazán, A. B. Peregrino-Uriarte, J. Hernández-López, and G. Yepiz-Plascencia. 2006. Usage of energy reserves in crustaceans during starvation: Status and future directions. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* **36**: 241–249. doi:[10.1016/j.ibmb.2006.01.002](https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2006.01.002)

- Sanders, C. J., R. G. S. Barcellos, and E. V. Silva-Filho. 2012. Major element concentrations in Mangrove Pore Water, Sepetiba Bay, Brazil. *Braz. j. oceanogr.* **60**: 33–39.
- Sanders, C. J., B. D. Eyre, I. R. Santos, and others. 2014. Elevated rates of organic carbon, nitrogen, and phosphorus accumulation in a highly impacted mangrove wetland. *Geophysical Research Letters* **41**: 2475–2480. doi:[10.1002/2014GL059789](https://doi.org/10.1002/2014GL059789)
- Sanders, C. J., J. M. Smoak, A. S. Naidu, and S. R. Patchineelam. 2008. Recent Sediment Accumulation in a Mangrove Forest and Its Relevance to Local Sea-Level Rise (Ilha Grande, Brazil). *Journal of Coastal Research* **24**: 533–536. doi:[10.2112/07-0872.1](https://doi.org/10.2112/07-0872.1)
- Santos, I. R., D. T. Maher, R. Larkin, J. R. Webb, and C. J. Sanders. 2019. Carbon outwelling and outgassing vs. burial in an estuarine tidal creek surrounded by mangrove and saltmarsh wetlands. *Limnology and Oceanography* **64**: 996–1013. doi:[10.1002/lno.11090](https://doi.org/10.1002/lno.11090)
- Sarker, S., M. Masud-Ul-Alam, M. S. Hossain, S. R. Chowdhury, and S. M. Sharifuzzaman. 2021. A review of bioturbation and sediment organic geochemistry in mangroves. *Geological Journal* **56**: 2439–2450. doi:<https://doi.org/10.1002/gj.3808>
- Satria, A., and D. S. Adhuri. 2010. Pre-existing Fisheries Management Systems in Indonesia, Focusing on Lombok and Maluku, p. 31–55. *In* K. Ruddle and A. Satria [eds.], *Managing Coastal and Inland Waters: Pre-existing Aquatic Management Systems in Southeast Asia*. Springer Netherlands.
- Schmidt, S., H. Howa, A. Diallo, and others. 2014. Recent sediment transport and deposition in the Cap-Ferret Canyon, South-East margin of Bay of Biscay. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **104**: 134–144. doi:[10.1016/j.dsr2.2013.06.004](https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.06.004)
- Schückel, U., I. Kröncke, and D. Baird. 2015. Linking long-term changes in trophic structure and function of an intertidal macrobenthic system to eutrophication and climate change using ecological network analysis. *Marine Ecology Progress Series* **536**: 25–38. doi:[10.3354/meps11391](https://doi.org/10.3354/meps11391)
- Schutte, C. A., S. Ahmerkamp, C. S. Wu, M. Seidel, D. de Beer, P. L. M. Cook, and S. B. Joye. 2019. Chapter 12 - Biogeochemical Dynamics of Coastal Tidal Flats, p. 407–440. *In* G.M.E. Perillo, E. Wolanski, D.R. Cahoon, and C.S. Hopkins [eds.], *Coastal Wetlands*. Elsevier.
- Scudato, R. J., and E. L. Estes. 1975. Clay-lead sorption relations. *Geo* **1**: 167–170. doi:[10.1007/BF02428944](https://doi.org/10.1007/BF02428944)
- Silva-Filho, E. V., C. J. Sanders, M. Bernat, A. M. G. Figueiredo, S. M. Sella, and J. Wasserman. 2011. Origin of rare earth element anomalies in mangrove sediments, Sepetiba Bay, SE Brazil: used as geochemical tracers of sediment sources. *Environ Earth Sci* **64**: 1257–1267. doi:[10.1007/s12665-011-0942-y](https://doi.org/10.1007/s12665-011-0942-y)
- Sinsabaugh, R. S. 1994. Enzymic analysis of microbial pattern and process. *Biol Fert Soils* **17**: 69–74. doi:[10.1007/BF00418675](https://doi.org/10.1007/BF00418675)
- Sjöling, S., S. M. Mohammed, T. J. Lyimo, and J. J. Kyaruzi. 2005. Benthic bacterial diversity and nutrient processes in mangroves: impact of deforestation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **63**: 397–406. doi:[10.1016/j.ecss.2004.12.002](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.12.002)

- Skov, M., M. Vannini, J. Shunula, R. Hartnoll, and S. Cannicci. 2002. Quantifying the density of mangrove crabs: Ocypodidae and Grapsidae. *Marine Biology* **141**: 725–732. doi:[10.1007/s00227-002-0867-9](https://doi.org/10.1007/s00227-002-0867-9)
- Smith, V. H. 2003. Eutrophication of freshwater and coastal marine ecosystems a global problem. *Environ Sci & Pollut Res* **10**: 126–139. doi:[10.1065/espr2002.12.142](https://doi.org/10.1065/espr2002.12.142)
- Smith, V. H., and D. W. Schindler. 2009. Eutrophication science: where do we go from here? *Trends in Ecology & Evolution* **24**: 201–207. doi:[10.1016/j.tree.2008.11.009](https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.11.009)
- Smolk, J. M., J. L. Breithaupt, T. J. Smith, and C. J. Sanders. 2013. Sediment accretion and organic carbon burial relative to sea-level rise and storm events in two mangrove forests in Everglades National Park. *CATENA* **104**: 58–66. doi:[10.1016/j.catena.2012.10.009](https://doi.org/10.1016/j.catena.2012.10.009)
- Spalding, M., M. Kainuma, and L. Collins. 2010. *World Atlas of Mangroves*, Earthscan.
- Sparling, G., M. Vojvodić-Vuković, and L. A. Schipper. 1998. Hot-water-soluble C as a simple measure of labile soil organic matter: The relationship with microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* **30**: 1469–1472. doi:[10.1016/S0038-0717\(98\)00040-6](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00040-6)
- Spivak, A. C., J. Sanderman, J. L. Bowen, E. A. Canuel, and C. S. Hopkinson. 2019. Global-change controls on soil-carbon accumulation and loss in coastal vegetated ecosystems. *Nat. Geosci.* **12**: 685–692. doi:[10.1038/s41561-019-0435-2](https://doi.org/10.1038/s41561-019-0435-2)
- Stacey, N. E., J. Karam, M. G. Meekan, S. Pickering, and J. Ninf. 2012. Prospects for Whale Shark Conservation in Eastern Indonesia Through Bajo Traditional Ecological Knowledge and Community-based Monitoring. *Conservation and Society* **10**: 63–75.
- Steinke, T. D., A. D. Barnabas, and R. Somaru. 1990. Structural changes and associated microbial activity accompanying decomposition of mangrove leaves in Mgeni Estuary. *South African Journal of Botany* **56**: 39–48. doi:[10.1016/S0254-6299\(16\)31109-7](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(16)31109-7)
- Suárez-Abelenda, M. 2014. The effect of nutrient-rich effluents from shrimp farming on mangrove soil carbon storage and geochemistry under semi-arid climate conditions in northern Brazil.
- Sun, M.-Y. i, R. C. Aller, C. Lee, and S. G. Wakeham. 2002. Effects of oxygen and redox oscillation on degradation of cell-associated lipids in surficial marine sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **66**: 2003–2012. doi:[10.1016/S0016-7037\(02\)00830-X](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(02)00830-X)
- Sun, M.-Y. i, C. Lee, and R. C. Aller. 1993. Laboratory studies of oxic and anoxic degradation of chlorophyll-a in Long Island Sound sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **57**: 147–157. doi:[10.1016/0016-7037\(93\)90475-C](https://doi.org/10.1016/0016-7037(93)90475-C)
- Svensen, C., D. Viličić, P. Wassmann, E. Arashkevich, and T. Ratkova. 2007. Plankton distribution and vertical flux of biogenic matter during high summer stratification in the Krka estuary (Eastern Adriatic). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **71**: 381–390. doi:[10.1016/j.ecss.2006.07.022](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.07.022)
- Swales, A., and C. E. Lovelock. 2020. Comparison of sediment-plate methods to measure accretion rates in an estuarine mangrove forest (New Zealand). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **236**: 106642. doi:[10.1016/j.ecss.2020.106642](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106642)

Swift, M. J., O. W. Heal, J. M. Anderson, and J. M. Anderson. 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*, University of California Press.

T

Taberlet, P., E. Coissac, F. Pompanon, C. Brochmann, and E. Willerslev. 2012. Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding. *Molecular Ecology* **21**: 2045–2050. doi:[10.1111/j.1365-294X.2012.05470.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05470.x)

Taillardat, P. 2022. Going Local: How Coastal Environmental Settings Can Help Improve Global Mangrove Carbon Storage and Flux Estimates. *Geophysical Research Letters* **49**: e2022GL101979. doi:[10.1029/2022GL101979](https://doi.org/10.1029/2022GL101979)

Taillardat, P., P. Willemsen, C. Marchand, and others. 2018. Assessing the contribution of porewater discharge in carbon export and CO₂ evasion in a mangrove tidal creek (Can Gio, Vietnam). *Journal of Hydrology* **563**: 303–318. doi:[10.1016/j.jhydrol.2018.05.042](https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2018.05.042)

Taillardat, P., A. D. Ziegler, D. A. Friess, and others. 2019. Assessing nutrient dynamics in mangrove porewater and adjacent tidal creek using nitrate dual-stable isotopes: A new approach to challenge the Outwelling Hypothesis? *Marine Chemistry* **214**: 103662. doi:[10.1016/j.marchem.2019.103662](https://doi.org/10.1016/j.marchem.2019.103662)

Tait, D. R., D. T. Maher, P. A. Macklin, and I. R. Santos. 2016. Mangrove pore water exchange across a latitudinal gradient. *Geophysical Research Letters* **43**: 3334–3341. doi:[10.1002/2016GL068289](https://doi.org/10.1002/2016GL068289)

Taketani, R. G., N. O. Franco, A. S. Rosado, and J. D. van Elsas. 2010. Microbial community response to a simulated hydrocarbon spill in mangrove sediments. *J Microbiol.* **48**: 7–15. doi:[10.1007/s12275-009-0147-1](https://doi.org/10.1007/s12275-009-0147-1)

Tam, N. F. Y., Y. S. Wong, C. Y. Lan, and L. N. Wang. 1998. Litter production and decomposition in a subtropical mangrove swamp receiving wastewater. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **226**: 1–18. doi:[10.1016/S0022-0981\(97\)00233-5](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00233-5)

Taureau, F. 2017. *Cartographie harmonisée des mangroves de l’Outre-mer français*. These de doctorat. Nantes.

Thakur, N. K., R. Singh, and A. Ojha. 2022. Dynamical study of harmful algal bloom in Sundarban mangrove wetland with spatial interaction and competing effects. *Model. Earth Syst. Environ.* **8**: 555–577. doi:[10.1007/s40808-021-01088-6](https://doi.org/10.1007/s40808-021-01088-6)

Thomas, S. 2014. Blue carbon: Knowledge gaps, critical issues, and novel approaches. *Ecological Economics* **107**: 22–38. doi:[10.1016/j.ecolecon.2014.07.028](https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2014.07.028)

Thompson, C. E., W. O. Beys-da-Silva, L. Santi, M. Berger, M. H. Vainstein, J. A. Guimaraes, and A. T. R. Vasconcelos. 2013. A potential source for cellulolytic enzyme discovery and environmental aspects revealed through metagenomics of Brazilian mangroves. *AMB Express* **3**: 65. doi:[10.1186/2191-0855-3-65](https://doi.org/10.1186/2191-0855-3-65)

Thomson, A. C. G., S. M. Trevathan-Tackett, D. T. Maher, P. J. Ralph, and P. I. Macreadie. 2019. Bioturbator-stimulated loss of seagrass sediment carbon stocks. *Limnology and Oceanography* **64**: 342–356. doi:[10.1002/lno.11044](https://doi.org/10.1002/lno.11044)

Thongtham, N., and E. Kristensen. 2003. Physical and chemical characteristics of mangrove crab (*Neopisesarma versicolor*) burrows in the bangrong mangrove forest,

- Phuket, Thailand; with emphasis on behavioural response to changing environmental conditions. *Vie et Milieu / Life & Environment* 141–151.
- Thorhaug, A. L., H. M. Poulos, J. López-Portillo, J. Barr, A. L. Lara-Domínguez, T. C. Ku, and G. P. Berlyn. 2019. Gulf of Mexico estuarine blue carbon stock, extent and flux: Mangroves, marshes, and seagrasses: A North American hotspot. *Science of The Total Environment* **653**: 1253–1261. doi:[10.1016/j.scitotenv.2018.10.011](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.011)
- Tong, T., R. Li, S. Wu, and S. Xie. 2019. The distribution of sediment bacterial community in mangroves across China was governed by geographic location and eutrophication. *Marine Pollution Bulletin* **140**: 198–203. doi:[10.1016/j.marpolbul.2019.01.046](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.01.046)
- Torres-Alvarado, M. del R., F. J. Fernández, F. Ramírez Vives, and F. Varona-Cordero. 2013. Dynamics of the Methanogenic Archaea in Tropical Estuarine Sediments. *Archaea* **2013**: e582646. doi:[10.1155/2013/582646](https://doi.org/10.1155/2013/582646)
- Toyoshima, J., I. Fujii, M. Maekawa, T. Tsunoda, N. Kamada, H. Hidaka, Y. Tojo, and K. Ikeda. 2022. Assessing effectiveness of satoumi activities in Japanese coastal areas from ecological and socioeconomic perspectives. *Ocean & Coastal Management* **230**: 106354. doi:[10.1016/j.ocecoaman.2022.106354](https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2022.106354)
- Tran, T. C., N. C. Ban, and J. Bhattacharyya. 2020. A review of successes, challenges, and lessons from Indigenous protected and conserved areas. *Biological Conservation* **241**: 108271. doi:[10.1016/j.biocon.2019.108271](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108271)
- Trevathan-Tackett, S. M., A. C. G. Thomson, P. J. Ralph, and P. I. Macreadie. 2018. Fresh carbon inputs to seagrass sediments induce variable microbial priming responses. *Science of The Total Environment* **621**: 663–669. doi:[10.1016/j.scitotenv.2017.11.193](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.11.193)
- Trott, L. A., A. D. McKinnon, D. M. Alongi, A. Davidson, and M. A. Burford. 2004. Carbon and nitrogen processes in a mangrove creek receiving shrimp farm effluent. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **59**: 197–207. doi:[10.1016/j.ecss.2003.08.008](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2003.08.008)
- Troxler, T. G., J. G. Barr, J. D. Fuentes, and others. 2015. Component-specific dynamics of riverine mangrove CO₂ efflux in the Florida coastal Everglades. *Agricultural and Forest Meteorology* **213**: 273–282. doi:[10.1016/j.agrformet.2014.12.012](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.12.012)
- Truu, M., J. Juhanson, and J. Truu. 2009. Microbial biomass, activity and community composition in constructed wetlands. *Science of The Total Environment* **407**: 3958–3971. doi:[10.1016/j.scitotenv.2008.11.036](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.11.036)
- Twilley, R., R. H. Chen, and T. Hargis. 1992. Carbon Sinks in Mangroves and Their Implications to Carbon Budget of Tropical Coastal Ecosystems. *Water Air and Soil Pollution* **64**: 265–288. doi:[10.1007/BF00477106](https://doi.org/10.1007/BF00477106)
- Twilley, R. R., A. S. Rovai, and P. Riul. 2018. Coastal morphology explains global blue carbon distributions. *Frontiers in Ecology and the Environment* **16**: 503–508. doi:[10.1002/fee.1937](https://doi.org/10.1002/fee.1937)
- Twilley, R. W., A. E. Lugo, and C. Patterson-Zucca. 1986. Litter Production and Turnover in Basin Mangrove Forests in Southwest Florida. *Ecology* **67**: 670–683. doi:[10.2307/1937691](https://doi.org/10.2307/1937691)

U

- Umezawa, K., H. Kojima, Y. Kato, and M. Fukui. 2020. Disproportionation of inorganic sulfur compounds by a novel autotrophic bacterium belonging to Nitrospirota. *Systematic and Applied Microbiology* **43**: 126110. doi:[10.1016/j.syapm.2020.126110](https://doi.org/10.1016/j.syapm.2020.126110)
- Unger, D., L. S. Herbeck, M. Li, H. Bao, Y. Wu, J. Zhang, and T. Jennerjahn. 2013. Sources, transformation and fate of particulate amino acids and hexosamines under varying hydrological regimes in the tropical Wenchang/Wenjiao Rivers and Estuary, Hainan, China. *Continental Shelf Research* **57**: 44–58. doi:[10.1016/j.csr.2012.02.014](https://doi.org/10.1016/j.csr.2012.02.014)

V

- van Beusekom, J. E. E. 2018. Eutrophication, p. 429–445. *In* M. Salomon and T. Markus [eds.], *Handbook on Marine Environment Protection: Science, Impacts and Sustainable Management*. Springer International Publishing.
- van Nugteren, P., L. Moodley, G.-J. Brummer, C. H. R. Heip, P. M. J. Herman, and J. J. Middelburg. 2009. Seafloor ecosystem functioning: the importance of organic matter priming. *Mar Biol* **156**: 2277–2287. doi:[10.1007/s00227-009-1255-5](https://doi.org/10.1007/s00227-009-1255-5)
- van Tussenbroek, B. I., H. A. Hernández Arana, R. E. Rodríguez-Martínez, and others. 2017. Severe impacts of brown tides caused by *Sargassum* spp. on near-shore Caribbean seagrass communities. *Marine Pollution Bulletin* **122**: 272–281. doi:[10.1016/j.marpolbul.2017.06.057](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.06.057)
- Valiela, I., R. Juman, H. Asmath, D. Hanacek, J. Lloret, E. Elmstrom, K. Chenoweth, and E. N. Jack Brookshire. 2020. Water quality, nutrients, and stable isotopic signatures of particulates and vegetation in a mangrove ecosystem exposed to past anthropogenic perturbations. *Regional Studies in Marine Science* 101208. doi:[10.1016/j.rsma.2020.101208](https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101208)
- Van Santen, P., P. G. E. F. Augustinus, B. M. Janssen-Stelder, S. Quartel, and N. H. Tri. 2007. Sedimentation in an estuarine mangrove system. *Journal of Asian Earth Sciences* **29**: 566–575. doi:[10.1016/j.jseaes.2006.05.011](https://doi.org/10.1016/j.jseaes.2006.05.011)
- Vannini, C., G. Munz, G. Mori, C. Lubello, F. Verni, and G. Petroni. 2008. Sulphide oxidation to elemental sulphur in a membrane bioreactor: Performance and characterization of the selected microbial sulphur-oxidizing community. *Systematic and Applied Microbiology* **31**: 461–473. doi:[10.1016/j.syapm.2008.07.003](https://doi.org/10.1016/j.syapm.2008.07.003)
- Vargas, M. A., H. Rodríguez, J. Moreno, H. Olivares, J. A. D. Campo, J. Rivas, and M. G. Guerrero. 1998. Biochemical Composition and Fatty Acid Content of Filamentous Nitrogen-Fixing Cyanobacteria. *Journal of Phycology* **34**: 812–817. doi:[10.1046/j.1529-8817.1998.340812.x](https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1998.340812.x)
- Vierros, M. 2017. Communities and blue carbon: the role of traditional management systems in providing benefits for carbon storage, biodiversity conservation and livelihoods. *Climatic Change* **140**: 89–100. doi:[10.1007/s10584-013-0920-3](https://doi.org/10.1007/s10584-013-0920-3)

W

- Wai, T.-C., J. S. S. Ng, K. M. Y. Leung, D. Dudgeon, and G. A. Williams. 2008. The source and fate of organic matter and the significance of detrital pathways in a tropical coastal

ecosystem. *Limnology and Oceanography* **53**: 1479–1492.
doi:[10.4319/lo.2008.53.4.1479](https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.4.1479)

- Wakeham, S. G., C. Lee, J. I. Hedges, P. J. Hernes, and M. J. Peterson. 1997a. Molecular indicators of diagenetic status in marine organic matter. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **61**: 5363–5369. doi:[10.1016/S0016-7037\(97\)00312-8](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(97)00312-8)
- Wakeham, S. G., J. I. Hedges, C. Lee, M. L. Peterson, and P. J. Hernes. 1997b. Compositions and transport of lipid biomarkers through the water column and surficial sediments of the equatorial Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **44**: 2131–2162. doi:[10.1016/S0967-0645\(97\)00035-0](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(97)00035-0)
- Wakeham, S. G., and E. A. Canuel. 2006. Degradation and Preservation of Organic Matter in Marine Sediments, p. 295–321. *In* J.K. Volkman [ed.], *Marine Organic Matter: Biomarkers, Isotopes and DNA*. Springer-Verlag.
- Walshe, R. A., and P. D. Nunn. 2012. Integration of indigenous knowledge and disaster risk reduction: A case study from Baie Martelli, Pentecost Island, Vanuatu. *Int J Disaster Risk Sci* **3**: 185–194. doi:[10.1007/s13753-012-0019-x](https://doi.org/10.1007/s13753-012-0019-x)
- Wang, F., C. J. Sanders, I. R. Santos, and others. 2021. Global blue carbon accumulation in tidal wetlands increases with climate change. *National Science Review* **8**: nwa296. doi:[10.1093/nsr/nwa296](https://doi.org/10.1093/nsr/nwa296)
- Wang, M., X. Gao, and W. Wang. 2014. Differences in burrow morphology of crabs between *Spartina alterniflora* marsh and mangrove habitats. *Ecological Engineering* **69**: 213–219. doi:[10.1016/j.ecoleng.2014.03.096](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.03.096)
- Wang, M., and C. Hu. 2017. Predicting Sargassum blooms in the Caribbean Sea from MODIS observations. *Geophysical Research Letters* **44**: 3265–3273. doi:[10.1002/2017GL072932](https://doi.org/10.1002/2017GL072932)
- Wang, W., Z. Yan, S. You, Y. Zhang, L. Chen, and G. Lin. 2011. Mangroves: obligate or facultative halophytes? A review. *Trees* **25**: 953–963. doi:[10.1007/s00468-011-0570-x](https://doi.org/10.1007/s00468-011-0570-x)
- Webber, M. K. 2016. Chapter 49- Mangroves, p. 19. *In* *First Global Integrated Marine Assessment (First World Ocean Assessment)*.
- Wei, L., S.-J. Kao, and C. Liu. 2020. Mangrove species maintains constant nutrient resorption efficiency under eutrophic conditions. *Journal of Tropical Ecology* **36**: 36–38. doi:[10.1017/S0266467419000336](https://doi.org/10.1017/S0266467419000336)
- Werry, J., and S. Y. Lee. 2005. Grapsid crabs mediate link between mangrove litter production and estuarine planktonic food chains. *Marine Ecology Progress Series* **293**: 165–176. doi:[10.3354/meps293165](https://doi.org/10.3354/meps293165)
- Wolanski, E. 1992. Hydrodynamics of mangrove swamps and their coastal waters. *Hydrobiologia* **247**: 141–161. doi:[10.1007/BF00008214](https://doi.org/10.1007/BF00008214)
- Worthington, T. A., P. S. E. zu Ermgassen, D. A. Friess, and others. 2020. A global biophysical typology of mangroves and its relevance for ecosystem structure and deforestation. *Sci Rep* **10**: 14652. doi:[10.1038/s41598-020-71194-5](https://doi.org/10.1038/s41598-020-71194-5)
- Wrage-Mönnig, N., M. A. Horn, R. Well, C. Müller, G. Velthof, and O. Oenema. 2018. The role of nitrifier denitrification in the production of nitrous oxide revisited. *Soil Biology and Biochemistry* **123**: A3–A16. doi:[10.1016/j.soilbio.2018.03.020](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.03.020)

Wu, P., X. Xiong, Z. Xu, and others. 2016. Bacterial Communities in the Rhizospheres of Three Mangrove Tree Species from Beilun Estuary, China. *PLOS ONE* **11**: e0164082. doi:[10.1371/journal.pone.0164082](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164082)

X

Xiao, K., J. Wu, H. Li, Y. Hong, A. M. Wilson, J. J. Jiao, and M. Shanahan. 2018. Nitrogen fate in a subtropical mangrove swamp: Potential association with seawater-groundwater exchange. *Science of The Total Environment* **635**: 586–597. doi:[10.1016/j.scitotenv.2018.04.143](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.143)

Xiong, Y., B. Liao, and F. Wang. 2018. Mangrove vegetation enhances soil carbon storage primarily through in situ inputs rather than increasing allochthonous sediments. *Marine Pollution Bulletin* **131**: 378–385. doi:[10.1016/j.marpolbul.2018.04.043](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.04.043)

Xu, Y., and R. Jaffé. 2007. Lipid biomarkers in suspended particles from a subtropical estuary: Assessment of seasonal changes in sources and transport of organic matter. *Marine Environmental Research* **64**: 666–678. doi:[10.1016/j.marenvres.2007.07.004](https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2007.07.004)

Xu, Y., R. N. Mead, and R. Jaffé. 2006. A molecular marker-based assessment of sedimentary organic matter sources and distributions in Florida Bay. *Hydrobiologia* **569**: 179–192. doi:[10.1007/s10750-006-0131-2](https://doi.org/10.1007/s10750-006-0131-2)

Y

Yoro, K. O., and M. O. Daramola. 2020. Chapter 1 - CO2 emission sources, greenhouse gases, and the global warming effect, p. 3–28. *In* M.R. Rahimpour, M. Farsi, and M.A. Makarem [eds.], *Advances in Carbon Capture*. Woodhead Publishing.

Z

Zheng, H., X. Wang, X. Luo, Z. Wang, and B. Xing. 2018. Biochar-induced negative carbon mineralization priming effects in a coastal wetland soil: Roles of soil aggregation and microbial modulation. *Science of The Total Environment* **610–611**: 951–960. doi:[10.1016/j.scitotenv.2017.08.166](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.166)

Zhu, P., Y. Wang, T. Shi, G. Huang, and J. Gong. 2018. Genetic Diversity of Benthic Microbial Eukaryotes in Response to Spatial Heterogeneity of Sediment Geochemistry in a Mangrove Ecosystem. *Estuaries and Coasts* **41**: 751–764. doi:[10.1007/s12237-017-0317-z](https://doi.org/10.1007/s12237-017-0317-z)

Abstract

Mangroves are extremely productive ecosystems able to store large quantities of organic carbon in their biomass and sediments. This is due to the fact that only a small fraction of the carbon fixed by photosynthesis is remineralized by microorganisms or exported to the ocean, whereas long-term organic carbon accumulation rates of mangrove are among the strongest on Earth. However, this storage in mangrove sediments could be altered by increasing eutrophication of these ecosystems, induced by frequent inputs of labile organic matter. The main objective of this thesis is to determine the effects of eutrophication on the quantity, quality, remineralization and storage of organic matter in mangrove sediments. The results presented are obtained both from sampling in mangroves in Brazil and in Guadeloupe, and from a 60-day mesocosm experiment to investigate the effect of Sargassum beaching on the fate of carbon in litter and sediments in the presence or absence of fiddler crabs (*Minuca* spp.). Analysis of isotopic tracers ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and fatty acids has shown that eutrophication alters the quality of sedimentary organic matter by promoting the deposition of labile compounds. At the same time, CO_2 emissions to the atmosphere increase due to the proliferation of heterotrophic microorganisms such as bacteria and fungi. Interactions between benthic microorganisms that degrade labile organic matter and those that decompose less biodegradable compounds can either limit or promote carbon storage in mangroves. In mesocosms, Sargassum was preferentially consumed by bacteria specialized in the mineralization of sulfur-containing organic matter, at the expense of those decomposing litter coming from the mangrove. Thus, beaching of these macroalgae promotes the transfer of carbon from the mangrove leaves from the surface of the sediment to the subsurface. Fiddler crabs that fragment and ingest these litters promote even more the carbon transfer and organic matter stabilization in the presence of Sargassum. Finally, our study shows that geomorphological factors have structuring effects on the capacity of mangrove to store sedimentary carbon.

Résumé

Les mangroves sont des écosystèmes très productifs, capables de stocker de grandes quantités de carbone organique dans leurs biomasses et leurs sédiments. Ceci est dû au fait que seule une partie du carbone fixé par la photosynthèse est reminéralisée par les microorganismes ou exportée vers l'océan, tandis que les taux d'accumulation à long terme de carbone organique sont parmi les plus élevés sur Terre. Cependant, ce stockage dans les sédiments de mangroves pourrait être altéré par l'eutrophisation croissante de ces écosystèmes, induite par des apports de plus en plus fréquents de matière organique labile. Le principal objectif de cette thèse est de déterminer l'effet l'eutrophisation sur la quantité, la qualité, la reminéralisation et le stockage de la matière organique dans les sédiments de mangroves. Les résultats présentés sont issus à la fois d'un échantillonnage dans des mangroves au Brésil et en Guadeloupe, et d'une expérience en mésocosmes de 60 jours afin de quantifier l'effet d'un échouage de Sargasses sur le devenir du carbone de la litière et des sédiments en présence ou non de crabes violonistes (*Minuca spp.*). L'analyse de traceurs isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) et des acides gras a permis de montrer que l'eutrophisation, en favorisant le dépôt de composés labiles, altère la qualité de la matière organique sédimentaire. En parallèle, la prolifération de micro-organismes hétérotrophes tels que les bactéries et les champignons génère une augmentation des émissions de CO_2 des sédiments vers l'atmosphère. Les interactions entre les micro-organismes benthiques dégradant la matière organique labile et ceux qui décomposent les composés les moins biodégradables peuvent avoir des effets positifs ou négatifs sur le stockage de carbone dans les mangroves. Dans l'expérience en mésocosmes, les Sargasses ont été utilisées préférentiellement, par des bactéries spécialisées dans la consommation de la matière organique soufrée, au détriment de celles dégradant les litières issues de la mangrove. Ainsi, l'échouage de ces macroalgues favorise le transfert de carbone provenant des feuilles de palétuviers de la surface des sédiments vers la subsurface. Les crabes violonistes qui fragmentent et ingèrent la litière, favorisent encore davantage le transfert et la stabilisation du carbone provenant des mangroves, en présence de Sargasses. Enfin, cette étude montre que des facteurs géomorphologiques ont aussi des effets très structurants sur la capacité des mangroves de stocker du carbone sédimentaire.