

Dynamique des échanges de CO₂ atmosphérique à grande échelle en limite pré salé - vasière d'une baie intertidale tempérée

Camille PERY

M1 Science de l'eau

2022 – 2023

Université de Pau et des Pays de l'Adour

IFREMER, Laboratoire Environnement et Ressources des Pertuis Charentais

Encadré par Pierre POLSENAERE



Le présent rapport constitue un exercice pédagogique qui ne peut en aucun cas engager la responsabilité de l'Entreprise ou du Laboratoire d'accueil

RESUME

Les écosystèmes côtiers, en particulier les systèmestidaux tempérés, jouent un rôle fondamental dans le cycle du carbone en captant depuis l'atmosphère de grandes quantités de carbone et en le séquestrant sur des temps longs au sein des sédiments et sols associés. Les processus physico-chimiques et biologiques mis en jeu ainsi que les flux de carbone qui s'opèrent aux différentes interfaces d'échange terre-mer-atmosphère sont complexes, contrôlés par différents facteurs interagissant entre eux et ne peuvent donc être abordés que par des approches pluridisciplinaire et intégrative. Dans le cadre du projet La Rochelle Territoire Zéro Carbone, la dynamique des échanges de CO₂ atmosphérique à grande échelle a été étudiée au sein d'une lagune intertidale tempérée à la limite pré salé - vasière (Baie de l'Aiguillon, France) où l'on retrouve différents habitats caractéristiques de ces milieux comme les plantes halophiles des prés salés et les communautés microphytobenthiques associées aux vasières et susceptibles d'influencer ces échanges. Dans cet objectif, une station de mesure de flux de CO₂ atmosphérique à grande échelle a été déployée en continu depuis fin janvier 2023 et des mesures in situ complémentaires ont été réalisées ponctuellement en hiver et au printemps au sein des différents compartiments (sol, sédiment, eau) afin de caractériser temporellement et spatialement les échanges de CO₂ atmosphérique et les facteurs de contrôle impliqués. En moyenne, sur toute la période de mesure (janvier à mai 2023), les flux de CO₂ ont été de $-1,19 \pm 3,09 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ traduisant le comportement puits de CO₂ atmosphérique du site étudié. Ces flux ont montré des variations importantes aux différentes échelles temporelles (diurne, tidale, saisonnière) et spatiale suivant les habitats. En effet, le puits observé en hiver a été en moyenne plus faible sur la période d'étude, avec des variations ($-0,73$, min-max : $-9,70$ à $7,29 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) moins marquées que le puits mesuré au printemps ($-2,42$, min-max : $-27,60$ à $13,20 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$). A pleine mer les flux mesurés ont été de $-0,49 \pm 2,45$ quant à basse mer, une valeur moyenne et un puits plus important de $-1,26 \pm 3,14 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ a été mesuré. Les flux reflétant les habitats des prés salés ont été caractérisés en moyenne par un comportement puits moins important ($-0,98 \pm 3,56 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) que celui en provenance de la vasière ($-1,47 \pm 2,79 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$). Le rayonnement, la température de l'air ainsi que les directions de vent associés aux différentes masses d'air sont autant de facteurs qui ont joué significativement sur les principaux processus reflétant les échanges de CO₂ entre l'écosystème étudié et l'atmosphère comme la photosynthèse et la respiration des différentes communautés. L'influence de la marée clairement observée sur ce site, néanmoins à 90% du temps émergé, reste à qualifier et quantifier aux différentes échelles via l'acquisition de séries chronologiques plus longues et ce de façon d'autant plus importante dans le contexte du changement climatique et de la montée des eaux et de son impact potentiel sur la dynamique et les budgets de carbone au sein de ces systèmes anthropisés.

Mots-clés : Carbone, vasière, pré salé, Eddy Covariance atmosphérique, chambres benthiques, flux de CO₂, pCO₂ de l'eau, processus physico-chimique et biologique, habitat.

Remerciements

Je voudrais, dans un premier temps, remercier Pierre POLSENAERE de m'avoir permis de réaliser mon master en alternance à ses côtés pendant 2 ans. Je le remercie pour sa gentillesse et sa patience dans l'encadrement.

Deuxièmement, je remercie mes collègues de la Station de la Tremblade et plus précisément ceux du LERPC pour leur accueil et leurs sourires. Je remercie spécifiquement Audrey BRUNEAU pour son accueil et Louis COSTES avec qui j'ai découvert et pris part aux différents projets du laboratoire à bord de l'HASLEA.

Je remercie également les collègues du LIENSs pour leur agréable compagnie sur le terrain lors des campagnes et je remercie en particulier Maxime PASCHAL dont certains travaux ont été utilisés dans ce rapport.

Finalement, un grand merci à Maxime et Lucila, stagiaires qui m'ont accompagné, écouté et aidé le long de cette première année de Master.

Table des matières

INTRODUCTION.....	5
MATERIELS ET METHODES	8
1. La zone d'étude	8
2. Stratégie d'échantillonnage in situ et traitement de données associé.....	9
2.1. L'Eddy Covariance atmosphérique.....	9
2.2. Les chambres statiques pour la mesure des flux de CO ₂ atmosphérique	11
2.3. La sonde C-Sense pour la mesure des pCO ₂ de l'eau.....	12
2.4. Autres mesures in situ associées.....	13
3. Analyses statistiques de données.....	13
RESULTATS	14
1. Caractérisation du site d'étude et des paramètres environnementaux associés sur l'ensemble de la période d'étude (25/01 au 31/05/2023)	14
2. Dynamique saisonnière, diurne et tidale des échanges de CO ₂ atmosphérique et des paramètres environnementaux associés.....	17
3. Variations spatiales et dynamique associée des échanges de CO ₂ à l'émersion.	19
DISCUSSION	22
1. Dynamique globale des échanges de CO ₂ atmosphérique dans la Baie de l'Aiguillon et aspects méthodologiques associés	22
2. Processus métaboliques et facteurs de contrôle mis en jeu en zones de marais salé	22
3. Processus et flux mis en jeu aux échelles diurne et tidale : effet du compartiment aquatique sur les échanges de CO ₂ atmosphérique	24
CONCLUSION ET PERSPECTIVES	25
BIBLIOGRAPHIE	26

INTRODUCTION

Le dioxyde de carbone (CO_2) est une molécule produite lors de la combustion de carbone organique (ex : bois) ou de matière organique fossilisée (ex : charbon, pétrole ou gaz naturel). La révolution industrielle a entraîné une utilisation massive de combustibles libérant une quantité importante de CO_2 dans l'atmosphère. Ainsi, les concentrations atmosphériques de CO_2 sont passés de 260 – 270 ppm (parties par millions) durant l'ère préindustrielle (Wigley 1983) à 417 ppm en 2022 (Forster et al. 2023). De ce fait, aujourd'hui, le taux de croissance de la concentration atmosphérique de CO_2 (G_{ATM}) est de $2,5 \pm 0,1$ ppm/an (Friedlingstein et al. 2022). Cette considérable augmentation est à l'origine des changements climatiques mondiaux tels que des phénomènes climatiques extrêmes plus fréquents et plus intenses, en particulier des extrêmes de chaleur et des précipitations abondantes (IPCC 2023). C'est pour cela que le CO_2 atmosphérique provoque, actuellement, la plus grande crise environnementale jamais rencontrée par les êtres humains et pour la biodiversité. Le taux de variation de la concentration de CO_2 dans l'atmosphère, est contrôlé par les processus E_F , E_L , N_O et N_L . Où E_F et E_L (Figure 1) qui sont respectivement les émissions de carbone des combustibles fossiles dans l'atmosphère et les émissions de carbone provenant de l'utilisation des sols ; N_O et N_L sont respectivement l'échange net de CO_2 air-mer et l'échange net de CO_2 air-terre. Cette variation peut être décrite à l'aide de l'équation globale de budgétisation du carbone suivante (Ballantyne et al. 2015) :

$$\frac{dC}{dt} = E_F + E_L + N_O + N_L$$

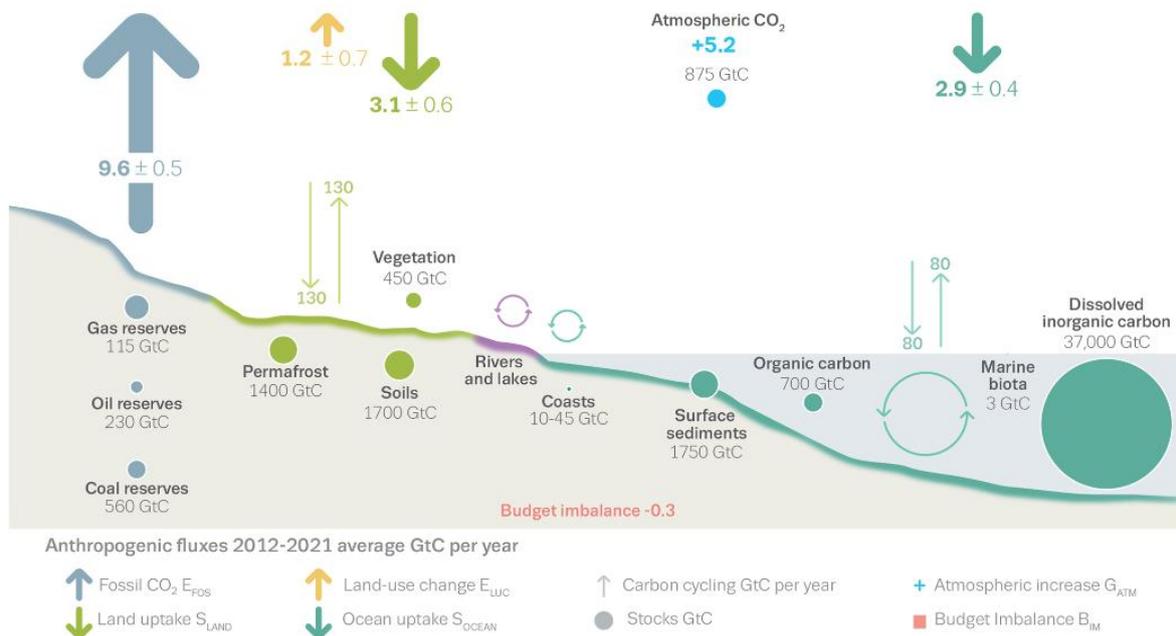


Figure 1 : Cycle mondial du carbone durant la décennie 2012-2022 (Friedlingstein et al. 2022) comprenant les flux moyens naturels et anthropiques en gigatonnes de carbone par an (GtC/an). E_{FOS} , E_{LUC} , S_{OCEAN} et S_{LAND} correspondent respectivement à E_F , E_L , N_O et N_L , décrits précédemment. Les flèches vers le haut correspondent à une source de CO_2 et les flèches vers le bas correspondent à un puits de CO_2 . Le B_{IM} est calculé comme suit : $B_{\text{IM}} = E_{\text{FOS}} + E_{\text{LUC}} - (G_{\text{ATM}} + S_{\text{OCEAN}} + S_{\text{LAND}})$. Un G_{ATM} de +5,2 GtC/an correspond à un G_{ATM} de 2,5 ppm/an, évoqué précédemment.

En moyenne, durant la dernière décennie (2012-2021), les émissions fossiles (E_F) s'établissaient à $9,6 \pm 0,5$ GtC/an. Quant aux émissions dues à l'utilisation des sols (E_L), elles s'établissaient à $1,2 \pm 0,7$ GtC/an. Néanmoins durant cette décennie les compartiments océanique (N_O) et terrestre (N_L) ont capté $2,9 \pm 0,4$ et $3,1 \pm 0,6$ GtC/an, respectivement (Figure 1).

A l'échelle globale, il existe des différences en termes d'échanges de CO_2 atmosphérique suivant la zone considérée. En effet, les écosystèmes côtiers situés aux latitudes tempérées, sont généralement considérés comme des puits de CO_2 , ils absorbent plus de CO_2 qu'ils n'en émettent vers l'atmosphère. En revanche, les écosystèmes côtiers situés aux latitudes tropicales ou subtropicales sont souvent considérés comme des sources de CO_2 , ils émettent plus de CO_2 vers l'atmosphère qu'ils n'en absorbent. Cependant, en prenant compte de la totalité des zones côtières à l'échelle mondiale, les systèmes situés aux latitudes tropicales et subtropicales ne représentent que 5,6% de la surface totale des zones côtières contre 55,7% pour celles situées en latitudes tempérées (Borges et al. 2005). Des différences importantes existent également suivant la typologie des systèmes côtiers. La zone côtière comprend trois écosystèmes principaux : les marais, les estuaires et les plateaux continentaux (Najjar et al. 2018). Les écosystèmes côtiers végétalisés tel que les marais littoraux, les herbiers marins et les mangroves sont désignés sous le nom d'écosystèmes de « Blue Carbon » en raison de leur capacité exceptionnelle à absorber le carbone. Le terme « Blue Carbon » est utilisé pour décrire le carbone séquestré dans ces écosystèmes (McLeod et al., 2011). Les marais littoraux, que l'on retrouve en majorité en Europe, sont particulièrement reconnus pour être parmi les réservoirs de carbone les plus efficaces de la planète, stockant du carbone organique dans leurs sols 27 à 56 fois plus que les forêts terrestres (Macreadie et al., 2012).

A l'échelle régionale, le bilan carbone décrit les entrées et les sorties (flux) de carbone pour un site ou une région donnée ainsi que les processus qui transforment le carbone d'une forme à l'autre et dont découlent ces flux (Najjar et al. 2018). Dans la zone côtière, ces bilans régionaux sont d'autant plus importants car ces sous-systèmes côtiers constituent la surface de transition entre le continent et l'océan ouvert (Polsenaere 2011), où les compartiments aquatique, terrestre et atmosphérique se rencontrent. Les écosystèmes côtiers végétalisés abritent d'importantes activités biologiques telles que la photosynthèse de l'ensemble des producteurs primaires (phytoplancton, phanérogames etc.) et la respiration de l'ensemble des organismes qui absorbent et stockent d'importantes quantités de carbone organique. Malgré la taille relativement faible occupée par la zone côtière, ne représentant que 7,6% de la surface de l'océan globale, son rôle dans les budgets régionaux et globaux du carbone est crucial. Cependant, les flux de CO_2 au sein des différents systèmes côtiers ont souvent été négligés dans les bilans de carbone globaux ; pourtant les intrants, la production, la dégradation et l'exportation de matière organique dans l'océan côtier sont plusieurs fois plus élevés que dans l'océan ouvert. Ainsi, il est essentiel de comprendre les bilans de carbone dans les différents systèmes côtiers pour mieux comprendre leur contribution au cycle global du carbone (Gattuso et al. 1998).

La dynamique du carbone dans les systèmes côtiers comme les marais salés est influencée par divers processus physico-chimiques et biologiques qui varient en fonction des échelles tidales, diurnes, saisonnières ou annuelles. La pompe physico-chimique contrôle les échanges de CO_2 entre les marais et l'atmosphère en fonction de la température de l'eau, permettant ainsi l'absorption ou le dégazage du CO_2 atmosphérique. La pompe biologique, où la photosynthèse des végétaux terrestres et des microorganismes autotrophes de la colonne d'eau, ainsi que la respiration des différentes communautés jouent un rôle clé sur la dynamique du carbone et les échanges horizontaux et verticaux associés. La pompe des carbonates, autre processus biologique, régulent aussi la formation et la libération de CO_2 lors de la précipitation

des carbonates de calcium (CaCO_3) et la consommation du CO_2 lors de la dissolution de CaCO_3 . Enfin, les échanges horizontaux, tels que les apports d'eau douce provenant des cours d'eau et les échanges avec l'océan, peuvent influencer considérablement les processus et flux de carbone au sein de ces zones d'interface terre-mer-atmosphère que sont les marais salés. Différents facteurs complexes et en interaction, interviennent sur la dynamique du carbone dans ces systèmes (Mcleod et al. 2011). En effet, l'hydrologie, comprenant les fluctuations du niveau de l'eau et les régimes de marées, influence la disponibilité en oxygène et les processus biogéochimiques dans les marais (Kirwan et al. 2016). La salinité, les nutriments et l'activité anthropique peuvent influencer la dynamique du carbone via la productivité végétale et les processus de décomposition (Kirwan et Megonigal 2013). La salinité peut jouer sur l'activité photosynthétique des macrophytes dans les marais salés (Więski et Pennings 2014). Enfin, les activités humaines viennent influencer le fonctionnement naturel de ces écosystèmes pouvant compromettre leur capacité à stocker efficacement le carbone organique dans les sols. Il est donc essentiel de protéger ces écosystèmes côtiers végétalisés afin de garantir leur rôle crucial dans la captation et la réduction du CO_2 atmosphérique et ainsi participer au maintien de la température mondiale sous les 2°C des niveaux préindustriels, conformément aux objectifs de lutte contre le réchauffement climatique adopté en 2015 suite à l'Accord de Paris.

Différentes méthodes sont utilisées pour étudier ces processus et flux de carbone aux différentes interfaces d'échange ainsi que les facteurs de contrôle associés. L'échantillonnage des sols permet par exemple d'évaluer la quantité de carbone organique stockée et les processus de décomposition (Macreadie et al. 2013), tandis que les mesures de concentration de gaz dans l'eau des marais et les mesures de flux aux différentes interfaces avec l'atmosphère permettent de caractériser la dynamique du carbone dans les différents compartiments (eau, sol, sédiment, air) et d'en évaluer les échanges avec l'atmosphère (Dai et al. 2009). La modélisation numérique est également utilisée pour simuler et prédire les flux de carbone dans les marais en intégrant les données de terrain et les facteurs de contrôle (Kirwan et al. 2016).

Le projet LRTZC « La Rochelle Territoire Zéro Carbone » est porté par la Communauté d'Agglomération, la ville et l'Université de La Rochelle, et l'Ifremer y figure parmi les nombreux partenaires. Ce dernier vise la neutralité carbone sur le territoire de La Rochelle d'ici 2040. En effet, l'objectif principal est de compenser intégralement les émissions de CO_2 par des actions de réductions des émissions, d'adaptation aux impacts du réchauffement climatique et de séquestration du carbone. L'Ifremer réalise, dans ce cadre, des mesures et des bilans carbonés au sein d'écosystèmes côtiers compris dans l'agglomération de La Rochelle en qualifiant et quantifiant les processus et les flux qui interviennent au sein des différents compartiments et aux différentes interfaces d'échange terrestre-aquatique-atmosphérique. Pour cela courant janvier 2023, une station d'Eddy Covariance atmosphérique (EC) permettant la mesure en continu des échanges de CO_2 avec l'atmosphère à l'échelle de l'écosystème a été déployée à la limite vasière / pré-salé au Sud de la Baie de l'Aiguillon. Afin de mettre en évidence et prendre en compte l'ensemble du continuum terre-mer une seconde station a été déployée en simultanée en amont de la Baie de l'Aiguillon au niveau d'un sous bassin versant associé, à Marans (marais doux). Ce continuum a été choisi à la suite de différents projets qui s'y sont intéressés, notamment le Life Aiguillon (2016-2021) dont les objectifs principaux étaient de mieux comprendre la dynamique du carbone et de nutriments (N, P, Si) dans les différentes masses d'eau contrastées du continuum terrestre-aquatique Marais poitevin-Baie de l'Aiguillon-Pertuis Breton, en termes de variations spatio-temporelles, de facteurs de contrôle associés et de flux terrestres alimentant la Baie (Coignot et al. 2020). Dans ce contexte-là, l'objectif de ce stage est d'étudier la dynamique des échanges de CO_2 atmosphérique et autres mesures associées sur le site de la baie de l'Aiguillon uniquement, baie abritant deux écosystèmes principaux, un pré-salé et une vasière.

MATERIELS ET METHODES

1. La zone d'étude

La baie de L'Aiguillon se situe au nord de la ville de La Rochelle à la limite entre les départements de la Vendée et de la Charente Maritime. Cette dernière est une réserve naturelle nationale (RNN) d'une surface totale de 4 900 ha, avec 3 800 ha de vasière et 1 100 ha de pré salé dans lequel se trouve une dense population de végétaux terrestres halophiles caractéristiques de ces milieux (Obiones, Asters, Soudes, Spartines, Salicornes, Puccinelli, etc.). La vasière, elle, est dépourvue de macrophytes, mais présente tout de même une forte productivité primaire grâce à la présence de microphytobenthos principalement composé de diatomées (Herlory et al. 2004). Cette réserve est gérée par la Ligue pour la Protection des Oiseaux (LPO) pour le département de la Charente-Maritime et par l'Office Français pour la Biodiversité (OFB) pour le département de la Vendée. La baie de l'Aiguillon constitue une réelle interface entre les domaines continental et océanique en tant qu'exutoire du bassin versant du Marais poitevin. En effet, cette baie tempérée est alimentée par les eaux douces terrestres provenant de différents bassins versants, notamment celui du Lay et celui de la Sèvre Niortaise (Coignot et al. 2020). La Baie est dite intertidale, suivant les coefficients de marées cette dernière est couverte ou découverte par les masses d'eau. La baie est soumise à un régime de marées semi-diurnes qui se caractérise par deux marées hautes et deux marées basses chaque jour lunaire, soit toutes les 24 heures et 50 minutes.

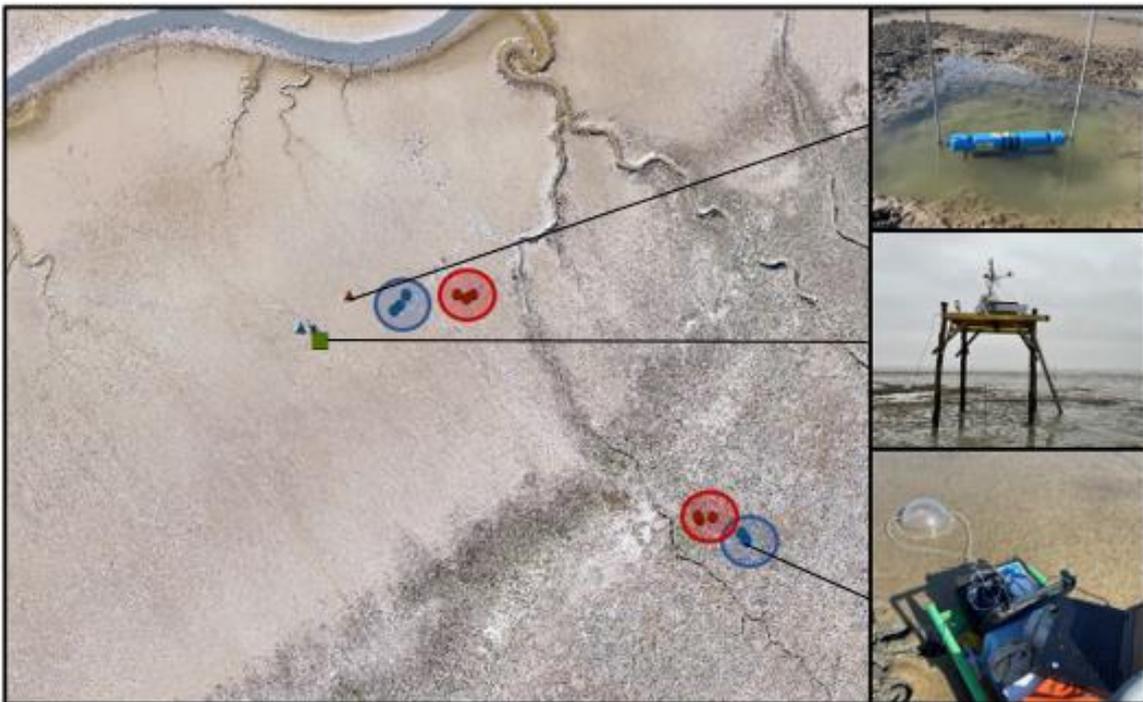


Figure 2: Site d'étude (Esnandes, Baie de l'Aiguillon) avec les mesures en continu (depuis le 25/01/2023) de flux de CO₂ atmosphérique via la station d'Eddy Covariance (EC) et les mesures in situ associées aux différentes saisons. Ronds : chambres statiques. Triangles : Sondes C-Sense pCO₂ de l'eau et sondes multiparamètres associées. Carré (vert): Station d'Eddy Covariance (EC). Sondes et chambres déployées en Hiver (en rouge) et au Printemps (en bleu). La vasière se situe en haut à gauche et le pré-salé en bas à droite de l'image principale.

2. Stratégie d'échantillonnage in situ et traitement de données associé

2.1. L'Eddy Covariance atmosphérique

Le CO₂ est un gaz qui, lorsqu'il se trouve dans l'atmosphère, est transporté par de nombreux tourbillons (« Eddies ») homogènes, de taille et de fréquence différentes se trouvant au niveau de la couche limite de surface (CLS). Cette dernière est la couche la plus basse de l'atmosphère à la l'interface entre la surface du sol et l'atmosphère. Les tourbillons se trouvant dans cette couche sont issus de la combinaison entre la friction du vent sur le sol et la flottabilité de l'air, c'est à dire, la montée d'air chaud et la descente d'air froid. Chaque tourbillon transporte des parcelles d'air avec des caractéristiques différentes tels que la concentration en gaz d'intérêt, la température, l'humidité, etc. La technique d'Eddy Covariance atmosphérique (EC) permet de mesurer ces différents paramètres à très haute fréquence (20 Hz) qui, in fine, permettent le calcul des flux turbulents verticaux entre un écosystème et l'atmosphère. Les flux de CO₂ s'expriment comme la covariance entre la vitesse verticale (w , m.s⁻¹) de l'air, sa densité (ρ , Kg.m⁻³), et le rapport de mélange du gaz d'intérêt (s) (Burba 2013).

$$F = \overline{\rho w s} \approx \overline{\rho w' s'}$$

La barre indique qu'il s'agit de la moyenne temporelle du paramètre et l'apostrophe indique les fluctuations de ces paramètres (Reynolds 1886). Un flux négatif est dirigé vers l'écosystème, ce qui caractérise ce dernier comme un puits de CO₂. Inversement, un flux positif est dirigé vers l'atmosphère, le caractérisant comme une source de CO₂. Ainsi, le flux de CO₂, exprimé en $\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2/\text{s}^1$, mesuré par les capteurs EC, représente l'échange net de CO₂ de l'écosystème (NEE, « Net Ecosystem Exchange »). Cet échange représente la production nette de l'écosystème (NEP) des communautés benthiques ou terrestres en absence d'eau (marée basse). En présence d'eau, lors de la marée par exemple, le NEE représente la NEP de l'ensemble des organismes de la colonne d'eau et de l'interface benthique, le couplage benthos-pelagos associé, ainsi que les échanges horizontaux avec l'océan et les apports terrestres (Polsenaere et al. 2012).



Figure 3 : A gauche : la station EC et ses différents capteurs. Au centre : structure du bati flottant équipé des sondes multi paramètres (EXO) et pCO₂ (C-SENSE). A droite : chambre statique avec le dôme clair relié au système IRGA (valise) déployé in situ sur la vasière aux deux saisons étudiées.

La station EC a été installée au Sud-Ouest de la Baie fin janvier 2023 au plus proche de la limite pré salé - vasière (à 100m du pré salé, Figure 2). Sur le système EC se trouve de nombreux capteurs, notamment : un anémomètre ultrasonique (CSAT3A), un analyseur de gaz (CO₂ et H₂O, EC150), un capteur de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR, SKP215), un capteur de température et d'humidité relative de l'air (HMP155A) et un pluviomètre (TE525MM, Rainauge Texas). S'ajoute à cela un capteur de teneur en eau et température du sol

en deux exemplaires, un se trouvant sur la vasière et l'autre se trouvant sur un patch de Spartines. Ces capteurs sont reliés à des batteries alimentées par panneaux solaires (Figure 3). Les différents capteurs ont été installés à 5m de hauteur au-dessus du sédiment. La station mesure les vitesses/directions du vent et les concentrations de CO₂/H₂O dans l'air toutes les 20Hz, les autres paramètres météo sont quant à eux enregistrés toutes les 10 minutes. Les données sont acquises en continu depuis fin janvier 2023 ; dans ce rapport les données récoltées entre le 25/01 et le 31/05 ont été utilisées permettant d'étudier les saisons hivernale et printanière.

Les données brutes acquises via l'EC ont été traitées avec le logiciel EddyPro (EddyPro® v7.0.8, LI-COR Inc.) permettant d'effectuer les différentes étapes nécessaires, dont celles proposées par Vickers et Mahrt (1997) adaptées aux systèmes côtiers, afin d'obtenir des données quantitatives et qualitatives (Polsenaere et al. 2012, Van Dam et al. 2021) ; en effet nous retrouvons un bon nombre de valeurs de flux extrêmes (bruit électronique, force du signal trop faible, périodes météo perturbées, etc.): (1) Un premier retrait des données aberrantes basé sur une différence d'écart-type entre les points consécutifs dépassant 3,5 (2) L'identification des baisses de résolutions et de calibrage des capteurs (3) La détection des discontinuités et des décalages temporels par corrélations croisées (4) La rotation des coordonnées selon l'angle d'arrivée du vent (5) Le retrait des tendances linéaires à court terme afin de supprimer l'impact des mouvements d'air de basse fréquence (6) La prise en compte des pertes de mesures à hautes fréquences dues à la sensibilité des capteurs (Polsenaere et al. 2012). Par la suite, les flux sont calculés et moyennés sur 10 minutes. Les données en sortie d'Eddy Pro sont à nouveau filtrées afin d'enlever d'éventuels « outliers » restants. Ces derniers sont identifiés avec la méthode de l'écart absolu médian (MAD), lorsqu'une valeur extrême est identifiée elle est remplacée par NA et donc considérée comme une donnée manquante (Papale et al. 2006, Kostyrka 2021). En sortie d'EddyPro, le jeu de données contenait 1,68% de données manquantes et après l'identification et la suppression des valeurs extrêmes ce dernier en contenait 5,42%.

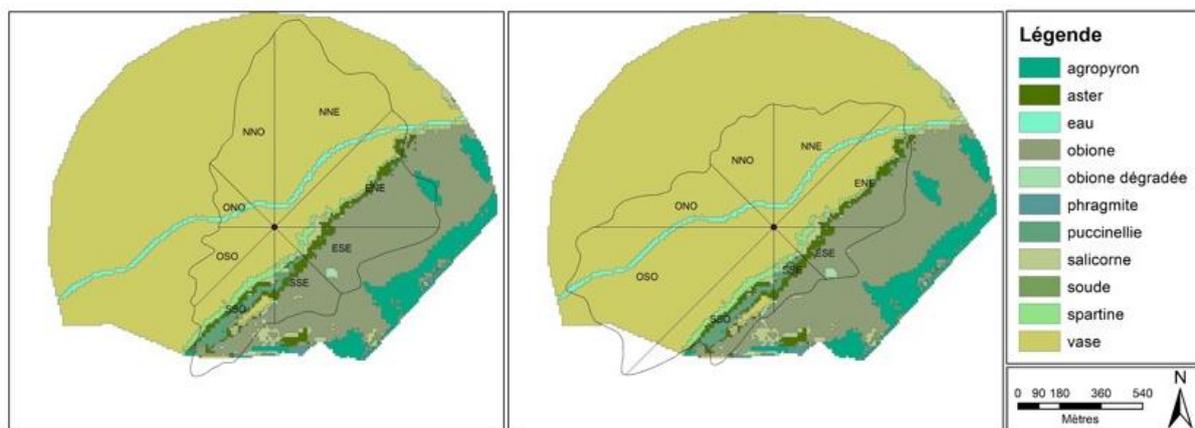


Figure 3 : Cartographies des habitats modélisés par Maxime Paschal (stagiaire Master 2 au LIENSs) dans le footprint EC, avec à gauche l'empreinte de l'EC en Hiver (mois de Février) et à droite l'empreinte au Printemps (mois d'Avril). L'empreinte a été découpée en 8 secteurs de vent : Nord Nord-Est (NNE), Est Nord-Est (ENE), Est Sud-Est (ESE), Sud Sud-Est (SSE), Sud Sud-Ouest (SSO), Ouest Sud-Ouest (OSO), Ouest Nord-Ouest (ONO), Nord Nord-Ouest (NNO).

Via les sorties d'EddyPro et du site internet FFPonline, des footprints EC ont été estimés. Les footprints correspondent à la surface autour de la station de mesure qui contribue aux flux mesurés. Ils sont calculés pour toutes les directions de vent enregistrées par l'EC. La taille et la forme des footprints dépendent de la stabilité de la CLS, de la hauteur de la tour d'EC et de la rugosité du sol (Kljun et al. 2015; Burba 2013). Deux footprints ont été générés ; un

couvrant les mesures du mois de Février qui correspond à l'Hiver, l'autre couvrant les mesures du mois d'Avril correspondant au Printemps (Figure 3).

Le logiciel ArcGis a également été utilisé pour réaliser une classification d'habitat à l'aide d'un outil d'analyse d'image. Le couplage des cartographies d'habitats avec les estimations de footprints a permis de caractériser les compositions en habitats des différents secteurs et de voir l'influence possible de ces habitats sur les flux de CO₂ atmosphérique (Figure 3). Les pourcentages de vasière, de pré salé et de chenal ont donc été calculés pour chacun des secteurs durant l'Hiver et durant le Printemps. Le système d'EC a permis de mesurer les échanges de CO₂ couvrant au total une superficie de 106 hectares (Tableau 1).

Tableau 1 : Pourcentage (en gras) et surface (en ha) de vasière, de pré salé et de chenal au sein de chacun des secteurs de vent dans le footprint de l'EC d'Hiver et de Printemps (stage M2 de Maxime Paschal). Surfaces totales de chaque secteur et chaque habitat pour les deux saisons. Surface totale du footprint pour chacune des saisons soulignées.

	Hiver								
	ENE	ESE	SSE	SSO	OSO	ONO	NNO	NNE	TOTAL
Vasière	41,60 8,64	5,92 0,58	7,79 0,47	25,09 2,74	100 7	98,68 3,41	97,51 12,14	96,43 28,4	63,38
Pré salé	56,43 11,72	94,08 9,23	92,21 5,56	72,72 7,94					34,45
Chenal	1,97 0,41					6,32 0,23	2,49 0,31	3,57 1,05	2
TOTAL	20,77	9,81	6,03	10,68	7	3,64	12,45	29,45	<u>99,83</u>

	Printemps								
	ENE	ESE	SSE	SSO	OSO	ONO	NNO	NNE	TOTAL
Vasière	48,66 8,9	10,41 0,58	14,06 0,47	29,42 2,96	89,01 25,11	94,75 15,88	97 10,03	93,62 15,4	79,33
Pré salé	49,16 8,99	89,59 4,99	85,94 2,87	68,48 6,89					23,74
Chenal	2,19 0,4				2,98 0,84	2,25 0,88	3 0,31	6,38 1,05	3,48
TOTAL	18,29	5,57	3,34	9,85	25,95	16,76	10,34	16,45	<u>106,55</u>

2.2. Les chambres statiques pour la mesure des flux de CO₂ atmosphérique

La mesure des flux de CO₂ atmosphérique via la méthode des chambres statiques (BC) permet d'estimer la respiration et la production primaire des communautés à l'émersion. Cette méthode a été utilisée en parallèle des mesures de flux par EC, à l'interface pré salé/atmosphère et à l'interface vasière/atmosphère lors des deux campagnes : hivernale (20/02 et 21/02) et printanière (19/04 et 20/04) (Figure 2). A chaque fois, les chambres statiques ont été déployées à trois endroits différents de la vasière et du pré salé (distance entre les chambres d'environ 2m) permettant d'avoir trois répliques et caractériser la variabilité spatiale du site. Des chambres statiques claire et obscure ont été déployées successivement pour mesurer, respectivement, la production nette de la communauté (NCP) et la respiration de la communauté (CR). Par la suite

la production primaire brute (GCP) a été calculée comme suit : $GCP = NCP - CR$ (Migné et al. 2001). Chaque incubation a duré 30 minutes afin de suivre l'évolution des concentrations de CO_2 à l'intérieur de chaque chambre. Une chambre statique est constituée d'un dôme et d'une embase insérée dans le sédiment/sol reliés par un joint afin d'assurer l'étanchéité de la chambre (Figure 3). La chambre mesure 40 cm de diamètre à la base recouvrant ainsi une surface de $0,125 \text{ m}^2$ et son volume est de 25 L (32 L avec l'embase). Sur le pré salé, les chambres ont été déployées sans embase lors de la première campagne et avec embase lors de la seconde. Sur la vasière lors des deux campagnes les chambres ont été déployées sans embases, la vasière assurant l'étanchéité de la chambre à elle seule. Cette méthode repose sur des incubations en circuit fermé de sédiments non perturbés et sur la mesure des variations de CO_2 à l'intérieur de la chambre à l'aide d'un analyseur de gaz infrarouge (Figure 3). Les flux de CO_2 , exprimés en $\text{mmolC/m}^2/\text{h}$, sont ensuite calculés en utilisant la pente de concentration de CO_2 (ppm) par rapport au temps d'incubation (s) obtenue par régression linéaire en tenant compte du volume de l'enceinte et de la surface du sédiment (Migné et al. 2001).

2.3. La sonde C-Sense pour la mesure des pCO_2 de l'eau

La sonde C-Sense permet de mesurer les pressions partielles de CO_2 (pCO_2) de l'eau. Elle fonctionne par diffusion des gaz au travers d'une membrane hydrophobe dans un espace de tête isolé. Lors des deux campagnes de mesures, une sonde C-Sense a été installée du 15/02 au 28/02 pour la période hivernale et du 09/04 au 26/04 pour la période printanière (Figure 2). A noter que pour la période Printemps la sonde, a été mise en route que le 11/04. Les deux campagnes de déploiement de ces sondes correspondent à deux périodes d'observation d'intérêt (POI), la première correspondant à l'Hiver (du 15/02 au 01/03) et la seconde correspondant au Printemps (du 07/04 au 26/04).

Après téléchargement des données de pCO_2 , ces dernières ont été corrigées. En effet, les pCO_2 mesurées par la sonde peuvent être influencées par la pression totale des gaz dissous dans l'eau (TDGP). Les pCO_2 sont alors corrigées suivant la formule suivante :

$$\begin{aligned} (1) \quad pCO_2(\text{cor.}) &= pCO_2(\text{mes.}) \times 1009 \text{ TDGP} \\ (2) \quad \text{TDGP} &= P(\text{atm.}) + P(\text{sat.}) \\ (3) \quad P(\text{sat.}) &= \exp(13,7 - 5120/T) \times 1013,2 \end{aligned}$$

Avec $pCO_2(\text{cor.})$ la pression partielle de CO_2 corrigée (en ppmv); $pCO_2(\text{mes.})$ la pression partielle de CO_2 mesurée (en ppmv) avec la sonde C-Sense; 1009 hPa la pression atmosphérique le jour de la calibration de la sonde C-Sense; TDGP la pression totale des gaz dissous dans l'eau (en hPa); $P(\text{atm.})$ la pression atmosphérique (en hPa); $P(\text{sat.})$ la pression vapeur saturante théorique (en hPa ; d'après la formule de Dupré-Rankine); T la température de l'eau (en K).

De plus, afin de mettre en évidence les variations de pCO_2 dues aux effets température et non température, les $TpCO_2$ et $NpCO_2$ respectivement ont été calculées selon les formules (4) et (5) de Takahashi et al. (2002). La $NpCO_2$ correspond aux variations de pCO_2 liées aux processus biologiques mais aussi à l'advection tidale et au couplage benthos-pélagos qui peuvent être importants en zone côtière peu profonde (Cotovicz Jr. et al. 2015). Ainsi, la $TpCO_2$ correspond aux variations de pCO_2 liées uniquement à la température.

$$\begin{aligned} (4) \quad TpCO_2 &= pCO_2\text{cor.}(\text{moy.}) \times \exp[0,0423 \times (T(\text{mes.}) - T(\text{moy.}))] \\ (5) \quad NpCO_2 &= pCO_2\text{cor.} \times \exp[0,0423 \times (T(\text{moy.}) - T(\text{mes.}))] \end{aligned}$$

Avec $T(mes.)$ la température mesurée (en °C) ; $T(moy.)$ la température moyenne (en °C). $pCO_2cor. (moy.)$ et $T(moy.)$ sont calculés sur chacune des POI.

2.4. Autres mesures in situ associées

Afin de déterminer, entre autres, les hauteurs d'eau sur le site, une sonde STPS a été déployée aux pieds de la station, et en continu. Cette dernière mesure les hauteurs d'eau, la température et la salinité de l'eau toutes les 10 minutes. Suite à l'acquisition des données, les hauteurs d'eau ont d'abord été corrigées suivant la pression atmosphérique. En effet, la pression atmosphérique joue un rôle non négligeable sur les hauteurs d'eau, plus la pression atmosphérique est importante plus elle appuie sur l'eau et ainsi plus la hauteur d'eau est basse. La sonde STPS a été calibrée en usine à une pression atmosphérique de 1013 hPa. Aux hauteurs d'eau mesurées a été retirée la différence entre la pression atmosphérique mesurée au même moment par l'EC et la pression atmosphérique de référence. De plus, les hauteurs d'eau ont été considérées comme nulles si la salinité mesurée par la sonde était inférieure à 2. Pour les valeurs de pCO_2 , $NpCO_2$ et $TpCO_2$ seules les valeurs obtenues lorsque que le site était en eau ont été gardées. Ceci permet d'être sûr que les valeurs mesurées correspondent à la colonne d'eau. Cependant la zone étant intertidale, l'eau n'arrive sur le site seulement aux grands coefficients de marée soit pour des coefficients supérieurs à 70 et ne reste sur site qu'environ 3h par marées soit environ 6h par jours de grands coefficients. A noter également que même si la sonde STPS indique une hauteur d'eau différente de 0, cela ne signifie pas forcément que de l'eau recouvre l'ensemble du footprint de l'EC suivant les périodes de marées et inversement.

Enfin une sonde multi paramètre a été déployée en même temps que les sonde C-Sence et sur le même bâti. Cette dernière a permis de mesurer différents paramètres dans la colonne d'eau tel que la salinité, la température, le pH, la turbidité et la concentration d' O_2 .

3. Analyses statistiques de données

Toutes les données mesurées ont été analysées avec le logiciel R Studio. Dans un premier temps, le test de Shapiro-Wilk a été utilisé afin de comparer la normalité des données étudiées à une distribution normale. Les résultats des tests de normalité ont indiqué que l'ensemble des variables mesurées ne suivent pas une distribution normale, ainsi les conditions d'applications des tests paramétriques n'ont pas été respectées. Le test non-paramétrique de Wilcoxon-Mann-Whitney a été utilisé afin de mettre en évidence des différences significatives entre les moyennes des groupes Printemps et Hiver et entre les conditions de jour et de nuit et de pleine mer et basse mer. De plus le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis a été utilisé afin de mettre en évidence des différences significatives de médianes entre les différents secteurs de vents dans des conditions de jour et de nuit et de Printemps et d'Hiver. Le test post hoc de Dunn a ensuite été utilisé pour mettre en évidence des différences significatives entre les secteurs de vent un à un. Des analyses en composantes principales (ACP) ont aussi été réalisées pour mettre en évidence les tendances et les relations entre les différentes variables. En complément de ces ACP, une matrice de corrélation de Pearson a été construite.

RESULTATS

1. Caractérisation du site d'étude et des paramètres environnementaux associés sur l'ensemble de la période d'étude (25/01 au 31/05/2023)

Le site d'étude, en tant que zone intertidale, est sous l'influence des marées. En effet, il s'agit d'une zone géographique à la limite vasière – pré salé soumise à des variations régulières des hauteurs d'eau de façon différente dans le temps et l'espace. Sur la période de mesure de l'EC, du 25/01 au 31/05/2023, 88% du temps, la marée n'a pas atteint le pied de la station (Tableau2). L'eau n'a atteint la station que les jours de grands coefficients de marée (> 70). La hauteur d'eau maximale mesurée par la sonde STPS au niveau du sédiment a été de 1,54m en Hiver. Au Printemps, par rapport à l'Hiver, il n'y a eu que très peu de hauteurs d'eau supérieures à 1,50m. Au Printemps 8% des hauteurs d'eau étaient comprises entre 0 et 0,5m contre 3% en Hiver (Tableau 2).

Tableau 2 : Pourcentages d'émersion et d'immersion durant les POI d'Hiver et de Printemps et durant toute la période de mesure de l'EC (du 25/01 au 31/05).

	Emersion		Immersion	
	Hw = 0	0 < Hw < 0.5	0.5 < Hw < 1	1.5 < Hw < 2
POI Hiver	86,3	3	6,9	3,8
POI Printemps	86	7,9	5,6	0,5
25/02 au 31/05	88,1	5,4	3,7	1

Sur l'ensemble de la période de mesure, en moyenne, les flux de CO₂ ont été de $-1,19 \pm 3,09 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Les températures de l'air et de l'eau ont varié de $-3,53$ à $27,56^\circ\text{C}$ et de $-1,02$ à $25,74^\circ\text{C}$, respectivement. Les températures les plus froides ont été observées au mois de Février (Hiver) et les plus chaudes au mois de Mai (Printemps). L'humidité relative de l'air a varié de 32,3 à 99,6% (Figure 5). Les vents les plus forts ont été mesurés en provenance du Sud-Ouest, cependant la vitesse de vent la plus faible ($0,03\text{m}/\text{s}$) a été mesurée lorsque le vent provenait également du Sud-Ouest (Figure 6). Les vents prédominants ont été de direction Nord-Est, où la proportion de vasière est plus importante que celle du pré salé (Figure 6).

En ce qui concerne les flux, une limite début Mars a été remarquée, à partir de laquelle les variations de flux ont été plus importantes ; les flux moyennés sur 24h sont passés de -1 à -3 micromoles/m²/s avant et après cette limite (Figure 5). Également, au début du mois de Mars la température de l'air est passée de 0°C le 06/03 à 15°C le 09/03. Cette limite correspond à l'arrivée d'une dépression suite à une période anticyclonique, caractérisée par des pressions atmosphériques passant de 1030hPa le 05/03 à 1005hPa le 08/03. De plus, les vitesses de vent ont été plus importantes et ont atteint leurs valeurs maximales sur la période étudiée (i.e. $17,45\text{m}/\text{s}$ le 10/03 à 01h00) (Figure 5). De plus, les directions de vent ont changé brusquement en passant de vents du Nord le 06/03 à des vents du Sud le 09/03. Pour finir, un épisode de pluie a été observée avec au total 3,5mm de précipitations sur la journée du 08/03.

A partir du 25 Mai et jusqu'à la fin des mesures les flux de CO₂ moyennés par jour ont été exclusivement positifs, contrairement aux mesures précédentes et cela malgré une forte variabilité des flux mesurés à 10min. A partir de cette date, durant chaque journée, l'humidité relative est descendue en dessous des 40%, avec des températures dépassant les 25°C et atteignant le maximum des températures mesurés (i.e. $27,56^\circ\text{C}$ le 28/05 à 16h). La dernière journée de pluie a été observée le 15/05 et, à partir du 22/05, l'eau n'est plus arrivée au pied de la station (sonde STPS) par la suite (Figure 5).

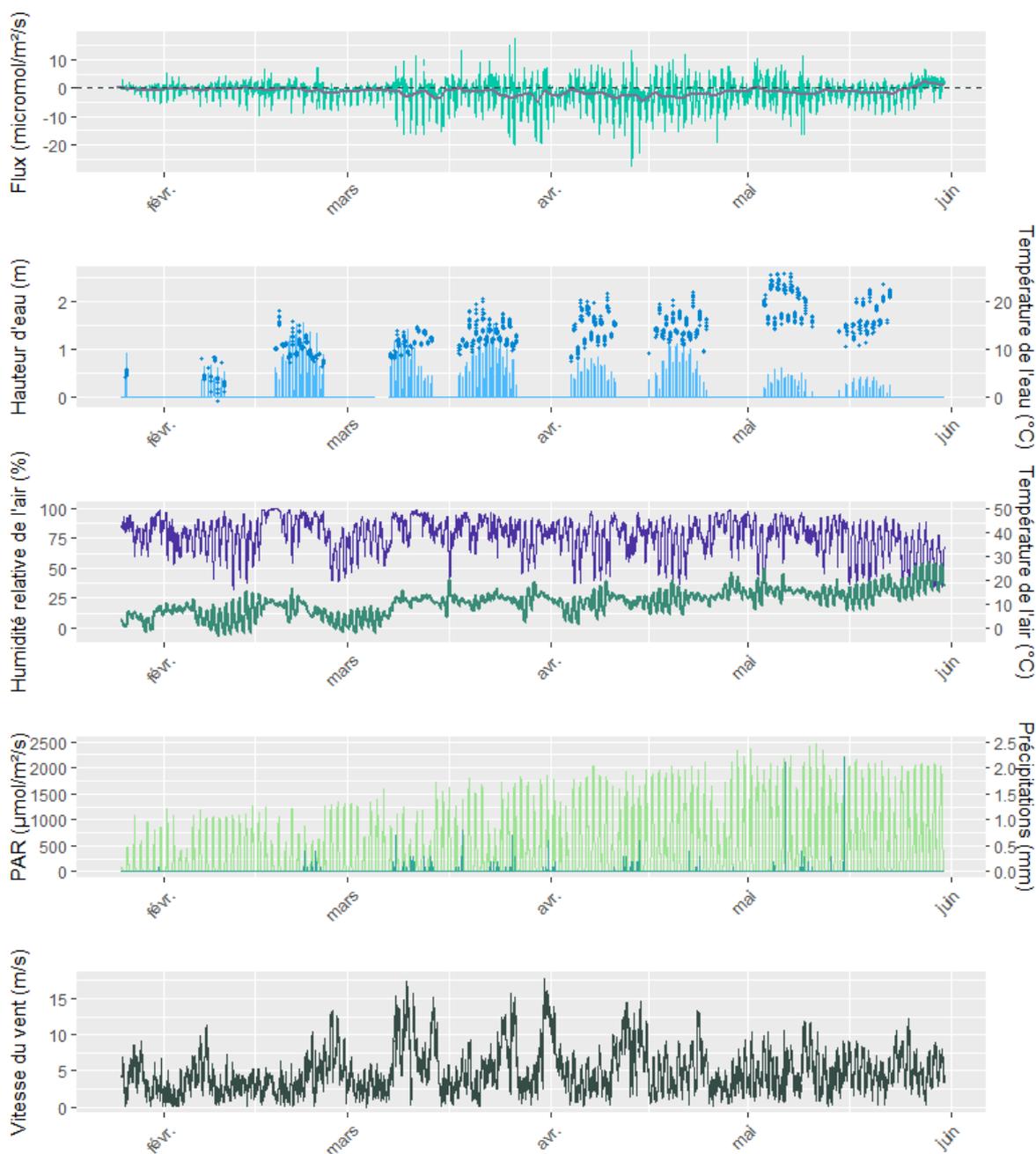


Figure 5 : Séries temporelles (du 25/01 au 31/05/2023) des échanges de CO₂ atmosphérique et des paramètres environnementaux associés (données toutes les 10 minutes) mesurés par la station EC à Esnandes: hauteur d'eau (bleu clair), température de l'eau (bleu foncé) et de l'air (vert foncé), humidité relative de l'air (violet), PAR (vert clair) et vitesse du vent (noir). Sur le premier graphique la ligne violette présente la moyenne mobile des flux sur 24h.

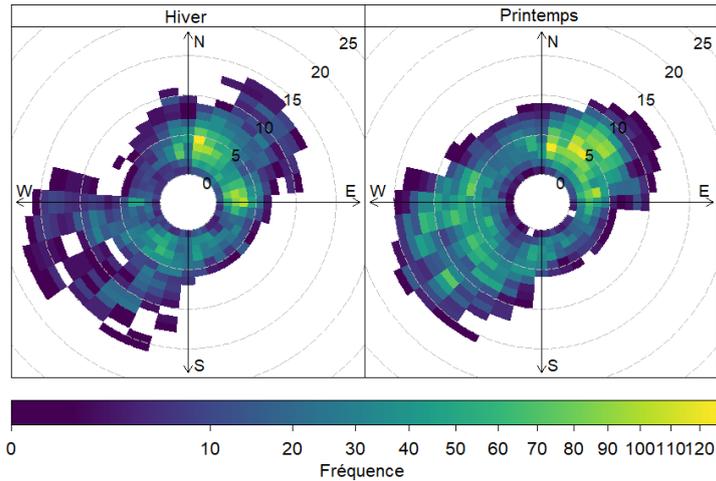


Figure 6 : Directions (en °) et vitesses de vents (m/s) sur les POI d'Hiver et de Printemps à Esnandes. En jaune les directions où les vents sont les plus fréquents, en Hiver et au Printemps les vents proviennent majoritairement du Nord-Est. Plus la rose des vents est étendue plus la vitesse des vents en m/s en cette direction est importante.

L'analyse de corrélation de Spearman (Figure 7b) a permis de montrer une forte corrélation négative entre le PAR et les flux de CO₂ ($\rho = -0,67$), et des corrélations moyennes négatives entre les flux et la température de l'air et les flux et la vitesse du vent ($\rho = -0,31$ et $-0,33$, respectivement). L'humidité relative de l'air a présenté une corrélation moyenne et positive avec les flux de CO₂ ($\rho = 0,32$). Néanmoins, les flux de CO₂ n'ont été que très faiblement corrélés avec la direction du vent, la pluie (positive) et les hauteurs d'eau (positive) mais les corrélations ont toutes été significatives au seuil de 0,05. En ce qui concerne les hauteurs d'eau, cette variable a peu varié durant la période de mesure contrairement aux paramètres tels que le PAR, les températures, la pluie ainsi que les flux de CO₂ (Figure 7a).

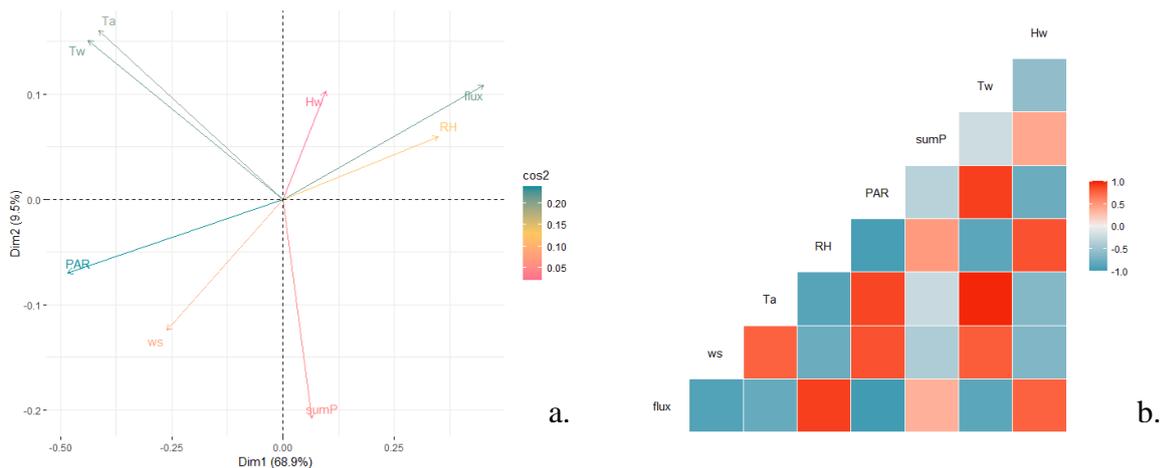


Figure 7 : (a.) Analyse des Composante Principales (ACP) ; les variables : flux de CO₂ (flux), vitesse du vent (ws), PAR, pluie (sumP), températures de l'air (Ta) et de l'eau (Tw), hauteur d'eau (Hw) et humidité relative (RH). L'axe 1 explique 59,9% de la variance totale et l'axe 2, 12,3%. Plus la couleur de la flèche représentant une variable tend vers le bleu, plus cette variable contribue à la construction des axes et ainsi plus la variance de cette variable est expliquée par l'axe. (b.) Matrice de corrélation de Spearman, en rouge les variables corrélées positivement et en bleu les variables corrélées négativement.

2. Dynamique saisonnière, diurne et tidale des échanges de CO₂ atmosphérique et des paramètres environnementaux associés

Les flux de CO₂ étant fortement corrélés au PAR, une forte dynamique diurne associée a pu être observée durant cette étude. Pendant la journée, environ 74,9% des flux de CO₂ ont été négatifs (puits), tandis que la nuit, environ 64,7% des flux de CO₂ sont restés positifs (sources). Ainsi, une différence significative a été observée entre les flux mesurés la nuit (PAR < 10) et les flux mesurés le jour (PAR > 10) (p-value < 0,05). Les flux de CO₂ en hiver ont été en moyenne de -0,73 μmol/m²/s en variant de -9,70 à 7,29 μmol/m²/s ; au printemps ces derniers ont été en moyenne de -2,42 μmol/m²/s en variant de -27,60 à 13,20 μmol/m²/s. Ainsi les flux ont été plus variables au Printemps qu'en Hiver. Ces flux plus variables sont survenus en même temps que les maximums de PAR, plus importants au Printemps qu'en Hiver avec des maximums respectifs de 2113 et 1352 μmol/m²/s (Figure 8). De plus, bien que la corrélation entre les flux de CO₂ et les hauteurs d'eau ait été très faible (rho = 0,1), une différence significative a pu être constatée entre les flux mesurés à pleine mer (Hw > 0) et les flux mesurés à basse mer (Hw = 0) ; en effet, en moyenne, les flux mesurés à pleine mer ont été de -0,49 ± 2,45 et à basse mer de -1,26 ± 3,14 μmol/m²/s (Figure 7).

Concernant les pCO₂ mesurées dans les eaux de subsurface, les variations associées ont été influencées en majorité par des effets non-température. En effet, les TpCO₂, qui reflètent les variations de la pCO₂ liées à la température, ont montré des variations relativement faibles en hiver (9,3%) et au printemps (11,4%). En revanche, les NpCO₂, qui reflètent les variations des pCO₂ liées à d'autres facteurs que la température, tels que les effets biologiques et tidaux, ont montré des variations beaucoup plus importantes en hiver (21,7%) et au printemps (28,6%) (Figure 8). De plus, de fortes corrélations ont été observées entre les NpCO₂ et les pCO₂ mesurées, avec des corrélations de 0,91 en hiver et 0,92 au printemps. En ce qui concerne la corrélation entre les pCO₂ de l'eau et les flux de CO₂ atmosphérique mesurés par EC, une p-value de 0,70 n'a pas permis de conclure à une corrélation significative. De plus, en Hiver comme au Printemps, les eaux ont été en très grande majorité sursaturées en CO₂ (> 420 ppm) et donc sources de CO₂ pour l'atmosphère sur la période de mesure. Cependant, des sous saturations de l'eau en CO₂ ont pu être ponctuellement mesurées, notamment, les 22 et 23 Avril lors de la seconde marée haute de la journée (Figure 8).

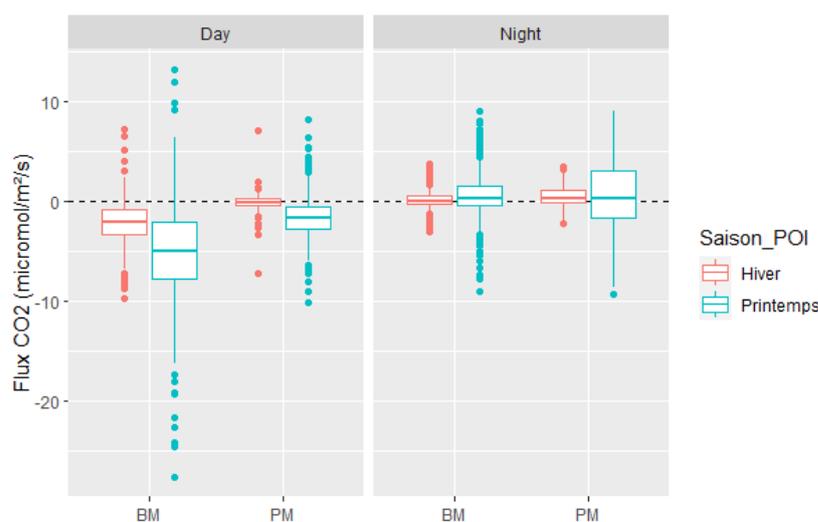


Figure 7 : Boîtes à moustaches présentant les différents indicateurs de position des flux de CO₂ (médiane, Q1, Q3, intervalle interquartile et valeurs aberrantes), mesurés par l'EC, en μmol/m²/s à pleine mer (PM) et à basse mer (BM) pour le jour (Day) et la nuit (Night), et sur la période du Printemps et de l'Hiver (POI).

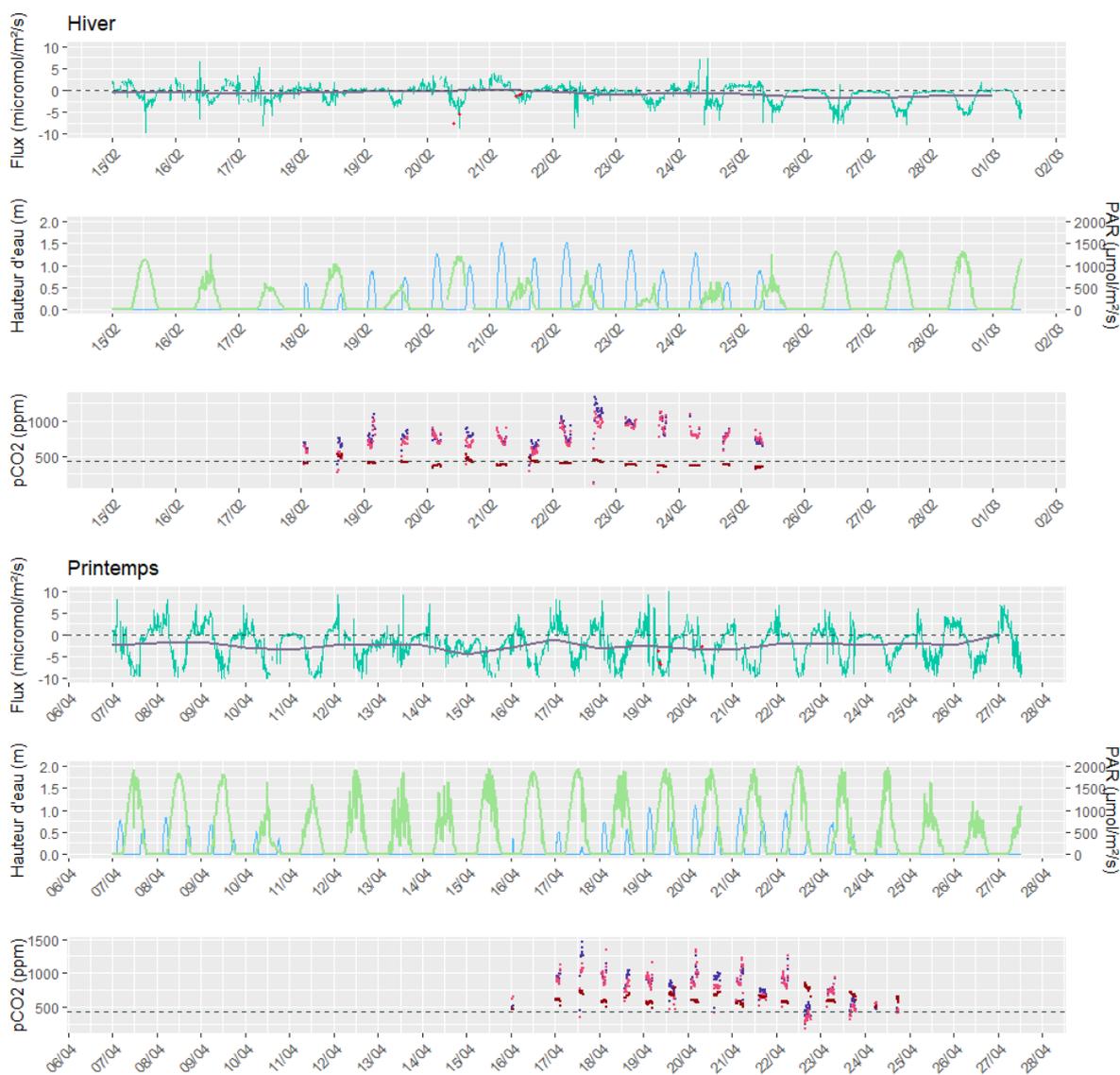


Figure 8: Variations hivernale et printanière des échanges de CO₂ atmosphérique et des paramètres environnementaux associés ; la hauteur d'eau (bleu clair), le PAR (vert clair), les pCO₂ (violet), les TpCO₂ (rouge) et les NpCO₂ (rose) sur la période de l'hiver et du printemps. Sur le premier graphique la ligne violette présente la moyenne mobile des flux sur 24h et les points violets présentent les valeurs ponctuelles de flux mesurés via chambres statiques.

3. Variations spatiales et dynamique associée des échanges de CO₂ à l'émersion.

Du 25/01 au 31/05/2023, les flux de CO₂ atmosphérique mesurés par EC à basse mer, ont été significativement différents entre les secteurs de vent autour de la station d'EC. Les flux de CO₂ provenant du pré salé (secteurs ENE, ESE, SSE, et SSO) ont été, en moyenne, de $-0,98 \pm 3,56 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, tant dis que ceux provenant de la vasière (secteurs OSO, ONO, NNE, et NNO) ont été de $-1,47 \pm 2,79 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ (Figure 14). En effet, il existe une différence significative (p value $< 2,2 \cdot 10^{-16}$) entre les flux provenant du pré salé et ceux mesuré en direction de la vasière. Par ailleurs, des corrélations saisonnières ont été observées entre la température et les flux de CO₂ au printemps et également en hiver dans une moindre mesure. Inversement, une corrélation plus importante entre le PAR et les flux de CO₂ a été notée pour l'hiver en comparaison au printemps. En ce qui concerne les vitesses de vent, elles ont été en moyenne de $5,33 \pm 3,06 \text{m}/\text{s}$ pour des vents en direction de la vasière et de $4,15 \pm 2,62 \text{m}/\text{s}$ pour des vents en direction du pré salé. Quant à l'humidité relative elle a été plus élevée en provenance du pré salé par rapport à la vasière (Figure 8).

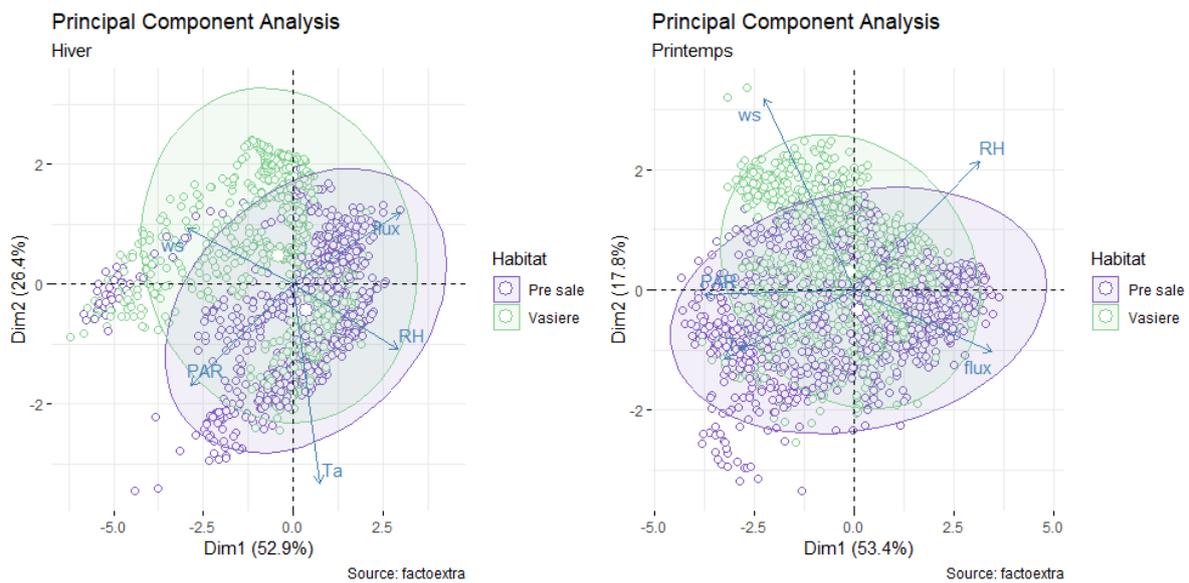


Figure 8 : Analyse des Composantes Principales pour l'Hiver et le Printemps ; variables mesurées par EC à basse mer uniquement : flux de CO₂ (flux), vitesse du vent (ws), PAR, température de l'air (Ta) et l'humidité relative (RH). En hiver, l'axe 1 explique 52,9% de la variance totale et l'axe 2, 26,4%. Au Printemps, l'axe 1 explique 53,4% de la variance totale et l'axe 2, 17,8%. Violet : valeurs des flux mesurés au niveau du pré salé. Vert : valeurs des flux mesurés au niveau de la vasière.

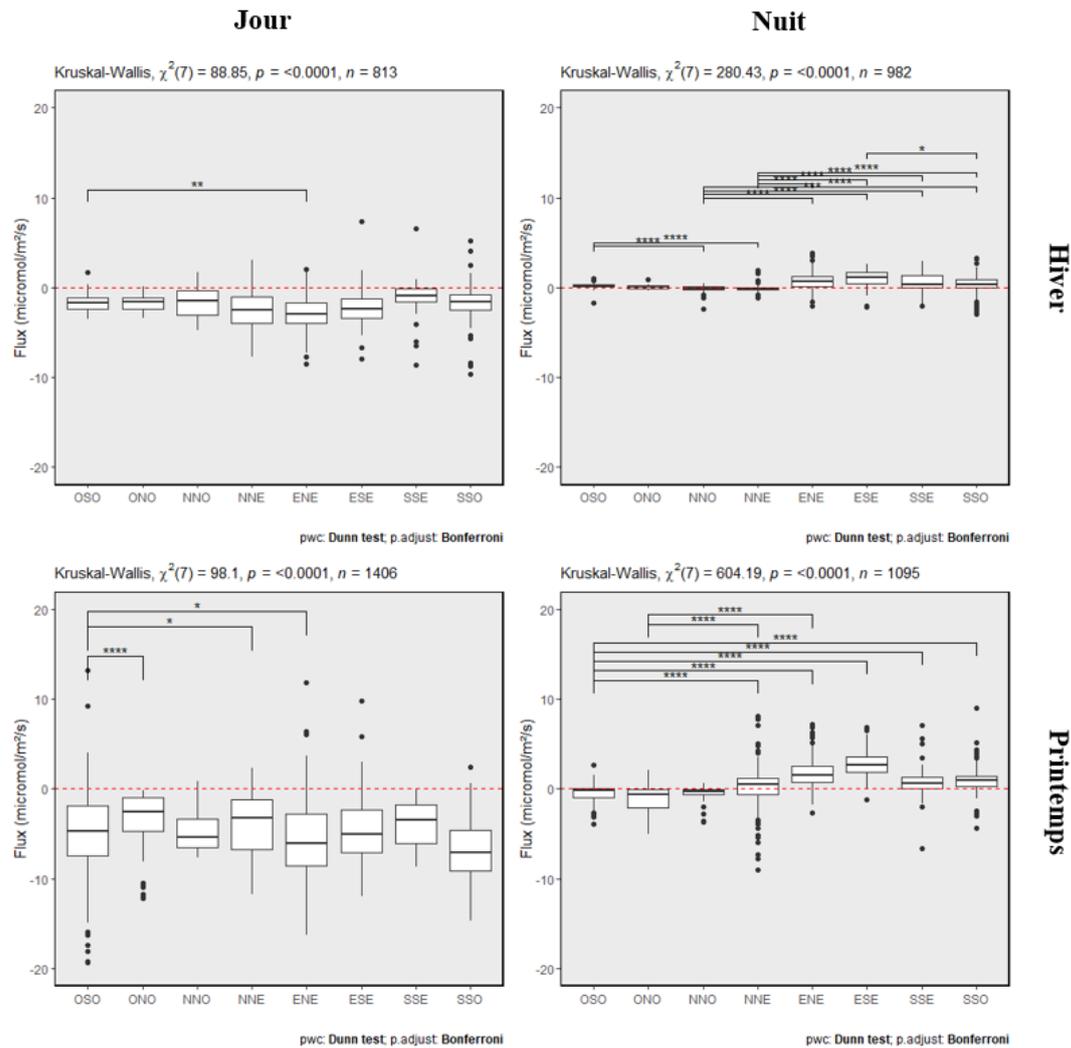


Figure 9 : Diagramme en boîtes présentant la distribution des flux en $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ correspondant à chacun des secteurs de vent, mesurés par EC à basse mer de jour et de nuit en Hiver et au Printemps. Associés à ces graphiques, les résultats des tests du Kruskal-Wallis et de Dunn ajusté par Bonferroni. Les astérisques indiquent la significativité du test de Dunn avec $p \leq 0,05$ (*), $p \leq 0,01$ (**), $p \leq 0,001$ (***), $p \leq 0,0001$ (****).

Le jour, tous les secteurs se sont comportés comme des puits de CO_2 (flux < 0). La nuit, le pré salé (secteurs ENE, ESE, SSE, et SSO) s'est comporté comme source (flux > 0). Au contraire, au sein de la vasière (secteurs de vents ONO, OSO, NNO et NNE), certains secteurs se sont avérés être puits de CO_2 la nuit, notamment, les secteurs NNO et NNE (avec des médianes respectives de $-0,17 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ et $-0,15 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) en Hiver et OSO, ONO et NNO (avec des médianes respectives de $-0,20 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, $-0,61 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ et $-0,31 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) au Printemps. En hiver, la nuit, la moyenne des flux correspondants à l'habitat vasière, a été de $-0,14 \pm 0,4 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, contrairement au pré salé où la moyenne des flux a été de $0,68 \pm 1,05 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Au printemps, la moyenne des flux correspondants à l'habitat vasière, la nuit, a été de $-0,81 \pm 1,8 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, contrairement au pré salé où la moyenne des flux a été de $1,84 \pm 1,91 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Le jour des différences significatives ont été mise en évidence qu'entre les secteurs OSO et ENE en hiver, et les secteurs OSO et ONO, NNE et ENE le jour. Contrairement à la nuit, au Printemps comme en Hiver, les différences significatives entre chaque secteur ont été plus nombreuses, notamment entre les secteurs d'habitats pré salé et vasière.

Cette activité de source la nuit a été également mesurée via les mesures de chambres statiques. En effet, très peu, voir aucune activité de respiration n'a été mesurée sur la vasière avec les chambres obscures tant dis que sur le pré salé des valeurs moyennes de respiration de $12,80 \pm 3,04 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ en Hiver et de $24,01 \pm 4,56 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ au Printemps ont été mesurés. Concernant les valeurs de NEP mesurées par les chambres claires, elles ont été en moyenne (suivant les répliques) de $-4,84 \pm 3,07$ pour le printemps et de $-5,63 \pm 1,70$ pour l'hiver, sur l'habitat vasière. Sur l'habitat pré salé, les NEP ont été en moyenne de $-1,13 \pm 0,23$ pour l'hiver et de $-9,03 \pm 5,94$ pour le printemps. Pour comparaison, les NEE mesurés par l'EC, à basse mer et de jour (comme les chambres), ont été en moyenne de $-4,62 \pm 3,92$ pour le printemps et de $-2,26 \pm 1,77$ pour l'hiver, sur l'habitat vasière. Sur l'habitat pré salé, les NEE ont été en moyenne de $-2,03 \pm 1,99$ pour l'hiver et de $-5,77 \pm 4,00$ pour le printemps (Figure10).

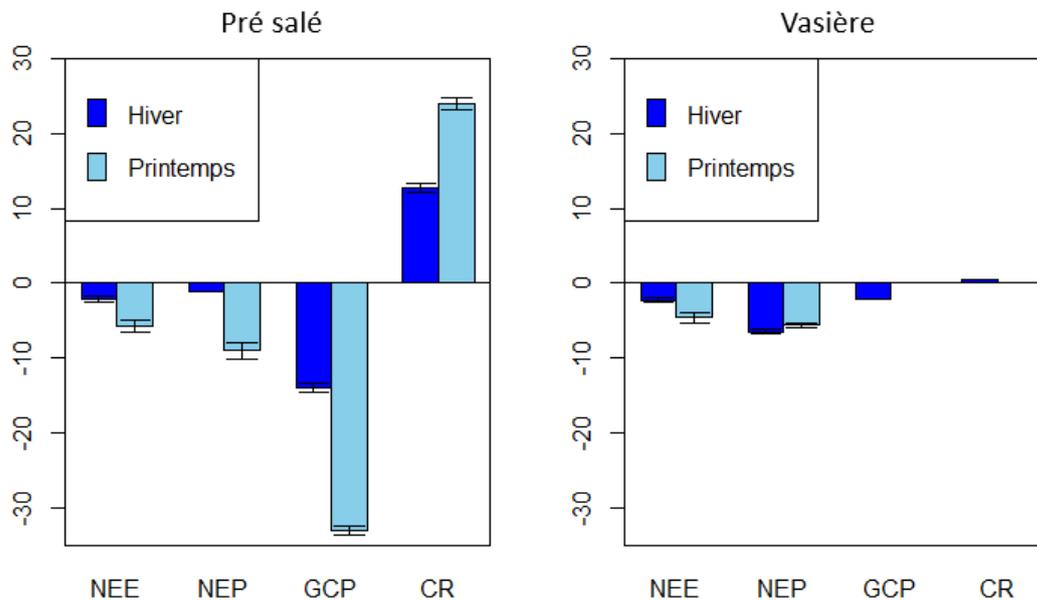


Figure 10 : Histogrammes présentant les valeurs moyenne de NEE (flux mesurés par l'EC sur chacune des POI hiver et printemps, de jour et à basse mer), NEP, GCP et CR en micromoles/m²/s et leurs écart-types seulement à basse mer au niveau du pré salé et au niveau de la vasière en Hiver et au Printemps (NEP, CR et GPP : flux mesurés par les chambres statiques, voir M&M). Seules les données mesurées pendant la basse mer ont été utilisées.

DISCUSSION

1. Dynamique globale des échanges de CO₂ atmosphérique dans la Baie de l'Aiguillon et aspects méthodologiques associés

Les marais tidaux tempérés sont considérés comme d'importants puits de CO₂ atmosphérique ; en effet plusieurs études ont mis en évidence ce comportement et cette captation de CO₂ atmosphérique. Forbrich et Giblin 2015, ont mesuré, dans l'estuaire de Plum Island Sound, aux États-Unis, un flux moyen de $-698\text{gC/m}^2/\text{an}$ équivalent à $-1,84\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$. Guo et al. 2009, quant à eux, ont mesuré, dans l'estuaire du fleuve Yangtsé, un flux moyen de $-494\text{gC/m}^2/\text{an}$ soit $-1,30\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$. Plus récemment, Kostyrka (2021) a mis en évidence une valeur de flux de $-1,41 \pm 3,61\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$ au sein d'un pré salé du Fiers d'Ars (Ile de Ré) à proximité du site de la Baie de l'Aiguillon étudié ici. En ce qui concerne cette dernière, considérée également comme une zone côtière tidale tempérée, en moyenne, sur toute la période de mesure, les flux de CO₂ ont été de $-1,19 \pm 3,09\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$. Ce résultat est donc comparable à la littérature ; néanmoins, contrairement aux études citées plus haut, cette moyenne ne recouvre pas une année entière de mesure mais uniquement quatre mois. Durant ces quatre mois de mesure, les flux ont montré une forte variabilité, notamment début Mars où les conditions météorologiques ont changé, passant d'un état anticyclonique à dépressionnaire associé à un épisode de pluie, des vents forts et une augmentation soudaine des températures mais également un changement de direction de vent, influençant les échanges de CO₂ atmosphérique mesurés par EC à l'échelle de l'écosystème. Fin Mai, une humidité relative de l'air faible associée à des températures importantes a laissé place à un temps très sec influençant là aussi fortement les échanges de CO₂ atmosphérique sur la journée reflétant les différents processus physico-chimique et biologique au sein du site (Forbrich et Giblin 2015).

La moyenne des échanges de CO₂ sur toute la période de mesure a été calculée avec les valeurs de l'échange net de l'écosystème (NEE) obtenues à partir des mesures EC. L'avantage de cette méthode déployée en marais salés tidaux est d'obtenir des séries chronologiques de flux en continu aux différentes interfaces eau-air et sol/sédiment-air et à l'échelle de l'écosystème. L'inconvénient est au contraire une perte potentielle de données liée aux dysfonctionnements des instruments, aux artefacts de traitement et mathématiques, ainsi qu'aux paramètres environnementaux tel que la pluie qui peut rapidement réduire la force du signal des capteurs. En complément de cette méthode, le déploiement de chambres benthiques, comme réalisé durant cette étude, a permis d'obtenir des mesures ponctuelles à l'interface sédiment-sol / air et de caractériser les flux de CO₂ atmosphérique au sein d'un habitat particulier même si les échelles spatiales et temporelles considérées ici par cette méthode sont beaucoup plus réduites par rapport par rapport à celles prises en compte par la technique d'EC (Migné et al. 2002). Les deux méthodes ont dans tous les cas montrés des résultats similaires au cours de cette étude, et aux deux saisons étudiées montrant leur complémentarité comme montré par ailleurs sur d'autres sites (Polsenaere et al. 2012).

2. Processus métaboliques et facteurs de contrôle mis en jeu en zones de marais salé

A basse mer, les flux de CO₂ mesurés par l'EC provenant du pré salé ont été, en moyenne, de $-0,98 \pm 3,56\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$, tant dis que ceux provenant de la vasière ont été de $-1,47 \pm 2,79\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$. La vasière s'est avérée capter une plus grande quantité de CO₂ que le pré salé. Les échanges de CO₂ au sein de ces deux habitats de la Baie de l'Aiguillon ont montré des différences assez marquées, la vasière étant un puits de CO₂ plus important que le pré salé au cours de la période hiver-printemps 2023 étudiée. Les principaux processus responsables des échanges de CO₂ atmosphérique (NEE) sont la photosynthèse (NEP) et la respiration (CR),

notamment des habitats benthiques, i.e. les macrophytes pour le pré salé et les communautés microphytobenthiques pour la vasière, qui sont tous les deux les habitats principaux du site d'étude. Les principaux producteurs primaires de la vasière, les communautés microphytobenthiques (MPB), sont principalement composés de diatomées épipéliques et épipsammiques qui vivent dans le sédiment. Les MPB épipéliques se développent dans les quelques millimètres supérieurs du sédiment. Ils sont capables de migrer vers la surface du sédiment et ainsi de s'exposer au rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) indispensable pour leur production primaire (PP). Ainsi, le jour, ces microorganismes ont tendance à se retrouver en surface de la vase formant un biofilm dense de quelques centaines de micromètres. Ils sont totalement exposés à l'irradiance solaire à marée basse, favorisant une PP pouvant atteindre des valeurs très élevées (Savelli et al. 2018) et être responsable des puits de CO₂ atmosphérique mesurés sur ces périodes dans les vasières intertidales comme celle d'Aiguillon (Polsenaere et al. 2012). Pendant la marée montante et la nuit, les MPB se déplacent vers le bas dans le sédiment pour, entre autres, échapper à la prédation. En effet, ces derniers sont une ressource clé pour les niveaux trophiques supérieurs allant de la faune benthique aux oiseaux sur la vasière nue mais également pour les organismes pélagiques arrivant sur le site avec la marée. L'arrivée de la marée a un effet inhibiteur sur l'activité photosynthétique dans un premier temps dû à l'enfouissement du MPB qui n'est plus exposé au PAR et dans un second temps dû à l'atténuation du PAR lorsque qu'il atteint la surface du sédiment après avoir traversé la colonne d'eau, d'autant plus que sur la Baie où l'eau est très turbide. Tous ces éléments expliquent les eaux généralement sursaturées en CO₂ (source) mesurées dans ces systèmes comme au cours de cette étude. Sur les vasières intertidales, les taux de production primaire (PP) des MPB sont principalement contraints par le PAR et la température (Barranguet et al. 1998; Zemmeling et al. 2009). En effet, une forte corrélation entre le PAR et les flux de CO₂ suggère que cette variable est le principal facteur contrôlant les flux. En effet, les journées très lumineuses se sont avérées être associées à des flux de CO₂ fortement négatifs, indiquant que l'activité photosynthétique du MPB notamment est le principal processus responsable des échanges de CO₂ dans la zone intertidale vasière de la Baie de l'aiguillon. Au contraire, des températures trop élevées (>25°C) jouent le rôle d'inhibiteur de l'activité de production du MPB (Savelli et al. 2018) ; en effet, une vase trop chaude inhibe l'activité des MPB. L'effet de la température est moins important que l'effet de l'activité biologique mais reste non-négligeable, et plus visible au printemps qu'en hiver. Les mesures ponctuelles de production par chambres statiques au niveau de la vasière n'ont pas permis de mettre en évidence une activité de respiration de la vasière et du MPB associé ; en effet, les 30min d'incubation des chambres n'ont pas suffi à mesurer une augmentation des concentrations de CO₂ sous le dôme du fait de l'importante activité photosynthétique de ces communautés. Une réaction des photosystèmes très lente face au manque de lumière et ainsi un passage de la photosynthèse à la respiration peu réactif peut expliquer que les concentrations de CO₂ ont continué à diminuer. L'enfouissement du MPB dans le sédiment à l'obscurité peut également expliquer une activité de respiration plus faible que l'activité de photosynthèse toujours active. Enfin, sur la vasière, des flux négatifs (puits) ont été observés même durant la nuit ce qui peut être relatif à la présence du chenal du curée et ainsi la présence d'eau sous-saturée (production phytoplancton que, dissolution de carbonates) engendrant un gradient de CO₂ de l'atmosphère vers ces masses d'eau comme observé sur d'autres vasières intertidales tempérées (Polsenaere et al. 2012) et marais salés (Polsenaere, communication personnelle).

Les prés salés également présents dans le footprint de l'EC et étudiés au cours de cette étude, font partie des écosystèmes les plus productifs de la Terre (Kathilankal et al. 2008). Les principaux producteurs primaires au sein de ce dernier sont les macrophytes (Obiones, Spartine, Salicorne, etc.). Le PAR est donc, pour ces organismes également indispensables à leur production primaire. La nuit (PAR = 0) l'activité de photosynthèse de ces végétaux est nulle et

est remplacée par la respiration. La température est un facteur contrôlant la vitesse de réaction métabolique et ainsi plus la température augmente plus l'activité de respiration est importante. L'humidité relative de l'air a été plus importante au niveau de pré salé que de la vasière dû à la transpiration des plantes et aux différentes masses d'air associées. Cependant un air trop sec (humidité relative < 40%) peut entraîner la fermeture des stomates des macrophytes pour limiter les pertes en eau, ceci empêchant la respiration des plantes et surtout l'activité photosynthétique et la captation de CO₂. Ce phénomène a été observé fin Mai où un temps très sec a entraîné des flux exclusivement positifs, même de jour. Les flux de CO₂ se sont avérés être plus fluctuants au printemps qu'en hiver, ce qui correspond à une activité photosynthétique et respiratoire plus intense au printemps. En effet, le PAR a atteint des maximums nettement plus élevés au printemps, favorisant alors l'activité photosynthétique.

3. Processus et flux mis en jeu aux échelles diurne et tidale : effet du compartiment aquatique sur les échanges de CO₂ atmosphérique

Le PAR étant un facteur important contrôlant les échanges de CO₂, il existe une forte variabilité diurne des flux au sein de la Baie de l'Aiguillon. Sur toute la période de mesure, 75% des flux mesurés le jour ont été négatifs et 65% des flux mesurés la nuit ont été positifs. De plus, les flux mesurés à pleine mer ont été de $-0,49 \pm 2,45$ et à basse mer de $-1,26 \pm 3,14 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. A pleine mer l'écosystème capte moins de CO₂ qu'à basse mer, en effet l'arrivée de l'eau sur le site a un effet bloquant (physique) sur les différentes activités biologiques. En présence de la marée sur le site, l'analyse des variations de TpCO₂ et de NpCO₂ dans l'eau a permis de mettre en évidence le rôle essentiel de l'activité biologique et des influences tidales dans les variations de pCO₂ de l'eau comme sur d'autres sites côtiers (Mayen 2020, Polsenaere et al. 2022). Il est intéressant de noter que pendant toute la période de mesure, lorsque le site était immergé, les pCO₂ de la colonne d'eau et les flux de CO₂ mesurés par l'EC n'ont pas montré de corrélation significative. Ce résultat peut suggérer que la dynamique du CO₂ dans la colonne d'eau n'a pas d'effets significatifs sur les échanges de CO₂ atmosphérique à l'échelle de l'écosystème. En effet, durant les périodes où le site était immergé, une sursaturation en CO₂ des masses d'eau a été observée en général (pCO₂ de l'eau > pCO₂ atmosphérique moyenne) et donc un comportement source non vu systématiquement par la station EC sur ces périodes. En effet, la station EC a mesuré 41% de flux positifs et 49% de flux négatifs allant de $-17,7$ à $15,4 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ sur les périodes de pleine mer. Ces résultats montrent la complexité des mécanismes mis en jeu quant à la dynamique du carbone dans la colonne d'eau et l'influence de cette dernière sur les flux eau-air. Cependant, lorsque l'eau atteint la station elle ne reste qu'en moyenne environ 3h sur le site soit 6h par jour ; ces 3h ne sont certainement pas suffisantes pour que les échanges eau-air dû à la sursaturation de l'eau en CO₂ soient conséquents. De plus, l'eau arrive sous la station tôt le matin et tard le soir dans ces régions, ainsi l'ensoleillement est très faible. De plus lorsque l'eau arrive sur le site pour la première fois de la journée, elle est chargée en CO₂ suite à l'activité de respiration qui a eu lieu durant la nuit, et le PAR n'est pas suffisant à ce moment de la journée pour induire une activité photosynthétique suffisante et réduire la concentration en CO₂ dans l'eau. Lors de la marée montante en fin d'après-midi, les pCO₂ de l'eau mesurées ont pu être plus faibles, surtout au printemps où le PAR, la journée, est plus important qu'en hiver. L'activité photosynthétique des organismes de la colonne d'eau (ex : le phytoplancton) et même la remise en suspension du MPB encore actif a pu entraîner une réduction des concentrations en CO₂ dans la colonne d'eau. Cependant il est important de noter que le manque de relations entre les flux et les pCO₂ peut s'expliquer aussi par les méthodologies différentes utilisées avec des mesures de pCO₂

ponctuelles en un point et EC en continu couvrant l'ensemble de l'écosystème avec la présence d'eau dans le footprint à basse mer et inversement potentiellement complexifiant les variations observées.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Cette première étude sur la dynamique des échanges de CO₂ atmosphérique dans la Baie de l'Aiguillon souligne l'importance de ces écosystèmes tidaux tempérés en tant que puits de CO₂ atmosphérique. Les processus de photosynthèse et de respiration, notamment ceux des macrophytes du pré salé et du microphytobenthos de la vasière, jouent un rôle prépondérant dans la régulation des échanges nets de CO₂ à l'échelle de l'écosystème. L'étude révèle une variabilité temporelle (saisonnaire, diurne et tidale) significative, influencée par l'intensité lumineuse (PAR) qui impacte directement l'activité photosynthétique et la production primaire des organismes autotrophes. Aussi, la variabilité saisonnière observée dans les flux atmosphériques a permis de mettre en évidence d'autres facteurs environnementaux importants tels que la température de l'air qui affecte les métabolismes associés et notamment la respiration des communautés. En outre, une variabilité spatiale a aussi été mise en évidence grâce à nos approches in situ (EC, chambres), attribuable à la présence de deux habitats distincts, où chaque communauté réagit différemment aux variations des conditions météorologiques mais également aux variations tidales. La présence d'eau sur le site, même si mineure et très variable dans le temps et l'espace, influence à ces fines échelles de temps (diurne, tidale) la dynamique des échanges atmosphériques même si un travail d'approfondissement sur cet angle avec l'acquisition de séries chronologiques plus longues (annuelles) en plus des autres variables mesurées dans les différents compartiments comme la colonne d'eau (pCO₂ notamment) ou encore les sédiments et sol est nécessaire. En conséquence, différentes perspectives de travail sont envisageables et envisagées pour la suite, notamment mieux comprendre la variabilité des flux aux différentes (quatre) saisons suivant les rythmes diurne et tidal. La variabilité spatiale et l'influence des différents habitats aux différentes échelles temporelles reste également une piste d'étude importante à mener afin de mieux comprendre et caractériser chacun des habitats (vasière et types de végétation du pré salé) associés dans le contrôle des flux. La mise en relation des mesures de flux par EC avec l'ensemble des autres approches in situ, satellitale et en laboratoire réalisé dans le projet LRTZC afin de caractériser l'ensemble des compartiments est également fondamentale dans la compréhension du fonctionnement biogéochimique et écologique du site d'étude. Enfin, la comparaison des échanges de CO₂ atmosphérique obtenus en simultanément le long du continuum terre-mer-Homme étudié via les deux stations de mesures déployées dans le cadre du projet permettra de répondre à des questions centrales quant au rôle des marais salés et doux dans la captation carbone et les budgets régionaux de carbone dans le cadre du changement global sous influence anthropique (gestion de l'eau et des parcelles naturelles et cultivées).

BIBLIOGRAPHIE

- Ballantyne, A. P., R. Andres, R. Houghton, B. D. Stocker, R. Wanninkhof, W. Anderegg, L. A. Cooper, et al. 2015. « Audit of the Global Carbon Budget: Estimate Errors and Their Impact on Uptake Uncertainty ». *Biogeosciences* 12 (8): 2565-84. <https://doi.org/10.5194/bg-12-2565-2015>.
- Barranguet, Christiane, Jacco Kromkamp, et Jan Peene. 1998. « Factors Controlling Primary Production and Photosynthetic Characteristics of Intertidal Microphytobenthos ». *Marine Ecology Progress Series* 173 (novembre): 117-26. <https://doi.org/10.3354/meps173117>.
- Borges, A. V., B. Delille, et M. Frankignoulle. 2005. « Budgeting Sinks and Sources of CO₂ in the Coastal Ocean: Diversity of Ecosystems Counts ». *Geophysical Research Letters* 32 (14). <https://doi.org/10.1029/2005GL023053>.
- Burba, George. 2013. *Eddy Covariance Method for Scientific, Industrial, Agricultural and Regulatory Applications: A Field Book on Measuring Ecosystem Gas Exchange and Areal Emission Rates*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4247.8561>.
- Coignot, Elise, Pierre Polsenaere, Patrick Soletchnik, Olivier Le Moine, Philippe Souchu, Emmanuel Joyeux, Yoann Le Roy, et al. 2020. « Variabilité spatio-temporelle des nutriments et du carbone et flux associés le long d'un continuum terrestre-aquatique tempéré (Marais poitevin – Baie de l'Aiguillon – Pertuis Breton) ». *Archimer, archive institutionnelle de l'Ifremer*. Archimer, archive institutionnelle de l'Ifremer.
- Cotovicz Jr., L. C., B. A. Knoppers, N. Brandini, S. J. Costa Santos, et G. Abril. 2015. « A Strong CO₂ Sink Enhanced by Eutrophication in a Tropical Coastal Embayment (Guanabara Bay, Rio de Janeiro, Brazil) ». *Biogeosciences* 12 (20): 6125-46. <https://doi.org/10.5194/bg-12-6125-2015>.
- Dai, Minhan, Zhongming Lu, Weidong Zhai, Baoshan Chen, Zhimian Cao, Kuanbo Zhou, Wei-Jun Cai, et Chen-Tung Arthur Chenc. 2009. « Diurnal Variations of Surface Seawater PCO₂ in Contrasting Coastal Environments ». *Limnology and Oceanography* 54 (3): 735-45. <https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.3.0735>.
- Forbrich, Inke, et Anne E. Giblin. 2015. « Marsh-Atmosphere CO₂ Exchange in a New England Salt Marsh ». *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 120 (9): 1825-38. <https://doi.org/10.1002/2015JG003044>.
- Forster, Piers M., Christopher J. Smith, Tristram Walsh, William F. Lamb, Robin Lamboll, Mathias Hauser, Aurélien Ribes, et al. 2023. « Indicators of Global Climate Change 2022: Annual Update of Large-Scale Indicators of the State of the Climate System and Human Influence ». *Earth System Science Data* 15 (6): 2295-2327. <https://doi.org/10.5194/essd-15-2295-2023>.
- Friedlingstein, Pierre, Michael O'Sullivan, Matthew W. Jones, Robbie M. Andrew, Luke Gregor, Judith Hauck, Corinne Le Quéré, et al. 2022. « Global Carbon Budget 2022 ». *Earth System Science Data* 14 (11): 4811-4900. <https://doi.org/10.5194/essd-14-4811-2022>.
- Gattuso, J.-P., M. Frankignoulle, et R. Wollast. 1998. « Carbon and Carbonate Metabolism in Coastal Aquatic Ecosystems ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 29 (1): 405-34. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.405>.
- Guo, Haiqiang, Asko Noormets, Bin Zhao, Jiquan Chen, Ge Sun, Yongjian Gu, Bo Li, et Jiakuan Chen. 2009. « Tidal Effects on Net Ecosystem Exchange of Carbon in an Estuarine Wetland ». *Agricultural and Forest Meteorology, Special Section on Water and Carbon Dynamics in Selected Ecosystems in China*, 149 (11): 1820-28. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2009.06.010>.

- Herlory, O., J.-M. Guarini, P. Richard, et G. F. Blanchard. 2004. « Microstructure of Microphytobenthic Biofilm and Its Spatio-Temporal Dynamics in an Intertidal Mudflat (Aiguillon Bay, France) ». *Marine Ecology Progress Series* 282 (novembre): 33-44. <https://doi.org/10.3354/meps282033>.
- Intergovernmental Panel on Climate Change, éd. 2023. « Weather and Climate Extreme Events in a Changing Climate ». In *Climate Change 2021 – The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, 1513-1766. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896.013>.
- Kathilankal, James C., Thomas J. Mozdzer, Jose D. Fuentes, Paolo D’Odorico, Karen J. McGlathery, et Jay C. Ziemann. 2008. « Tidal Influences on Carbon Assimilation by a Salt Marsh ». *Environmental Research Letters* 3 (4): 044010. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/3/4/044010>.
- Kirwan, Matthew L., et J. Patrick Megonigal. 2013. « Tidal Wetland Stability in the Face of Human Impacts and Sea-Level Rise ». *Nature* 504 (7478): 53-60. <https://doi.org/10.1038/nature12856>.
- Kirwan, Matthew L., Stijn Temmerman, Emily E. Skeehan, Glenn R. Guntenspergen, et Sergio Fagherazzi. 2016. « Overestimation of Marsh Vulnerability to Sea Level Rise ». *Nature Climate Change* 6 (3): 253-60. <https://doi.org/10.1038/nclimate2909>.
- Kljun, N., P. Calanca, M. W. Rotach, et H. P. Schmid. 2015. « A Simple Two-Dimensional Parameterisation for Flux Footprint Prediction (FFP) ». *Geoscientific Model Development* 8 (11): 3695-3713. <https://doi.org/10.5194/gmd-8-3695-2015>.
- Macreadie, Peter I., A. Randall Hughes, et David L. Kimbro. 2013. « Loss of ‘Blue Carbon’ from Coastal Salt Marshes Following Habitat Disturbance ». *PLOS ONE* 8 (7): e69244. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069244>.
- McLeod, Elizabeth, Gail L Chmura, Steven Bouillon, Rodney Salm, Mats Björk, Carlos M Duarte, Catherine E Lovelock, William H Schlesinger, et Brian R Silliman. 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 (10): 552-60. <https://doi.org/10.1890/110004>.
- Migné, A., D. Davoult, N. Spilmont, D. Menu, G. Boucher, J.-P. Gattuso, et H. Rybarczyk. 2002. « A Closed-Chamber CO₂-Flux Method for Estimating Intertidal Primary Production and Respiration under Emerged Conditions ». *Marine Biology* 140 (4): 865-69. <https://doi.org/10.1007/s00227-001-0741-1>.
- Najjar, R. G., M. Herrmann, R. Alexander, E. W. Boyer, D. J. Burdige, D. Butman, W.-J. Cai, et al. 2018. « Carbon Budget of Tidal Wetlands, Estuaries, and Shelf Waters of Eastern North America ». *Global Biogeochemical Cycles* 32 (3): 389-416. <https://doi.org/10.1002/2017GB005790>.
- Papale, D., M. Reichstein, M. Aubinet, E. Canfora, C. Bernhofer, W. Kutsch, B. Longdoz, et al. 2006. « Towards a standardized processing of Net Ecosystem Exchange measured with eddy covariance technique: algorithms and uncertainty estimation ». *Biogeosciences* 3 (4): 571-83. <https://doi.org/10.5194/bg-3-571-2006>.
- Polsenaere, Pierre. 2011. « Echanges de CO₂ atmosphérique dans la lagune d’Arcachon et relations avec le métabolisme intertidal ». These de doctorat, Bordeaux 1. <https://www.theses.fr/2011BOR14253>.
- Polsenaere, Pierre, Eric Lamaud, Virginie Lafon, Jean-Marc J.-M. Bonnefond, Patrice Bretel, Bruno Delille, Jonathan Deborde, Denis Loustau, et Gwenaël Abril. 2012. « Spatial and Temporal CO₂ Exchanges Measured by Eddy Covariance over a Temperate Intertidal Flat and Their Relationships to Net Ecosystem Production ». *Biogeosciences* 9 (1): 249. <https://doi.org/10.5194/bg-9-249-2012>.

- Reynolds. 1886. « I. On the Theory of Lubrication and Its Application to Mr. Beauchamp Tower's Experiments, Including an Experimental Determination of the Viscosity of Olive Oil ». *Proceedings of the Royal Society of London* 40 (242-245): 191-203. <https://doi.org/10.1098/rspl.1886.0021>.
- Savelli, Raphaël, Christine Dupuy, Laurent Barillé, Astrid Lerouxel, Katell Guizien, Anne Philippe, Pierrick Bocher, Pierre Polsenaere, et Vincent Le Fouest. 2018. « On Biotic and Abiotic Drivers of the Microphytobenthos Seasonal Cycle in a Temperate Intertidal Mudflat: A Modelling Study ». *Biogeosciences* 15 (23): 7243-71. <https://doi.org/10.5194/bg-15-7243-2018>.
- Takahashi, Taro, Stewart C. Sutherland, Colm Sweeney, Alain Poisson, Nicolas Metzl, Bronte Tilbrook, Nicolas Bates, et al. 2002. « Global Sea–Air CO₂ Flux Based on Climatological Surface Ocean PCO₂, and Seasonal Biological and Temperature Effects ». *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, The Southern Ocean I: Climatic Changes in the Cycle of Carbon in the Southern Ocean, 49 (9): 1601-22. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00003-6](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00003-6).
- Więski, Kazimierz, et Steven C. Pennings. 2014. « Climate Drivers of *Spartina Alterniflora* Saltmarsh Production in Georgia, USA ». *Ecosystems* 17 (3): 473-84. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9732-6>.
- Wigley, T. M. L. 1983. « The Pre-Industrial Carbon Dioxide Level ». *Climatic Change* 5 (4): 315-20. <https://doi.org/10.1007/BF02423528>.
- Zemmelink, H. J., H. A. Slagter, C. van Slooten, J. Snoek, B. Heusinkveld, J. Elbers, N. J. Bink, W. Klaassen, C. J. M. Philippart, et H. J. W. de Baar. 2009. « Primary Production and Eddy Correlation Measurements of CO₂ Exchange over an Intertidal Estuary ». *Geophysical Research Letters* 36 (19). <https://doi.org/10.1029/2009GL039285>.