

Rôle de la biodiversité benthique dans la séquestration du carbone des vasières intertidales : étude de la Baie de l'Aiguillon



Lisa ALCARAZ

Master 1 Sciences Pour l'Environnement, parcours Gestion de
l'Environnement et Ecologie du Littoral

La Rochelle Université

23 Av. Albert Einstein 17000 La Rochelle

2024-2025

Stage encadré par Christine DUPUY, Jérôme JOURDE et Pierre POLSENAERE

Présentation des structures d'accueil

Ce stage s'est déroulé au laboratoire LIENSs (LIttoral, Environnement et Sociétés), unité mixte de recherche interdisciplinaire (UMR 7266), sous tutelle de l'Université de La Rochelle Université et du CNRS, et en partie avec le Laboratoire Environnement et Ressources des Pertuis Charentais (LER-PC) de l'IFREMER de La Tremblade.

Le LIENSs combine les sciences de l'environnement, les sciences humaines, la chimie et la biotechnologie pour répondre à des problématiques interdisciplinaires concernant les socio-écosystèmes littoraux. Six équipes composent ce laboratoire, dont l'équipe « Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes littoraux » (BIOFEEL) qui étudie la structure et le fonctionnement des écosystèmes littoraux en réponses aux changements globaux, selon une approche en écologie trophique. Christine DUPUY est enseignante-chercheuse dans cette équipe et co-directrice du LIENSs, spécialisée dans l'écologie microbienne et dans l'étude du rôle des protistes hétérotrophes dans les chaînes trophiques. Jérôme JOURDE est ingénieur d'étude spécialisé dans l'expertise taxonomique des macro-invertébrés marins, au sein du Pôle de soutien technique du LIENSs et pour l'Observatoire de la Biodiversité Faune-Flore des Pertuis Charentais (OBIONE).

L'IFREMER de La Tremblade est spécialisé dans les domaines de la conchyliculture, de l'aquaculture et de la surveillance de l'environnement littoral. Le LER-PC est l'une des trois entités de la station et mène des observations et surveillance du littoral des Pertuis Charentais et de la Vendée du Sud, dont le but est la meilleure compréhension des fonctions écologiques des pertuis charentais ainsi que des interactions entre ces écosystèmes et leur exploitation. Pierre POLSENAERE est chercheur dans cette unité, spécialisé dans l'étude des processus et flux de carbone dans les écosystèmes côtiers, et des transferts entre le continuum continent – zone côtière.

Ce stage s'inscrit dans le cadre du projet La Rochelle Territoire Zéro Carbone (LRTZC) lancé en 2019, visant la réduction de 30% des émissions de carbone d'ici 2030 et la neutralité carbone en 2040, à l'échelle de la Communauté d'Agglomération de La Rochelle. Selon l'axe « Carbone Bleu » du projet, le stage répond à l'objectif d'évaluer et suivre la captation du carbone par le littoral et les marais le long du continuum océan – vasières intertidales et marais rétro-littoraux. Pierre POLSENAERE et Christine DUPUY sont les responsables de cet objectif.

Remerciements

Je tiens à remercier mes encadrants Jérôme JOURDE, Christine DUPUY et Pierre POLSENAERE pour leur aide et leurs réflexions tout au long du stage, ainsi que pour leur gentillesse et leur patience. Votre bienveillance m'a permis de prendre confiance en moi et en mon travail.

Je remercie également Bénédicte DUBILLOT pour sa gentillesse et sa grande aide lors du traitement des données, ainsi que Natacha VOLTO pour sa patience et ses explications.

Enfin, je remercie le LIENSs pour m'avoir accueilli lors de ce stage, et de m'avoir permis de travailler dans une ambiance chaleureuse et dynamique.

Sommaire

Introduction	1
Matériel et Méthodes	2
<i>Sites d'étude</i>	2
<i>Données récupérées et analysées</i>	3
<i>Prélèvement et mesure des échantillons</i>	4
<i>Macrofaune</i>	5
<i>Méiofaune, procaryotes hétérotrophes et microphytobenthos</i>	5
<i>Préparation des données</i>	6
<i>Estimation de la biomasse en carbone de la macrofaune benthique</i>	7
<i>Estimation de la biomasse en carbone de la méiofaune, des procaryotes hétérotrophes et du MPB</i>	7
<i>Analyses statistiques des données</i>	8
Résultats	9
<i>Flux de NCP par saison</i>	9
<i>Biomasses de carbone par saison, selon les compartiments biologiques</i>	10
<i>Facteurs contrôlant les flux de carbone par saison</i>	11
Discussion	12
<i>Variation saisonnière des flux de carbone</i>	13
<i>Facteurs influençant les flux de carbone</i>	13
<i>Biomasses en carbone des différents compartiments de la communauté benthique</i>	14
<i>Retour sur la méthodologie des mesures de flux de carbone</i>	14
Bibliographie	16
Résumé	19

Introduction

Depuis la révolution industrielle, les rejets de CO₂ dans l'atmosphère ont augmenté considérablement, atteignant 419,31 ppm (particules par millions) en 2023, soit une augmentation de 52% depuis 1750 (Friedlingstein et al., 2024). Cette évolution de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère est à l'origine des changements globaux que l'on connaît déjà actuellement, tels que les chaleurs extrêmes, sécheresses, inondations ou encore les submersions marines intenses (IPCC 2023, Chapitre 4). Ces événements extrêmes sont inégalement répartis à travers le monde, et les zones côtières figurent parmi les plus vulnérables, notamment à face à l'élévation du niveau de la mer et à l'intensification des tempêtes (IPCC 2023, Chapitre 15). Les écosystèmes côtiers et estuaires ont subis une forte surexploitation et destruction de leurs habitats suite aux pressions anthropiques subies, menant à la perte de nombreuses espèces mais aussi à des changements fonctionnels et structurels de ces écosystèmes (Lotz et al., 2006). Pourtant, ces derniers ont démontré une capacité à séquestrer le CO₂ atmosphérique, encore plus importante que les forêts terrestres, notamment par les mangroves, herbiers et prés salés (Mcleod et al., 2011). Le CO₂ atmosphérique séquestré par les écosystèmes côtiers est ainsi appelé « carbone bleu », et a été étudié principalement dans écosystèmes côtiers végétalisés, mais peu au niveau des vasières intertidales (Lovelock & Reef, 2020).

Les vasières intertidales sont des étendues de sédiment meuble dont la surface est colonisée par le microphytobenthos (MPB), composé d'un biofilm de cyanobactéries et de microalgues, principalement des diatomées, représentant le producteur primaire majeur de cet habitat (MacIntyre et al., 1996 ; Mandal et al., 2021). Le MPB suit un cycle diurne et tidal, migrant vers la surface pour photosynthétiser à marée basse, ou dans le sédiment pour éviter la prédation à marée haute (Serôdio et al., 1997 ; Underwood & Kromkamp, 1999). La production primaire associée au MPB est relativement importante, et elle est contrôlée par la luminosité ainsi que la biomasse en chlorophylle *a* du MPB (MacIntyre et al., 1996). De plus, il existe des interactions complexes selon les espèces (Koedooder et al., 2019) entre le MPB et les procaryotes présents également sur les vasières, la biomasse des procaryotes augmentant avec la concentration en chlorophylle *a* (Cammene & Walker, 1984). De la même façon, des interactions trophiques importantes existent entre le MPB et la macro-méiofaune (*Peringia ulvae*, nématodes, copépodes), qui broutent le biofilm (Savelli et al., 2018 ; van der Heijden et al., 2019).

En ce qui concerne la respiration de la communauté benthique, il a été démontré dans la littérature que les procaryotes hétérotrophes en sont les principaux contributeurs, représentant entre 60 % et 80 % de la respiration totale selon les habitats (Hubas et al., 2006 ; Smith, 1973). La deuxième contribution la plus importante varie en fonction des études : certaines mettent en évidence un rôle plus marqué de la macrofaune (Hubas et al., 2006), tandis que d'autres soulignent une contribution plus élevée de la méiofaune (Smith, 1973), avec une contribution importante de la part des foraminifères (Cesbron et al., 2016).

Dans un contexte local, la Communauté d'Agglomérations de La Rochelle a lancé depuis 2019 un projet visant la réduction de 30 % des émissions de carbone d'ici 2030, ainsi que la neutralité carbone en 2040 sur le territoire : le projet « La Rochelle Territoire Zéro Carbone » (LRTZC). L'axe « Carbone Bleu » de ce projet, dans lequel s'inscrit cette étude, vise à évaluer la captation du carbone par les écosystèmes littoraux. Dans ce cadre, des mesures de flux saisonniers de CO₂ atmosphérique ont été effectuées sur la baie de l'Aiguillon, réserve naturelle nationale (RNN) présente sur le territoire, ainsi qu'un suivi saisonnier des biomasses des différents compartiments biologiques présents sur le site.

Cette étude tente alors d'évaluer la contribution de la biodiversité de la vasière de la RNN de la Baie de l'Aiguillon dans le budget carbone de cet habitat. Plus précisément, il est exploré dans cette étude si les variations saisonnières de flux de CO₂ peuvent être expliquées par la biomasse des différents compartiments biologiques, ainsi que par d'autres facteurs météorologiques.

Pour cette étude exploratoire, des mesures de flux de CO₂ ont été effectuées par la méthode des chambres statiques permettant d'étudier les flux au niveau communautaire de la vasière intertidale. En parallèle, des mesures de biomasses des compartiments biologiques de cet habitat ont été converties en masses de carbone, puis mises en relation avec les flux de carbone mesurés à chaque saison et les mesures de luminosité et température.

Matériel et Méthodes

Sites d'étude

L'étude a été réalisée dans le sud-est de la Baie de l'Aiguillon, à Esnandes, en France (Figure 1). La baie de l'Aiguillon, qui s'étend sur 4900 ha, abrite deux habitats principaux, la vasière sur 3800 ha et le pré salé sur 1100 ha. Elle est située à l'embouchure de la Sèvre niortaise, où se jettent également différents canaux de dessèchement du Marais poitevin adjacent (Coignot

et al., 2020). Elle est protégée par deux réserves naturelles nationales, réparties entre la Vendée et la Charente-Maritime, et cogérées par la Ligue pour la Protection des Oiseaux (LPO) et l'Office Français de la Biodiversité (OFB).

Dans le cadre du programme LRTZC, des mesures de flux de CO₂ atmosphérique (à l'interface air/sédiment) ainsi que des prélèvements de macrofaune, méiofaune, procaryotes hétérotrophes et de microphytobenthos (MPB) ont été effectués dans la vasière de la baie de l'Aiguillon à chaque saison de l'année 2023 (février : hiver, avril : printemps, juillet : été, octobre : automne) (Figure 1).

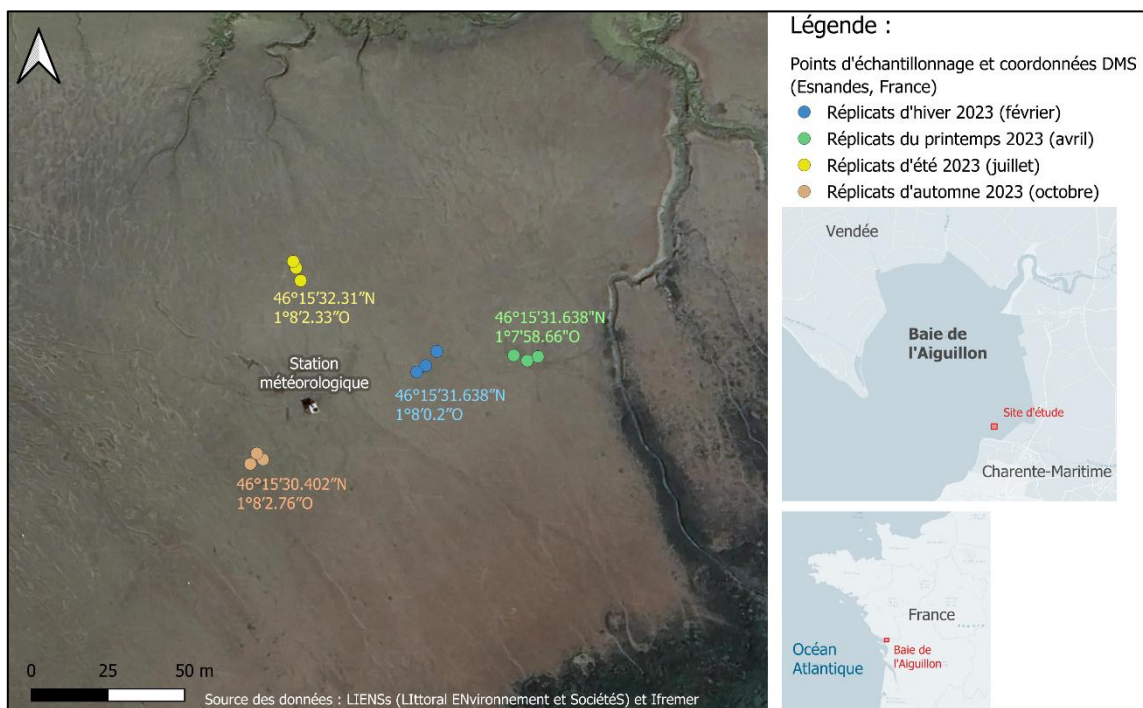


Figure 1 : Carte du site d'étude et points d'échantillonnage avec leurs coordonnées DMS

Données récupérées et analysées

Les mesures de flux de CO₂, d'abondances de méiofaune, de macrofaune et de procaryotes hétérotrophes, les relevés de température et de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) ainsi que les concentrations de chlorophylle *a* (proxy de la biomasse de MPB) avaient été réalisées avant le début de ce stage. En revanche, les pesées et mesures de biomasse de la macrofaune ont été réalisées pendant ce stage. De plus, l'ensemble de ces données a été rassemblé, homogénéisé et analysé durant la période du présent travail.

Mesures des flux de CO₂ atmosphérique et des données météorologiques

La méthode des chambres statiques (BC) a été utilisée afin de mesurer les flux de CO₂ atmosphérique à l'échelle de la communauté vasière (Figure 2), d'après Migné et al. (2002). A chaque saison de l'année 2023, trois chambres (40 cm de diamètre pour 0,125 m² de surface et 25 L de volume) hermétiquement fixées au sédiment et espacées d'environ 2 mètres, avait permis d'obtenir trois répliques par saison. Des chambres transparentes servaient à mesurer la production nette (NCP), puis des chambres opaques à estimer la respiration communautaire (CR), avec des incubations d'au moins 20 minutes chacune. Les données des valeurs de flux de carbone récupérées sont exprimées en mmolCO₂/m²/h, puis converties en gC/m²/h (Perry 2023 ; Perry 2024). Les données de production brute de la communauté (GCP) ont été obtenues, lorsque des flux de CR mesurés étaient positifs ou nuls, par la formule suivante : $GCP = NCP - CR$. La respiration est toujours positive ou nulle, étant un flux sortant libérant du carbone. La production nette est toujours négative ou nulle, représentant la captation de carbone par photosynthèse. Ainsi, la production brute de l'écosystème est négative, positive ou nulle selon l'équilibre entre la respiration et la photosynthèse.

Pour obtenir les mesures de luminosité et de température, les données enregistrées toutes les dix minutes par un capteur de rayonnements photosynthétiquement actifs (PAR, SKP215) et un capteur de température de l'air (HMP155A) d'une station météorologique sur la vasière (Figure 1) ont été récupérées. Pour chaque saison, une moyenne des températures et une moyenne des PAR sur la durée totale des mesures de flux de CO₂ ont été réalisées.



***Figure 2 :** Photographies d'une chambre statique transparente sur la vasière (par Pierre POLSENAERE).*

Prélèvement et mesure des échantillons

Des carottiers de 8,6 cm de diamètre interne ont été utilisés pour échantillonner les différents compartiments. Cinq carottes par réplique ont été prélevées sur une profondeur d'environ 40 cm

sous chacune des chambres statiques juste après les mesures de flux de CO₂. Trois carottes étaient dédiées à l'étude de la macrofaune tandis que deux carottes (regroupées) ont servi pour l'étude des compartiments de la méiofaune, du MPB et des procaryotes hétérotrophes.

Macrofaune

De retour au laboratoire, les carottes dédiées à la macrofaune ont été découpées en strates afin de pouvoir réaliser les analyses pour différentes profondeurs (0-1, 1-5, 5-15 cm). Chaque strate a été nettoyée à part sur un tamis de 500 µm afin d'éliminer les sédiments fins. Chaque refus de tamis contenant les débris végétaux, les sédiments grossiers et la macrofaune a été trié à l'œil pour ne conserver que la macrofaune. Tous les individus récoltés ont été identifiés, si possible à l'espèce, puis comptés.

Après avoir été regroupés par taxon pour chaque profondeur de chaque carotte, les individus ont été placés dans des creusets. Afin d'obtenir la biomasse des individus sans risquer de fausser les résultats avec les poids des carbonates, il a été choisi d'utiliser la méthode de calcination des organismes entiers à 450°C (Palmerini & Bianchi, 1994 ; Suwannasingha et al., 2022). Les creusets ont été transférés d'abord à l'étuve à 60°C pendant 48h minimum puis pesés pour obtenir le poids sec constant (DW, en gramme) (balance Mettler Toledo XS205, résolution : 0.01 mg/0.1 mg). Les creusets ont ensuite été transférés au four à 450°C pendant 4h puis pesés pour obtenir le poids de cendre (AFW, en gramme). Le poids sec libre de cendres (AFDW, en gramme) a été calculé de la façon suivante : $AFDW_i = DW_i - AFW_i$, avec *i* le numéro du creuset. Le transport des creusets de l'étuve à la balance et du four à la balance s'est fait sous cloche pour éviter la réhydratation des échantillons.

Méiofaune, procaryotes hétérotrophes et microphytobenthos

Deux carottes avaient été réalisées pour ces compartiments. De retour au laboratoire, ces carottes ont été découpées en strates (0-0,5, 0,5-1, 1-2, 2-5, 5-10, 10-20 et 20-30cm). Afin de disposer des quantités suffisantes à la réalisation de toutes les mesures, il a été nécessaire de regrouper chaque strate des deux carottes. Des abondances ont alors été obtenues pour chaque strate et chaque chambre statique.

La quantification du MPB a été réalisée à partir des mesures de concentration de chlorophylle *a* dans le sédiment par strate, grâce à la méthode de fluorimétrie (Lorenzen, 1967). La cytométrie en flux a été utilisée pour quantifier les procaryotes hétérotrophes (Lavergne et al., 2014).

Préparation des données

L'objectif de la préparation des données était de parvenir à des résultats exprimés dans une unité de mesure de quantité de carbone organique commune à tous les compartiments (gC/m²), présentant également l'avantage d'être exprimée dans la même unité de carbone par unité de surface que celle utilisée pour l'expression des mesures de flux de CO₂ (gC/m²/h). Les facteurs de conversion des quantités de matière organique mesurées en quantités de carbone, ont été obtenus soit par analyse du carbone élémentaire par isotopie, soit à partir de la littérature (Tableau 1). Par les estimations de biomasses de chaque compartiment, nous avons fait l'hypothèse que toute la communauté benthique sous une chambre statique, de la surface au fond, a été prise en compte, représentant alors la totalité des potentiels contributeurs aux flux de carbone mesurés dans la chambre statique.

Tableau 1 : Contenu en carbone moyen de référence (\pm écart-type ; nombres d'individus utilisés) pour chaque taxon. Seul *Hediste diversicolor* présente un contenu en carbone moyen significativement différent par saison (test de Kruskal-Wallis : $H = 11,0$; $ddl = 3$; $P < 0,05$).

Compartiment	Taxon	Saison	Contenu en carbone moyen (%)	Source
Macrofaune	<i>Hediste diversicolor</i>	Hiver	40,7 (\pm 3,4) n = 14	Analyse du carbone élémentaire
Macrofaune	<i>Hediste diversicolor</i>	Printemps	42,4 (\pm 3,0) n = 11	Analyse du carbone élémentaire
Macrofaune	<i>Hediste diversicolor</i>	Eté	35,1 (\pm 7,1) n = 10	Analyse du carbone élémentaire
Macrofaune	<i>Hediste diversicolor</i>	Automne	41,3 (\pm 6,1) n = 10	Analyse du carbone élémentaire
Macrofaune	<i>Orchestia gammarellus</i>	Annuel	40,3 (\pm 4,3) n = 40	Analyse du carbone élémentaire
Macrofaune	<i>Peringia ulvae</i>	Annuel	33,0 (\pm 3,6) n = 39	Analyse du carbone élémentaire
Macrofaune	<i>Abra tenuis</i>	Annuel	34,1 (\pm 8,2) n = 10	Analyse du carbone élémentaire
Macrofaune	<i>Insecta</i>	Annuel	40,3 n = 1	Analyse du carbone élémentaire
Macrofaune	Larve	Annuel	46,7 (\pm 4,9) n = 6	Analyse du carbone élémentaire
Compartiment	Taxon	Saison	Contenu en carbone moyen (μ gC/ind)	Source
Méiofaune	<i>Nematoda</i>	Annuel	0,75 (\pm 1,3) n = 25	Analyse du carbone élémentaire
Méiofaune	<i>Haynesina</i>	Annuel	1,1 (\pm 0,19) n = 3	Analyse du carbone élémentaire
Méiofaune	<i>Ammonia</i>	Annuel	1,3 (\pm 0,19) n = 3	Analyse du carbone élémentaire
Méiofaune	<i>Copepoda</i>	Annuel	1,65 (\pm 1,12) n = 9	Analyse du carbone élémentaire
Méiofaune	<i>Oligochaeta</i>	Annuel	3,7 (\pm 1,3) n = 2	Analyse du carbone élémentaire
Méiofaune	<i>Insecta</i>	Annuel	17,3 n = 1	Analyse du carbone élémentaire

<i>(suite du Tableau 1)</i>				
Compartiment	Taxon	Saison	Contenu en carbone moyen ($\mu\text{gC}/\mu\text{gChl}a$)	Source
Producteurs primaires	MPB	Hiver	39,9	De Jonge (1980)
Producteurs primaires	MPB	Printemps	41,2	De Jonge (1980)
Producteurs primaires	MPB	Eté	49,5	De Jonge (1980)
Producteurs primaires	MPB	Automne	43,4	De Jonge (1980)
Compartiment		Saison	Contenu en carbone moyen ($\text{fgC}/\text{cellule}$)	Source
Procaryotes hétérotrophes		Annuel	25	Gundersen et al. (2002)

Estimation de la biomasse en carbone de la macrofaune benthique

Les masses de AFDW de chaque creuset ont été multipliées par le contenu en carbone organique moyen de référence du taxon (Tableau 1). Les approximations suivantes ont été faites pour les taxons obtenus dans les échantillons mais dont le carbone organique moyen de référence n'avait pas pu être analysé par isotopie : le contenu en carbone moyen pour *Orchestia gammarellus* a été utilisé pour *Corophium volutator* ; celui pour les *Insecta* a été utilisé pour les *Diptera* et *Collembola* ; celui pour *Abra tenuis* a été utilisé pour *Scrobicularia plana* ; celui pour les larves a été utilisé pour les larves de *Dolichopodidae* et de *Hemiptera*. Les masses de carbone par taxon ont ensuite été additionnées comme indiqué en Figure 3 (a), afin d'obtenir le stock de carbone organique, en gC/m^2 , par taxon au niveau de chaque chambre statique et pour chaque saison.

Estimation de la biomasse en carbone de la méiofaune, des procaryotes hétérotrophes et du MPB

Les abondances de chaque compartiment ont été transformées en biomasse (g/m^2) comme indiqué en Figure 3 (b). Pour le MPB, il a été nécessaire de convertir en amont les valeurs de chlorophylle *a* (Chl*a*) mesurées en $\mu\text{g Chl}a/\text{g}$ de sédiment sec en $\mu\text{g Chl}a/\text{ml}$ de sédiment humide à l'aide de la masse volumique du sédiment sec (valeur de Dry Bulk Density fournie par l'analyseur) et de la teneur en eau du sédiment. Enfin, les biomasses ont été converties en gC/m^2 grâce aux données du Tableau 1, pour obtenir le stock de carbone organique par chambre statique pour chaque saison.

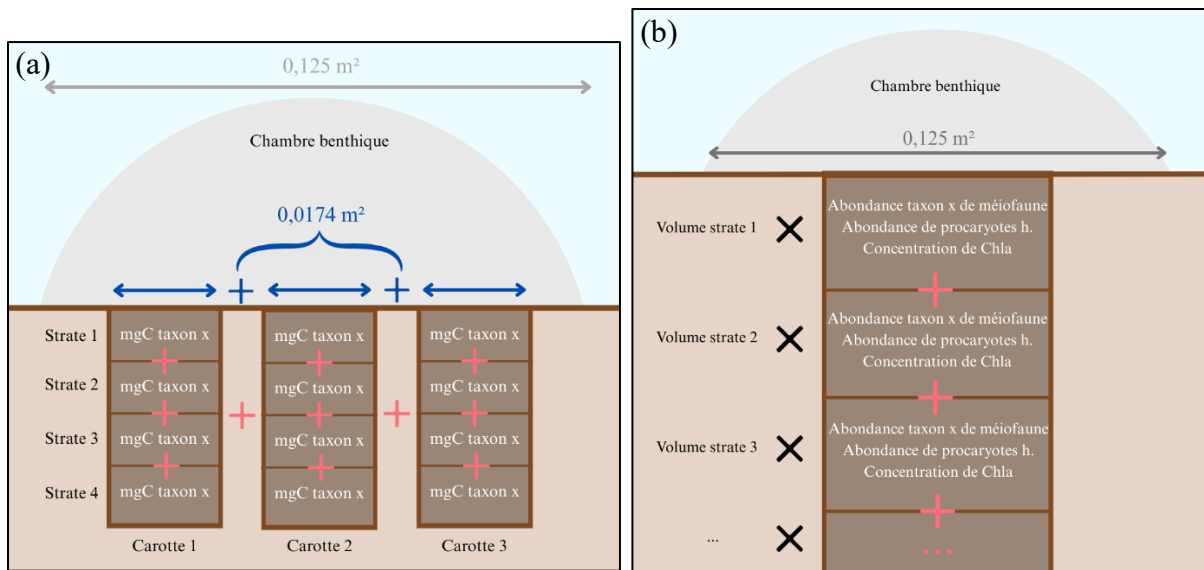


Figure 3 : Représentation schématique des calculs de biomasses de carbone par taxon de macrofaune pour une chambre statique (a) et des calculs de biomasses de carbone pour les autres compartiments (b).
Procaryotes h. = Procaryotes hétérotrophes ; *Chla* = Chlorophylle a

Analyses statistiques des données

Les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel R (R Cor Team, 2024, version 4.4.1). Les flux de CR mesurés devaient être positifs ou nulles pour être considérés comme flux respiratoires. La majorité des flux de CR mesurés étaient négatifs, indiquant une photosynthèse toujours active même à l'obscurité, et positifs seulement pour quatre répliques (trois en été, un en hiver). De ce fait, seules les moyennes par saison des flux de NCP ont été prises en compte et comparées pour observer si une variation saisonnière existait en termes de captation de carbone. Ces comparaisons ont été effectuées à l'aide d'un test ANOVA pour comparaison de plus de deux échantillons indépendants. Les conditions d'application de l'ANOVA ont été vérifiées : les résidus de l'ANOVA étaient homogènes (test de Levene : $F = 0,42$; $ddl = 3$; $P > 0,05$) et suivaient une distribution normale (test de normalité de Shapiro-Wilk : $W = 0,89$; $P > 0,05$). Puis un test post-hoc de Tukey de comparaisons de moyennes multiples a été utilisé pour connaître les paires de saisons significativement différentes en termes de flux de NCP.

Les moyennes des biomasses de carbone de chaque compartiment ont été comparées selon les saisons, avec un test non-paramétrique de Kruskal-Wallis, les données ne suivant pas une distribution normale (test de normalité de Shapiro-Wilk : $W = 0,42$; $P < 0,05$). Puis un test post-hoc de Dunn avec correction de Bonferroni a été utilisé pour connaître les paires de saisons significativement différentes en termes de biomasses de carbone. Une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été réalisée afin de mettre en évidence les tendances et les relations entre les différentes variables. La distribution normale des données a été vérifiée avec

un test de normalité de Shapiro-Wilk pour les flux de NCP ($W = 0,89$; $P > 0,05$), la température ($W = 0,99$; $P > 0,05$) et les PAR ($W = 0,95$; $P > 0,05$), mais pas pour les biomasses de carbone ($W = 0,42$; $P < 0,05$). En complément, une matrice de corrélations de Spearman a été construite. Le seuil alpha pour la significativité a été fixé à 0,05 pour tous les tests.

Résultats

Flux de NCP par saison

Le NCP moyen saisonnier était négatif pour toutes les saisons, indiquant une captation de carbone. Cette captation était maximale en été, avec un flux moyen de $-0,18 (\pm 0,037)$ gC/m²/h (Figure 5), nettement supérieur à celui des autres saisons : $-0,058 (\pm 0,037)$ gC/m²/h en hiver, $-0,068 (\pm 0,020)$ gC/m²/h au printemps ; $-0,032 (\pm 0,016)$ gC/m²/h en automne.

L'effet des saisons sur la captation de carbone était significatif (test ANOVA : $F = 15,7$; ddl = 3 ; $P < 0,01$) : cette captation de carbone était significativement plus élevée en été que durant les autres saisons (test post-hoc de Tukey : différence entre hiver-été : $0,12$ gC/m²/h ; $P < 0,01$, différence entre printemps-été : $0,11$ gC/m²/h ; $P < 0,01$ et différence entre automne-été : $0,15$ gC/m²/h ; $P < 0,01$). En revanche, les captations moyennes de carbone en hiver, au printemps et en automne n'étaient pas significativement différentes entre elles ($P > 0,05$).

Concernant les flux de CR, seule les mesures des trois répliquas de l'été ont permis d'obtenir des valeurs d'émission de carbone, donnant une moyenne de $0,056 (\pm 0,016)$ gC/m²/h (données non montrées).

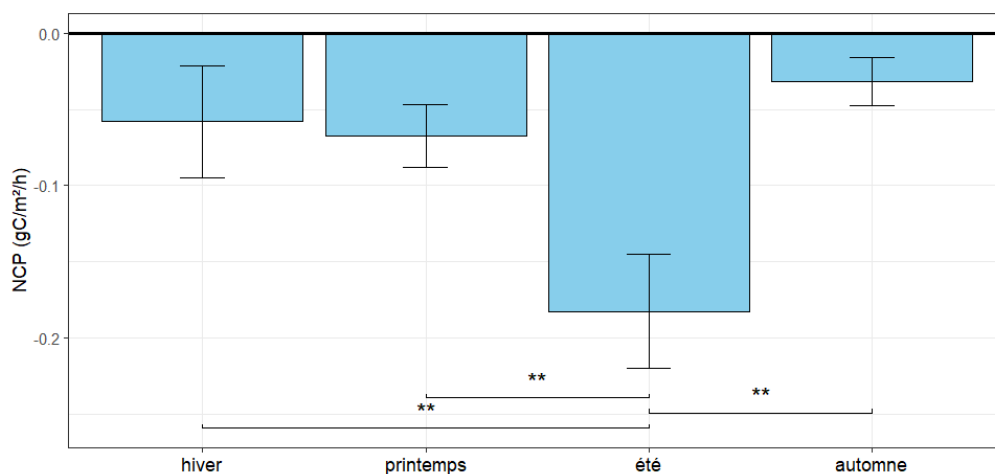


Figure 5 : Histogramme présentant la captation de carbone moyenne saisonnière (moyenne \pm écart-type) sur la vasière. Les barres verticales représentent les écart-types. La significativité est donnée par les étoiles : * : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$.

Biomasses de carbone par saison, selon les compartiments biologiques

MPB. La biomasse de carbone du MPB était minimale en hiver ($11,2 \pm 1,9$ gC/m²) et maximale en été ($35,6 \pm 4,2$ gC/m²) (Figure 6). L'effet des saisons sur la biomasse de carbone du MPB était significatif (test de Kruskal-Wallis : $H = 9,4$; ddl = 3 ; $P < 0,05$), mais seules les moyennes de biomasse de carbone entre l'été et l'hiver étaient significativement différentes (test post-hoc de Dunn avec correction de Bonferroni : $P < 0,05$).

Procaryotes hétérotrophes. La biomasse de carbone des procaryotes hétérotrophes surpassait celle du MPB à chaque saison, sauf en automne, et était la plus forte mesurée dans cette étude (Figure 6). Elle était également maximale en été ($160,4 \pm 15,8$ gC/m²), mais minimale en automne ($18,7 \pm 2,5$ gC/m²). L'effet des saisons sur la biomasse de carbone des procaryotes hétérotrophes était également significatif (test de Kruskal-Wallis : $H = 10,4$; ddl = 3 ; $P < 0,05$), mais seules les moyennes de biomasse de carbone entre l'été et l'automne étaient significativement différentes (test post-hoc de Dunn avec correction de Bonferroni : $P < 0,05$).

Macrofaune. La biomasse de carbone de la macrofaune était la plus faible mesurée dans cette étude (Figure 6). La biomasse de carbone de la macrofaune était maximale en été ($0,24 \pm 0,53$ gC/m²) et minimale au printemps ($0,0087 \pm 0,0035$ gC/m²). Cependant, l'effet des saisons sur la biomasse de carbone de la macrofaune n'était pas significatif (test de Kruskal-Wallis : ($P > 0,05$), montrant une grande variabilité entre les répliques.

Méiofaune. La biomasse de carbone de la méiofaune était maximale en été ($1,7 \pm 1,7$ gC/m²) et minimale en hiver ($0,76 \pm 1,0$ gC/m²) (Figure 6). Cependant, l'effet des saisons sur la biomasse de carbone de la méiofaune n'était pas non plus significatif (test de Kruskal-Wallis : ($P > 0,05$), montrant également une grande variabilité entre les répliques.

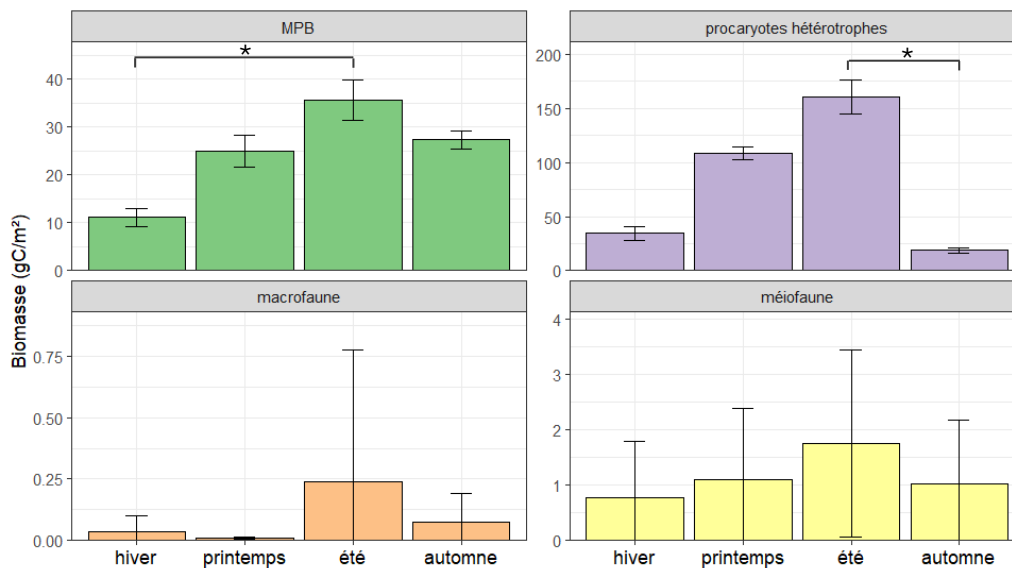


Figure 6 : Histogrammes présentant les biomasses moyennes saisonnières de carbone par compartiment (moyenne \pm écart-type) dans la vasière.

Les barres verticales représentent les écart-types. La significativité est donnée par les étoiles : * : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$.

Facteurs contrôlant les flux de carbone par saison

Remarque sur l'interprétation des résultats. Les flux de production nette de carbone (NCP et GCP) sont exprimés en valeurs négatives dans notre jeu de données, une valeur plus négative indiquant une captation plus forte de carbone par le système. Par conséquent, bien que dans l'ACP et la matrice de corrélation, des variables soient négativement corrélées aux flux de NCP ou GCP, cela reflète au contraire une relation positivement écologique, bien qu'inversée numériquement.

Une Analyse en Composantes Principales (ACP) a permis d'explorer les variations saisonnières des différents compartiments, de la captation de carbone (NCP) et des facteurs environnementaux (Figure 7 (a)). Les deux premières dimensions de l'ACP expliquaient 78,2% de la variance totale (Dimension 1 = 55,8% portés par les biomasses de carbone des procaryotes hétérotrophes, du MPB, de la méiofaune, la température et les flux de NCP ; Dimension 2 = 22,4% portés par la luminosité (PAR)).

Les observations, regroupées par saison, ont permis d'identifier les variables ayant les plus fortes influences à chaque saison (Figure 7 (a)). La biomasse en carbone des procaryotes hétérotrophes et la luminosité étaient corrélées positivement à des captations de carbone plus importantes, typiquement au printemps et en été selon les directions des flèches. Les biomasses de carbone de la macrofaune, de la méiofaune, du MPB et la température étaient corrélées positivement vers les observations d'été, à l'opposé des observations hivernales.

Cette analyse a été complétée avec une matrice de corrélation de Spearman, montrant les corrélations significatives entre les variables (Figure 7 (b)). Une captation de carbone plus importante était positivement corrélée à la biomasse de carbone des procaryotes hétérotrophes ($\rho = -0,96$; $P < 0,001$) et à la luminosité ($\rho = -0,82$; $P < 0,05$). Concernant les biomasses de carbone, celle du MPB était positivement corrélée à celle de la méiofaune ($\rho = 0,86$; $P < 0,05$) et à la température ($\rho = 0,93$; $P < 0,01$). La biomasse de carbone des procaryotes hétérotrophes était quant à elle positivement corrélée à la luminosité ($\rho = 0,86$; $P < 0,05$).

Enfin, une autre matrice de corrélation de Spearman (non représentée ici), considérant seulement les observations ayant des mesures d'émissions de carbone (flux de CR), a montré que l'émission de carbone était positivement corrélée à la biomasse de carbone des procaryotes hétérotrophes ($\rho = 0,78$; $P < 0,05$), et à la captation de carbone ($\rho = -0,78$; $P < 0,05$). De plus, plus les flux de GCP étaient négatifs (donc importants), plus la biomasse des procaryotes hétérotrophes ($\rho = -1,0$; $P < 0,001$) était élevée.

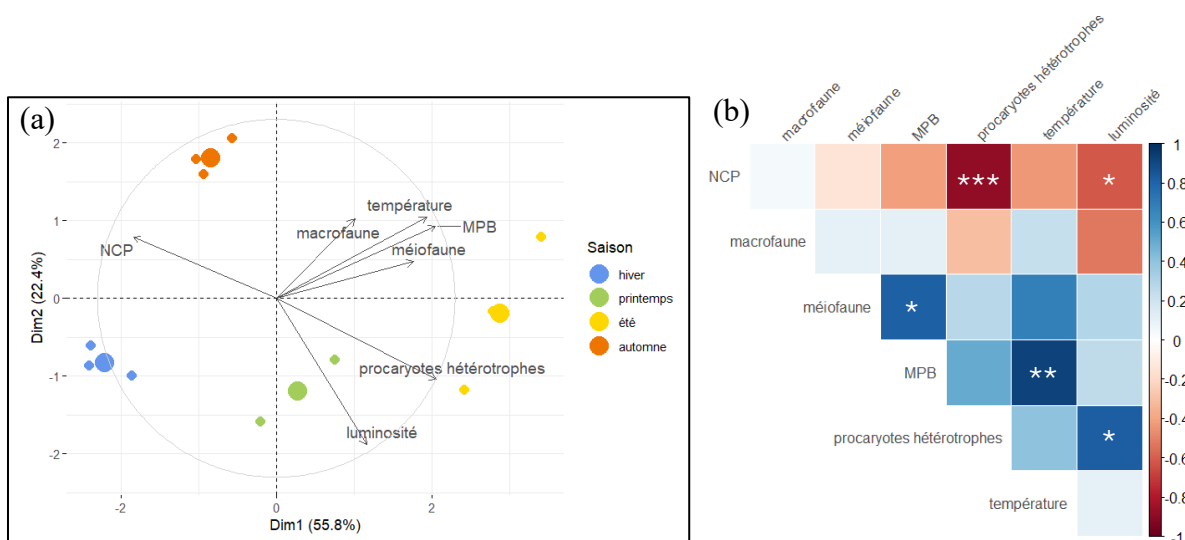


Figure 7 : Analyse en Composantes Principales (a) et matrice de corrélations de Spearman (b) entre les flux de NCP, les biomasses de carbone des différents compartiments et des conditions de luminosité et de température.

(a) Les cloches réalisées à chaque saison sont représentées par les points colorés : les gros points représentent le barycentre de la saison. (b) L'échelle de couleurs indique la corrélation : le bleu indique une corrélation positive, le rouge indique une corrélation négative. La significativité est donnée par les étoiles :

* : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$.

Discussion

Les résultats principaux de cette étude sont résumés dans la Figure 8 sous forme de schémas conceptuels.

Variation saisonnière des flux de carbone

Cette étude a montré que la captation de carbone était relativement constante tout au long de l'année, à l'exception de l'été où un pic de captation (0,18 gC/m²/h, valeur absolue) a été observé (Figure 5, Figure 8). Le reste de l'année, les flux variaient entre 0,032 et 0,068 gC/m²/h. L'émission de carbone en été était de 0,056 gC/m²/h, permettant de calculer une production brute estivale de 0,236 gC/m²/h. Cela indique que la vasière agissait comme un important puit de carbone en été.

Ces valeurs étaient comparables à celles rapportées dans la littérature, dont les mesures de flux ont été également réalisées par la méthode des chambres statiques sur vasières intertidales (Hubas et al., 2006 ; Migné et al., 2016), sauf en été où notre moyenne était bien plus élevée. Les flux de GCP et CR estivaux étaient supérieures aux valeurs classiques (Hubas et al., 2006 ; Migné et al., 2009 ; Migné et al., 2016 ; Spilmont et al., 2006), mais d'autres études confirmaient que de telles valeurs étaient possibles (jusqu'à 122 mgC/m²/h ; Spilmont et al., 2006). Ceci suggère que la vasière de la Baie de l'Aiguillon était particulièrement productive en été. Contrairement à d'autres sites où la production maximale était printanière (Savelli et al., 2018), elle était ici estivale, probablement en lien avec une faible pression de broutage observée durant cette saison : en effet, la biomasse de *P. ulvae* était très faible et très peu de traces de broutage par des mulets (*Mugil cephalus*) avaient été constatées sur le site en été (Reveillac, comm. pers.).

Facteurs influençant les flux de carbone

L'étude n'a pas montré de corrélation directe entre la biomasse du MPB et les flux de carbone, ce qui est un résultat étonnant (Figure 7 (a) et (b), Figure 8). En effet, le MPB est le producteur primaire principal sur la vasière, donc nous nous attendions à voir une corrélation positive entre la biomasse en carbone du MPB et la captation de carbone (MacIntyre et al., 1996). Cependant, une corrélation positive entre la biomasse du MPB et la température suggère que la productivité primaire était favorisée par des conditions estivales. Luminosité et température pourraient donc expliquer les pics de biomasse du MPB. Ces valeurs restaient cohérentes avec la littérature (Colijn & De Jonge, 1984 ; Hargrave et al., 1983 ; Spilmont et al., 2006).

La biomasse des procaryotes hétérotrophes était positivement corrélée à tous les flux de carbone. Concernant la captation de carbone, cette relation improbable semblerait plutôt liée à une co-corrélation entre la luminosité, la biomasse de procaryotes hétérotrophes et la captation de carbone : la luminosité influence la captation de carbone, ainsi qu'une température plus importante, corrélée à une biomasse en MPB plus élevée. Le lien entre les biomasses de MPB

et de procaryotes hétérotrophes s'expliqueraient par la production de substances polymériques extracellulaires (EPS) par le MPB, et recyclé rapidement par les procaryotes (Cammen & Walker, 1986 ; Taylor et al., 2013). Les procaryotes, très abondants, expliquaient une grande partie de la respiration communautaire, entre 60 et 88% (Hubas et al., 2006 ; Smith, 1973).

Biomasses en carbone des différents compartiments de la communauté benthique

Les biomasses de la macrofaune et de la méiofaune montraient une grande variabilité entre les répliques (Figure 6). Une corrélation positive entre biomasses de la méiofaune et du MPB illustre le lien trophique attendu (van der Heijden et al., 2019).

Les procaryotes dominaient largement en biomasse toute l'année (18,7 à 160,4 gC/m²), mais ces valeurs étaient largement supérieures à la littérature (Cammen & Walker, 1986 ; Hubas et al., 2006), probablement car les prélèvements incluaient une profondeur de 25 cm (contre 1-5 cm dans les autres études). Une telle profondeur pouvait surestimer leur rôle dans les flux atmosphériques.

Retour sur la méthodologie des mesures de flux de carbone

Durant les mesures *in situ* sur la vase avec les chambres statiques, seulement quatre valeurs d'émission de carbone (flux de CR) ont été obtenues : trois durant l'été et une durant l'hiver. Pour les autres répliques, des valeurs négatives avaient été obtenues, même à l'obscurité, ne permettant pas de mesurer une émission de carbone. En effet, les chambres statiques mesurent des flux de carbone sur de courtes périodes, rendant difficile l'acquisition de données de processus lent comme la mise en place de la respiration (Migné et al., 2002). De plus, des périodes d'activité photosynthétique peuvent être détectées en chambre statique sombre, juste après des mesures en chambre statique transparente comme ce fut le cas dans notre étude. Une durée de stabilisation plus longue aurait été idéale, sans excéder 20 minutes pour éviter les artefacts liés à la migration verticale du MPB (Guarini et al., 2000) ou aux changements de conditions environnementales (Migné et al., 2002). Par ailleurs, les chambres statiques mesurent les flux de carbone sur des zones restreintes, et ne prennent pas en compte l'hétérogénéité de tout l'habitat (Migné et al., 2002). L'utilisation de stations Eddy Covariance permettrait alors un suivi intégré et à long terme (Polsenaere et al., 2012 ; Mayen et al. 2024). Enfin, une estimation de la respiration potentielle de chaque compartiment pourrait être réalisée, en multipliant la biomasse du compartiment par le coefficient de la régression linéaire significative entre la biomasse et le flux de CR, évitant ainsi des mesures trop invasives (Hubas et al., 2006).

Les études *in situ* des mesures de flux de carbone sur les écosystèmes côtiers sont indispensables pour comprendre leur rôle dans la captation et la séquestration du carbone bleu. Cette étude exploratoire contribue à comprendre et détailler le rôle des vasières et de leur biodiversité autour du territoire de La Rochelle, dans le cadre du projet LRTZC, et met en lumière le besoin d'un suivi long terme et homogène de ces flux de carbone sur le territoire. Cette étude souligne aussi l'intérêt de développer une approche non invasive pour étudier la contribution de chaque compartiment benthique aux flux de carbone de l'habitat. Enfin, il pourrait être intéressant de réitérer cette étude sur un habitat mixte incluant le MPB avec un autre producteur primaire de type halophyte, comme sur le pré salé en arrière de la vasière dans la Baie de l'Aiguillon, pour étudier la contribution du MPB dans un tel milieu, ainsi que celle des autres compartiments.

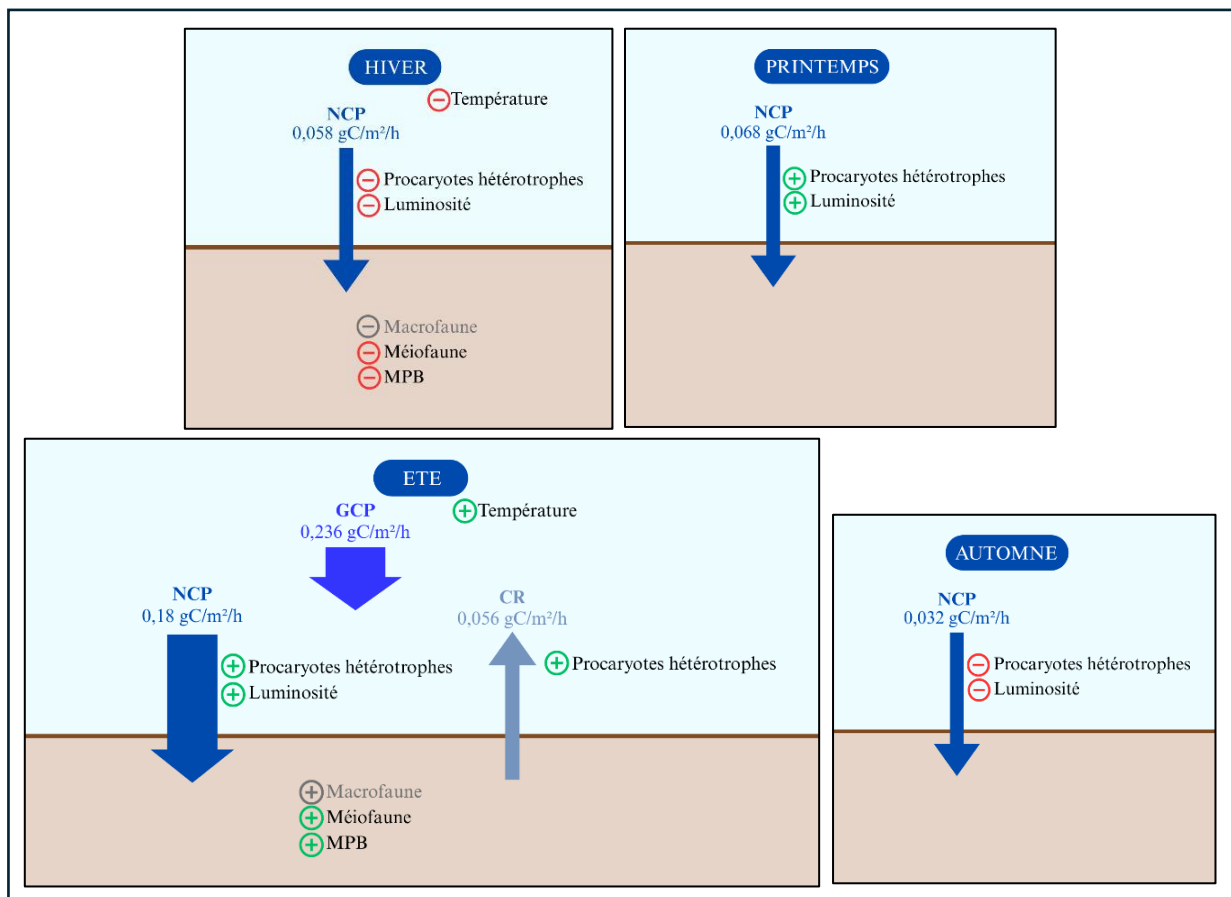


Figure 8 : Schémas conceptuels présentant les flux de carbone métaboliques saisonniers mesurés en 2023 sur la vasière de la Baie de l'Aiguillon et les facteurs d'influence identifiés dans l'étude.

Les signes « + » verts indiquent une corrélation positive ; les signes « - » rouges indiquent une corrélation négative ; les signes grisés indiquent une tendance mais non vérifiées.

Bibliographie

- Cammen LM, Walker JA (1986) The relationship between bacteria and micro-algae in the sediment of a Bay of Fundy mudflat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 22, 91–99.
- Cesbron F, Geslin E, Jorissen FJ, Delgard ML, Charrieau L, Deflandre B, Jézéquel D, Anschutz P, Metzger E (2016) Vertical distribution and respiration rates of benthic foraminifera: Contribution to aerobic remineralization in intertidal mudflats covered by *Zostera noltei* meadows. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 179, 23–38.
- Coignot E, Polsenaere P, Soletchnik P, Le Moine O, Souchu P, Joyeux E, Le Roy Y, Guéret JP, Froud L, Gallais R, Chourré E, Chaigneau L (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) – Rapport final. *Laboratoire Environnement Ressources des Pertuis Charentais, Ifremer*.
- Colijn F, De Jonge V (1984) Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard Estuary. *Mar Ecol Prog Ser*, 14, 185–196.
- De Jonge V (1980) Fluctuations in the Organic Carbon to Chlorophyll a Ratios for Estuarine Benthic Diatom Populations. *Mar Ecol Prog Ser*, 2, 345–353.
- Friedlingstein P, O'Sullivan M, Jones MW, Andrew RM, Hauck J, Landschützer P, Le Quéré C, Li H, Lujikx IT, Olsen A, *et al.* (2025) Global Carbon Budget 2024. *Earth Syst Sci Data*, 17, 965–1039.
- Gundersen K, Heldal M, Norland S, Purdie DA, Knap AH (2002) Elemental C, N, and P cell content of individual bacteria collected at the Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS) site. *Limnology & Oceanography*, 47, 1525–1530.
- Hargrave BT, Prouse NJ, Phillips GA, Neame PA (1983) Primary Production and Respiration in Pelagic and Benthic Communities at Two Intertidal Sites in the Upper Bay of Fundy. *Can J Fish Aquat Sci*, 40, 229–243.
- Hubas C, Davoult D, Cariou T, Artigas L (2006) Factors controlling benthic metabolism during low tide along a granulometric gradient in an intertidal bay (Roscoff Aber Bay, France). *Mar Ecol Prog Ser*, 316, 53–68.
- Intergovernmental Panel On Climate Change (IPCC) (2023) *Climate Change 2022 – Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, First Edition*. Cambridge University Press.
- Koedooder C, Stock W, Willems A, Mangelinckx S, De Troch M, Vyverman W, Sabbe K (2019) Diatom-Bacteria Interactions Modulate the Composition and Productivity of Benthic Diatom Biofilms. *Front Microbiol*, 10, 1255.
- Lavergne C, Beaugéard L, Dupuy C, Courties C, Agogué H (2014) An efficient and rapid method for the enumeration of heterotrophic prokaryotes in coastal sediments by flow cytometry. *Journal of Microbiological Methods*, 105, 31–38.

- Lorenzen CJ (1967) Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: spectrophotometric equations. *Limnology & Oceanography*, 12, 343–346.
- Lotze HK, Lenihan HS, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke RG, Kay MC, Kidwell SM, Kirby MX, Peterson CH, Jackson JBC (2006) Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas. *Science*, 312, 1806–1809.
- Lovelock CE, Reef R (2020) Variable Impacts of Climate Change on Blue Carbon. *One Earth*, 3, 195–211.
- MacIntyre HL, Geider RJ, Miller DC (1996) Microphytobenthos: The Ecological Role of the “Secret Garden” of Unvegetated, Shallow-Water Marine Habitats. I. Distribution, Abundance and Primary Production. *Estuaries*, 19, 186–201.
- Mandal A, Dutta A, Das R, Mukherjee J (2021) Role of intertidal microbial communities in carbon dioxide sequestration and pollutant removal: A review. *Marine Pollution Bulletin*, 170, 112626.
- Mayen J, Polsenaere P, Lamaud É, Arnaud M, Kostyrka P, Bonnefond J-M, Geairon P, Gernigon J, Chassagne R, Lacoue-Labarthe T, *et al.* (2024) Atmospheric CO₂ exchanges measured by eddy covariance over a temperate salt marsh and influence of environmental controlling factors. *Biogeosciences*, 21, 993–1016.
- McLeod E, Chmura GL, Bouillon S, Salm R, Björk M, Duarte CM, Lovelock CE, Schlesinger WH, Silliman BR (2011) A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂. *Frontiers in Ecol & Environ*, 9, 552–560.SS
- Migné A, Davoult D, Spilmont N, Menu D, Boucher G, Gattuso J-P, Rybarczyk H (2002) A closed-chamber CO₂ flux method for estimating intertidal primary production and respiration under emersed conditions. *Marine Biology*, 140, 865–869.
- Migné A, Davoult D, Spilmont N, Ouisse V, Boucher G (2016) Spatial and temporal variability of CO₂ fluxes at the sediment–air interface in a tidal flat of a temperate lagoon (Arcachon Bay, France). *Journal of Sea Research*, 109, 13–19.
- Migné A, Spilmont N, Boucher G, Denis L, Hubas C, Janquin M-A, Rauch M, Davoult D (2009) Annual budget of benthic production in Mont Saint-Michel Bay considering cloudiness, microphytobenthos migration, and variability of respiration rates with tidal conditions. *Continental Shelf Research*, 29, 2280–2285.
- Palmerini P, Bianchi CN (1994) Biomass measurements and weight-to-weight conversion factors: a comparison of methods applied to the mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Marine Biology*, 120, 273–277.
- Pery C (2023) Dynamique des échanges de CO₂ atmosphérique à grande échelle en limite pré salé - vasière d’une baie intertidale tempérée. *Stage de Master 1, Université de La Rochelle*.

Pery C (2024) Atmospheric CO₂ exchanges dynamics over a temperate tidal marsh. *Stage de Master 2, Université de La Rochelle*.

Polsenaere P, Lamaud E, Lafon V, Bonnefond J-M, Bretel P, Delille B, Deborde J, Loustau D, Abril G (2012) Spatial and temporal CO₂ exchanges measured by Eddy Covariance over a temperate intertidal flat and their relationships to net ecosystem production. *Biogeosciences*, 9, 249–268.

Savelli R, Dupuy C, Barillé L, Lerouxel A, Guizien K, Philippe A, Bocher P, Polsenaere P, Le Fouest V (2018) On biotic and abiotic drivers of the microphytobenthos seasonal cycle in a temperate intertidal mudflat: a modelling study. *Biogeosciences*, 15, 7243–7271.

Serôdio J, Marques Da Silva J, Catarino F (1997) Nondestructive tracing of migratory rhythms of intertidal benthic microalgae using *in vivo* chlorophyll *a* fluorescence. *Journal of Phycology*, 33, 542–553.

Smith KL (1973) Respiration of a Sublittoral Community. *Ecology*, 54, 1065–1075.

Spilmont N, Davoult D, Migné A (2006) Benthic primary production during emersion: In situ measurements and potential primary production in the Seine Estuary (English Channel, France). *Marine Pollution Bulletin*, 53, 49–55.

Suwannasingha N, Kantavong A, Tunkijjanukij S, Aenglong C, Liu H-B, Klaypradit W (2022) Effect of calcination temperature on structure and characteristics of calcium oxide powder derived from marine shell waste. *Journal of Saudi Chemical Society*, 26, 101441.

Taylor JD, McKew BA, Kuhl A, McGenity TJ, Underwood GJC (2013) Microphytobenthic extracellular polymeric substances (EPS) in intertidal sediments fuel both generalist and specialist EPS-degrading bacteria. *Limnology & Oceanography*, 58, 1463–1480.

Underwood GJC, Kromkamp J (1999) Primary Production by Phytoplankton and Microphytobenthos in Estuaries. *Advances in Ecological Research*, 27, 93–153.

Van Der Heijden LH, Graeve M, Asmus R, Rzeznik-Orignac J, Niquil N, Bernier Q, Guillou G, Asmus H, Lebreton B (2019) Trophic importance of microphytobenthos and bacteria to meiofauna in soft-bottom intertidal habitats: A combined trophic marker approach. *Marine Environmental Research*, 149, 50–66.

Résumé

Cette étude s'inscrit dans le cadre du projet « La Rochelle Territoire Zéro Carbone », avec pour objectif d'évaluer le rôle des vasières intertidales dans la séquestration du carbone atmosphérique, en lien avec leur biodiversité. Des mesures saisonnières de flux de CO₂ ont été réalisées en 2023 dans la réserve naturelle nationale de la Baie de l'Aiguillon, à l'aide de chambres statiques. En parallèle, des prélèvements ont permis d'évaluer la biomasse en carbone de différents compartiments biologiques benthiques : microphytobenthos (MPB), procaryotes hétérotrophes, méiofaune et macrofaune. Ces biomasses ont été converties en gC/m² pour être comparées aux flux de carbone mesurés.

Les résultats montrent que la vasière agit comme un puit de carbone toute l'année, avec une captation maximale en été (-0,18 gC/m²/h). Cette forte productivité estivale est corrélée à une hausse de la luminosité, de la température et de la biomasse des procaryotes hétérotrophes. De manière inattendue, aucune corrélation directe n'a été observée entre MPB et captation de carbone, bien qu'une relation indirecte avec les conditions estivales semble exister. La biomasse des procaryotes s'est révélée dominante, mais probablement surestimée du fait de la profondeur des prélèvements.

Cette étude souligne le rôle écologique majeur des vasières dans le piégeage du carbone, et l'importance d'un suivi à long terme des flux et des stocks benthiques pour mieux comprendre leur contribution au carbone bleu. Elle met également en lumière l'intérêt de développer des méthodes non-invasives pour évaluer les contributions individuelles des compartiments benthiques.

Mots-clés : carbone bleu, vasière intertidale, microphytobenthos, procaryotes, communauté benthique, flux de carbone

The role of benthic biodiversity in carbon sequestration in intertidal mudflats: a study in the Baie de l'Aiguillon (France)

Abstract

This study is part of the “La Rochelle Territoire Zéro Carbone” project, with the aim of assessing the role of intertidal mudflats in sequestering atmospheric carbon, in conjunction with their biodiversity. Seasonal measurements of CO₂ fluxes were carried out in 2023 in the Baie de l'Aiguillon national natural reserve, using static chambers. At the same time, samples were taken to assess the carbon biomass of various benthic biological compartments: microphytobenthos (MPB), heterotrophic prokaryotes, meiofauna and macrofauna. These biomasses were converted into gC/m² for comparison with measured carbon fluxes.

The results show that the mudflat acts as a carbon sink all year round, with maximum uptake in summer (-0.18 gC/m²/h). This high summer productivity is correlated with increased light levels, temperature and biomass of heterotrophic prokaryotes. Unexpectedly, no direct correlation was observed between MPB and carbon uptake, although an indirect relationship with summer conditions seems to exist. Prokaryotic biomass was found to be dominant, but probably overestimated due to the depth of sampling.

This study highlights the major ecological role of mudflats in carbon sequestration, and the importance of long-term monitoring of benthic fluxes and stocks to better understand their contribution to blue carbon. It also highlights the importance of developing non-invasive methods for assessing the individual contributions of benthic compartments.

Key words: blue carbon, intertidal mudflat, microphytobenthos, prokaryotes, benthic community, carbon fluxes