

Centre d'Océanologie de Marseille
Université de la Méditerranée

DEMANDE D'HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES

**Bioturbation et biogéochimie des sédiments marins côtiers :
*cycle de l'azote et devenir de la matière organique***

par

Franck GILBERT

Chargé de Recherche au CNRS
Laboratoire d'Océanographie et de Biogéochimie
Marseille

Soutenue le 01 juillet 2003

Devant le jury composé de

Jean-Claude Bertrand	Professeur à l'Université de la Méditerranée	Examineur
Pierre Caumette	Professeur à l'Université Pau et des Pays de l'Adour	Rapporteur
Gaston Desrosiers	Professeur à l'Université du Québec à Rimouski (Québec, Canada) Rapporteur	
Christophe Rabouille	Chargé de Recherche au CEA (LSCE UMR 1572)	Examineur
Georges Stora	Directeur de Recherche au CNRS (LMGEM UMR 6117)	Rapporteur

Avant propos

La bioturbation est un phénomène ubiquiste présent dans tous les écosystèmes terrestres et aquatiques. Dans les fonds marins, l'activité de la faune benthique va intervenir sur les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des sédiments et jouer de ce fait un rôle majeur dans le fonctionnement de la couche limite benthique. En particulier, les mouvements de particules et de solutés au sein de la colonne sédimentaire provoqués par les organismes et la présence de galeries vont gouverner à la fois la répartition de la matière organique et sa transformation en contrôlant les activités métaboliques des peuplements bactériens aérobies et anaérobies. Actuellement, il est impossible de comprendre et prévoir l'évolution de la matière organique récente dans la colonne sédimentaire en faisant abstraction des processus de bioturbation. Cette réalité est confirmée par l'intégration de l'étude de ces processus dans de nombreux programmes nationaux et internationaux qui abordent le devenir de la matière organique. Dans ce cadre global, l'originalité de mes travaux repose sur la prise en compte des interactions macrofaune-bactéries-matière organique.

La première partie de mes travaux portait sur la mise en évidence, sur la base d'expérimentations au laboratoire et *in situ*, du rôle de la bioturbation sur l'expression de la dénitrification. Par la suite, je me suis intéressé à définir différents aspects des interactions entre les processus de bioturbation et bactériens intervenant dans le devenir de la matière organique :

- l'influence de la densité des structures biogènes sur le couplage nitrification-dénitrification ;
- l'effet des oscillations rédox sur l'expression des métabolismes du cycle de l'azote ;
- le rôle du transit digestif chez les Polychètes sur la transformation de la matière organique ;
- l'implication de la bioturbation, dans un mécanisme alternatif du cycle de l'azote, la nitrification anoxique, faisant intervenir le cycle du manganèse.

Mes travaux antérieurs et actuels ont permis de mettre en évidence des relations complexes existantes, dans les sédiments marins, entre le fonctionnement de deux compartiments benthiques fortement impliqués dans la transformation de la matière organique : la macrofaune et les bactéries. Les études que j'envisage de réaliser se situent dans le

prolongement de ces travaux et auront notamment pour objectifs de :

- réaliser une étude couplée du processus de bioturbation (remaniement sédimentaire et bio-irrigation) et de l'évolution spatio-temporelle de paramètres biogéochimiques (concentration en oxygène, pH, ammonium, ...) au niveau de l'interface eau-sédiment et des micro-environnements sédimentaires basée sur l'utilisation de méthodes optiques de quantification 2-D à haute résolution ;
- de déterminer l'implication des communautés bactériennes associées au macrobenthos dans la transformation de la matière organique et la composition de la communauté bactérienne des sédiments.

Ces études complémentaires s'appuieront sur l'analyse du milieu naturel et sur des approches expérimentales développées *in vitro* et *in situ* et ceci plus particulièrement dans des zones littorales et côtières méditerranéenne (Golfe de Fos, Etang de Thau) et atlantique (Skagerrak, Suède ; Estuaire du Saint Laurent, Canada ; Long Island Sound, USA).

La réalisation de ces travaux a été, est, et sera rendue possible par le réseau de collaborations que j'ai pu mettre en place regroupant des biologistes, géochimistes, microbiologistes et modélisateurs qui se retrouvent :

- au plan local, dans l'équipe "Diagenèse précoce dans les sédiments marins" du LOB et au sein du futur LMGEM;
- au plan national, notamment au sein du programme "Microbent" (ART1 du PNEC) ;
- au plan international, au travers de collaborations préalablement existantes avec le Canada, mais également initiées par moi-même avec les Etats-Unis et la Suède. J'ai par exemple bénéficié d'une mise à disposition de 12 mois (2000-2001) pour renforcer ma collaboration avec le Dr Hulth de l'Université de Göteborg. Je suis également impliqué dans deux projets européens (ECOSIMS et COBO) soumis dans le cadre du 6^{ème} PCRDT.

Mes travaux ont été financés et menés dans le cadre de divers programmes français et étrangers tels que le PNOC, GDR "HYCAR" (U 1123), PNEC, ATI (INSU), NSF (USA) et NFR (Suède).

Les résultats de mes travaux de recherche ont fait l'objet de 36 publications dont 20 de rang A, 5 de rang B et 11 autres publications (plus 9 rapports). Actuellement, 4 manuscrits sont soumis et 4 sont en préparation.

Les travaux auxquels j'ai participé ont été présentés dans 27 congrès et/ou ateliers de travail (dont 18 internationaux et 2 en tant que participant invité).

Dans le cadre de l'administration de la recherche et de l'animation scientifique, je participe depuis novembre 1999 au Conseil Scientifique du LOB et depuis 2001 au Conseil Scientifique du COM. En juin 2000, lors de l'ASLO Meeting - Aquatic Sciences: Research Across Boundaries" (Copenhague, Danemark), j'ai co-organisé et co-dirigé ("chairman") la Session Spéciale "Bioturbation". J'assure actuellement la coordination du thème "Bioturbation et archivage sédimentaire" au sein du programme de recherche Microbent (ART-1, PNEC) ainsi que celle du programme "ECOTOxicological Scaling in Marine Sediments (ECOSIMS) ", projet en cours dans le cadre de l'appel d'offre du 6^{ème} PCRD de l'Union Européenne.

SOMMAIRE

Avant-propos

Curriculum vitae	p. 9
Activités d'enseignement et d'encadrement	p. 10
Accueil de chercheurs	p. 12
Mobilité - Séjours à l'étranger	p. 12
Participation à des congrès	p. 13
Missions en mer (de plus de 3 jours)	p. 19
Formations effectuées	p. 19
Administration de la recherche	p. 20
Evaluation et arbitrage scientifiques	p. 20
Participation à des jurys	p. 21
Animation scientifique	p. 21
Financements	p. 23
Collaborations	p. 24
Liste des publications	p. 27
Activités de recherche	p. 35
Introduction : problématique scientifique	p. 35
Etude et quantification de la bioturbation	p. 39
Bioturbation et cycle de l'azote	p. 51
Bioturbation et devenir de la matière organique	p. 72
Conclusions générales	p. 81
Perspectives	p. 85
Références bibliographiques	p. 91
Annexes	p. 103

CURRICULUM VITAE

Etat civil

Franck GILBERT

Né le 08 janvier 1965 à Saint-Cloud (92)

Nationalité française

Service militaire effectué

Marié, 1 enfant

Chargé de Recherche au CNRS depuis 1997

Adresse personnelle :

Résidence Michelet de Lattre, Bat. A9,
Bd Maréchal Kœnig, 13009 Marseille

Adresse professionnelle :

Laboratoire d'Océanographie et de Biogéochimie (UMR 6535),
Campus de Luminy - Case 901, F-13288 Marseille Cedex 9

Tél. : 04 91 82 91 04

Fax : 04 91 82 65 48

Email: gilbert@com.univ-mrs.fr

Diplômes universitaires

1986 DEUG B Option Biochimie-Chimie (Montpellier II)

1987 Licence de Biochimie (Montpellier II)

1989 Maîtrise de Biochimie (MontpellierII)

1990 DEA d'Océanologie, Mention Bien (Aix-Marseille II)

1994 Doctorat de l'Université d'Aix-Marseille II - spécialité Océanologie, Mention Très
Honorable avec les Félicitations du Jury (Aix-Marseille II)

2003 Habilitation à Diriger des Recherches (COM - Université de la Méditerranée)

ACTIVITES D'ENSEIGNEMENT ET D'ENCADREMENT

Enseignement

- ▲ Interventions diverses dans le cadre des enseignements d'océanologie du Centre d'Océanologie de Marseille (Maîtrise et DEA) de 1992 à 1996.
- ▲ Séminaire dans le cadre du **Master d'Ecologie Marine** (Université du Québec à Rimouski, Canada) : Rôle de la bioturbation à l'interface eau-sédiment, 2 h en **1996**.
- ▲ **Travaux pratiques d'écologie microbienne et de biogéochimie en Maîtrise d'Océanologie** (Université de la Méditerranée) en collaboration avec J-C. Bertrand, V. Michotey et B. Becker, 80 h en **1996**, 46 h en **1997**.
- ▲ Conférence dans le cadre des enseignements en "**Benthic Marine Biogeochemistry**" (10 points, Göteborg University, Suède) : Bioturbation and nitrogen cycle, 10 h en **2000**.

Encadrement de stagiaires

Diplômes français

▲ **Doctorat**

- Sarah Caradec (co-encadrement avec Vincent Grossi). *Dégradation et préservation de la matière organique dans les sédiments marins côtiers : influence des phénomènes de bioperturbation (remaniement, oscillations redox)*. Doctorat de l'Université d'Aix-Marseille II, spécialité Sciences de l'Environnement Marin, **2000-2003**.
- Eric Duport (co-encadrement avec Georges Stora). *Quantification de la bioturbation dans les écosystèmes côtiers : caractérisation des groupes fonctionnels responsables du remaniement sédimentaire*. Doctorat de l'Université d'Aix-Marseille II, spécialité Sciences de l'Environnement Marin, **2001-2004**.

▲ DEA (Diplôme d'Etudes Approfondies)

- Michael Fuentes (co-encadrement avec Georges Stora). *Devenir des hydrocarbures anthropiques dans des sédiments marins côtiers. Incidence des processus de bioturbation induits par la macrofaune benthique*. DEA Sciences de l'Environnement Marin (Université de la Méditerranée - Centre d'Océanologie de Marseille), **1996**.
- Sarah Caradec (co-encadrement avec Vincent Grossi). *Diagenèse précoce dans les sédiments marins récents. Dégradation de lipides phytoplanctoniques et influence de la bioturbation*. DEA Sciences de l'Environnement Marin (Université de la Méditerranée - Centre d'Océanologie de Marseille), **2000**.
- Véronique Cornet-Barthaux (co-encadrement avec Philippe Cuny). *Rôle de la macrofaune bioturbatrice et de sa microflore intestinale sur l'évolution de la structure génétique des communautés bactériennes sédimentaires marines*. DEA Sciences de l'Environnement Marin (Université de la Méditerranée - Centre d'Océanologie de Marseille), **2003**.

▲ Ecoles d'ingénieurs

- Sarah Caradec (co-encadrement avec Vincent Grossi). *Rôle des processus de bioturbation sur l'enfouissement et le devenir (dégradation vs préservation) de composés lipidiques d'origine phytoplanctonique (e.g. hydrocarbures biogènes)*. Ecole d'Ingénieurs de chimie de Rennes, **1999**.

▲ Maîtrise

- David Dufour. *Impact d'un apport d'hydrocarbures sur la communauté macrobenthique et son activité de bioturbation (Golfe de Fos)*. Maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes (Université de Lille), **2000**.

▲ Licence

- Elodie Salmon. *Impact du remaniement sédimentaire (différents groupes fonctionnels) sur la répartition de la matière organique dans les sédiments*. Licence des Sciences de la Terre et de l'Univers (Marseille), **2002**.

▲ **Stages de courte durée** (6 semaines) faisant l'objet d'un rapport de stage

- Béatrice Brondino. *Activité biologique dans les sédiments marins*. BTS en Analyses Biologiques (Marseille), **1992**.
- Carole Couillault. *Mesure du remaniement sédimentaire induit par le macrobenthos*. BTS en Analyses Biologiques (Marseille), **1993**.

Diplômes étrangers

▲ **Master degree**

- Fredrik Larson (co-encadrement avec Stefan Hulth). *Effects of different oxygen conditions and density of bioturbating macrofauna on nutrient cycling in benthic sediment of the Swedish west coast*. Master in Marine Chemistry (Göteborg University, Suède), **2001**.

ACCUEIL DE CHERCHEURS

- Stefan Hulth (Ass. Prof., Analytical and marine Chemistry, Göteborg University, Suède). *Cartographie optique 2-D de sédiments de l'étang de Thau* -10 au 14 décembre **2001**.
- Robert C. Aller (Prof., Marine Sciences Research Centre, State University of New York, USA). *Bioturbation and N-cycle* – 1 février au 6 mars **2002**.

MOBILITE - SEJOURS A L'ETRANGER

▲ **Séjour post-doctoral de cinq mois (octobre 1996 - février 1997)** dans le laboratoire du Pr. G. Desrosiers (Département d'Océanographie, Université du Québec à Rimouski, **Canada**). Thème de recherche : *Ethologie alimentaire de l'espèce Nereis virens : conséquences sur le devenir de la matière organique (hydrocarbures) lors du transit intestinal.*

▲ **Séjour post-doctoral de cinq mois (mai - septembre 1997)** dans le laboratoire du Pr. R. C. Aller (Marine Sciences Research Center, State University of New York at Stony Brook, **Etats-Unis**). Thème de recherche : *Influence des oscillations redox induites par la macrofaune sur la reminéralisation de la matière organique.*

▲ **Séjour de 12 mois (septembre 2000- août 2001)** à la Göteborg University (**Suède**) dans le cadre d'une **mise à disposition pour stage recherche**. Collaboration avec le Dr. Stefan Hulth. Thèmes de recherche : (1) *Bioturbation et couplage des cycles du manganèse et de l'azote*, (2) *Développement d'un système optique de mesure de paramètres sédimentaires variés (concentration en O₂, pH, contaminants organiques, etc...) - Application à l'étude de l'influence des structures biogènes sur les cycles biogéochimiques.*

PARTICIPATION A DES CONGRES

(**en gras**, présence effective)

Nationaux

▲ Congrès France-JGOFS - 14 novembre **1991**- Paris

Poster : Approche de la Bioturbation sur la Marge Continentale (Gérino M., Stora G., Gontier G., Weber O., Gilbert F., Bourcier M. & J-P. Durbec).

- ▲ 10ème Congrès annuel de l'Association Professionnelle des Géologues et Géophysiciens du Québec - 16 au 18 avril **1997** - Rimouski, QC (Canada)

Communication : Importance des processus de bioturbation et de bio-irrigation induits par les annélides polychètes *Nereis virens* (Sars) et *Nereis diversicolor* (O.F. Müller) en zone intertidale (Desrosiers G., Stora G., Gagné J-P., Gilbert F., Deflandre B. & Bertrand J-C.).

- ▲ **2^{èmes} Journées d'Ecologie Fonctionnelle (JEF)** - 7 au 10 mars **2000** - La Londe-les-Maures.

Poster : Influence des Nereidae, organismes ingénieurs, sur le devenir de la matière organique dans la colonne sédimentaire (Gilbert F., Stora G., Desrosiers G., Gérino M., François F., Poggiale J-C. & Bertrand J-C.).

- ▲ **National Marine Sciences Meeting** – 24 au 26 Octobre **2000** - Tjärnö Laboratory of Marine Biology, Suède.

- ▲ Functional Groups: Concepts and Applications - 25 au 26 septembre **2000** - Montpellier

Communication : Functional groups: characterization and quantification of their incidence on the functioning of marine ecosystems (Stora G., Gilbert F., Poggiale J-C., François F., Gérino M. & Desrosiers G.)

- ▲ **3^{èmes} Journées d'Ecologie Fonctionnelle (JEF)** - 6 au 9 mars **2001** - La Londe-les-Maures

Communication : Impact des processus de bioturbation sur le devenir de biomarqueurs lipidiques sédimentaires (Caradec S., Grossi V., Gilbert F., Poggiale J-C., Bertrand J-C. & Stora G.)

Poster : Bioturbation : Détermination des Groupes Fonctionnels par la Modélisation et l'Expérimentation (François F., Stora G., Gérino M., Desrosiers G., Duchêne J-C., Gilbert F. & Poggiale J.C.)

- ▲ **Ecole thématique CNRS-INRA " Le cycle de l'azote "** - 20 au 23 novembre **2001** – Carry-le-Rouet

- ▲ **4^{èmes} Journées d'Ecologie Fonctionnelle (JEF)** - 5 au 8 mars **2002** - Gourdon

Communication : Les groupes fonctionnels de macro-invertébrés dans les sédiments marins et d'eau douce: concept, identification et approche par la bioturbation. (François-Carcaillet F., Gérino M., Stora G., Gilbert F., Poggiale J-C. & Mermillot-Blondin F.)

Poster : Rôle de la diversité des invertébrés sur le fonctionnement biogéochimique de l'interface sédimentaire eau libre-eau interstitielle des cours d'eau (Mermillot-Blondin F., Gérino M., Degrange V., Gaudet J-P., Lensi R., Poggiale J-C., Auger P., François-Carcaillet F., Gilbert F., Stora G. & Creuzé des Châtelliers M.)

▲ **Workshop " Microbent – Etang de Thau "** - 9 au 10 juillet **2002** – Gif sur Yvette

Communication : Cycle de l'azote et bioturbation dans l'étang de Thau : Présentation de méthodes et résultats préliminaires. (Duport E., Gilbert F., Hulth S., Stora G. & Strömberg N.)

Internationaux

▲ **Journées Internationales du GABIM** (Groupement pour l'Avancement de la Biochimie Marine) - 14 au 16 novembre **1990** - Villefranche-sur-Mer

Communication : Mise au Point de Tests Ecotoxicologiques sur les Algues Unicellulaires (Galgani F., Gilbert F. & Cadiou Y.)

▲ **First SETAC World Congress** "Ecotoxicology and Environmental Chemistry - A Global Perspective" - 28 au 31 mars **1993** - Lisbonne (Portugal)

Poster : The Fate of Petroleum Hydrocarbons in *Nereis diversicolor* Burrows (Gilbert F.)

▲ Zone Côtière Canada '96. Deuxième Conférence Internationale "Les zones côtières : gestion intégrée et développement durable" - 11 au 17 août **1996** - Rimouski, QC (Canada)

Communication : Processus de bioturbation induits par le polychète *Nereis diversicolor* (O.F. Müller) : leurs conséquences sur le devenir de la matière organique et les échanges à l'interface eau-sédiment (Stora G., Gilbert F., Gerino M., Desrosiers G., Olivier M. & Bertrand J-C.).

Poster: Ethologie alimentaire chez les Polychètes néréidiens, *Nereis virens* (Sars) et *Nereis diversicolor* (O.F. Müller) : implication dans les processus de transfert et d'enfouissement

de la matière organique particulaire (Olivier M., Desrosiers G., Caron A., Retière C., Gilbert F. & Stora G.).

- ▲ 5th International Symposium on Model Estuaries. New Approaches to Estuarine Chemistry - 25 au 28 mai **1997** - Rimouski, QC (Canada)

Poster : Investigation of the uptake of aliphatic hydrocarbons by the intertidal polychaete *Nereis virens* (Sars) and their fate through the digestive process in coastal environment (Gilbert F., Desrosiers G., Gagné J-P., Stora G., Deflandre B. & Bertrand J-C.).

- ▲ **'98 International AGU Meeting - Ocean Sciences** - 9 au 13 février **1998** - San Diego, CA (USA)

Communication : Anoxic nitrification and coupled nitrification-denitrification in anoxic marine sediments (Hulth S., Aller R. C. & Gilbert F.).

- ▲ **Organism-sediment Interactions (OSI) Symposium** - 22 au 25 octobre **1998** - Georgetown, SC (USA)

Poster : Influence of an hydrocarbon pulse input on the bioturbation potentialities of a Mediterranean macrobenthic assemblage (Stora G., Francois F., Gilbert F., Ledréau Y., Poggiale J-C., Desrosiers G. & Bertrand J-C.)

Poster : Hydrocarbon influence on denitrification in bioturbated Mediterranean coastal sediments (Gilbert F., Stora G., Bonin P. & Bertrand J-C.)

- ▲ **Gordon Research Conference in Chemical Oceanography** - 8 au 13 août **1999** - Meriden, NH (USA)

Poster : Bioturbation and modeling: The LOB approach. (Gilbert F., François F., Stora G. & Poggiale J-C.)

- ▲ **ASLO Meeting - Aquatic Sciences: Research Across Boundaries** - 5 au 9 juin **2000** - Copenhagen (Danemark)

Co-organisateur et "chairman" de la Session Spéciale "Bioturbation"

Tutorial : Something seems to be wrong in your sediment data: bioturbation struck again ! (Stora G., Gilbert F.)

Communication : A simulation experiment on the influence of biogenic irrigation intensity on benthic nitrification and denitrification (Gilbert F., Hulth S. & Aller R. C.)

Poster : Impact of bioturbation on sedimentary lipid biomarkers in experimental marine sediment systems: preliminary results (Gilbert F., Grossi V. & Caradec S.)

Poster : Denitrifiers and nitrate ammonifiers out compete for nitrate in marine sediments (Bonin P., Michotey V. & Gilbert F.)

Poster : Long term influence of hydrocarbons on the bioturbation potentialities of a Mediterranean macrobenthic assemblage (Stora G., Gilbert F., Massias D., Doumenq P., Poggiale J-C., Desrosiers, G., Ré C. & Bertrand J-C.)

▲ **Workshop on denitrification** - University of Aarhus – 15 au 16 novembre **2000** – Silkeborg (Danemark)

Participant invité

Communication : Redox oscillations in marine sediments: Effects on nitrogen mineralization pathways. Preliminary results (Gilbert F., Hulth S., Grossi V., Poggiale J-C. & Aller R.C.)

▲ 21st American Chemical Society (ACS) National Meeting - 1 au 5 avril **2001** - San Diego (USA).

Communication : Fate and reactivity of sedimentary lipid biomarkers in bioturbated Mediterranean coastal sediments: A laboratory approach (Grossi V., Caradec S. & Gilbert F.)

▲ Seventh International Polychaete Conference - 2 au 6 juillet **2001** - Reykjavik (Islande).

Poster : Sediment-reworking processes induced by *Nereis virens* (Sars) : Combined influence of temperature and hydrocarbons. (Ouellette D., Desrosiers G., Gagné J-P., Gilbert F., Poggiale J-C., Stora G. & Blier P.)

Poster : Fate of hydrocarbons as ingested by the polychaete *Nereis Virens* (Sars) and *Nereis diversicolor* (O.F. Müller) (Gilbert F., Stora G., Desrosiers G., Deflandre B., Poggiale J-C., Hulth S., Bertrand J-C. & Gagné J-P.)

▲ Gordon Research Conference in Chemical Oceanography - 12 au 17 août **2001** - Tilton, NH (USA)

Communication : Nitrogen transformations in marine sedimentary environments - alternative pathways of anoxic oxidations. (Hulth S., Aller R.C., Thamdrup B., Dalsgaard T & Gilbert F.)

- ▲ 20th International Meeting in Organic Geochemistry - 10 au 14 septembre **2001** - Nancy (France).

Poster : Burial and reactivity of sedimentary microalgal lipid in bioturbated Mediterranean coastal sediments. (Grossi V., Caradec S., Gilbert F. & Stora G.)

- ▲ **Benthic Dynamics: *In situ* Surveillance of the Sediment-Water Interface** – 25 au 29 mars **2002** - Aberdeen (Royaume Uni).

Communication : Two-D optical quantification of high-speed sediment bio-reworking by *Amphiura filiformis*. (Gilbert F., Hulth S., Strömberg N., Ringdahl K. & Poggiale J-C.)

Communication : Use of axial tomography to follow the temporal changes of benthic communities in an unstable sedimentary environment. (Michaud E., Desrosiers G., Long B., de Montety L., Cremer J-F., Pelletier E., Locat J., Gilbert F. & Stora, G.)

- ▲ 12th Annual VM Goldschmidt Conference – 18 au 23 août **2002** - Davos (Suisse).

Communication : Influence of redox oscillation on the reactivity of microalgal fatty acids in marine sediments. (Caradec S., Grossi V., Gilbert F., Guigue C. & Goutx M.)

- ▲ EGS-AGU-EUG , Joint Assembly - 06 au 11 Avril **2003** – Nice (France).

Poster : Sediment dynamic at the water-sediment interface of the Thau Lagoon (S. France) from seasonal to century time scales using radiogenic and comogenic nuclides. (Jouanneau J-M., Schmidt S., Weber O., Lecroart P., Radakovitch O., Gilbert F. & Jezequel D.)

- ▲ **Workshop on Alternative pathways of N transformations and the removal of N from shallow water sediment systems** – University of Göteborg – 1 au 4 mars **2003** – Fiskebäckskil (Suède)

Participant invité

Communication : Complex reaction webs during OM mineralization : the role of bioturbators (Gilbert F., Hulth S. & Aller R.C.)

- ▲ 21st International Meeting in Organic Geochemistry - 8 au 12 septembre **2003** - Cracovie (Pologne).

Poster : Influence of macrobenthic functionality on hydrocarbon redistribution in marine sediments (Caradec S., Gilbert F., Grossi V., Hulth S. & Stora G.)

MISSIONS EN MER (de plus de 3 jours)

▲ **1990 (28 mai - 2 juin)**

Mission "SUBIO 2" - Baie de Seine, France - N/O Gwen Drez : *Mesures d'activités enzymatiques (AchE, EROD) chez les poissons. Application à la surveillance du milieu.*

▲ **1994 (18 - 23 août)**

Mission "ECOCOT 1" - Golfe du Lion, France et Espagne - N/O Europe : *Etude du plateau continental - Macrobenthos et bioturbation.*

▲ **1997 (23 - 27 juin)**

Mission "OSCILL" - Long Island Sound, USA - R/V Onrust : *Bioturbation: Redox oscillations and organic matter remineralization.* **Chef de Mission.**

▲ **1997 (14-16 septembre)**

Mission "PECHINEY 2" - Canyon de la Cassidaigne, France - N/O Le Suroît : *Benthos profond.*

▲ **1999 (23-28 août)**

Mission "KMF III 99" - Skagerrak, Suède - R/V Arne Tiselius : *Bioturbation and manganese/nitrate cycle.*

▲ **2001 (14-18 mai)**

Mission "KMF X 01" - Skagerrak, Kattegat et Gullmars Fjord, Suède - R/V Arne Tiselius : *Bioturbation/nitrogen cycle : Classical and alternative pathways.*

FORMATIONS EFFECTUEES

- ▲ **Techniques d'analyse d'images pour la quantification en biologie.** Stage (4 jours) organisé du 07 au 10 octobre **2002** par la formation permanente du CNRS/INSERM Délégation Provence.
- ▲ **Les outils de la communication et du management.** Stage (18 jours) organisé de mars à décembre **2003** par la formation permanente du CNRS/ Délégation Provence.

ADMINISTRATION DE LA RECHERCHE

- ▲ **Membre du Conseil Scientifique et du Conseil d'Administration du Centre d'Océanologie de Marseille,** de 1991 à 1993.
- ▲ **Membre représentant du LOB à la Commission "Moyens à la mer, Véhicules et Instrumentation"** au sein du Centre d'Océanologie de Marseille, de 1997 à 2000.
- ▲ **Membre du Conseil Scientifique du LOB** (nov 1999- août 2000 ; sep 2001-déc 2003).
- ▲ **Membre du Conseil Scientifique du COM,** depuis sept 2001.

EVALUATION ET ARBITRAGE SCIENTIFIQUES

▲ Programmes scientifiques

- National Science Foundation (NSF, USA)
- Commission Spécialisée Océan Atmosphère (CSOA, INSU)

▲ Manuscrits

- Journal of Experimental Marine Biology and Ecology
- Marine Ecology Progress Series

- PSZN I: Marine Ecology
- Acta Oecologica
- Hydrobiologia
- Canadian Journal of Earth Sciences
- FEMS Microbiology Ecology

PARTICIPATION A DES JURYS

▲ **Maîtrise/Master**

- Examineur externe du mémoire de Julie Deschênes (**Maîtrise en Océanographie**, Université du Québec à Rimouski, Canada, **2000**): *Etude de variations saisonnières du budget comportemental et de l'utilisation de la matière organique chez le polychète Nereis virens (Sars)*.

▲ **Thèse de Doctorat/PhD**

- Membre du jury de thèse de Kerstin Magnusson (**PhD in Marine Zoology**, Göteborg University, Suède, **2001**): *Fate and effect of organic pollutants in marine fauna and sediments*.

ANIMATION SCIENTIFIQUE

▲ Animations professionnelles

- **Animateur du Thème Bioturbation** au sein du **LOB**, depuis novembre **1999**.
- **Co-organisateur et "chairman" de la Session Spéciale "Bioturbation" lors de "ASLO Meeting - Aquatic Sciences: Research Across Boundaries" - 5 au 9 juin 2000 - Copenhagen (Danemark)**

- **Membre du comité d'organisation des 3^{èmes} Journées d'Ecologie Fonctionnelle 2001 (JEF)** - 7 au 9 mars 2001 - La Londe-les-Maures
- **Président fondateur de l'association "Nereis Park" (2002). Gestionnaire du site internet et du forum de discussion sur la bioturbation** du "Nereis Park".
- **Coordinateur du thème "Bioturbation et archivage sédimentaire"** (représenté par 13 personnes et 8 laboratoires) au sein du programme de recherche **MICROBENT "Processus biogéochimiques à l'interface eau-sédiment en milieu eutrophe"** dans le cadre de l' **ART-1 du PNEC (2001-2002)**.
- **Coordinateur du Projet Intégré "ECOTOXICOLOGICAL Scaling in Marine Sediments (ECOSIMS) "** (représenté par 9 laboratoires et une PME) soumis dans le cadre de l'appel d'offre du **6^{ème} PCRD** de l'Union Européenne.
- **Co-responsable de l'Axe Transverse** au sein du projet de création du **"Laboratoire de Microbiologie, de Géochimie et d'Ecologie Marine"**.

▲ Animations grand public

- Réalisation et animation du stand du Centre d'Océanologie de Marseille lors du salon "Météorama 1993" - Parc Chanot - Marseille (janvier 1993).
- Animation des journées Portes Ouvertes à bord du N/O TETHYS II - Marseille (octobre 1993).
- Animation du stand du Centre d'Océanologie de Marseille "De la bactérie à l'image satellitaire" lors de "La Science en fête" - Hôtel du Département - Marseille (mai 1994).
- Présentation de l'expérimentation *in situ* "Bioturbation et devenir de la matière organique" lors de l'émission Nautilus (FR3 Nice) sur la plongée scientifique au sein du Centre d'Océanographie de Marseille (janvier 1995).

- Animation du stand du Centre d'Océanologie de Marseille lors de l'opération "Science en fête" - Hotel du Département - Marseille (octobre 1995).
- Animation d'une conférence-débat "La vie dans les océans" dans le cadre des "Rencontres avec la Science" - CCSTI Provence-Méditerranée - Marseille (avril 1996).

FINANCEMENTS

▲ **Novembre 1990 - février 1994**

Bourse de **doctorat "MRT"** du **Ministère de la Recherche et de la Technologie**.

▲ **Octobre 1996 - septembre 1997**

Bourse de recherche **post-doctorale** de la **Société de Secours des Amis des Sciences**.

▲ **1999 - 2000**

Financement de **100 KF** attribué dans le cadre de l'**"Action Thématique Innovante 1998"** (ATI98) de l'INSU au projet présenté **en commun avec Vincent Grossi** (CR2, LOB) : *Rôle des oscillations rédox induites par les processus de bioturbation sur le devenir (dégradation vs préservation) de la matière organique sédimentaire.*

▲ **2000**

Financement de **10 KF** attribué dans le cadre de l'**Appel d'offres "Relations Extérieures"** du LOB au projet présenté **en commun avec Jean-Christophe Poggiale** (MC1, LOB) pour la mise en place d'une **collaboration avec le Southampton Oceanography Centre** (Boris A. Kelly-Gerreyn) : *Modélisation du rôle des oscillations rédox sur l'expression de métabolismes bactériens d'interface aérobie-anaérobie du cycle de l'azote.*

▲ **2000 - 2001**

Financement de **60 KSEK (couronne suédoise)** attribué par la **PREEM Environment Foundation** au projet présenté en **commun avec Stefan Hulth** (Université de Göteborg, Suède) : *Fate of organic contaminants in coastal marine sediments: effects of bioturbating and bioirrigating activities of benthic macrofauna.*

▲ **2001**

Financement de **15 KSEK (couronne suédoise)** attribué par la **Communauté Européenne** dans le cadre du **programme “Transnational Access to major Research Infrastructures”** (ARI) au projet présenté en **commun avec Georges Stora** : *Experimentation at the Kristineberg Marine Research Station: Bioturbation by macrobenthic functional group. Interactions, modeling and effects on sediment biogeochemistry.*

▲ **2001-2002**

Financement de **85 KF** dans le cadre du programme de **recherche MICROBENT “Processus biogéochimiques à l’interface eau-sédiment en milieu eutrophe” (ART-1 du PNEC)** pour le projet commun au LOB, Laboratoire Arago, AMK (Suède) : *Etude et modélisation des interactions bioturbation - cycle de l’azote dans l’Etang de Thau.*

▲ **2002**

Financement de **15 K€** attribué par la **Commission Spécialisée Océan Atmosphère (CSOA, INSU)** pour le projet : *Acquisition d’un système optique de mesure par fluorescence de profils 2-D dans les sédiments. Application à l’étude du rôle de la bioturbation dans la biogéochimie des sédiments.*

▲ **2002-2003**

Financement de **15 K€** dans le cadre du programme de **recherche MICROBENT “Processus biogéochimiques à l’interface eau-sédiment en milieu eutrophe” (ART-1 du PNEC)** pour le projet commun au LOB, Laboratoire Arago, AMK (Suède) : *Etude et modélisation des interactions bioturbation - cycle de l’azote dans l’Etang de Thau.*

COLLABORATIONS

Nationales

- ▲ Laboratoire Arago, Observatoire Océanologique de Banyuls-sur-mer, Université Pierre et Marie Curie - Dr Frédérique François-Carcaillet - *Groupes fonctionnels et bioturbation.*
- ▲ Centre d'Ecologie des Systèmes Aquatiques Continentaux, Université de Toulouse III - Dr Magali Gérino - *Groupes fonctionnels et bioturbation.*
- ▲ Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement (CNRS-CEA), Gif sur Yvette - Dr Christophe Rabouille - *Relations bioturbation - biogéochimie des sédiments.*

Internationales

- ▲ Analytical and Marine Chemistry, Göteborg University, **Suède** - Dr. Stefan Hulth - *Relations bioturbation - biogéochimie des sédiments. Développement de la quantification 2-D des paramètres sédimentaires.*
- ▲ Marine Sciences Research Center, State University of New York at Stony Brook, **USA** - Pr. Robert C. Aller - *Relations bioturbation - biogéochimie des sédiments*
- ▲ Département d'Océanographie, Université du Québec à Rimouski, **Canada** - Pr. Gaston Desrosiers - *Quantification des structures biogènes et bioturbation.*
- ▲ Department of Life Sciences and Chemistry, Roskilde University, **Danemark** - Dr. Gary T. Banta - *Relations bioturbation - biogéochimie des sédiments.*
- ▲ Department of Marine Ecology, Göteborg University, **Suède** - Pr. Rutger Rosenberg. *Groupes fonctionnels et bioturbation.*

LISTE DES PUBLICATIONS

Au total, 36 publications dont 20 de rang A, 5 de rang B et 11 autres publications (plus 9 rapports). Actuellement, 4 manuscrits sont soumis et 4 sont en préparation.

* : publications présentées en annexes

Rang A (recensées dans les "Current Contents")

- A1- Gilbert F., Galgani F. & Cadiou Y. (1992). Rapid assessment of metabolic activity in marine microalgae. Application for ecotoxicological tests and evaluation of water quality. **Marine Biology**, 112 : 199-205.
- A2- Galgani F., Cadiou Y. & Gilbert F. (1992). Simultaneous and iterative weighted regression. Analysis of toxicity tests using a microplate reader. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, 23 : 237-243.
- A3- Gilbert F., Rivet L. & Bertrand J-C. (1994). The *in vitro* influence of the burrowing polychaete *Nereis diversicolor* on the fate of petroleum hydrocarbons in marine sediments. **Chemosphere**, 29 : 1-12.
- A4- Gilbert F., Bonin P. & Stora G. (1995). Effect of bioturbation on denitrification in a marine sediment from the West Mediterranean littoral. **Hydrobiologia**, 304 : 49-58.
- A5*- Gilbert F., Stora G. & Bertrand J-C. (1996). *In situ* bioturbation and hydrocarbon fate in an experimental contaminated Mediterranean coastal ecosystem. **Chemosphere**, 33 : 1449-1458.
- A6- Ledréau, Y., Gilbert F., Doumenq P., Asia L., Bertrand J-C. & Mille G. (1997). The use of hopanes to track *in situ* variations in petroleum composition in surface sediments. **Chemosphere**, 34 : 1663-1672.
- A7- Gilbert F., Stora G., Bonin P., Ledréau Y., Mille G. & Bertrand J-C. (1997). Hydrocarbon influence on denitrification in bioturbated Mediterranean coastal sediments. **Hydrobiologia**, 345 : 67-77.
- A8- Gilbert F., Souchu P., Bianchi M. & Bonin P. (1997). Influence of shell-farming activities on nitrification, nitrate reduction to ammonium and denitrification at the

- water-sediment interface of the Thau lagoon. **Marine Ecology Progress Series**, 151 : 143-153.
- A9- Gilbert F., François F., Stora G. & Bertrand J-C. (1997). Inhibition de la dénitrification par les hydrocarbures dans les sédiments marins. Rôle de *Nereis diversicolor*. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Série III, Sciences de la Vie**, 320 : 819-824.
- A10- Gilbert F., Stora G., Desrosiers G., Gagné J-P., Deflandre B. & Bertrand J-C. (1998). Changes in aliphatic hydrocarbon tracer composition during the marine worm *Nereis virens* digestive process. Preliminary results. **Chemosphere**, 36 : 553-560.
- A11- Gilbert F., Stora G. & Bonin P. (1998). Influence of bioturbation on denitrification activity in Mediterranean coastal sediments: an *in situ* experimental approach. **Marine Ecology Progress Series**, 163 : 99-107.
- A12- François F., Dalègre K., Gilbert F. & Stora G. (1999). Variabilité spécifique à l'intérieur des groupes fonctionnels: étude du remaniement sédimentaire de deux bivalves Veneridae, *Ruditapes decussatus* et *Venerupis aurea*. **C. R. Acad. Sci. Sér. III, Sci. Vie/Life Sci.**, 322 : 339-345.
- A13- Hulth S., Aller R. C. & Gilbert F. (1999). Coupled anoxic nitrification/manganese reduction in marine sediments. **Geochimica and Cosmochimica Acta**, 63 : 49-66.
- A14- Stora G., Bourcier M., Arnoux A., Gérino M., Le Campion J., Gilbert F. & Durbec J-P. (1999). The deep sea macrobenthos on the continental slope of the north west Mediterranean sea: Quantitative approach. **Deep-Sea Research Part I**, 46 : 1339-1368.
- A15*- Gilbert F., Stora G., Desrosiers G., Deflandre B., Bertrand J-C., Poggiale, J-C. & Gagné J-P. (2001). Alteration and release of aliphatic compounds by the polychaete *Nereis virens* (Sars) experimentally fed with hydrocarbons. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 256 (2) : 199-213.
- A16- Gilbert F., Desrosiers G., Hulth S. & Stora G. (2001). Comparison between the *Nereis diversicolor* and *Nereis virens* marine worms in the transformation of ingested hydrocarbons. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, 81: 885-886.

- A17*- Gilbert F., Hulth S., Strömberg N., Ringdahl K. & Poggiale J.-C. (2003). 2-D optical quantification of particle reworking activities in surface marine sediments. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 285/286: 251-263.
- A18- Michaud E., Desrosiers G., Long B., de Montety L., Cremer J.-F., Pelletier E., Locat J., Gilbert F. & Stora, G. (2003). Use of axial tomography to follow the temporal changes of benthic communities in an unstable sedimentary environment. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 285/286: 265-282.
- A19*- Grossi V., Caradec S. & Gilbert F. (2003). Burial and reactivity of sedimentary microalgal lipids in bioturbated Mediterranean coastal sediments. **Marine Chemistry**, 81: 57- 69. Article sélectionné par le **Virtual Journal of Geobiology** (<http://earth.elsevier.com/geobiology>).
- A20*- Gilbert F., Hulth S. & Aller R.C. (2003). The influence of macrofaunal burrow spacing and diffusive scaling on sedimentary nitrification and denitrification: An experimental and model approach. **Journal of Marine Research**, 61: 101-125.

Rang A soumises

- A21'- Caradec S, Grossi V., Gilbert F., Guigue C. & Goutx M. Influence of various redox conditions on the degradation of microalgal triglycerides and fatty acids in marine sediments. **Organic Geochemistry**.
- A22'- Hulth S., Aller R.C., Canfield D.E., Dalsgaard T., Engström P., Gilbert F., Sundbäck K. & Thamdrup B. N removal in marine environments: recent developments and future research challenges. **Marine Chemistry**.
- A23'- Ouellette D., Desrosiers G., Gagné J.-P., Gilbert F., Poggiale J.-C., Stora G. & Blier P. Effect of temperature on the *in vitro* bioturbation activities of the polychaete *Nereis virens* (Sars). **Marine Ecology Progress Series**.
- A24'- Gerino M., Stora G., François-Carcaillet F., Gilbert F., Poggiale J.-C., Mermillot-Blondin F., Desrosiers G. & Vervier P. Macro-invertebrates functional groups in fresh-water and marine sediments: Concepts, identifications and bioturbation approach. **Oikos**.

Rang A en préparation

- Aller R.C., Gilbert F. & Hulth S. The effect of macrofaunal irrigation intensity on organic matter mineralization rates in marine sediments. **Geochimica and Cosmochimica Acta**.
- Duport E., Gilbert F., Tremblay P. & Stora G. Density-dependence of sediment reworking by *Nereis diversicolor*. **Marine Biology**.
- Gilbert F., Hulth S., Grossi V., Poggiale J-C. & Aller R.C. Redox oscillations: an efficient way for the bioturbating infauna to control the nitrogen cycle. **Limnology and Oceanography**.
- Hulth S., Engström P., Gilbert F., Ringdahl K., Selander E. & Strömberg N. Mineralization of biogenic debris in Skagerrak sediments. **Journal of Sea Research**.

Rang B (Revue et comptes-rendus de colloques avec comité de lecture)

- B1- Galgani F., Gilbert F. & Cadiou Y. (1991). Test écotoxicologique sur microalgues et microplaques : Mesure d'activités enzymatiques sur cellules *in vivo*. **Oceanis**, 17 : 223-225.
- B2- Gilbert F. (1993). The Fate of Petroleum Hydrocarbons in *Nereis diversicolor* Burrows. **Proceedings of the First SETAC World Congress "Ecotoxicology and Environmental Chemistry - A Global Perspective"** - 28 au 31 mars 1993 - Lisbonne (Portugal) : 148.
- B3- Olivier M., Desrosiers G., Caron A., Retière C., Gilbert F. & Stora G. (1996). Ethologie alimentaire chez les Polychètes néreidiens, *Nereis virens* (Sars) et *Nereis diversicolor* (O.F. Müller) : implication dans les processus de transfert et d'enfouissement de la matière organique particulaire. **Recueil des résumés de la Deuxième Conférence Internationale Zone Côtière Canada '96** - 11 au 17 août 1996 - Rimouski (Canada). El-Sabh, M., De Mora, S., Walsh, G., Demers, S. & Hill, P. (eds), UQAR, Rimouski (Québec), Canada : 138.
- B4- Stora G., Gilbert F., Gérino M., Desrosiers G., Olivier M. & Bertrand J-C. (1996). Processus de bioturbation induits par le polychète *Nereis diversicolor* (O.F. Müller) : leurs conséquences sur le devenir de la matière organique et les échanges à l'interface

eau-sédiment. **Recueil des résumés de la Deuxième Conférence Internationale Zone Côtière Canada '96** - 11 au 17 août 1996 - Rimouski (Canada). El-Sabh, M., De Mora, S., Walsh, G., Demers, S. & Hill, P. (eds), UQAR, Rimouski (Québec), Canada : 177-178.

- B5- Caradec S., Grossi V., Gilbert F., Guigue C. & Goutx M. (2002). Influence of redox oscillation on the reactivity of microalgal fatty acids in marine sediments. **Geochimica and Cosmochima Acta**, 66 : A118 (abstr.).

Autres publications

- C1- Gilbert F. (1994). Influence de la bioturbation sur l'activité dénitrifiante dans des sédiments marins côtiers. Effet d'un apport exogène de matière organique : les hydrocarbures. **Thèse de l'Université d'Aix-Marseille II**, ANRT-Grenoble : 94/AIX2/2053, pp. 150.
- C2- Bertrand J-C., Gilbert F., Francois F., Le Dréau Y., Doumenq P., Budzinski H. & Stora G. (1997). Devenir des hydrocarbures dans des sédiments marins côtiers. **Actes du Colloque National du CIRMED "Navires côtiers et océanographie en Méditerranée"**, Marseille, 1-2 juillet 1997 : 37-38.
- C3- Hulth S., Aller R. C. & Gilbert, F. (1998). Anoxic nitrification and coupled nitrification-denitrification in anoxic marine sediments. **EOS Suppl., 1998 Ocean Sciences Meeting Abstract Volume**, 79 : OS95.
- C4- Stora G., François F., Gilbert F., LeDréau Y., Poggiale J-C., Desrosiers G. & Bertrand J-C. Influence of an hydrocarbon pulse input on the bioturbation potentialities of a Mediterranean macrobenthic assemblage (poster). **Proceedings of the Organism-sediment Interactions (OSI) Symposium** - 22 au 25 octobre 1998 - Georgetown, SC (USA), Belle Baruch Library in Marine Science, University of South Carolina Press, sous presse.
- C5- Gilbert F., Stora G., Bonin P. & Bertrand J-C. Hydrocarbon influence on denitrification in bioturbated Mediterranean coastal sediments (poster). **Proceedings of the Organism-sediment Interactions (OSI) Symposium** - 22 au 25 octobre 1998 - Georgetown, SC (USA), Belle Baruch Library in Marine Science, University of South Carolina Press, sous presse.

- C6- Stora G. & Gilbert F. Something seems to be wrong in your sediment data: bioturbation struck again ! (tutorial). **Abstract book of the ASLO Meeting - Aquatic Sciences: Research Across Boundaries** - 5 au 9 juin 2000 - Copenhagen (Danemark)
- C7- Gilbert F., Hulth S. & Aller R. C. A simulation experiment on the influence of biogenic irrigation intensity on benthic nitrification and denitrification (communication). **Abstract book of the ASLO Meeting - Aquatic Sciences: Research Across Boundaries** - 5 au 9 juin 2000 - Copenhagen (Danemark)
- C8- Gilbert F., Grossi V. & Caradec S. Impact of bioturbation on sedimentary lipid biomarkers in experimental marine sediment systems: preliminary results (poster). **Abstract book of the ASLO Meeting - Aquatic Sciences: Research Across Boundaries** - 5 au 9 juin 2000 - Copenhagen (Danemark)
- C9- Bonin P., Michotey V. & Gilbert F. Denitrifiers and nitrate ammonifiers out compete for nitrate in marine sediments (poster). **Abstract book of the ASLO Meeting - Aquatic Sciences: Research Across Boundaries** - 5 au 9 juin 2000 - Copenhagen (Danemark)
- C10- Stora G., Gilbert F., Massias D., Doumenq P., Poggiale J-C., Desrosiers, G., Ré C. & Bertrand J-C. Long term influence of hydrocarbons on the bioturbation potentialities of a Mediterranean macrobenthic assemblage (poster). **Abstract book of the ASLO Meeting - Aquatic Sciences: Research Across Boundaries** - 5 au 9 juin 2000 - Copenhagen (Danemark)
- C11- Grossi V., Caradec S., Gilbert F. & Stora G. Burial and reactivity of sedimentary microalgal lipid in bioturbated Mediterranean coastal sediments. **Proceedings of the 20th International Meeting in Organic Geochemistry** - 10 au 14 septembre 2001 - Nancy

Rapports

- R1- Gilbert F. & Galgani F. (1990). Test écotoxicologique sur microalgues et lecteur de plaques : mesures d'activités enzymatiques sur cellules *in vivo*. Application à l'évaluation de la qualité du milieu. **Rapport Ifremer DRO-90-06-MR**, pp. 39
- R2- Gilbert F., Gérino M. & Stora G. (1992). **Groupe Scientifique "Cycles biogéochimiques. Evolution de la matière organique dans le milieu littoral"**. Rapport 1992 (mi-parcours), Activités 1990-1991, p. 58-75

- R3- **Programme National d'Océanographie Côtière - Programme OXYTHAU.** (1994).
Le bassin de Thau: relation milieu-ressources dans les secteurs conchylicoles.
Importance des mécanismes d'échanges verticaux. Compte-rendu intermédiaire-
Septembre 1994. Coordinateur : J. M. Deslous-Paoli (Ifremer Sète), pp. 74
- R4- Gilbert F. & Stora G. (1994). **Groupement Scientifique "Cycles biogéochimiques.
Evolution de la matière organique dans le milieu littoral"**. Rapport final 1993,
Activités 1992-1993, p. 21-67
- R5- Rapport bibliographique "Etat des connaissances opérationnelles sur la contamination et
les indicateurs de pollution chimique toxique en milieu marin. Bilan de
l'expérimentation *in situ*." (1995). Rapport réalisé pour l'**Institut des Aménagements
Régionaux et de l'Environnement** (IARE, Montpellier), pp. 24
- R6- Stora G., Gilbert F., Ré C., Garcia F. & Morales R. (1995). Dynamique des peuplements
macrobenthiques de la partie centrale et de la bordure côtière de l'étang de Berre.
Rapport Mission pour la Reconquête de l'Etang de Berre, pp. 10
- R7- Cycles biogéochimiques des hydrocarbures naturels et anthropiques en milieu marin
(1995). **Groupement de Recherche HYCAR** - Unité 1123 - Directeur : Jean-Claude
Bertrand. Rapport d'activité janvier 1994 - juillet 1995, pp. 163
- R8- Stora, G., Gilbert F. & Dufour D. (2000). Macrofaune naphta-Chimie. **Rapport Cabinet
Ramade**, pp. 8.
- R9- Stora G., Arnoux A., Gilbert F., Desrosiers G., Dufour D. & Ré C. (2000). Etude de la
macrofaune benthique dans le secteur du canyon de Cassidaigne. **Campagne
ALPECAST 99** (Septembre-Novembre 99).

1. Introduction : problématique scientifique

Les réactions de diagenèse précoce et les cycles des éléments dans les sédiments de surface sont largement affectées par la macrofaune et la méiofaune. La décomposition de la matière organique sédimentaire et la reminéralisation sont d'importants constituants des réactions diagénétiques soumises aux effets à la fois directs et indirects des organismes benthiques. Parmi les facteurs qui gouvernent les processus de décomposition, les variations dans les transports de particules et de solutés dues au remaniement sédimentaire, la construction de terriers et la bio-irrigation sont de première importance dans le contrôle du processus de reminéralisation. Les dépôts de matière atteignant par transport vertical (1-D) la surface des sédiments bio-perturbés sont alors soumis à une dynamique de transfert au sein d'une mosaïque tridimensionnelle d'environnements biogéochimiques différents. Les processus de transport des particules et des fluides au sein de la zone bio-perturbée affectent les taux de réactions, les voies de dégradation, les distributions spatiales et temporelles des réactions métaboliques. Alors que certains de ces effets apparaissent évidents et peuvent être plus ou moins facilement démontrés, d'autres sont plus subtils, difficilement accessibles ou potentiellement sujets à des confusions conceptuelles.

La bioturbation est un phénomène ubiquiste présent dans tous les écosystèmes terrestres et aquatiques. Dans les fonds marins, l'activité de la faune benthique va intervenir sur les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des sédiments et jouer de ce fait un rôle majeur dans le fonctionnement de la couche limite benthique. En particulier, les mouvements de particules et de solutés au sein de la colonne sédimentaire provoqués par les organismes et la présence de galeries vont gouverner à la fois la répartition de la matière organique et sa transformation en contrôlant les activités métaboliques des peuplements bactériens aérobies et anaérobies.

Dans l'écosystème marin, la matière organique qui arrive sur le fond, est plus ou moins dégradée selon son origine, sa nature et son temps de séjour dans la colonne d'eau. En milieu côtier, en raison des faibles profondeurs des sites rencontrés (< 50 m), le transit vers le fond

ne permet pas une minéralisation complète des substrats par les micro-organismes de la colonne d'eau (Karl *et al.*, 1988). Celle-ci se termine donc au niveau de l'interface eau-sédiment et dans la colonne sédimentaire où la dégradation de la matière organique est réalisée par des métabolismes aérobie et/ou anaérobie.

La bioturbation réalisée par le macrobenthos modifie considérablement l'environnement sédimentaire. Les diverses activités de la macrofaune dans le sédiment (construction de galeries, fouilles, bio-irrigation) induisent notamment :

- le remaniement actif du matériel particulaire (Rhoads, 1974; Garcia et Niell, 1991; Gérino et Stora, 1991),
- et l'augmentation des possibilités d'échanges de solutés entre l'eau interstitielle et la colonne d'eau (Aller et Yingst, 1978; Mc Caffrey *et al.*, 1980; Clavero *et al.*, 1992).

Ces mécanismes influencent la structure physique et la composition chimique des sédiments, facteurs très importants pour le renouvellement global de la matière organique.

D'une part, le remaniement sédimentaire induit par la macrofaune benthique modifie l'exportation de la matière organique vers la colonne d'eau et sa répartition verticale dans le sédiment (e.g., Lee et Swartz, 1980). D'autre part, la bioturbation affecte la composante microbienne des sédiments, élément primordial de la reminéralisation de la matière organique (Jørgensen & Revsbech, 1985; Hüttel, 1990; Binnerup *et al.*, 1992). En effet, même pour des conditions hydrodynamiques faibles, la simple présence d'un terrier de Polychète entraîne à elle seule une augmentation de la colonisation bactérienne à l'interface eau-sédiment (Eckman, 1985). De plus, l'oxygénation plus profonde des sédiments et la diffusion d'oxygène à la périphérie des terriers et galeries sont bénéfiques pour les bactéries (Dobbs et Guckert, 1988).

D'une manière générale, les différentes activités de la macrofaune stimulent la biomasse et l'activité des populations bactériennes dans la colonne sédimentaire (Aller et Yingst, 1978; Chatarpaul *et al.*, 1980; Yingst et Rhoads, 1980; Mc Call et Tevesz, 1982; Reichardt *et al.*, 1991; Pelegri et Blackburn, 1996), et par là même les processus de reminéralisation de la matière organique.

Concernant la transformation de la matière organique par les peuplements bactériens dans la colonne sédimentaire, il apparaît que les transferts de matière induits par la macrofaune le long de gradients rédox et les "transports oscillants" entre zone oxique et zone anoxique qui permettent l'expression de différents métabolismes bactériens (Gardner *et al.*, 1979, Aller, 1994) sont primordiaux. A la fois les processus aérobies et anaérobies peuvent être stimulés par l'activité des organismes bioturbateurs. La zone oxique des sédiments côtiers est généralement limitée aux premiers millimètres. Le macrobenthos, cependant, peut étendre la pénétration de l'oxygène lors de la construction de galeries et de leur bio-irrigation. Par exemple, il est estimé que l'amphipode *Corophium volutator* peut augmenter le volume de sédiment oxique jusqu'à 150 % (Hylleberg et Henriksen, 1980). Un tel apport en oxygène dans les sédiments peut y entraîner une stimulation des processus de décomposition aérobies (Aller et Yingst, 1978).

En ce qui concerne les processus anaérobies, la sulfato-réduction, par exemple, peut être augmentée (x 3-5) en présence de bioturbation par des apports de matière organique dans les zones anaérobies du sédiment (Hines et Jones, 1985). En ce qui concerne la dénitrification, les apports en matière organique peuvent être soit bénéfiques pour son expression quand ils sont faibles, soit défavorables quand ils font intervenir des quantités plus importantes (Li *et al.*, 1990; Sloth *et al.*, 1995). Il apparaît cependant que d'une manière générale, la dénitrification est stimulée dans les sédiments bio-remaniés (Aller, 1988; Kristensen *et al.*, 1991; Pelegri *et al.*, 1994; Pelegri et Blackburn, 1995. Rysgaard *et al.*, 1995). Ce phénomène est plus particulièrement attribué à une augmentation de la nitrification dans les galeries ainsi qu'à l'apport supplémentaire en nitrate dû à la ventilation des galeries (Mayer *et al.*, 1995). La création de micro-environnements anoxiques en zone aérobie qui augmentent la proximité entre nitrification et dénitrification apparaît également importante dans la stimulation de la dénitrification (Brezonik, 1977; Kemp *et al.*, 1982).

Alors que les diverses structures biogènes construites par les organismes représentent des sites d'important développement bactérien, l'accroissement de la population bactérienne peut aussi être liée à leur entretien par le macrobenthos qui s'en nourrit (Hylleberg, 1975; Mc Call & Tevesz, 1982). De plus, l'hypothèse de la présence de bactéries dénitrifiantes sur le corps et même à l'intérieur de polychètes a été émise, pool bactérien qui participerait activement à l'activité métabolique au sein des sédiments et serait susceptible "d'ensemencer" le milieu (Chatarpaul *et al.*, 1980).

Si la macrofaune bioturbatrice joue un rôle important sur les processus de transformation de la matière organique par l'intermédiaire de son action sur les peuplements et métabolismes bactériens au sein de la colonne sédimentaire (influence indirecte), elle exerce également une influence directe sur la matière organique de par son activité alimentaire. En effet, dans les zones de fort remaniement sédimentaire, les sédiments de surface riches en matière organique sont ingérés plusieurs fois par an (Myers, 1977).

Du fait de ses différentes actions indirectes (populations et métabolismes bactériens contrôlant les processus de reminéralisation) et directes (transit de la matière organique dans le tractus digestif des macro-organismes), la connaissance de la bioturbation est donc essentielle pour mieux apprécier la diagenèse précoce de la matière organique dans les sédiments, maillon mal connu du cycle de la matière dans les océans.

Pour ce faire, il ne s'agit plus maintenant de considérer uniquement la bioturbation comme un processus global mais également d'étudier les effets spécifiques des différentes espèces (niveau spécifique) ou groupes fonctionnels (niveau fonctionnel) liés à la bioturbation afin de pouvoir accéder à la compréhension et à la prédiction du fonctionnement de systèmes complexes présents dans le milieu naturel (Gérino *et al.*, soumis). Ceci requiert un certain nombre de connaissances fondamentales sur la relation entre la nature du peuplement et les processus de bioturbation et leurs conséquences sur l'évolution des écosystèmes aquatiques, en particulier : (i) Quels sont les groupes fonctionnels qui exercent une influence marquée sur le fonctionnement de l'écosystème, (ii) Au sein d'un même groupe fonctionnel, l'action des organismes s'exerce-t-elle avec la même intensité, (iii) les interactions entre groupes fonctionnels d'un même écosystème exercent-elles une action favorisante ou inhibitrice sur le fonctionnement de l'écosystème ?

La réponse à l'ensemble de ces questions passe par l'étude du milieu naturel, des approches expérimentales *in situ* et *ex situ* et par l'élaboration de modèles mathématiques appropriés.

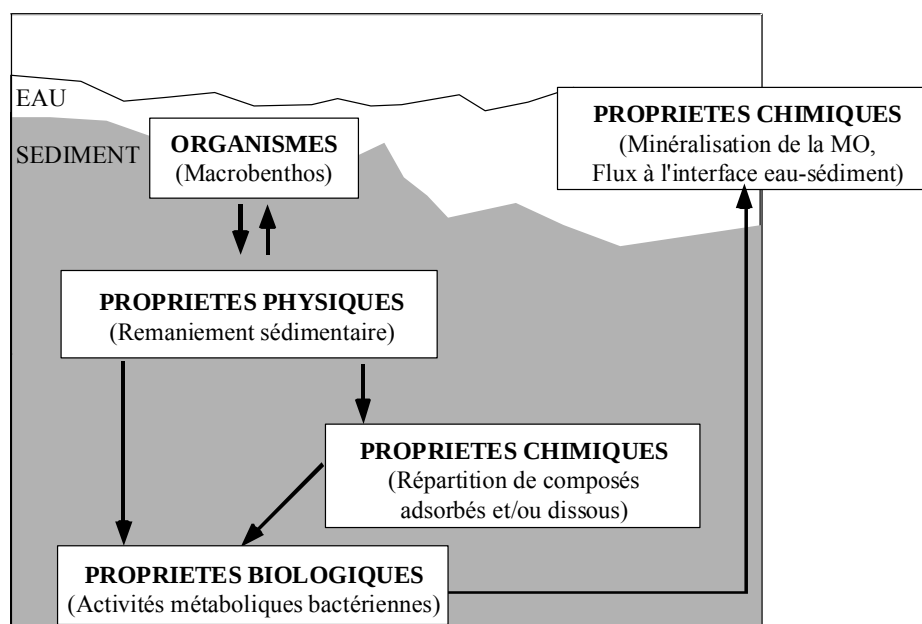


Figure 1 : Schéma simplifié récapitulatif du rôle des organismes bioturbateurs sur les propriétés des sédiments présentant (entre parenthèses) les points spécifiques pris en compte lors de mes activités de recherche.

Dans le cadre des mes travaux de recherches, je me suis donc attaché à l'étude des relations organismes-sédiments à différents niveaux d'interactions (Fig. 1) :

- Qualification et quantification de la bioturbation réalisée par des organismes et populations macrobenthiques ;
- Rôle de la bioturbation sur cycle de l'azote ;
- Rôle de la bioturbation sur le devenir de la matière organique.

2. Etude et quantification de la bioturbation (A12, 14, 17, 18, A'23 & 24)

Dans les sédiments bio-perturbés, les particules sont sujettes à des mouvements uni- et omnidirectionnelles variés du fait de l'ensemble des activités de la faune benthique (Rhoads, 1974; Aller, 1982; Berkenbusch et Ashley, 1999; François *et al.*, 2001). Le transport biologique des particules organiques et inorganiques le long des frontières rédox affectent considérablement les voies et vitesses de minéralisation de la matière organique au sein des sédiments de surface (Aller, 1994; Hulthe *et al.*, 1998; Sun *et al.*, 1999). Du fait de son

importante influence sur les processus de transport et de transformation sédimentaires, le remaniement sédimentaire apparaît comme un composant clé de la compréhension de la biogéochimie globale des sédiments, et la quantification du transport des particules induit par l'activité des organismes bio-perturbateurs un paramètre vital pour les modèles diagenétiques à petite et large échelles (Soetaert *et al.*, 1996; Boudreau, 1997).

Des études récentes (Hooper et Vitousek, 1997; Tilman *et al.*, 1997) menées sur des communautés herbacées montrent que les propriétés d'un écosystème dépendent plus de la composition fonctionnelle (définie comme la nature des groupes fonctionnels) et de la richesse fonctionnelle (définie comme le nombre des groupes fonctionnels) des plantes, que de leur diversité spécifique. Cette notion peut être étendue à l'ensemble des écosystèmes, pour lesquels il s'avère donc nécessaire de déterminer des groupes fonctionnels, unités élémentaires de la diversité fonctionnelle. En se plaçant au sein des sols et des sédiments et considérant la bioturbation, et plus particulièrement le remaniement particulaire, comme un processus majeur dans le fonctionnement des écosystèmes, cinq groupes fonctionnels ont jusqu'alors été définis (Gardner *et al.*, 1987; François *et al.*, 2002) et leur activités modélisées (Fisher, 1978; Boudreau, 1986; Smith *et al.*, 1986; Gardner *et al.*, 1987; François *et al.*, 1997). Ce sont les organismes diffuseurs, les convoyeurs (vers le haut ou vers le bas), les régénérateurs et les diffuseurs à galeries. Ces différents groupes se distinguent par leur mode de remaniement sédimentaire particulier. Toutefois, à l'intérieur d'un même groupe fonctionnel, l'influence des différentes espèces sur le fonctionnement de l'écosystème peut également varier fortement en fonction des caractéristiques biologiques des espèces (répartition spatiale, intensité de leur activité, etc.). Dans le cadre de mes travaux, les différences intra- et intergroupes fonctionnels ont été également étudiées.

Dans le cadre de l'ensemble de nos travaux, la technique utilisée pour la mesure du remaniement sédimentaire a consisté à déposer au niveau des sédiments (à la surface ou en profondeur) des traceurs particuliers inertes fluorescents calibrés (luminophores ; Mahaut et Graf, 1987) dont la répartition en cours ou fin d'expérience permet de qualifier et quantifier le mouvement des particules induits par les organismes bio-perturbateurs (Gérino, 1990).

2.1. Remaniement sédimentaire de deux mollusques bivalves du groupe des diffuseurs

L'étude comparée du remaniement sédimentaire des deux espèces de bivalves de sables vaseux, *Ruditapes decussatus* et *Venerupis aurea* a permis de mettre en évidence, pour les deux espèces, un même type de remaniement sédimentaire, de type biodiffusif, mais avec des intensités différentes (Fig. 2).

Le coefficient de mélange biologique estimé à partir des répartitions de traceurs particuliers déposés initialement à la surface des sédiments (luminophores ; modèle de biodiffusion [17]) est supérieur pour *R. decussatus* ($Db = 5,1 \text{ cm}^2 \cdot \text{y}^{-1}$) que pour *V. aurea* ($Db = 2,3 \text{ cm}^2 \cdot \text{y}^{-1}$).

Ces résultats indiquent un enfouissement à la fois plus important et plus rapide de la matière organique qui se dépose à la surface des sédiments par *R. decussatus* que par *V. aurea* et suggèrent donc un impact différent sur les processus de diagenèse précoce dans les sédiments.

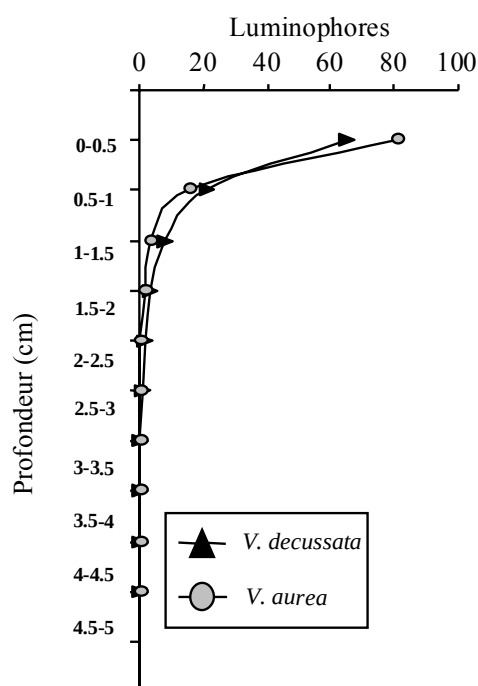


Figure 2 : Distribution des luminophores en fonction de la profondeur dans les carottiers colonisés par *Ruditapes decussatus* et *Venerupis aurea* (pourcentage de luminophores par rapport à la quantité totale présente dans la colonne sédimentaire après 7 jours).

2.2. Comparaison inter-groupes fonctionnels : expérience THOR (Traceurs Hétérogènes et Organismes Remanieurs)

Afin de mettre en évidence l'appartenance des espèces bio-perturbatrices à tel ou tel groupe fonctionnel, mais de manière non intuitive comme cela a été majoritairement le cas jusqu'à présent sur la base de l'étude de l'éthologie des organismes, la mise en place d'études du processus de remaniement sédimentaire impliquant des communautés monospécifiques est nécessaire. De plus, ce type d'expériences est important afin de quantifier et comparer le remaniement sédimentaire réalisé par les différents organismes et d'obtenir les données nécessaires à l'amélioration et au calibrage des modèles mathématiques élémentaires relatifs à chaque groupe fonctionnel.

Dans le cadre d'une collaboration avec l'Université de Göteborg (Suède), une expérience en mésocosmes a été réalisée sur la base d'organismes appartenant à la même communauté naturelle du Gullmarsfjord (côte ouest de la Suède) : le mollusque *Abra nitida*, les échinodermes *Amphiura filiformis* et *Echinocardium cordatum* et le polychète *Scaligbregma inflatum*. Intuitivement, les trois premières espèces citées appartiendraient au groupe des biodiffuseurs et la dernière à celui des biodiffuseurs à galeries ou celui des régénérateurs.

Les résultats obtenus ont tout d'abord permis d'estimer le positionnement des organismes au sein des sédiments, très variable en fonction des espèces (Fig. 3).

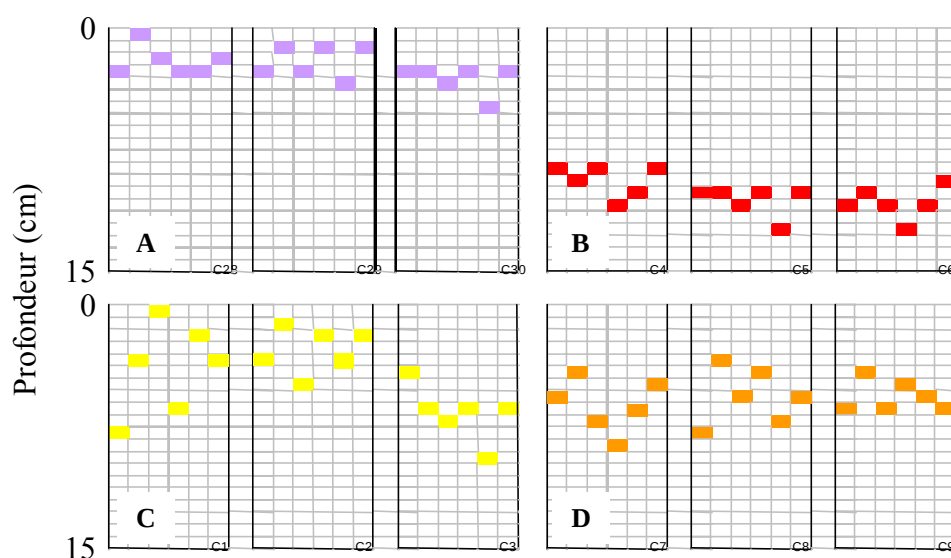


Figure 3 : Positionnement des différents organismes (communautés monospécifiques de 6 individus) au sein des sédiments expérimentaux, après 10 jours. A : *Echinocardium cordatum* ; B : *Scaligbregma inflatum* ; C : *Abra nitida* ; D : *Amphiura filiformis*.

Lors ce travail, les traceurs du remaniement ont été placés à la fois en surface et plus en profondeur afin de mettre en évidence et quantifier les mouvements ascendants et descendants des particules soumises à l'action de la macrofaune (Fig. 4).

Afin de quantifier le remaniement sédimentaire réalisé par ces 4 espèces, sur la base des profils de répartition des traceurs, nous avons utilisé un modèle plus général que celui des biodiffuseurs, le modèle des diffuseurs à galeries (François *et al.*, 2002). Celui-ci intègre, en plus du terme biodiffusif, un terme advectif décrivant la chute et le déplacement actif des particules dans les galeries.

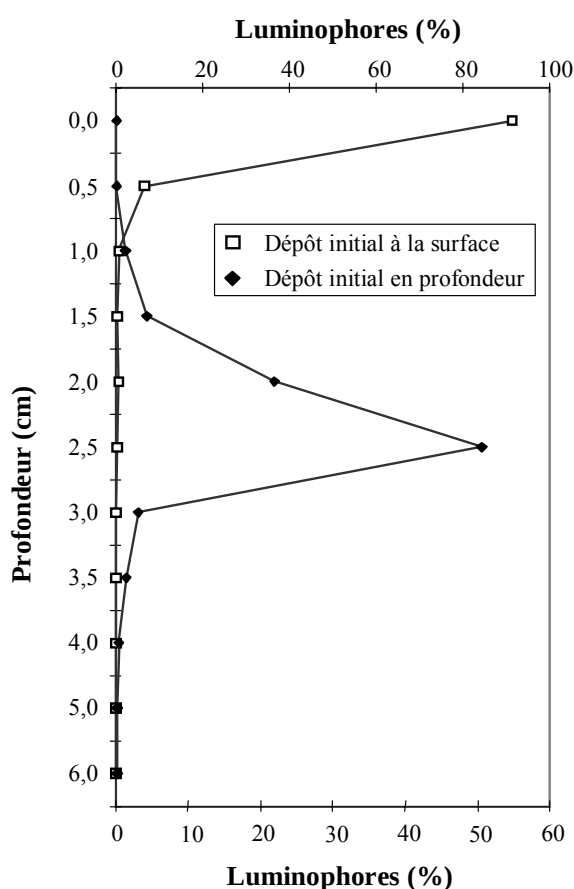


Figure 4 : Exemple de répartition des différents traceurs (surface et profondeur) sous l'action d'une communauté monospécifique (6 individus) de l'espèce *Echinocardium cordatum*, après 10 jours.

Les résultats obtenus n'ont pas permis d'associer les espèces étudiées à tel ou tel groupe fonctionnel. Cependant, les faibles taux de remaniement observés peuvent expliquer ceci, et l'on peut envisager qu'un temps d'expérience plus important pourrait permettre de mettre en

évidence, si elles existent, des différences qualitatives en ce qui concerne le remaniement réalisée par les différentes espèces.

D'un point de vue qualitatif, il apparaît que l'activité de remaniement de l'échinoderme *E. cordatum* est globalement plus importante (*Db*-dépôt de surface; $p < 0,05$; $n=3$) que celles des autres espèces étudiées, dans l'ensemble de la colonne sédimentaire remaniée (Tabl. 1).

Tableau 1 : Coefficient de biodiffusion (*Db*) et de transport actif (*r*) calculés pour les différentes espèces à partir de la répartition (après 10 jours) des traceurs déposés initialement à la surface et en profondeur.

Espèce	Dépôt de surface		Dépôt en profondeur
	<i>Db</i> (cm ² . y ⁻¹)	<i>r</i> (y ⁻¹)	<i>Db</i> (cm ² . y ⁻¹)
<i>E. cordatum</i>	2,2±0,9	4,1±0,8	2,4±0,6
<i>A. filiformis</i>	0,7±0,0	2,3±1,1	1,3±0,8
<i>S. inflatum</i>	0,6±0,3	0,9±0,9	1,0±0,7
<i>A. nitida</i>	0,9±0,1	2,8±1,1	1,4±0,7

Ces exemples de résultats soulignent la nécessité d'une normalisation dans la quantification des processus de bioturbation pour l'acquisition de données comparables sur le remaniement sédimentaire des différentes espèces et communautés macrobenthiques. En effet, il apparaît que l'utilisation de modèles spécifiques de remaniement sédimentaire ne permettent pas une comparaison directe des résultats obtenus (i.e., obtention d'un seul ou d'un groupe de coefficients en fonction du modèle utilisé). De plus, il semble que les conditions expérimentales soient susceptibles d'influencer, ou de ne pas permettre, le choix du modèle mathématique à utiliser.

Afin de résoudre ce problème, nous nous sommes fixés comme objectif le développement d'une nouvelle méthode qui permettrait la mesure du remaniement sédimentaire d'une communauté bio-perturbatrice quelque soit sa complexité (mono-, plurispécifique) et son (ses) type(s) de remaniement réalisé(s), et dépendant le moins possible des conditions expérimentales et notamment du temps d'expérience.

2.3. Développement d'une méthode optique de quantification du remaniement sédimentaire

D'une manière générale, le remaniement sédimentaire biologique est quantifié à l'aide de

coefficients de biodiffusion issus de modèles mathématiques de diffusion (Berner, 1980). A partir du déplacement 3-D des traceurs utilisés, e.g., particules fluorescentes ou composés plus ou moins conservatifs; Gérino *et al.*, 1998; Berg *et al.*, 2001), la répartition des traceurs est projetée en couches horizontale en une distribution résultante 1-D. Lors de ce type de travaux, les sédiments sont découpés en couches épaisses (0,25 à 2 cm d'épaisseur) après des périodes d'incubation de l'ordre de plusieurs jours.

Les récents développements des sondes optiques planes ou "optodes" ont ouvert une voie dans la quantification directe de la distribution 2-D des solutés dans les sédiments, e.g., oxygène et pH (Glud *et al.*, 1996, 2001; Hulth *et al.*, 2002). Le principe général de la détection est de photographier un support réactif fluorescent éclairé (sélection des longueurs d'onde d'excitation et d'émission) mis en contact direct avec le sédiment afin d'obtenir une image 2-D à haute résolution spatiale (50-100 microns) et temporelle (moins d'une minute) de la distribution des solutés, l'intensité de la fluorescence émise étant directement proportionnelle à la concentration du soluté au point de contact avec le support.

L'objectif de notre travail était d'appliquer cette nouvelle technologie à la détection des particules sédimentaires afin de développer une méthode haute résolution, rapide et non destructive permettant la mesure de coefficients de remaniement 2-D. Pour ce faire, nous avons utilisé un système optique similaire à celui utilisé pour la détection 2-D du pH (Hulth *et al.*, 2002). Cette quantification optique a été utilisée dans un site caractérisé par une intense activité de remaniement sédimentaire ($D_b = 35.5 \text{ cm}^{-2} \cdot \text{y}^{-1}$) due à la présence d'une population extrêmement dense de l'échinoderme *Amphiura filiformis* (plus de 3500 ind. m^{-2} ; Rosenberg, 1995). Cette espèce est connue pour réaliser un remaniement très actif (Rosenberg *et al.*, 1997), comme cela a été récemment confirmé par l'étude photographique de profils sédimentaires (Solan & Kennedy, 2002).

Le principe de la méthode a été de déposer des traceurs fluorescents (luminophores) à la surface de sédiments prélevés sur le site expérimental à l'aide de carottiers transparents à faces planes. La prise d'images successives sur les faces des carottiers à l'aide du système optique (longueurs d'onde d'excitation et d'émission fixées pour la détection spécifique des luminophores) a permis d'obtenir des séquences d'images comme celle présentée dans la figure 5.

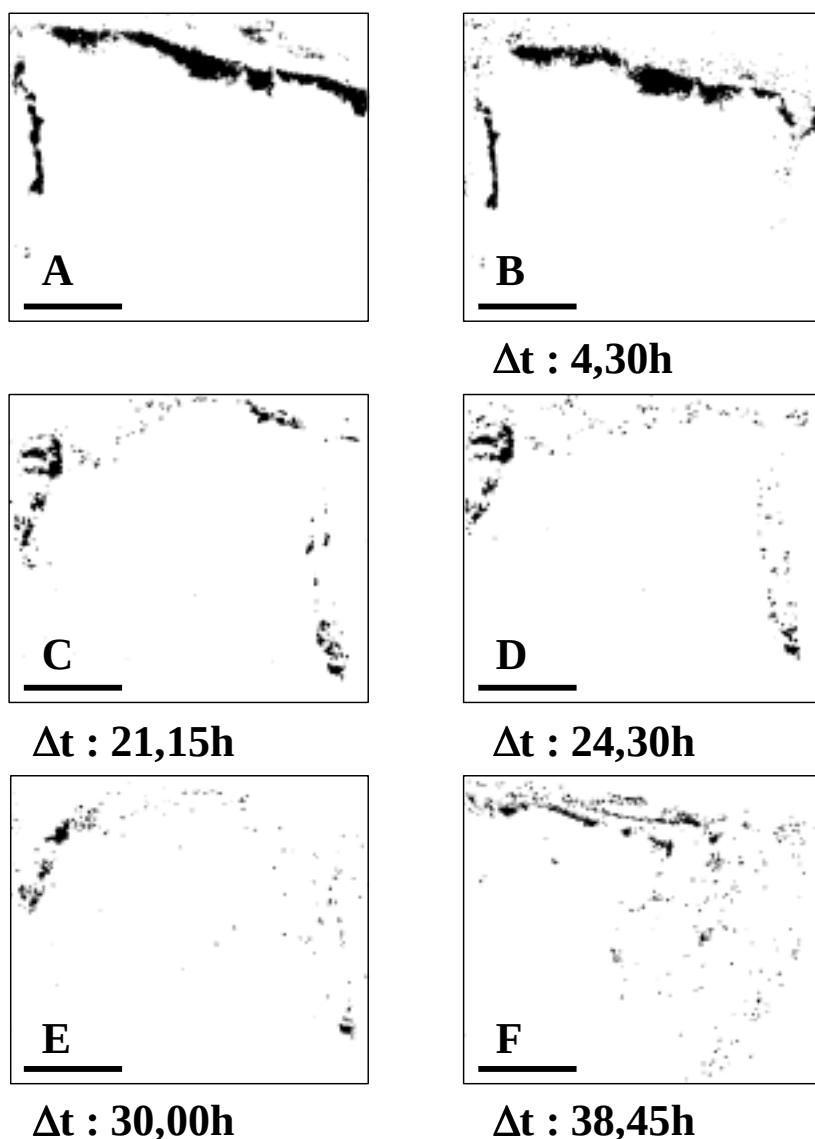


Figure 5 : Séquence d'images (A à F) montrant la distribution des luminophores (couleur noire) dans les sédiments. L'espace de temps de la prise de chaque image par rapport à l'image initiale est indiquée au-dessous des images. La barre représente 1 centimètre.

La quantification du remaniement sédimentaire est basée sur la mesure du mouvement des pixels "luminophores" (taille : 75 microns x 75 microns) au sein des séquences d'images. Elle consiste à calculer un coefficient de remaniement (ORC, "Optical Reworking Coefficient") qui exprime le déplacement moyen des particules par unité de surface et par unité de temps (unité : $\overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$; Gilbert *et al.*, 2003a).

Les coefficients obtenus ont permis de mettre en évidence une stabilité des résultats avec le temps, par exemple, l'ORC moyen ($\pm$ écart type, $n=6$) calculé à l'aide de la séquence d'images présentée dans la figure 5 est de $27,56 \pm 0,36 \overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

De plus, et ceci contrairement à la méthode classique de quantification (cf., 2.1 et 2.2), le coefficient ORC n'est pas relié à un type particulier de mouvement de particules. Physiquement, il correspond à une quantité de particules déplacée par unité de surface et par unité de temps. Dans le cadre de l'étude de la bioturbation, il peut donc être utilisé pour comparer le remaniement sédimentaire entre différents sites quelque soient les organismes bio-remanieurs (groupes fonctionnels) ou communautés impliqués alors que le calcul des coefficients "classiques" est dépendant du type de remaniement et du modèle mathématique associé.

Cette quantification 2-D par méthode optique apparaît également très prometteuse du fait de la mise à disposition d'une information importante concernant la bioturbation quant à son possible couplage avec la quantification 2-D de la distributions des solutés dans les sédiments.

Si l'intensité du remaniement sédimentaire est variable entre les différentes espèces macrobenthiques, elle peut également être fonction, pour une même espèce, de la structure des populations et des paramètres environnementaux. Dans le cadre de nos travaux, nous avons réalisé, à l'aide de populations de polychètes néréides, des travaux sur l'influence de l'abondance des organismes ainsi que celle de la température.

2.4. Remaniement sédimentaire chez les polychètes néréides: effet de l'abondance des organismes et de la température.

2.4.1 Abondance

Des travaux précédents réalisés ont montré une variation de l'intensité de remaniement de populations du mollusque *Yoldia limatula* et de l'échinoderme *Echinocardium cordatum* proportionnelle à l'abondance des organismes présents (Ingalls *et al.*, 2000; Sandnes *et al.*, 2000). Nous avons, pour notre part, mis en place une expérimentation afin de vérifier si, dans des limites de densités naturelles, cette relation entre l'abondance des organismes et du processus de remaniement était comparable chez le polychète *Nereis diversicolor*.

Les résultats obtenus démontrent qu'il existe une relation linéaire entre l'intensité du remaniement effectué et l'abondance de *N. diversicolor* pour les deux composantes du remaniement : biodiffusion et transport actif des particules. Cette relation est cependant

beaucoup plus importante pour le transport actif (pente : 1,34 ; R^2 : 0,89) que la biodiffusion des particules (pente : 0,14 ; R^2 : 0,99) et se situe quantitativement au niveau de celle observée pour *Y. limatula* (*Db*; pente : 1,825 ; R^2 : 0,97) et *E. cordatum* (*Db* ; pente : 0,343 ; R^2 : 0,86), respectivement.

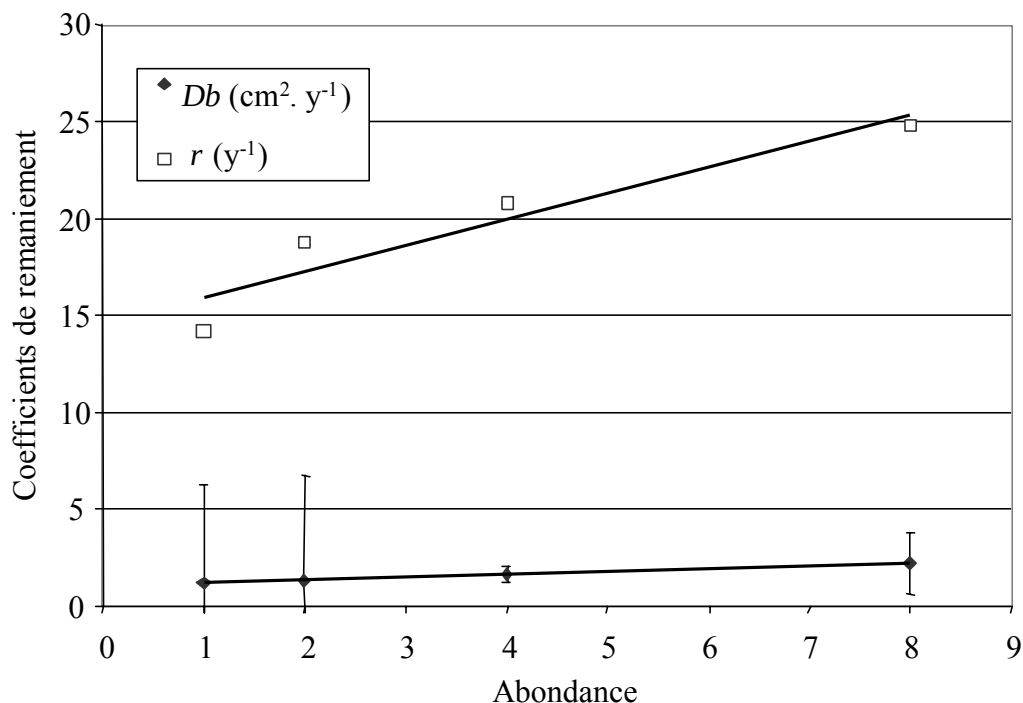


Figure 5 : Coefficients de remaniement sédimentaire (*Db* et *r*, modèle des biodiffuseurs à galeries) en fonction de l'abondance du polychète *Nereis diversicolor*. Sont représentées les valeurs moyennes $\pm$ un écart type ($n=3$).

2.4.2 Température

Dans les régions à variations saisonnières marquées, la température est un paramètre important dans le contrôle du cycle de vie des organismes marins benthiques, comme par exemple les périodes de reproduction (Bhaud *et al.*, 1995) et de migration (Desrosiers *et al.*, 1994). En ce qui concerne le polychète *Nereis virens*, il est fortement probable que son activité générale soit influencée par la température. Desrosiers *et al.* (1991, 1994) ont notamment suggéré qu'un état quiescent pourrait être induit par les faibles températures chez cette espèce. Si une telle situation existe, il est probable de l'intensité du remaniement réalisé par *N. virens* est également influencé par les variations thermiques.

Dans le cadre d'une collaboration avec l'Université du Québec à Rimouski (Canada), nous avons réalisé une expérience de mesure de l'activité du remaniement sédimentaire par *Nereis virens* dans des conditions de température différentes : 1, 6, 13, et 18°C représentant respectivement les températures hivernale, printanière et automnale ainsi que celles des "flaques à marées" dans le bas Saint-Laurent (Desrosiers *et al.*, 1994).

L'effet de la température sur le remaniement sédimentaire n'est apparu qu'après 30 jours d'incubation. Les plus faibles coefficients de biodiffusion et de transport actif ont été mesurés aux faibles températures (1 et 6°C) et n'ont pas évolués entre 5 et 30 jours (Fig. 6). Le processus de biodiffusion le plus important a eu lieu à 13°C avec un écart avec les autres températures augmentant avec le temps. A 18°C, la biodiffusion était intermédiaire alors que le transport actif était maximal.

Le faibles valeurs de remaniement à 1°C et 6°C renforcent l'idée qu'un état quiescent existe pour cette espèce à ces faibles températures, et où la construction des terriers représente l'essentiel du mélange sédimentaire. Par contre, aux températures supérieures (13°C et 18°C), le remaniement sédimentaire est constitué à la fois par la construction et à la maintenance des terriers.

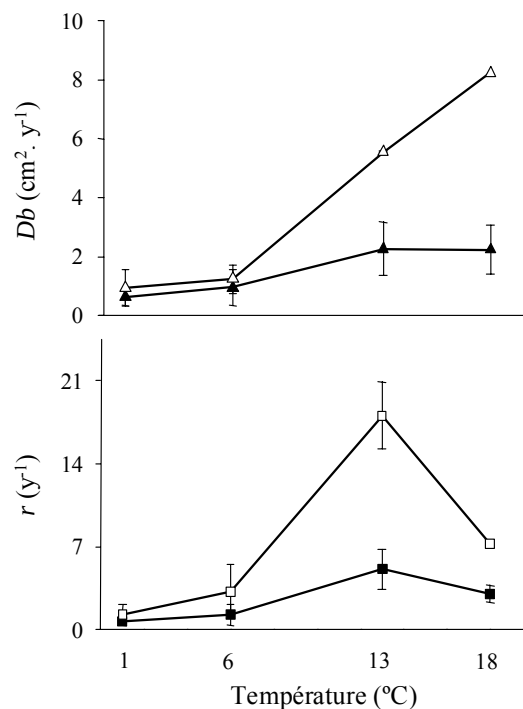


Figure 6 : Coefficients de biodiffusion (Db) et de transport actif (r) calculés pour chaque température, après 5 (symboles noirs) et 30 jours d'expérience (symboles blancs). Sont indiquées les valeurs moyennes $\pm$ un écart type ($n=3$).

Si la mesure du remaniement sédimentaire apparaît comme un paramètre majeur pour la quantification de la bioturbation, d'autres voies, cependant, peuvent être également explorées, notamment l'étude qualitative des structures biogènes dans les sédiments.

2.5. Quantification des structures biogènes

Dans le cadre d'une collaboration avec l'Université du Québec à Rimouski (Canada), une nouvelle méthode utilisant la tomodensitométrie axiale par scanner (CAT-Scan) a été appliquée à la quantification des structures biogènes récentes et anciennes créées par les peuplements du fjord du Saguenay (Michaud *et al.*, 2003).

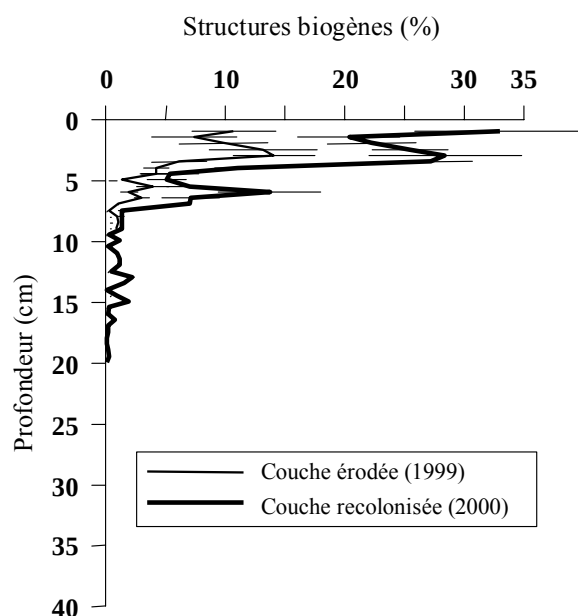


Figure 7 : Pourcentage d'occupation des structures biogènes dans les sédiments (profils de bioturbation) de la station 2 dans la couche érodée (1999) et dans cette même couche recolonisée par les organismes benthiques en 2000. Sont représentées les valeurs moyennes $\pm$ un écart type ($n = 5$).

Les résultats obtenus ont clairement montré que le processus de colonisation était fortement relié avec la stabilité des sédiments. L'érosion et la redépôt des sédiments de surface ont causé une succession dans la formation des structures biogènes (Fig. 7). Cette étude a permis de mettre en évidence qu'un phénomène d'érosion pouvait être suivi d'une rapide formation de nouvelles structures biogènes, phénomène quantifié par la technique du CAT-Scan.

3. Bioturbation et cycle de l'azote (A4,7, 8, 9, 11, 13, 20 & A'22)

Dans le milieu marin, l'azote est présent sous des formes organiques et inorganiques très variées résultantes d'un réseau complexe de réactions et d'états d'oxydation (Fig. 8; Carpenter et Capone, 1983; Kirchman, 2000). C'est un constituant d'importance essentielle pour la vie sur la Terre, car toutes les organismes, indépendamment de leur physiologie, exigent de l'azote pour une croissance équilibrée et le fixent dans une proportion stœchiométrique relativement confirmée par rapport au carbone et d'autres éléments essentiels (Redfield, 1958). En outre, certaines formes de l'azote sont directement impliquées dans le métabolisme énergétique de certaines bactéries hétérotrophes et autotrophes (Jørgensen et Gallardo, 1999; Seitzinger, 1988; Zehr et Ward, 2002). D'où l'importance de l'étude du cycle de l'azote, et plus particulièrement en ce qui concerne la thématique "interactions organismes-sédiments" du rôle de la bioturbation sur les communautés et mécanismes impliqués dans ce cycle.

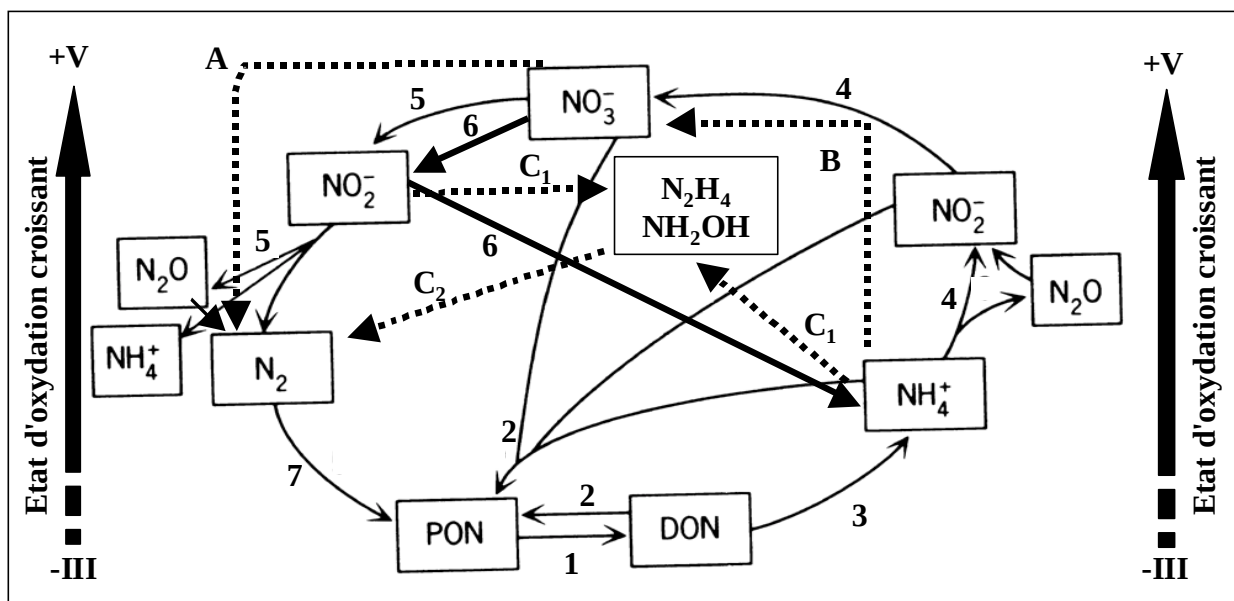


Figure 8 : Vue générale du cycle de l'azote dans les océans intégrant un réseau complexe de réactions et d'états d'oxydation. Sont indiquées les voies "classiques" (traits noirs et nombres): hydrolyse des polymères complexes aux unités monomériques ou oligomères (1), incorporation biologique des formes inorganiques et organiques de l'azote (2), déamination et mobilisation de l'ammonium suivant le métabolisme hétérotrophe (ammonification) (3), nitrification (4), dénitrification (5), réduction dissimilatrice du nitrate en l'ammonium, "ammonification des nitrates" (6), fixation de l'azote (7), ainsi que les voies "alternatives" (pointillés verts et lettres) récemment mises en évidence : oxydation anaérobie du nitrate en azote moléculaire (A) ou de l'ammonium en nitrate ("nitrification anoxique" ; B), toutes deux liées au cycle du manganèse, et oxydation anaérobie de l'ammonium par le nitrite avec production d'azote moléculaire ("anammox" ; C). Redessiné d'après Libes (1992).

Du fait du mélange biologique des particules et du transport de l'eau et des solutés associés, la bioturbation entraîne notamment une instabilité des conditions d'oxygénation dans la zone des deux premiers centimètres du sédiments où 75 % de la transformation de la matière organique est réalisée (Forster et Graf, 1992; Aller, 1994). Dans de telles conditions, la dénitrification, qui est un métabolisme bactérien anaérobie facultatif est largement influencé par la bioturbation (e.g., Sayama et Kurihara, 1983; Pelegri *et al.*, 1994; Tuominen *et al.*, 1999). La dénitrification dans les sédiments est l'un des composants majeurs du cycle de l'azote dans les océans (e.g. Seitzinger 1988; Seitzinger et Giblin 1996). En plus de son rôle dans la transformation du nitrate dissous et l'exportation de l'azote gazeux vers l'atmosphère (Fig. 9; Christensen *et al.*, 1987; Christensen, 1994; Devol, 1991; Seitzinger, 1988), la dénitrification est également un sujet d'étude intéressant du fait de l'ambivalence de son interaction avec l'O₂ dans les sédiments. L'oxygène inhibe les enzymes de la dénitrification (Knowles, 1982) mais stimule également la nitrification, processus qui fournit le substrat NO₃⁻ pour la dénitrification (Billen, 1982).

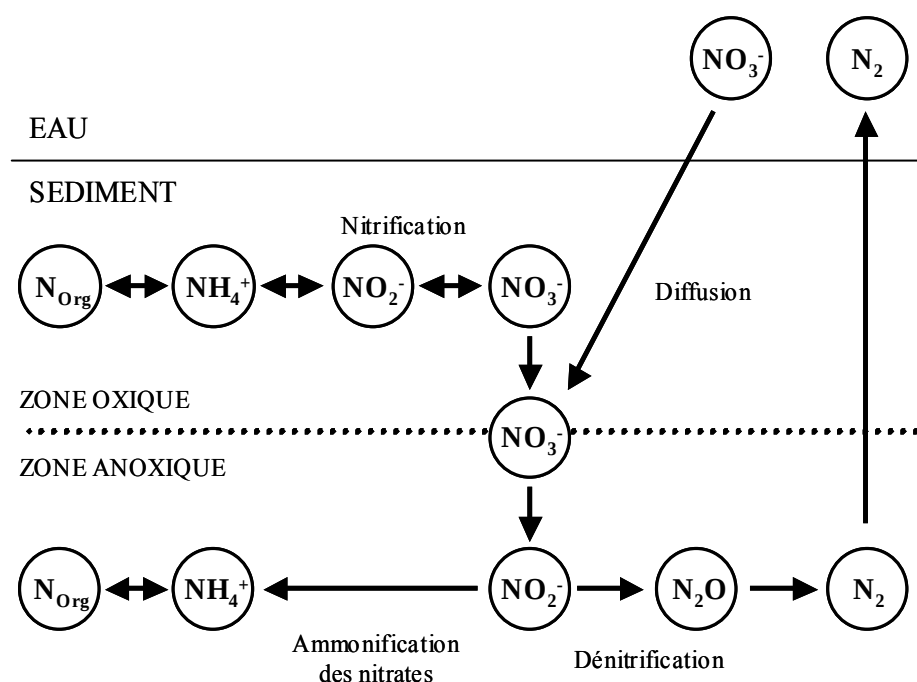


Figure 9 : Schéma simplifié du cycle du nitrate dans les sédiments marins.

Au sein du sédiment, la dénitrification est en compétition pour la consommation du nitrate avec l'ammonification des nitrates (Bonin 1996). Ce métabolisme bactérien réalise la transformation du nitrate en ammonium qui, contrairement à l'azote moléculaire, peut être

réutilisé dans l'écosystème sédimentaire.

Pour ces deux métabolisme bactériens, les deux voies d'apport en nitrate sont la diffusion depuis la colonne d'eau et la nitrification aérobie (Middelburg *et al.*, 1996). L'ensemble de ces voies métaboliques peuvent également être influencées par la bioturbation.

En raison de son importance au sein du cycle de l'azote, la première partie de mes travaux a porté sur l'étude du rôle de la bioturbation sur l'expression de la dénitrification.

3.1. Rôle de la bioturbation sur l'expression de la dénitrification

Pour aboutir aux objectifs fixés, ce travail a été réalisé de manière complémentaire à l'aide de microcosmes qui ont soit été maintenus en stabulation au laboratoire dans des conditions contrôlées, soit implantés dans le milieu naturel (Golfe de Fos). Pour chacune de ses expérimentations, il s'agissait de comparer les activités dénitrifiantes obtenues avec des sédiments bio-remaniés et celles mesurées en parallèle dans des sédiments témoins dont la population macrobenthique avait été retirée.

La première partie de ces travaux portait sur l'étude en laboratoire de l'effet d'une population de polychètes *Nereis diversicolor* sur l'expression de la dénitrification (Fig. 10A à D).

Après 15 jours, dans les deux premiers centimètres des sédiments habités, l'activité dénitrifiante a été stimulée de 30 % par rapport aux sédiments témoins alors qu'aucune différence significative n'était mesurée dans les couches plus profondes (Fig. 10B), ceci pouvant être expliqué par l'augmentation de la diffusion dans les sédiments de l'oxygène (stimulation de la nitrification) et du nitrate depuis l'eau surnageante (Henriksen *et al.*, 1983; Aller & Yingst, 1985; Koike, 1990). Cependant, cette stimulation était limitée à la couche de surface (Sayama & Kurihara, 1983) et assez faible par rapport à celles présentées dans d'autres travaux (Chatarpaul *et al.*, 1980; Kristensen *et al.*, 1991).

Après 45 jours, le phénomène inverse était observé : dans les deux premiers centimètres des sédiments habités, l'activité dénitrifiante était réduite de 43% par rapport aux sédiments témoins (Fig. 10D) et était lié à l'effet inhibiteur de l'oxygène sur la dénitrification (Payne, 1976; Firestone *et al.*, 1980; Kapralek *et al.*, 1982) non observée précédemment (Fig. 10 B).

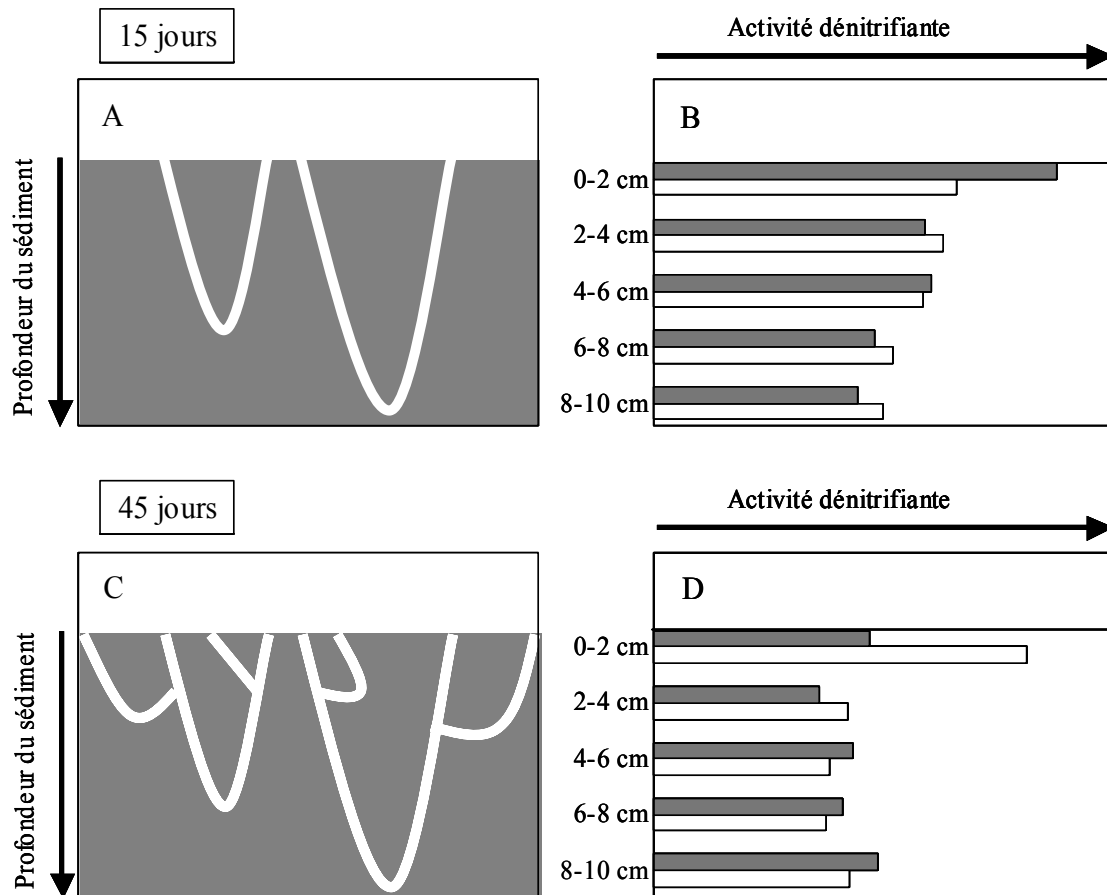


Figure 10 : Illustration de l'état de construction des galeries dans les sédiments habités par 6 polychètes *Nereis diversicolor* (A et C) et activité dénitrifiante dans les sédiments habités (en grisé) et témoins (en blanc) (B et D), après 15 et 45 jours.

L'étude de la répartition de luminophores déposés initialement à la surface des sédiments a été utilisée pour quantifier la construction des galeries par les polychètes. En effet, Gérino & Stora (1991) ont montré qu'il existait une relation significative entre la surface des murs des terriers de *N. diversicolor* et la quantité des luminophores retrouvés à chaque niveau.

Entre 15 et 45 jours, (Fig. 10A et C), l'augmentation de la surface des galeries au sein des sédiments a permis une meilleure pénétration de l'oxygène dans les sédiments. Si le niveau en oxygène dans les galeries approche celui de l'eau surnageante durant les phases actives de ventilation, il est ensuite rapidement consommé, lors des phases de repos, par à la fois la respiration des polychètes et celle des microorganismes au sein des murs des terriers (Kristensen, 1985). Dans le cadre de nos travaux, l'effet positif ou négatif de l'oxygène a été limité à la couche de surface (0-2 cm) où la proximité avec l'eau surnageante a permis les échanges entre avec l'eau surnageante.

La seconde partie de ces travaux portait sur l'étude *in situ* de l'effet d'une communauté globale naturelle sur l'expression de la dénitrification (Fig. 11).

les résultats obtenus ont notamment permis de mettre en évidence la caractère stimulateur de la présence de la macrofaune sur l'activité dénitrifiante et ceci indépendamment de sa répartition au sein de la colonne sédimentaire.

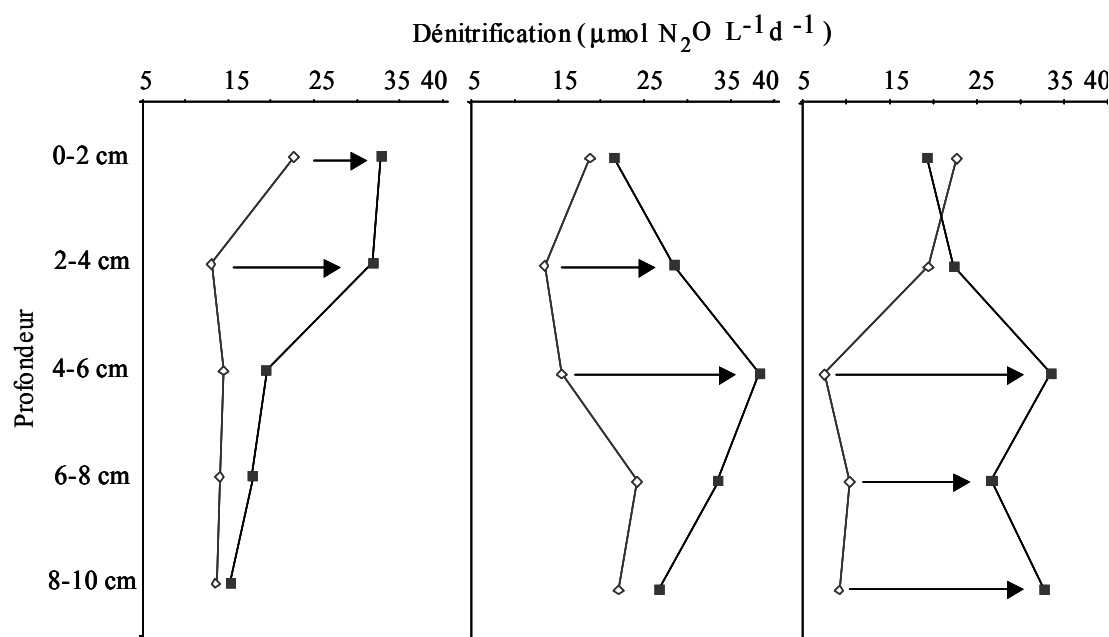


Figure 11 : Activité dénitrifiante dans les sédiments intacts (symboles foncés) et témoins en cours de recolonisation (symboles clairs), après 1, 4 et 6 mois. Les niveaux présentant des différences significatives en ce qui concerne le macrobenthos sont indiqués par des flèches.

En effet, si certains des sédiments étudiés étaient intacts (uniquement délimités par un carottier), d'autres avaient été dépeuplés de leur macrofaune avant leur réintroduction sur le site expérimental et ont subi une recolonisation progressive au cours de l'expérience.

Il est apparu qu'au cours du temps et de la recolonisation, les valeurs de dénitrification dans la colonne sédimentaire n'étaient plus importantes pour les sédiments intacts par rapport aux témoins qu'aux niveaux où la recolonisation n'avait pas permis de reconstituer une population macrobenthique équivalente au sein des deux types de sédiments (Fig. 11), les couches équivalentes en termes de macrofaune pour les deux types de sédiments se situant soit en profondeur (après 1 et 4 mois) ou en surface (après 6 mois). Au sein des sédiments intacts, l'activité dénitrifiante a atteint des valeurs allant de 145 à 450% celles mesurées à la même

profondeur dans les sédiments témoins (Fig. 11).

Les enseignements issus des travaux *in vitro* (système flux continu; population galérique monospécifique de *Nereis diversicolor*) et *in situ* (peuplement total plurispécifique; sédiment naturel) ont permis de :

- mettre en évidence l'influence marquée de la macrofaune sur la dénitrification dans les sédiments ;
- démontrer l'évolution spatio-temporelle de l'influence de la bioturbation sur la dénitrification ;
- de finalement définir différents modèles évolutifs mettant en évidence la complexité des processus induits par la bioturbation dans les sédiments (Fig. 12).

Dans un sédiment non ou peu bio-remanié, la couche oxydée où se produit la nitrification n'est pas importante (quelques millimètres). La diffusion du nitrate dans la couche inférieure réduite du sédiment (couche où s'exprime la dénitrification) est limitée par le caractère compact de celui-ci. Plus profondément, la sulfato-réduction est dominante (Fig. 12A).

En présence de macrofaune, le remaniement sédimentaire augmente la porosité du sédiment et la diffusion des solutés (Fig. 12B). Par un apport accru d'oxygène, la couche de surface oxydée du sédiment s'étend plus profondément, ce qui favorise l'expression de la nitrification. La diffusion du nitrate est également augmentée par le remaniement sédimentaire. La macrofaune stimule donc la dénitrification de façon directe (apport de nitrate) et indirecte (stimulation de la nitrification). De plus, la formation de micro-niches aérobies dans un sédiment réduit, et/ou de micro-niches anaérobies au niveau des pelotes fécales déposées dans la couche oxydée renforcent la proximité entre nitrification et dénitrification, et les échanges qui en résultent.

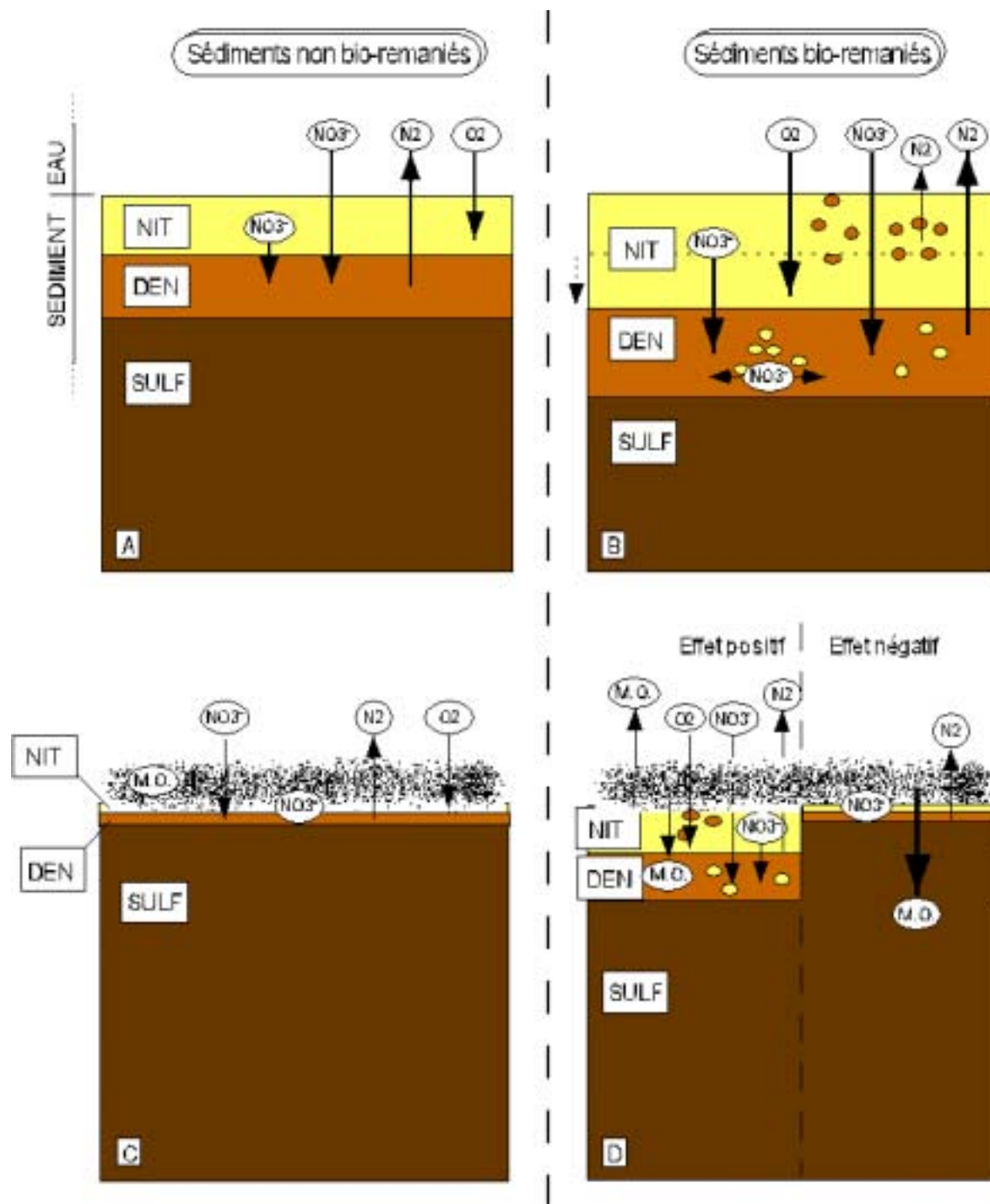


Figure 12 : Influence de la bioturbation sur l'expression de la dénitrification dans les sédiments marins, en fonction d'un apport en matière organique. L'épaisseur des couches et des flèches est indicative de l'intensité des processus. NIT : nitrification, DEN : dénitrification, SULF : sulfato-réduction.

Une arrivée importante de matière organique à la surface d'un sédiment non bio-remanié entraîne rapidement l'établissement de conditions anoxiques en surface par consommation de l'oxygène utilisé pour la dégradation de la matière organique, et la possibilité d'un "effet couvercle" limitant la diffusion des solutés. Ces conditions anoxiques diminuent l'expression de la nitrification et stimulent fortement la sulfato-réduction dont la production de sulfure

inhibe la dénitrification (Fig. 12C).

La présence de bioturbation dans un tel sédiment produit plusieurs effets (Fig. 12D) :

- la pénétration de l'oxygène qui réduit l'anoxie du sédiment en surface, stimulant la nitrification et déplaçant la sulfato-réduction dans des zones plus profondes,
- la diffusion accrue du nitrate dans le sédiment qui favorise la dénitrification,
- le départ de la matière organique dans la colonne d'eau, réduisant ses effets,
- l'enfouissement plus ou moins important de la matière organique qui stimule la dénitrification ou renforce les conditions anoxiques et l'expression de la sulfato-réduction,
- la création de micro-niches aérobies et anaérobies.

Il est généralement reconnu que l'activité benthique, et plus particulièrement la bio-irrigation, a un effet stimulateur à la fois sur la nitrification et la dénitrification (e.g., Kristensen et Blackburn 1987; Henriksen et Kemp 1988; Mayer *et al.* 1995; Rysgaard *et al.* 1995).

Cependant, la comparaison directe des causes et des valeurs de stimulation de la dénitrification (allant de 114 à 950 %) est très difficile du fait de la diversité des conditions expérimentales mises en oeuvre et notamment les espèces étudiées et les densités d'organismes utilisées. De plus, les propriétés des terriers spécifiques aux différences espèces, tels que la sécrétion de mucus, la construction des murs de terriers ou le mode de bio-irrigation également connus pour affecter nitrification et dénitrification nécessite des études particulières (Aller *et al.* 1983; Kristensen *et al.* 1985, 1991; Mayer *et al.* 1995).

3.2. Densité des structures biogènes et couplage nitrification-dénitrification

Afin d'étudier l'effet général de la bio-irrigation et des macrostructures biogènes associées sur la nitrification et dénitrification, et ceci indépendamment des espèces, nous avons mené une expérimentation dans laquelle des coupelles de sédiment ont été incubées dans de l'eau continuellement aérée (e.g., Aller et Mackin 1989). La conception de cette expérimentation était basée sur le principe que les échelles de diffusion des solutés et donc les structures de transport-réaction au sein de la zone bio-perturbée sont largement dépendantes de la taille et l'espacement des terriers irrigués (Aller, 2001).

En considérant les terriers comme des structures à symétries radiale et réparties de manière homogène au sein des sédiments (Fig. 13A), nous avons simulé différentes densités de terriers (Aller et Aller 1998; Hulth *et al.* 1999) en faisant simplement varier l'épaisseur des sédiments incubés (épaisseur des coupelles : L; Fig. 13A, B et C).

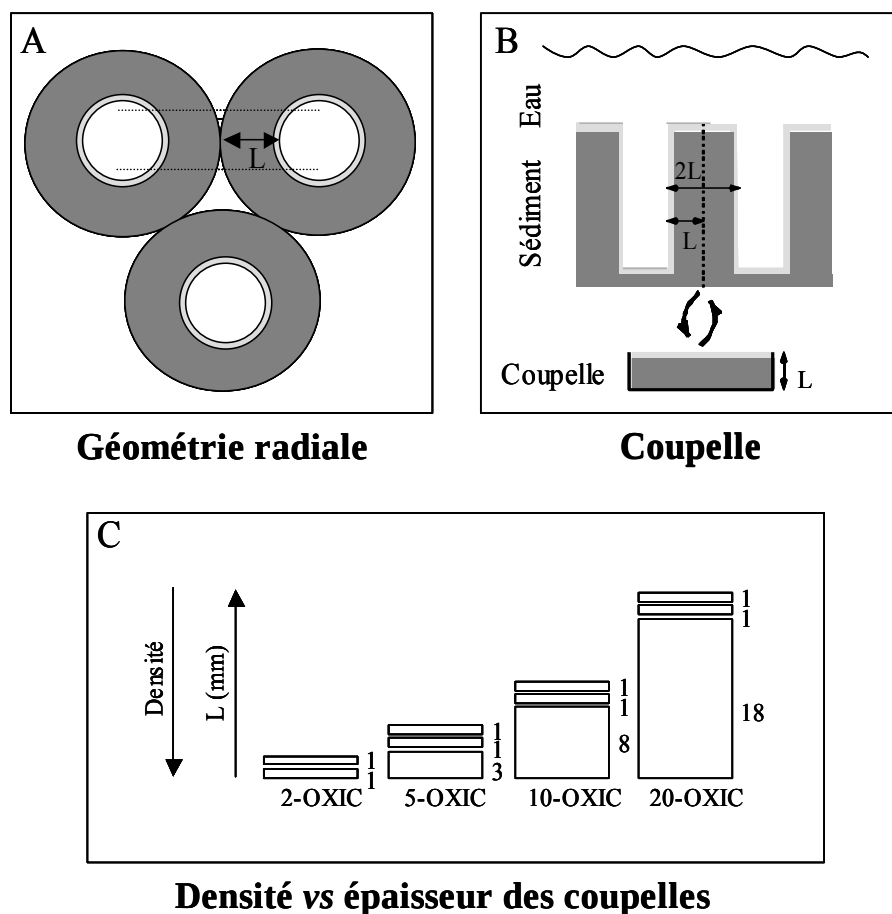


Figure 13 : (A) Schéma de la disposition géométrique idéalisée de terriers identiques et séparés sur un axe plan par une distance caractéristique $2L$. Les zones claires indiquent les zones oxygénées, et les zones sombres, les zones anoxiques. (B) L'effet de l'espace inter-terriers peut être approximativement simulé par des sections planes de sédiment d'épaisseur L , et exposées sur une seule surface, l'autre face (fonds de la coupelle) étant fermée à tout contact direct (i.e., aucun flux net depuis la base). (C) Différentes épaisseurs de coupelles ont été utilisées afin de simuler l'espacement entre terriers au sein d'un sédiment bio-perturbé (les valeurs de L sont exprimées en millimètres). Redessiné d'après Gilbert *et al.* (2003).

Pour chacune des 4 épaisseurs de sédiments utilisées, 2, 5, 10 et 20 mm, simulant respectivement des densités de terriers allant de $\sim 50\,000\text{ m}^{-2}$ à $\sim 400\text{ m}^{-2}$ en fonction du rayon du trou du terrier (e. g., 0.05 - 1 cm), les coupelles ont été incubées dans des containers remplis d'eau aérée. Le suivi des échanges entre sédiments et l'eau surnageante a été effectué

par des mesures des composés azotés inorganiques dissous (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^-) dans les deux compartiments.

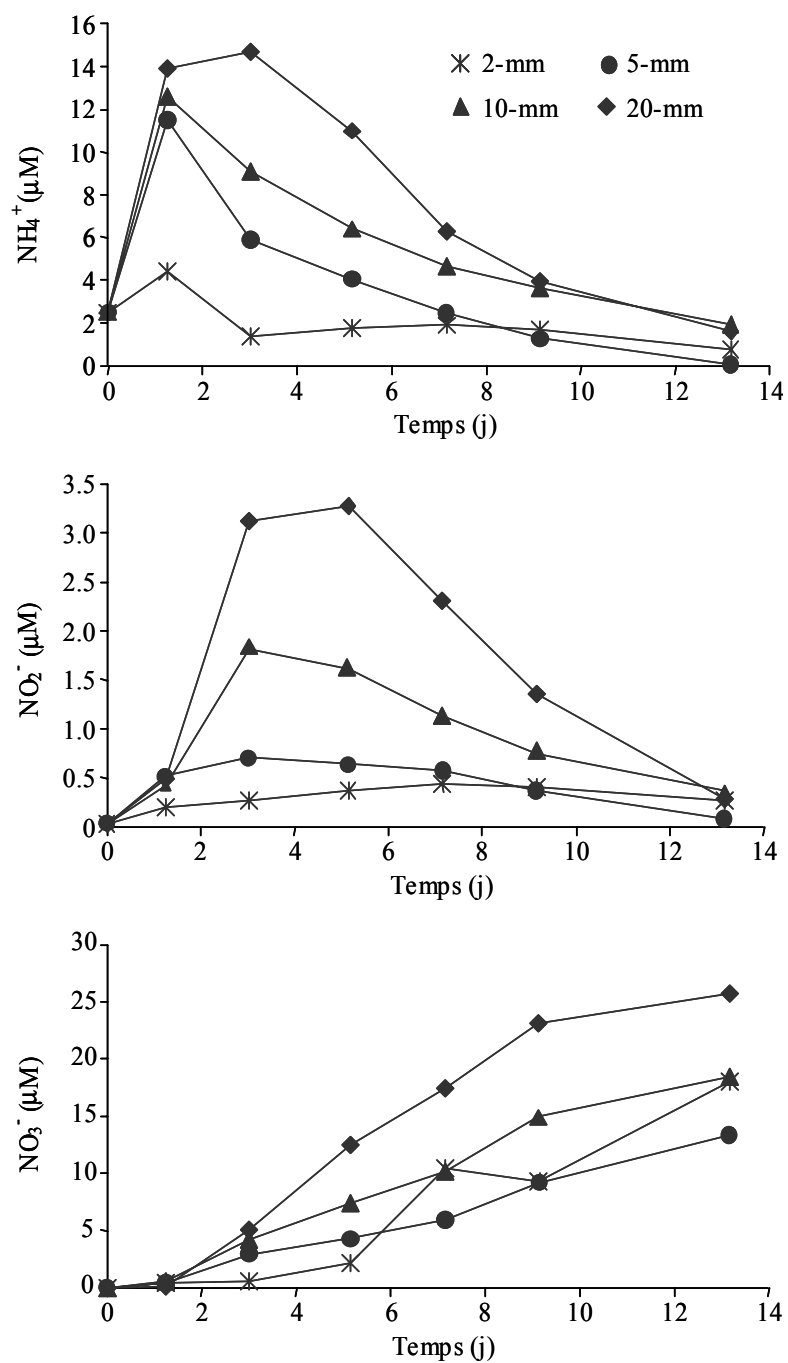


Figure 14 : Evolution des concentrations en azote organique dissous (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^-) dans l'eau surnageante pour chaque épaisseur de coupelle utilisée.

Dans chaque container, l'évolution des concentrations des différents composés dans l'eau surnageante a été similaire : rapide production et relargage en NH_4^+ , suivi par une progressive oxydation et une successive conversion en NO_2^- et NO_3^- (Fig. 14).

La résultante de tous ces évènements fut une continuelle production d'azote inorganique dissous largement représentée par le NO_3^- . La magnitude des concentrations obtenues était directement liée à la quantité de sédiment présent dans chaque réservoir, i.e. épaisseur des coupelles.

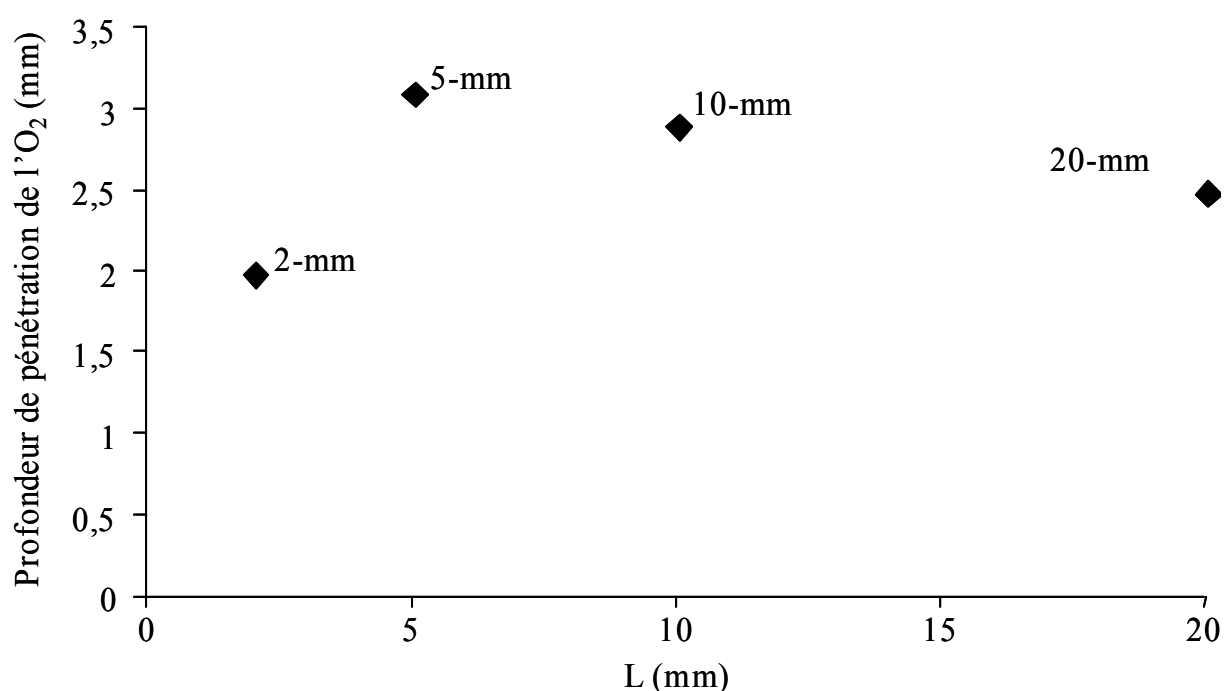


Figure 15 : Profondeur de pénétration de l'oxygène dans les sédiments, pour chaque épaisseur de coupelle utilisée. A noter que les sédiments contenus dans les coupelles de 2 mm d'épaisseur sont complètement oxiques.

Cette évolution générale de l'azote inorganique dissous présentait alors toutes les caractéristiques de la succession classique de mécanismes observés durant la minéralisation (ammonification) et la nitrification.

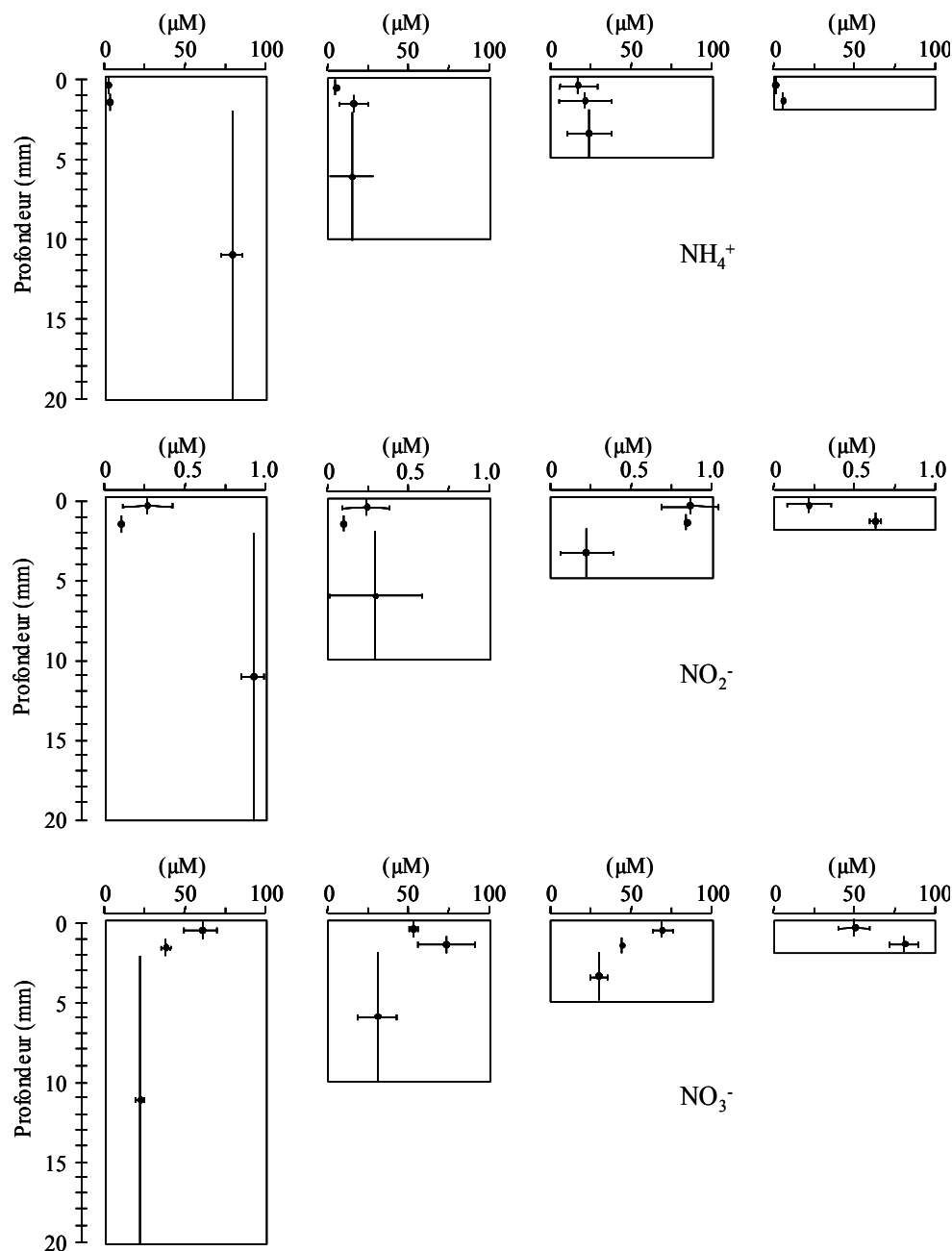


Figure 16 : Profils des concentrations en azote organique dissous (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^-) dans les sédiments pour chaque épaisseur de coupelle utilisée, en fin d'expérience (13 jours).

Ceci était confirmée par les profils des composés inorganiques dissous observés dans les différents sédiments en fin d'expérimentation (13 jours). Dans les sédiments présentant une zone oxydante variable en fonction du type de sédiment (e.g., sur toute la profondeur pour les sédiments de 2 mm d'épaisseur; Fig. 15), la surface des sédiments présentait clairement une importante nitrification, indiquée par une concentration maximum en NO_3^- dans le ou les 2 premiers millimètres (Fig. 16). Ces concentrations étaient largement supérieures à celles mesurées dans l'eau surnageante, indiquant un flux diffusif du NO_3^- produit vers la colonne d'eau.

Dans le même temps, les types de sédiments présentaient les activités dénitrifiantes différentes en fonction de l'épaisseur de ceux-ci (Fig. 17). L'activité mesurée dans les sédiments les plus fins, complètement oxiques, avait diminué de manière importante ($< 0,5 \mu\text{mol. N}_2\text{O L}^{-1} \text{ d}^{-1}$) par rapport à celle des sédiments initiaux ($37,7 \mu\text{mol. N}_2\text{O L}^{-1} \text{ d}^{-1}$). Par contre, dans les autres sédiments, présentant à la fois une zone oxique et une zone anoxique, l'activité dénitrifiante dans la zone anoxique était stimulée de ~ 4 à 10 fois la valeur initiale.

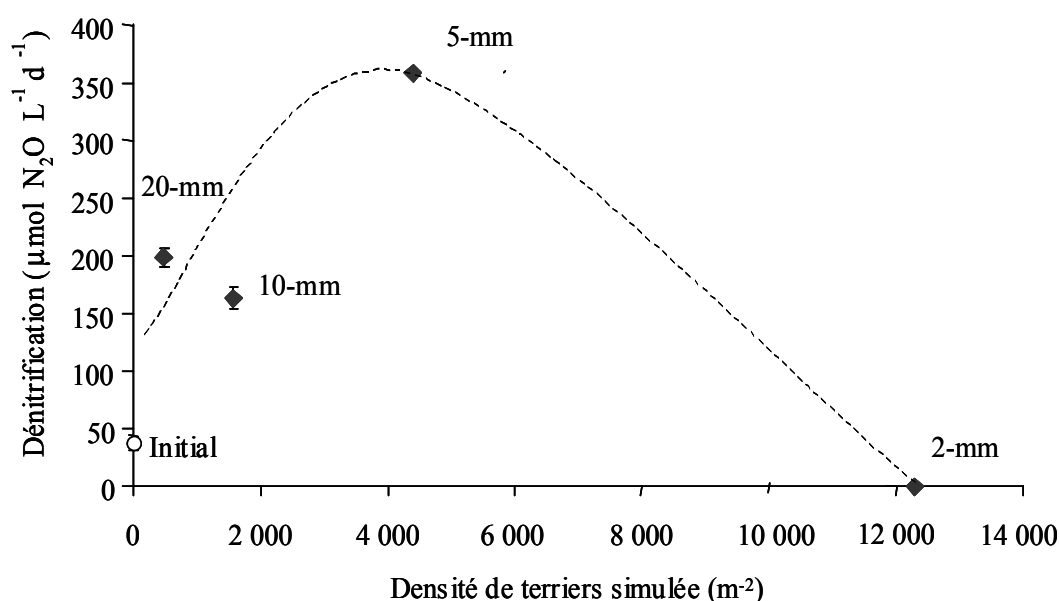


Figure 17 : Activité dénitrifiante (moyenne $\pm$ minimum et maximum) mesurée dans les sédiments, exprimée en fonction de la densité de terriers simulée), en fin d'expérience (13 jours). Pour le calcul des densités en fonction de l'épaisseur de coupelle utilisée (L), une valeur de rayon interne de trou de terriers de 5 mm a été prise en compte. La courbe en pointillés présente uniquement un caractère explicatif.

Le couplage maximal entre les réactions oxiques et anoxiques a eu lieu dans les sédiments ayant une épaisseur de 5 mm, ce qui correspond à une distribution homogène de terriers à une densité comprise entre $\sim 3000 - 11\,000 \text{ m}^{-2}$, en fonction du rayon du trou du terrier (e.g., $r = 0.05 - 0.5 \text{ cm}$). Pour des épaisseurs plus faibles, la zone oxique était prédominante, les sédiments complètement oxygénés et la dénitrification presque totalement inhibée (e.g., Payne 1976; Kapralek *et al.* 1982).

Pour des épaisseurs plus importantes, une combinaison de facteurs tels que l'augmentation de la concentration en solutés réduits issus de métabolismes anaérobies dans la zone anoxique ou la pénétration moins importante de l'oxygène entraînaient une baisse de l'efficacité du couplage nitrification-dénitrification. Des travaux précédents ont déjà montré que dans le

milieu naturel l'activité dénitrifiante pouvait varier de manière inverse à l'intensité de bio-irrigation aux taux d'irrigation les plus importants (Berelson *et al.* 1998).

Si l'augmentation du nombre de terriers (organismes galéricoles) tend vers l'inhibition de la dénitrification par une oxygénation excessive des sédiments, il est clair que le même effet peut être produit par l'augmentation de la complexité du réseau de terriers avec le temps en présence d'un nombre fixe d'organismes benthiques (cf. 3.1.)

Notre approche expérimental n'a pas permis de prendre en compte l'advection de l'eau interstitielle pouvant avoir lieu autour des structures biogènes dans les sédiments sableux très perméables (Huettel and Webster 2001). Les rôles possibles de la méiofaune dans l'altération des réactions et des transports locaux de solutés n'ont également pas été explicitement examinés (e.g., Reichelt, 1991).

De ce fait, les résultats quantitatifs issus de cette étude ne doivent pas être extrapolés tels quels dans le milieu naturel. Par contre, il a été clairement démontré que quelque soit l'organisme galéricole impliqué, l'équilibre entre stimulation/ inhibition de la dénitrification et de la minéralisation de l'azote est fortement dépendant de la distribution des structures biogènes au sein des sédiments.

Un paramètre important de la bio-irrigation au sein des structures biogènes n'avait également pas été pris en compte lors de cette expérimentation : les variations d'oxygénation au sein des murs des terriers due fait de l'irrigation intermittente des galeries par les organismes y séjournant, phénomène appelé oscillation rédox (Forster & Graf, 1992). En effet, beaucoup d'espèces sont connues pour alimenter leur terrier en eau surnageante (e.g., Frenzel 1990 ; Wetzel *et al.*, 1995 ; Matisoff et Wang 1998), avec des rapports entre les périodes de bio-irrigation et les autres activités (incluant les périodes de repos) extrêmement variables d'une espèce à l'autre (Fig. 18).

Ce phénomène pourrait expliquer le fait que les parois des terriers soient des sites extrêmement réactifs du point de vue microbien par rapport aux sédiments environnants (Henriksen *et al.*, 1983; Kristensen *et al.*, 1985; Aller et Aller, 1986). En effet, un travail précédent a suggéré que le phénomène d'oscillation redox induit par la bio-irrigation, et associé au mélange des particules, pouvait permettre aux bactéries aérobies de faciliter la

dégradation de composés par les bactéries anaérobies et inversement, ceci ayant pour conséquence entraînant une stimulation de l'activité métabolique globale (Aller, 1994).

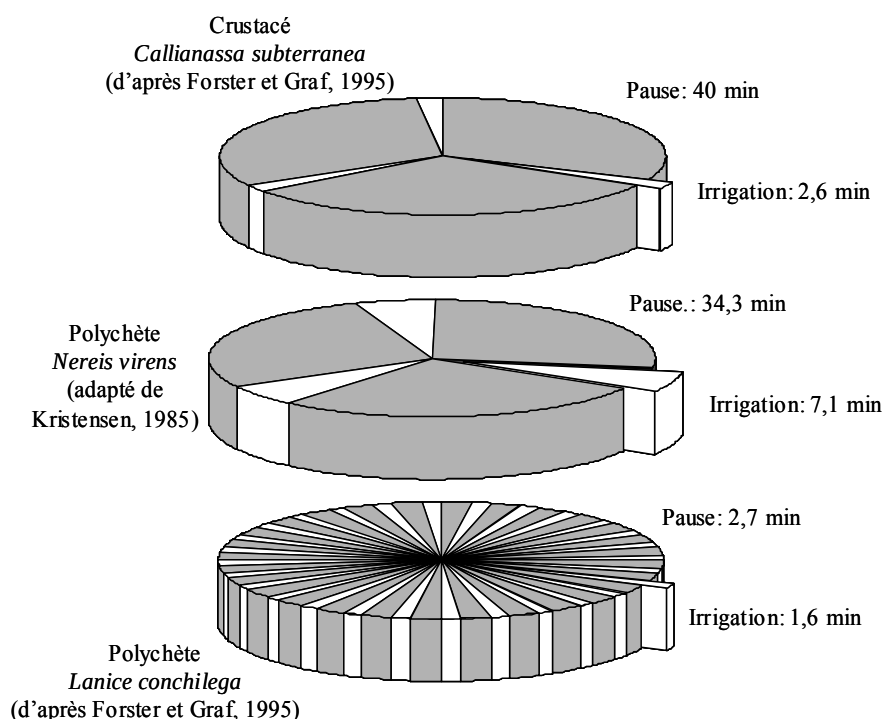


Figure 18 : Répartition des phases d'irrigation active (en blanc) et de repos (en grisé) d'un terrier habité, pour trois espèces différentes, sur un espace de temps de 2 heures. Adapté de Aller, 2001.

Dans le cadre de notre travail, nous avons étudié les réponses des populations microbiennes impliquées dans le cycle du nitrate soumises au phénomène d'oscillation rédox en mesurant à la fois les activités métaboliques et les échanges de composés inorganiques dissous entre l'eau interstitielle et l'eau surnageante. Les métabolismes aérobie (nitrification : oxydation du NH_4^+ en NO_3^-) et anaérobies (dénitrification : réduction du NO_3^- en N_2 , et ammonification des nitrates : réduction du NO_3^- en NH_4^+) furent pris en compte. Le protocole expérimental fut mis en place afin de simuler trois types d'environnements au sein d'un sédiment bio-perturbé : les sédiments oxiques de surface, les sédiments anoxiques hors de portée des structures biogènes, et les parois des terriers soumis à une irrigation intermittente (Fig. 19).

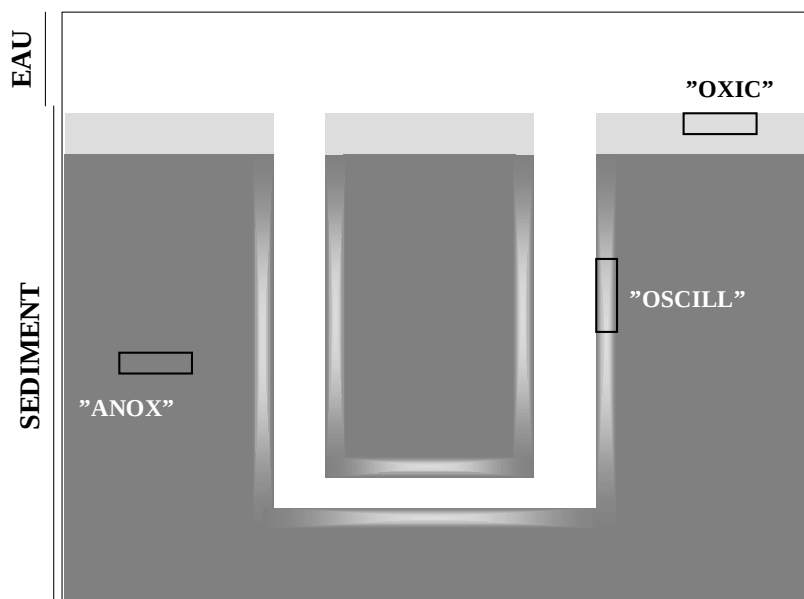


Figure 19 : Zones étudiées au sein d'un sédiment bio-perturbé : les sédiments oxygènes de surface (OXIC), les sédiments anoxiques hors de portée des structures biogènes (ANOX), et les parois des terriers soumis à une irrigation intermittente (OSCILL).

3.3. Effet des oscillations rédox sur les métabolismes bactériens du cycle de l'azote

L'étude des activités nitrifiante, dénitrifiante et d'ammonification des nitrates (Fig. 20) et des composés inorganiques dissous (Fig. 21; uniquement NO_3^- et NH_4^+ sont présentés) dans les trois conditions expérimentales mises en place (OXIC, OSCILL et ANOX) a montré des différences importantes à la fois des points de vue qualitatifs et quantitatifs.

D'une manière générale, l'ammonification des nitrates qui était très faible dans les sédiments de départ ($0,78 \mu\text{mol. l}^{-1}. \text{d}^{-1}$), a été réduite au minimum de 50% de sa valeur durant toute l'expérimentation et ceci quelque soit les conditions expérimentales (Fig. 20). On pouvait s'attendre à un tel résultat, ce métabolisme étant généralement considéré comme insignifiant (Binnerup *et al.*, 1992) à l'exception des sédiments très fortement chargés en matière organique (Kaspar *et al.*, 1988; Christensen *et al.*, 2000), ce qui n'était pas le cas des sédiments utilisés lors de cette étude.

En conditions strictement oxiques (OXIC), la nitrification est apparue relativement stable durant l'expérimentation aux alentours de $50 \mu\text{mol. l}^{-1}. \text{d}^{-1}$. Par contre, la dénitrification chutait lentement dans les sédiments pour disparaître après 15 jours, ceci étant attribué à la présence exclusive d'oxygène dans les sédiments. Après cette perte d'activité, on pouvait mesurer une augmentation importante de la concentration en nitrates dans les sédiments jusqu'à une valeur de $37 \mu\text{M}$ (Fig. 21).

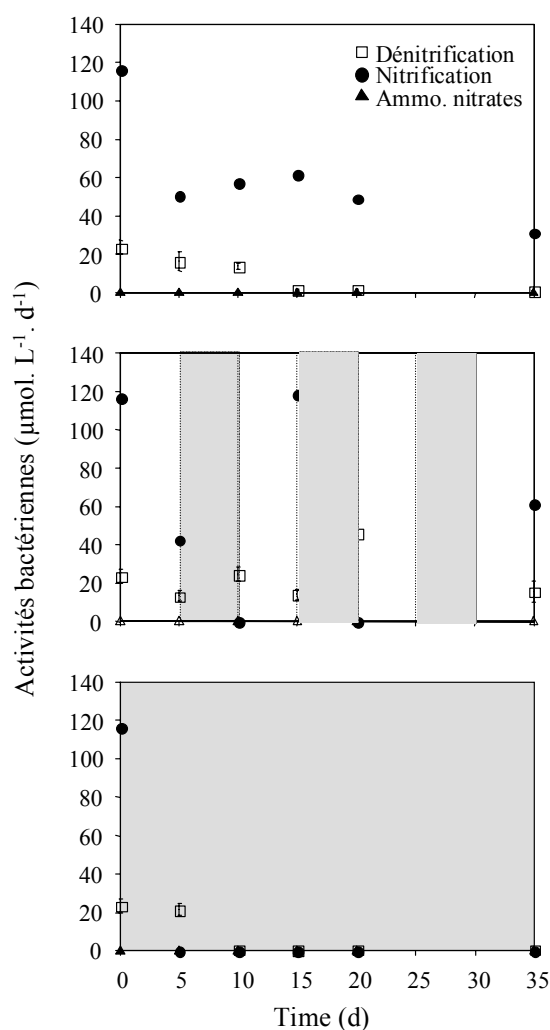


Figure 20 : Nitrification, dénitrification et ammonification des nitrates dans les différents sédiments durant le temps de l'expérimentation. Haut : conditions oxiques strictes ; Milieu : oscillation rédox avec permutation des conditions oxiques vers les conditions anoxiques, et inversement, tous les 5 jours; Bas : conditions anoxiques strictes. Les phases oxiques sont indiquées en blanc et les phases anoxiques en grisé.

En conditions anoxiques (ANOXIC), aucune activité de nitrification n'était plus mesurable après 5 jours (Fig. 20). En absence de cette source de nitrate, la dénitrification était alors réduite et disparaissait 5 jours plus tard, la concentration en NO_3^- des sédiments étant alors

nulle (Fig. 21). Dans ces sédiments, on pouvait mesurer une concentration en ammonium des l'ordre de 50 μM .

En conditions d'oscillation des conditions d'oxygénation (OSCILL), d'une manière générale, on pouvait observé une alternance de l'expression de la nitrification et de la dénitrification en fonction de la présence ou de l'absence d'oxygène dans les sédiments, respectivement (Fig. 20). Cette alternance était également visible pour les concentrations en nitrate et ammonium qui évoluaient de manière opposée dans les sédiments (en présence d'oxygène : augmentation des nitrates et baisse de l'ammonium, et inversement en absence d'oxygène; Fig. 21).

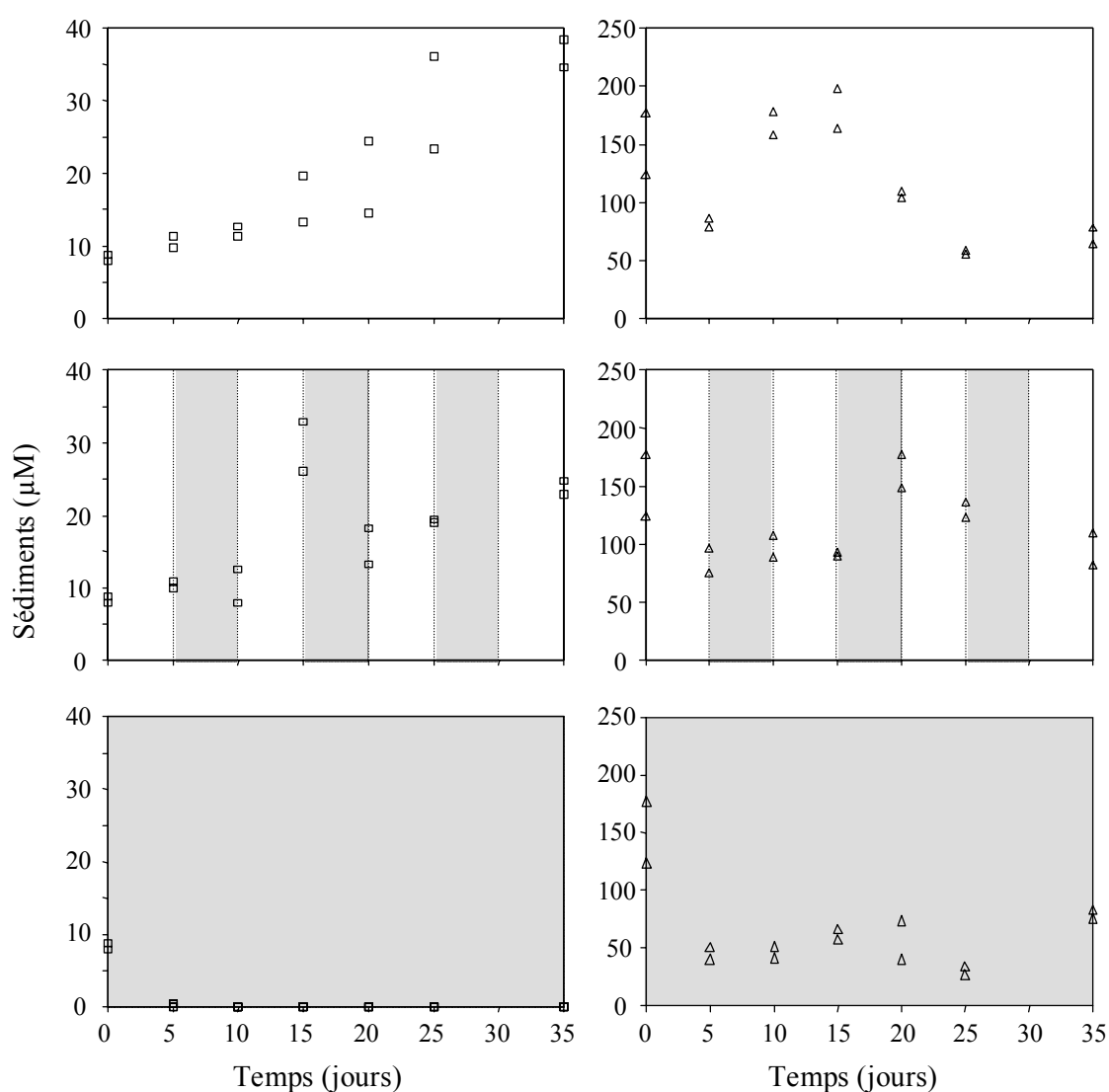


Figure 21 : Concentration en nitrates (gauche) et en ammonium (droite) dans les différents sédiments durant le temps de l'expérimentation. Haut : conditions oxiques strictes ; Milieu : oscillation rédox avec permutation des conditions oxiques vers les conditions anoxiques, et

inversement, tous les 5 jours; Bas : conditions anoxiques strictes. Les phases oxiques sont indiquées en blanc et les phases anoxiques en grisé.

Ces résultats ont permis de mettre en évidence le caractère spécifique majeur des parois des terriers sujettes à une oxygénation intermittente : une superposition des activités de nitrification et de dénitrification qui sont présentes et s'expriment (de manière alternée) dans la même zone, alors qu'une seule ou aucune d'entre elles ne subsiste dans les zones sédimentaires environnantes strictement oxiques ou anoxiques.

Afin de quantifier l'impact des oscillations rédox sur le fonctionnement du cycle de l'azote, la quantité d'azote minéralisé (i.e., transformé en NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- et N_2) pour chaque type de conditions expérimentales ont été calculés (Tableau 2). Il apparaît que la minéralisation de l'azote est 1,6 fois supérieure en zone oxique qu'en zone anoxique. Mais surtout les résultats montrent que dans la zone où les conditions d'oxygénation sont constamment variables, la quantité d'azote minéralisé y est 4.8 fois plus importante qu'en zone oxique.

Le phénomène d'oscillation redox induit par la bio-irrigation entraîne donc la création d'un environnement unique au sein des sédiments, environnement présentant le taux de minéralisation de l'azote le plus important et où à la fois des métabolismes aérobie et anaérobies coexistent.

Tableau 2 : Quantité d'azote minéralisé (i.e., transformé en NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- et N_2) pour les différentes conditions expérimentales, pendant les 35 jours d'expérimentation. les valeurs sont exprimées en μmoles .

Conditions	Azote minéralisé
OXIC	186,14
OSCILL	896,94
ANOX	116,81

Cependant, les mécanismes de contrôle du cycle du nitrate par la bioturbation ne semblent pas être uniquement restreints à une action de la macrofaune sur les voies métaboliques "classiques" présentées dans la figure 9.

En particulier, des travaux très récents ont démontré que dans des sédiments riches en manganèse, les cycles de l'azote et du manganèse pouvaient être intimement liés, mettant en évidence des mécanismes alternatifs de couplage entre la nitrification et la dénitrification via le cycle du manganèse :

- oxydation du Mn^{2+} par le nitrate avec production de N_2 (Luther *et al.* 1997, 1998) ;
- oxydation de l'ammonium en nitrate en parallèle avec la réduction du MnO_2 en Mn^{2+} (Hulth *et al.* 1999).

3.4. Couplage entre le cycle de l'azote celui du manganèse : la nitrification anoxique

Dans des sédiments côtiers (Long Island Sound, USA) incubés expérimentalement en anaérobiose, il a été démontré une production d'azote, production directement liée à la quantité d'oxyde de manganèse présent initialement dans les sédiments (Fig. 22).

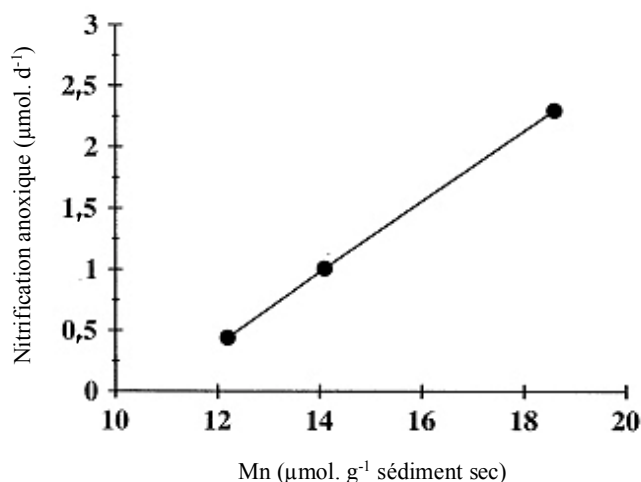


Figure 22 : Nitrification anoxique (production de nitrates en anaérobiose) en fonction de la concentration en manganèse des sédiments (phase solide).

L'existence cette nitrification anoxique souligne l'implication de "nouvelles" voies métaboliques dans le cycle de l'azote, ceci plus particulièrement dans les sédiments bio-remaniés ou physiquement mélangés. En effet, seuls des mouvements rapides des formes oxydées (particulaires) et réduites (dissoutes) du manganèse ont le potentiel d'entraîner et

maintenir le couplage nécessaire entre les différentes formes du manganèse et de l'azote (Fig. 23).

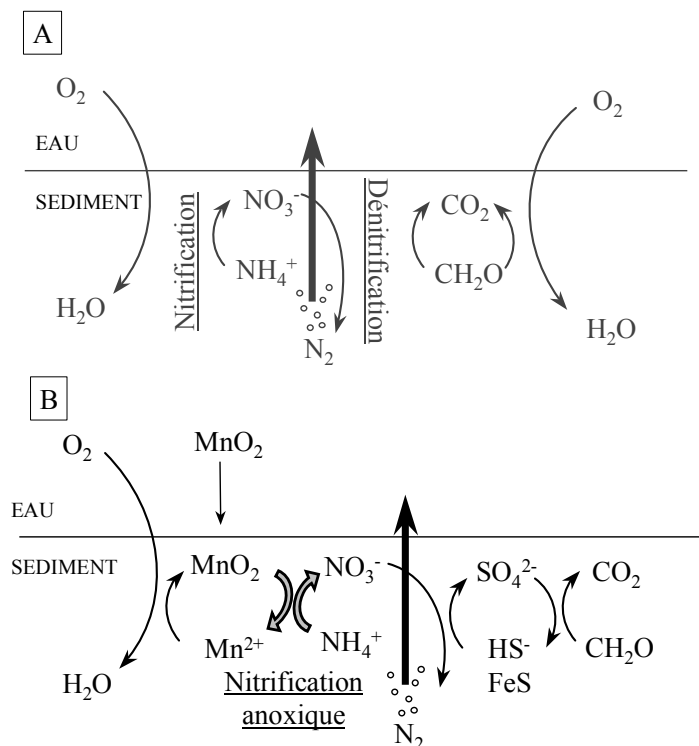


Figure 23 : (A) Schéma du couplage classique nitrification-dénitrification dans les sédiments. (B) Schéma de la nitrification anoxique issue du couplage entre les cycles de l'azote et du manganèse.

Nos travaux ont clairement démontré le rôle prépondérant de la bioturbation sur à la fois la répartition des particules au sein de la colonne sédimentaire et les différents métabolismes bactériens responsables de la minéralisation de la matière organique, qu'ils soient aérobies et anaérobies. La partie complémentaire aux travaux précédemment présentés a donc été d'étudier le devenir spécifique de la matière organique sédimentaire (répartition et transformation) dans des sédiments soumis au processus de bioturbation.

4. Bioturbation et devenir de la matière organique (A3, 5, 6, 10, 15, 16, 19 & A'21)

4.1. Distribution et dégradation dans les sédiments bio-perturbés

La première phase de nos travaux concernant le devenir de la matière organique dans des sédiments bio-remaniés a consisté en la réalisation de deux expérimentations, l'une au laboratoire en présence d'une population monospécifique du polychète *Nereis diversicolor*, et l'autre dans le milieu naturel (Anse de Carteau, Golfe de Fos). L'objectif de ces deux expérimentations était de suivre le devenir d'hydrocarbures d'origine pétrolière déposés à la surface des sédiments.

Les résultats obtenus ont permis de mettre en évidence une répartition différentielle des hydrocarbures dans les sédiments habités par rapport aux sédiments témoins dépeuplés (du point de vue macrofaune). En absence de macrofaune, aucun enfouissement n'était visible après 15 et 45 jours, alors que celui-ci était de 2.5 et 13.5 % du dépôt initial, répartis sur les 6 et 10 premiers centimètres des sédiments, respectivement, du fait de l'activité des polychètes (Tabl. 3). De plus, la présence de *N. diversicolor* a entraîné un relargage vers la colonne d'eau 1,4 à 16 fois plus important que celui observé dans les sédiments témoins. Du point de vue quantitatif, une (bio)dégradation était observée uniquement pour les hydrocarbures enfouis, après 45 jours.

Tableau 3 : Expérimentation *in vitro*. Devenir des hydrocarbures depuis la couche initiale de dépôt dans les sédiments colonisés par *Nereis diversicolor* et les sédiments témoins sans macrofaune, après 15 et 45 jours. * : biodégradation détectée.

	15 jours		45 jours	
	<i>N. diversicolor</i>	Témoins	<i>N. diversicolor</i>	Témoins
Exportation	63,0	4,0	76,5	53,0
Couche dépôt	34,5	96,0	10,0	47,0
Enfouissement	2,5	0,0	13,5 *	0,0

Le même type d'expérimentation, mais réalisée dans le milieu naturel en présence du peuplement macrobenthique total, a montré également un enfouissement des hydrocarbures contrôlé par la faune endogée : dans les sédiments habités et jusqu'à 6 cm de profondeur après 1, 4 et 6 mois et dans les sédiments témoins en partie recolonisés après 6 mois (Tabl. 4).

Par contre, du fait du protocole expérimental utilisé (présence d'un "chapeau" à la surface des carottiers, ceci afin de ralentir la recolonisation des sédiments témoins initialement dépeuplé; "chapeau" également disposé sur les carottiers habités pour l'homogénéité des conditions expérimentales), aucune différence significative n'a été mise en évidence concernant le départ des hydrocarbures vers la colonne d'eau.

Tableau 4 : Expérimentation *in situ* (Anse de Carteau, Golfe de Fos). Devenir des hydrocarbures depuis la couche initiale de dépôt dans les sédiments habités et les sédiments témoins, après 1, 4 et 6 mois. * : biodégradation détectée.

	1 mois		4 mois		6 mois	
	Habités	Témoins	Habités	Témoins	Habités	Témoins
Exportation	28,0	29,6	58,9	60,6	62,2	69,2
Couche dépôt	62,0	70,4	31,8 *	39,4 *	23,6 *	26,4 *
Enfouissement	10,0	0,0	9,3 *	0,0	14,2 *	4,4 *

Le phénomène de biodégradation des hydrocarbures s'est déroulé dans la couche de surface (dépôt) de tous les sédiments contaminés, mais également dans les couches plus profondes (jusqu'à 6 cm) où les hydrocarbures ont été enfouis par la macrofaune.

Dans un premier temps, l'attaque microbienne a été plus forte à la surface des sédiments que dans les couches inférieures (Blumer et Sass, 1972; Mayo *et al.*, 1978). Puis, Après 6 mois, cette biodégradation était équivalente dans la couche de surface et dans les couches plus profondes.

Cette similitude quant à la biodégradation des hydrocarbures pouvait alors être expliquée par tel ou tel évènement particulier ou une combinaison de ceux-ci :

- une biodégradation aérobie en surface suivie d'un enfouissement des hydrocarbures;
- le mélange du sédiment par la macrofaune endogée améliorant les conditions propices à la biodégradation aérobie par l'apport d'oxygène dans les couches de sédiments sub-superficielles (Aller et Yingst, 1985; Kikuchi, 1986). Dans le cadre de ce travail, les espèces présentes dans les sédiments étudiés ne construisant pas de terriers, mais réalisant plus vraisemblablement un remaniement continu du sédiment, l'arrivée d'oxygène dans la zone

anaérobie pouvait donc s'expliquer par la création de micro-environnements oxiques permettant une biodégradation aérobie;

- la possibilité de biodégradation anaérobie des hydrocarbures. Il est en effet clairement établi que certaines souches bactériennes sont capables de dégrader en anaérobiose certains hydrocarbures (Bertrand *et al.*, 1989).

Afin de tenter d'élucider ceci, d'autres expérimentations ont été réalisées, en utilisant cette fois-ci des lipides d'origine phytoplanctonique (cellules mortes de *Nannochloropsis salina*) comme traceurs.

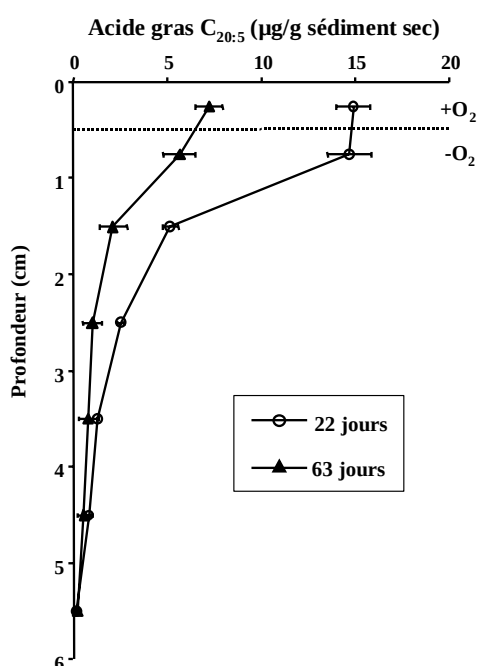


Figure 24 : Profils de répartition d'un bio-marqueur lipidique (ex. : acide gras C_{20:5}) dans les sédiments habités depuis son dépôt initial en surface (*N. salina*), après 22 et 63 jours. La ligne en pointillés indique la limite la couche de sédiment oxygénée de manière permanente (0 – 5 mm).

Dans des carottiers isolant une portion de sédiments prélevés dans l'anse de Carteau, les traceurs déposés initialement à la surface ont été enfouis jusqu'à 6 centimètres de profondeur dès 22 jours (Fig. 24). Le profils de répartition des traceurs étaient caractéristiques d'un mode de remaniement biodiffusif tout au long de l'expérimentation. Après 63 jours, cependant la quantité de traceurs mesurée dans les sédiments était nettement plus faible qu'après 22 jours. Du fait du système expérimental utilisé et de l'analyse de la colonne d'eau, ceci ne pouvait pas être expliqué par un relargage plus important vers la colonne d'eau. Par contre, les analyses

effectuées dans les sédiments démontraient clairement la présence d'une biodégradation des traceurs lipidiques (Tabl. 5).

Tableau 5 : Temps de disparition de lipides phytoplanctoniques dans les sédiments bio-perturbés, et durant des cinétiques de dégradation en conditions strictement oxiques (+O₂) et anoxiques (-O₂).

Composé	τ (jours)		Référence
	+O ₂	Sédiments habités -O ₂	
n-Alcènes		23-28	Notre étude
		110-1300	Grossi <i>et al.</i> , 2001
	23	159-2500	Teece <i>et al.</i> , 1998
	9-15	57-349	Harvey et Macko 1997
Stérols		40-59	Notre étude
		1300-2000	Grossi <i>et al.</i> , 2001
		24-50 ^a	Sun et Wakeham 1999
		71-500	Sun et Wakeham, 1998
	11	142	Harvey et Macko 1997
n-Alkyl diols		55-100	Notre étude
		220-1400	Grossi <i>et al.</i> , 2001
Acides gras		21-77	Notre étude
	15-21	18-26 ^a	Sun <i>et al.</i> , 2002
		42-520	Grossi <i>et al.</i> , 2001
		11-17 ^b	Sun et Wakeham 1999
	5-25	8-50 ^b	Sun <i>et al.</i> , 1997
	12-16	41-87	Harvey et Macko 1997

^a Expérience en laboratoire avec des sédiments tamisés et des espèces macrobenthiques sélectionnées; ^b Long Island Sound (station P).

Les valeurs de temps de persistance issus de notre expérimentation ont été comparés à celles provenant des travaux de Sun *et al.* (2002), de sédiments bio-perturbés du Long Island Sound (USA) et à celles observées durant des cinétiques de dégradation de lipides phytoplanctoniques en conditions stables d'oxygénation (Tabl. 5). Il apparaît clairement que les valeurs mesurées dans des sédiments bio-perturbés sont généralement situées entre celles définies, pour des composés similaires, en conditions strictes aérobies et anaérobies, tout en étant plus proches de celles obtenues en conditions aérobies. Ceci renforce l'idée que les paramètres diagenétiques calculés pour les lipides dans les sédiments bio-perturbés sont le reflet d'un ensemble de processus de dégradation aérobies et anaérobies, notamment du fait des variations des conditions rédox induites par l'activité des organismes (oscillation rédox).

L'étape suivante de nos travaux a donc été logiquement d'étudier le rôle des oscillations rédox sur le devenir de lipides phytoplanctoniques en réalisant une expérimentation spécifique nous permettant de simuler spécifiquement ce processus au sein de sédiments enrichis en cellules mortes de *N. Salina*.

4.3. Impact des oscillations rédox sur les processus de dégradation/préservation

Les sédiments ont alors été incubés dans les trois types de conditions d'oxygénation précédemment présentées, OXIC, OSCILL et ANOX (cf. 3.3).

Les résultats obtenus ont notamment montré une baisse constante des concentrations en acides gras pour les trois conditions expérimentales (Fig. 25). De la même manière que pour les lipides totaux, les triglycérides (données non présentées), l'étendue de la dégradation a été la plus importante en conditions oxiques, puis en conditions d'oscillation, et la plus faible pour les conditions anoxiques (Tabl. 6).

Tableau 6 : Pourcentage de dégradation de 3 acides gras (libres+estérifiés) dans les différents sédiments.

Lipide	OXIC	OSCILL	ANOX
C _{16:0}	70	58	44
C _{16:1}	71	54	36
C _{18:1}	70	59	44

L'incubation de sédiments enrichis en cellules phytoplanctoniques mortes de *N. salina* dans des conditions variables d'oxygénation a montré que :

- la réactivité ainsi que l'allure et l'étendue de la dégradation des lipides dans les sédiments marins dépendait fortement de la présence d'oxygène,
- un minimum de temps d'exposition à l'oxygène (TEO) était nécessaire afin d'obtenir un certain niveau d'hydrolyse des triglycérides et de dégradation des acides gras.

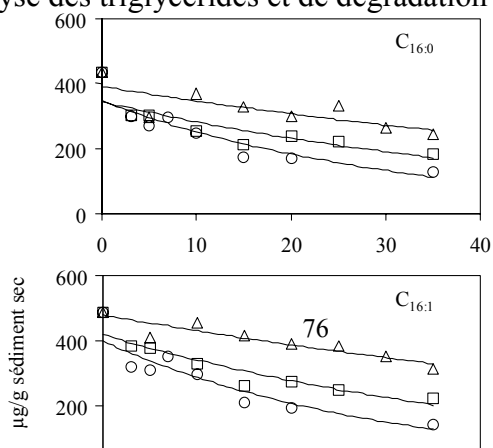


Figure 25 : Concentration en 3 acides gras (libres+estérifiés) dans les différents sédiments en conditions oxiques (O), d'oscillation rédox (□) et anoxiques (Δ), avec le temps. Les tracés sont obtenus avec un modèle de dégradation du premier ordre.

Dans les sédiments bio-perturbés, l'introduction répétée d'oxygène dans les zones anoxiques des sédiments due à l'activité des organismes endogés ainsi que le transport incessant des particules et de la matière organique associée entre des environnements rédox différents, permet aux composés organiques enfouis d'atteindre leur TEO plus rapidement et ainsi stimule leur taux de dégradation.

Si la macrofaune bioturbatrice joue un rôle important sur les processus de transformation de la matière organique par l'intermédiaire de son action sur les peuplements et métabolismes bactériens au sein de la colonne sédimentaire (influence indirecte), elle exerce également une influence directe sur la matière organique de par son activité alimentaire. En effet, dans les zones de fort remaniement sédimentaire, les sédiments de surface riches en matière organique sont ingérés plusieurs fois par an (Myers, 1977). Cette action directe sur la matière organique peut être en particulier le fait d'un environnement chimique interne très efficace contrôlé par la chimie digestive des organismes (Mayer *et al.*, 1997), et notamment une capacité très importante de solubilisation de la matière organique par les fluides digestifs au cours du transit (Mayer *et al.*, 1996; Weston et Mayer, 1998a,b).

4.2. Transformation lors du transit digestif

Une expérimentation a été réalisée afin de déterminer si, et de quelle manière, l'activité alimentaire du polychète *Nereis virens* affectait le devenir des hydrocarbures dans les sédiments.

Pour ce faire plusieurs groupes d'individus ont été nourris quotidiennement au laboratoire avec des portions alimentaire composées d'un mélange d'algues (*Enteromorpha* sp.) et d'hydrocarbures aliphatiques. Chaque jour, régulièrement, depuis 2 heures jusqu'à 24 h après la prise de nourriture, les fèces produits ont été collectées, pesées et analysés.

Des pelotes fécales ont été produites pas les polychètes dès le premier jour de la phase d'alimentation, mais ce n'est qu'à partir du 3^{ème} jour qu'une quantité plus importante a été recueillie. Cette quantité est restée sensiblement la même pendant toute la phase d'alimentation et qui n'a chuté rapidement après l'arrêt de l'apport de nourriture. La quantité d'hydrocarbures présents dans les fèces a suivi la même évolution (Fig. 26).

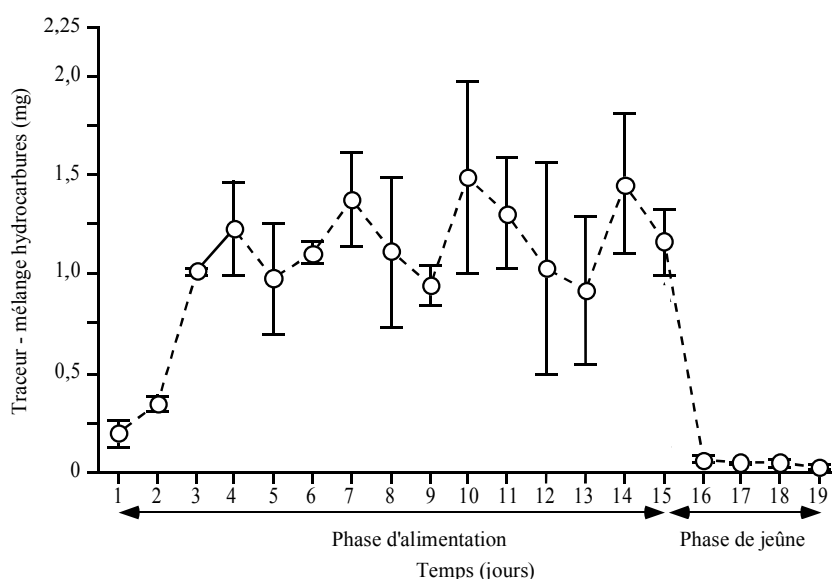


Figure 26 : Quantité de traceurs extraits des fèces prélevés pendant les phases d'alimentation et de jeûne.

L'analyse de la répartition des hydrocarbures ingérés dans les différents matériels a montré une perte général de traceurs dans à la fois les témoins (portion de nourriture soumise aux même conditions expérimentales pendant 24 heures, en absence de polychètes) et les fèces (Fig. 27). Celle-ci a été beaucoup plus importante dans les fèces du fait de l'accumulation d'hydrocarbures dans les tubes digestifs des organismes et d'une forte disparition dans la phase dissoute et/ou une dégradation.

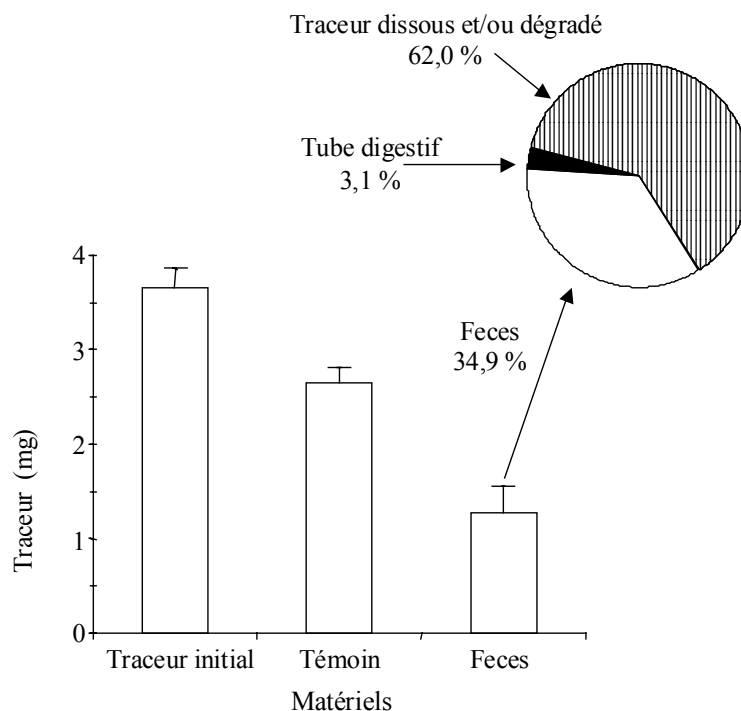


Figure 27 : Quantité de traceur dans les différents matériels et répartition de traceur dans les fèces, tube digestif et matériel non solide. Traceur initial : portion de nourriture (algues + mélange d'hydrocarbures); Témoin : portion de nourriture soumise aux mêmes conditions expérimentales pendant 24 heures, en absence de polychètes; Fèces : somme des fèces collectés; Tube digestif : traceur restant dans tubes digestifs après la phase de jeûne. Moyenne $\pm$ 1 écart type; $n=300$ pour le traceur initial, $n=4$ pour les autres matériels.

Les analyses effectuées ont également démontré que tous les hydrocarbures présents initialement dans la portion de nourriture étaient retrouvés dans les témoins et les fèces (Fig. 28). Le changement général qui s'est opéré dans les témoins et les fèces a été une perte des différents composés, perte plus importante pour les *n*-alcane de poids moléculaires faible par rapport à ceux de poids moléculaire élevés. Cette perte, cependant, était stimulée, dans les fèces, notamment en ce qui concerne les composés de faibles poids moléculaires possédant des coefficients de solubilité plus élevés (Eastcott *et al.*, 1988).

En conclusion, cette étude a permis de démontrer et de quantifier chez *Nereis virens* la stimulation de la dissolution de la matière organique lors du transit digestif. Celle-ci est suggérée avoir lieu en relation avec le mécanisme de production de surfactants à l'intérieur du tube digestif qui stimule la dissolution des composés (Mayer *et al.*, 1997). Même si la présence de fluides digestifs est plus particulièrement démontrée lors de l'ingestion de sédiments, la production de ces agents de dissolution est également importante lors de la

présence d'algues dans la nourriture (Bock et Mayer, 1999), ce qui était le cas pour cette expérimentation.

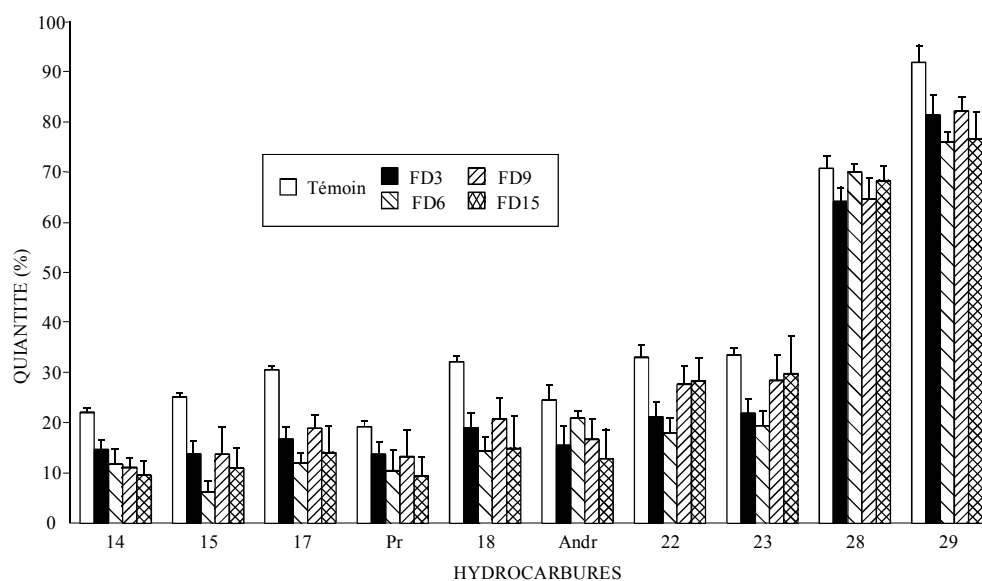


Figure 28 : Quantité des différents composés (moyenne $\pm$ 1 écart type; $n=4$) dans les témoins et les fèces (après 3, 6, 9 et 15 jours) par rapport au traceur initial (portion de nourriture). Les nombres indiquent le nombre de carbones des différents n -alcanes (n -C₁₄ à n -C₂₉); Pr: pristane; Andr: androstane.

CONCLUSIONS GENERALES

Les travaux présentés dans ce document ont permis de faire progresser de manière significative les connaissances sur les interactions organismes-sédiments existantes. Plus particulièrement, un effort de qualification et de quantification des processus a été fourni en ce qui concerne à la fois l'étude propre des processus de bioturbation et celle de leurs effets sur la biogéochimie des sédiments.

Dans les sédiments, le phénomène de bioturbation est complexe. Il dépend à la fois des différents types de mécanismes mis en jeu (biodiffusion, convoyage, régénération, bio-irrigation), et de leur intensité régulée par l'abondance des macro-organismes présents. De plus, la bioturbation exerce son influence sur les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques du sédiment, et bouleverse donc les flux de matière solides, liquides et gazeuses à l'interface eau-sédiment et dans le sédiment.

Les travaux concernant le remaniement sédimentaire ont permis de mettre en évidence l'importance de la prise en compte des différents groupes fonctionnels afin d'accéder à la compréhension et à la prédiction du fonctionnement de systèmes complexes présents dans le milieu naturel.

Il a été démontré que le remaniement sédimentaire varie en fonction des groupes fonctionnels (niveau fonctionnel) présents et même au sein de ceux-ci (niveau spécifique).

De plus, l'importance des paramètres propres aux communautés en place (et notamment la densité des organismes) et ceux environnementaux sur l'intensité du remaniement sédimentaire démontre l'intérêt d'une étude spécifique de ce processus pour chaque cas d'étude et non la prise ne compte d'un coefficient de remaniement fixé pour chaque espèce ou groupe fonctionnel.

Si certaines limitations pour la quantification du remaniement sédimentaire apparaissent avec les méthodes "classiques" destructives, le développement de nouvelles méthodes de quantification par imagerie apparaît comme une alternative prometteuse.

L'étude du rôle de la macrofaune sur le cycle de l'azote a tout d'abord permis de mettre en évidence l'influence marquée de la bioturbation, en tant que processus global, sur la dénitrification dans les sédiments et notamment l'évolution spatio-temporelle de l'influence de celle-ci sur la dénitrification en fonction de la composition et de l'activité de la communauté bio-perturbatrice.

L'équilibre entre stimulation/ inhibition de la dénitrification par la macrofaune, du fait du caractère ambivalent des relations entre la dénitrification et l'oxygène, apparaît fortement dépendant de la distribution des structures biogènes au sein des sédiments.

En présence de structures biogènes habitées dans les sédiments, les parois des terriers soumis à une irrigation intermittente sont les uniques parties des sédiments où à la fois les activités de nitrification et dénitrification sont conservées. Dans ces conditions, la minéralisation de l'azote qui y est mesurée est ~5 fois supérieure à celle de la couche de surface des sédiments constamment oxygénée.

La macrofaune joue également un rôle important dans l'établissement de "nouvelles voies" du cycle de l'azote. En effet, dans le cas de la "nitrification anoxique", processus issu du couplage entre le cycle de l'azote et celui du manganèse, seuls des mouvements rapides des formes oxydées (particulaires) et réduites (dissoutes) du manganèse par le remaniement sédimentaire et de la bio-irrigation ont le potentiel de maintenir ce couplage.

Le devenir (répartition et transformation) de la matière organique sédimentaire est également contrôlé par la bioturbation.

Que ce soient des hydrocarbures d'origine pétrolière ou des lipides provenant de cellules phytoplanctoniques, la présence de macrofaune endogée entraîne à la fois un relargage vers la colonne d'eau et un enfouissement de la matière organique. Les composés enfouis subissent alors une (bio)dégradation dont les caractéristiques et notamment les vitesses de dégradation se situent entre celles d'une biodégradation anaérobie et d'une biodégradation aérobie strictes. Ceci peut être expliqué par les mouvements incessants de matière particulaire de part et d'autre d'environnements rédox différents ainsi que par l'irrigation intermittente de structures biogènes dans les sédiments qui entraînent une exposition à l'oxygène intermédiaire de la matière organique.

De plus, une part du transport de la matière organique dans les sédiments est réalisé lors de l'activité alimentaire des organismes benthiques. Lors du passage de la matière organique dans le tractus digestif des organismes, une modification particulière des composés ingérés

directement liée au transit digestif a été démontré, ce qui renforce la complexité du processus globale de transformation de la matière organique au sein des sédiments.

PERSPECTIVES

Différentes activités liées au processus de bioturbation (e. g. construction de structures biogènes, remaniement) sont reconnues comme un mécanisme majeur dans le fonctionnement des écosystèmes. L'étude du lien entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (e. g. complémentarité ou interaction des différentes composantes de l'écosystème), constitue l'une des préoccupations prioritaires de l'écologie actuelle (Bengtsson, 1998; Hulot *et al.*, 2000; Emmerson *et al.*, 2001). La détermination de la relation « communauté-fonctionnement de l'écosystème », au niveau fonctionnel avec les groupes fonctionnels comme unités élémentaires constitue l'une des réponses à ces préoccupations.

Mieux comprendre et prédire le fonctionnement et les sédiments requiert un certain nombre de connaissances fondamentales sur la relation entre la nature du peuplement et les processus de bioturbation et leurs conséquences sur l'évolution des écosystèmes, en particulier :

- quels sont les groupes fonctionnels clés qui exercent une influence marquée et dont l'élimination ou l'ajout serait responsable de profonds changements dans la structure des communautés et dans le fonctionnement des écosystèmes;
- au sein d'un même groupe fonctionnel, l'action des organismes s'exerce-t-elle avec la même intensité;
- les interactions entre groupes fonctionnels d'un même écosystème exercent-elles une action favorisante ou inhibitrice sur le fonctionnement de l'écosystème ?

La réponse à ces questions passe par l'étude du milieu naturel, des approches expérimentales *in situ* et *ex situ* et par l'élaboration de modèles mathématiques appropriés. Il est nécessaire de ce fait :

- de déterminer précisément à quel groupe fonctionnel appartiennent les espèces en place dans un biotope déterminé ;
- de quantifier les processus de bioturbation (remaniement, structures biogènes) de chaque groupe en prenant en compte différentes caractéristiques des populations étudiées (dynamique, répartition verticale, densité, biomasse);

-de quantifier l'incidence de ces processus sur différentes fonctions (expression des métabolismes bactériens, dégradation de la matière organique, ...).

Dans les sédiments bio-perturbés, il apparaît clairement que l'hétérogénéité à faible échelle des réactions microbiennes et de leur couplages est la règle plus que l'exception. Ces types de sédiments présentent une complexité des répartitions spatiales à la fois au sein et entre les structures biogènes.

Les répartitions verticales en solutés des eaux interstitielles dans la colonne sédimentaire peuvent en principe être mesurées précisément. Cependant, et ceci plus particulièrement au niveau de l'interface eau-sédiment (zone de variation importante des processus), une quantité importante d'échantillons est alors nécessaire pour fournir une résolution spatiale fine de l'environnement étudié. De plus, l'étude 2-D ou 3-D des distributions en solutés nécessite un énorme effort analytique ce qui le rend souvent impossible.

Depuis les 20 dernières années, un effort considérable a été fourni pour le développement de méthodes de détection optique basées sur les mesures de fluorescence déterminée par les propriétés d'absorption et d'émission des échantillons. Un large spectre d'indicateurs fluorescents d'O₂, CO₂, Ca²⁺, NH⁴⁺ et pH ont déjà été utilisés pour le développement de détecteurs d'ions spécifiques à fibre optique dans le secteur de la santé et de l'environnement (Peterson *et al.*, 1980; Wolfbeis, 1985; Strömberg & Hulth, 2001).

Si l'on veut étudier l'impact de la macrofaune bio-perturbatrice sur la biogéochimie des sédiments, un simple profil 1D statique ne suffit pas, du fait de l'extrême hétérogénéité induite par les différents organismes présents et leurs activités de bioturbation respectives et continues. Afin d'obtenir une "image" plus large (échelle d'un carottier) des sédiments bio-remaniés, tout en conservant une résolution millimétrique (voire sub-millimétrique), compatible avec l'étude spécifique de micro-environnements, nous proposons d'utiliser un système d'imagerie en fluorescence qui permet la détection en 2D et le suivi en continu des structures biogènes (terriers, galeries), du remaniement sédimentaire et la distribution des solutés dans les sédiments.

Cette technique est basée sur la détection de traceurs fluorescents immobilisés sur les parois de carottiers transparents (Glud *et al.*, 1996) et qui interagissent spécifiquement avec les composés étudiés. Le principe général de la détection est l'application sur les parois ou l'insertion dans les sédiments de feuilles ou gels contenant les marqueurs fluorescents. Après équilibration avec l'eau interstitielle (temps de réponse inférieur à 5 secondes), l'indicateur peut être spécifiquement (sélection des longueurs d'onde d'excitation and émission) visualisé par le système optique à travers le support transparent afin d'obtenir une image 2-D de la distribution du soluté. De plus, la réaction composé-indicateur étant réversible, le système réagit continuellement aux changements qui s'opèrent dans les sédiments, permettant d'enregistrer également la dynamique des processus étudiés.

Ces sondes optiques planes ou "optodes" ont été utilisées pour la détection 2-D de la distribution de l'oxygène et du pH à la surface des sédiments ainsi que pour des études à fine résolution de processus diagenétiques au niveau des mats et biofilms bactériens (Glud *et al.*, 1996, 1998, 1999; Hulth *et al.*, 2001) (Fig. 29).

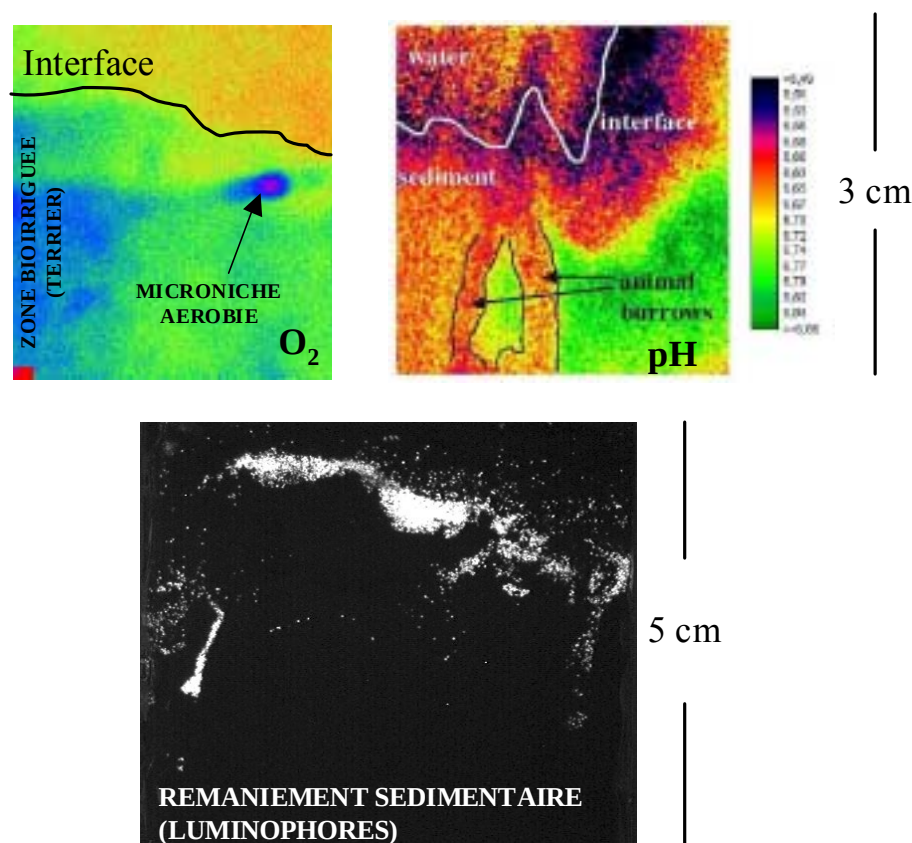


Figure 29 : Exemples de cartographies 2-D obtenues pour l'oxygène, le pH et le remaniement sédimentaire.

Cette cartographie 2-D dynamique de la répartition de l'eau interstitielle, couplée à l'étude des organismes bio-perturbateurs et à la mesure 2-D du remaniement sédimentaire que nous avons développée, va permettre de renforcer la compréhension du rôle de la bioturbation sur les cycles biogéochimiques à l'interface eau-sédiment.

Les potentialités de cette technologie sont très importantes, et l'on peut d'ores et déjà envisager à moyen et long terme son application à la détection de composés autofluorescents (e. g., hydrocarbures aromatiques polycycliques). Le développement actuel de marquages *in situ* des communautés bactériennes dans les sédiments ouvre également des nouveaux horizons quand à l'utilisation de cette technologie optique à l'étude de la répartition des communautés bactériennes dans les sédiments.

La mise en place de ce système optique de mesure 2-D couplée de la bioturbation et paramètres biogéochimiques va nécessiter une première phase expérimentale au laboratoire. Cependant, l'application au milieu naturel de ces travaux, sur la base des systèmes d'imagerie développés pour la résolution *in situ* de la distribution 2-D des structures des sédiments (Rhoads & Germano, 1982; Nilsson & Rosenberg, 2000), est déjà programmée au sein du projet européen (COBO : intégration de nouvelles technologies pour l'étude de la réponse de l'écosystème benthique à l'activité humaine) soumis dans le cadre du 6^{ème} PCRD.

L'étude de l'implication des communautés bactériennes associées au macrobenthos dans la transformation de la matière organique et la composition de la communauté bactérienne des sédiments représente également un des axes de recherche que je souhaite développer.

Dans les sédiments, la macrofaune bio-perturbatrice joue un rôle indirect important sur les processus de transfert et de transformation de la matière en contrôlant l'activité, mais également la composition des peuplements bactériens. En effet, alors que les diverses structures biogènes construites par les organismes représentent des sites d'important développement bactérien (Marinelli *et al.*, 2002), l'accroissement de la population bactérienne peut aussi être liée à leur entretien par le macrobenthos qui s'en nourrit (Hylleberg, 1975; Mc Call & Tevesz, 1982). De plus, l'hypothèse de la présence de bactéries dénitrifiantes sur le corps et même à l'intérieur de polychètes a été émise, "pool bactérien" qui participerait activement à l'activité métabolique au sein des sédiments et serait susceptible "d'ensemencer" le milieu (Chatarpaul *et al.*, 1980).

Le macrobenthos exerce également une influence directe sur la matière organique par son activité alimentaire. Du fait de la présence, chez les organismes dépositores, de gradients importants et rapides des potentiels rédox et oxygène depuis l'orifice buccal vers l'intestin suggérant des activités métaboliques élevées (Plante et Jumars, 1992), on peut penser que le rôle de la microflore intestinale des organismes sur le devenir de la matière organique, bien que peu connue, n'est pas négligeable.

Si les organismes macrobenthiques ingèrent et consomment les bactéries associées aux sédiments (Kemp, 1990), leur importance relative sur la production bactérienne n'a pas été jusqu'alors considérée comme importante (Kemp 1990). Il n'est pas évident non plus que l'activité digestive du macrobenthos n'ait pas d'effet sur la structure de la communauté bactérienne. En effet, il a été suggéré que les communautés bactériennes des fèces et pseudo-fèces des organismes dépositores de surface pouvait varier de celles des sédiments voisins et de celles internes aux macro-organismes (Plante et Wilde, 2001).

Les travaux que j'envisage de réaliser auront objectif de mettre en évidence l'implication de la microflore associée aux polychètes dans la transformation de la matière organique.

Pour cela, les questions principales auxquelles il faudra répondre seront,

(1) concernant le rôle de la microflore intestinale des organismes sur le devenir de la matière organique lors de l'activité alimentaire :

- existe-t-il une évolution de la microflore intestinale en parallèle avec la qualité de la matière organique ingérée (algues, hydrocarbures, ...);
- quelle est l'implication de cette microflore dans la transformation et la dégradation de la matière organique ingérée par les organismes dépositores?

(2) en rapport avec la composition spatio-temporelle de la communauté bactérienne des sédiments :

- quel est le rôle de la microflore associée au macrobenthos dans la composition de la communauté bactérienne des sédiments (ensemencement du milieu, création de "hot spots" au niveau des terriers, dépôts de fèces);
- quel est le devenir des bactéries sédimentaires ingérées et redéposées (tri sélectif lors du passage dans le tractus, re-développement dans les sédiments des groupes survivants, ...)?

Ces travaux seront dans un premier temps basés sur l'utilisation de méthodes de type empreintes ("fingerprints") génétiques (e.g., RISA pour Ribosomal Intergenic Spacer Analysis) permettant d'appréhender directement la structure génétique de la communauté en éliminant le biais dû à l'isolement (Head *et al.*, 1998). Bien que ces approches ne renseignent pas directement sur la composition en espèces d'une communauté, elles donnent une image de cette communauté dont il est possible de suivre et d'évaluer les variations à une échelle spatiale ou temporelle. Par la suite, il serait intéressant de pouvoir "pister" des populations bactériennes spécifiques (à l'aide d'approches privilégiant la recherche de gènes de fonction) au sein des sédiments et de l'environnement digestif du macrobenthos.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aller, R.C. & J.Y. Yingst, 1978. Biogeochemistry of tube-dwellings : A study of the sedentary polychaete *Amphitrite ornata*, Leidy. J. Mar. Res., 36 : 201-254.
- Aller, R.C., 1982. The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediment and overlying water. In : McCall P.L., Tevesz, M.J.S. (Eds), Animal-sediment Relations. Plenum Press, New-York, pp. 53-102.
- Aller, R.C., J.Y. Yingst & W.J. Ullman, 1983. Comparative biogeochemistry of water in intertidal *Onuphis* (Polychaeta) and *Upogebia* (Crustacea) burrows : temporal patterns and causes. J. Mar. Res., 41 : 571-604.
- Aller, R.C. & J.Y. Yingst, 1985. Effects of the marine deposit-feeders *Heteromastus filiformis* (Polychaeta), *Macoma balthica* (Bivalvia), and *Tellina texana* (Bivalvia) on averaged sedimentary solute transport, reaction rates, and microbial distributions. J. Mar. Res., 43 : 615-645.
- Aller, J.Y. & R.C. Aller, 1986. Evidence for localized enhancement of biological activity associated with tube and burrow structures in deep-sea sediments at the Hebble site, Western north Atlantic. Deep Sea Res., 33 : 755-790.
- Aller, R.C., 1988. Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediments : the role of burrow structures. In : Nitrogen cycling in coastal environments, Blackburn T.H. & Sørensen J.(eds). John Wiley & Sons, New-York, p. 301-338.
- Aller, R.C. & J.E. Mackin, 1989. Open-incubation, diffusion methods for measuring solute reactions rates in sediments. J. Mar. Res., 47 : 411-440.
- Aller, R.C., 1994. Bioturbation and remineralization of sedimentary organic matter : effects of redox oscillation. Chem. Geol., 114 : 331-345.
- Aller, R.C. & J.Y. Aller, 1998. The effect of biogenic irrigation intensity and solute exchange on diagenetic reaction rates in marine sediments. J. Mar. Res., 56 : 905-936.
- Aller, R.C., 2001. Transport and reactions in the bioirrigated zone, in The benthic boundary layer : Transport processes and biogeochemistry, B. Boudreau & B.B. Jørgensen, eds., Oxford Press, 269-301.
- Bengtsson, J., 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function, Appl. Soil Ecol., 10 : 191-199

- Berelson, W.M., D. Heggie, A. Longmore, T. Kilgore, G. Nicholson & G. Skyring, 1998. Benthic nutrient recycling in Port Phillip Bay, Australia. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 46 : 917-934.
- Berg, P., S. Rysgaard, P. Funch & M.K. Sejr, 2001. Effects of bioturbation on solutes and solids in marine sediments. *Aquat. Microb. Ecol.*, 26 : 81-94.
- Berkenbusch, K. & A.R. Ashley, 1999. Factors influencing sediment turnover by the burrowing ghost shrimp *Callinassa filholi* (Decapoda: Thalassinidea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 238 : 283-292.
- Berner, R.A., 1980. Early diagenesis : A theoretical approach, University Press, Princeton, 241 p.
- Bertrand, J-C., P. Caumette, G. Mille, M. Gilewicz & M. Denis, 1989. Anaerobic degradation of hydrocarbons. *Sci. Prog., Oxf.*, 73 : 333-350.
- Bhaud, M., 1988. Influence of temperature and food supply on development of *Eupolyornia nebulosa* (Montagu, 1818) (Polychaeta : Terebellidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 118 : 103-113.
- Billen, G. 1982. An idealized model of nitrogen recycling in marine sediments. *Am. J. Sci.*, 282 : 512-541.
- Binnerup, S.J., K. Jensen, N.P. Revsbech, M. Hjorth Jensen & J. Sørensen, 1992. Denitrification, dissimilatory reduction of nitrate to ammonium, and nitrification in a bioturbated estuarine sediment as measured with ^{15}N and microsensor techniques. *Appl. Environ. Microbiol.*, 58 : 303-313.
- Blumer, M. & J. Sass, 1972. Indigenous and petroleum-derived hydrocarbons in a polluted sediment. *Mar. Pollut. Bull.*, 3 : 92-94.
- Bock, M.J. & L.M. Mayer, 1999. Digestive plasticity of the marine benthic omnivore *Nereis virens*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 240 : 77-92.
- Bonin, P., 1996. Anaerobic nitrate reduction to ammonium in two strains isolated from coastal marine sediment : A dissimilatory pathway. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 19 : 27-38.
- Boudreau, B.P., 1986. Mathematics of tracer mixing in sediment. I : Spatially-dependent, diffusive mixing. II : Non local mixing and biological conveyor-belt phenomena, *Am. J. Sc.*, 286 : 161-238.
- Boudreau, B.P., 1997. Diagenetic models and their implementation, Springer-Verlag, Berlin, 414 p.
- Brezonik, P.L., 1977. Denitrification in natural waters. *Prog. Water Technol.*, 8 : 373-392.
- Carpenter, E.J. & D.G. Capone, 1983. Nitrogen in the marine environment. Academic Press,

New York, NY. p. 1 - 900.

- Chatarpaul, L., J.B. Robinson & N.K. Kaushik, 1980. Effects of tubificids worms on denitrification and nitrification in stream sediment. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 37 : 656-663.
- Christensen, J.P., J.W. Murray, A.H. Devol & L.A. Codispoti, 1987. Denitrification in continental shelf sediments has major impact on the oceanic nitrogen budget. *Global Biogeochem. Cycles*, 1 : 97 - 116.
- Christensen, J.P., 1994. Carbon export from continental shelves, denitrification and atmospheric carbon dioxide. *Cont. Shelf Res.*, 14 : 547 - 576.
- Christensen, P.B., S. Rysgaard, N.P. Sloth, T. Dalsgaard & S. Schwærter, 2000. Sediment remineralization, nutrient fluxes, denitrification and dissimilatory nitrate reduction in an estuarine fjord with sea cage trout farms. *Aquat. Microb. Ecol.*, 21 : 73-84.
- Clavero, V., J.A. Fernandez & F.X. Niell, 1992. Bioturbation by *Nereis* sp. and its effects on the phosphate flux across the sediment-water interface in the Palmones River estuary. *Hydrobiologia*, 235/236 : 387-392.
- Desrosiers, G., M. Olivier & B. Vincent, 1991. Variations de la densité et de la croissance des recrues de l'annélide polychète *Nereis virens* (Sars) en zone intertidale. *Can. J. Zool.*, 69 : 560-566.
- Desrosiers, G., A. Caron, M. Olivier & G. Miron, 1994. Cycle de développement d'une population intertidale de *Nereis virens* (Polychaeta Nereidae) de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. *Oceanol. Acta*, 17(6) : 683-695.
- Devol, A.H., 1991. Direct measurements of nitrogen gas fluxes from continental shelf sediments. *Nature*, 349 : 319 - 321.
- Dobbs, F.C. & J.B. Guckert, 1988. *Callianassa tribolata* (Crustacea: Thalassinidae) influences abundance of meiofauna and biomass, composition, and physiologic state of microbial communities within its burrows. *Mar Ecol. -Prog. Ser.*, 45 : 69-79.
- Eastcott, L., W.S. Shiu & D. Mackay, 1988. Environmentally relevant physical-chemical properties of hydrocarbons : a review of data and development of simple correlations. *Oil Chem. Pollut.*, 4 : 191-216.
- Eckman, J.E., 1985. Flow disruption by an animal-tube mimic affects sediment bacterial colonization. *J. Mar. Res.*, 43 (2) : 419-435.
- Emmerson, M. C., M. Solan, C. Emes, D. M. Paterson & D. Raffaelli. 2001. Consistent patterns and the idiosyncratic effects of biodiversity in marine ecosystems. *Nature*, 411 : 73 – 77.
- Firestone, M.K., R.B. Firestone & J.M. Tiedje, 1980. Nitrous oxyde from soil denitrification :

- factors controlling its biological production. *Science*, 208 : 749-751.
- Fisher, J.B., 1978. Effects of tubificid oligochaetes on sediment movement and the movement of materials across the sediment-water interface, Ph. D. dissertation, case Western Reserve University, Cleveland, Ohio.
- Forster, S. & G. Graf., 1992. Continuously measured changes in redox potential influenced by oxygen penetrating from burrows of *Callianassa subterranean*. *Hydrobiologia*, 235 : 527-532.
- Forster, S., & G. Graf., 1995. Impact of irrigation on oxygen flux into the sediment : intermittent pumping by *Callianassa subterranean* and "piston pumping" by *Lanice conchilega*. *Mar Biol.*, 123 : 335-346.
- François, F., J.C. Poggiale, J.P. Durbec & G. Stora, 1997. A new approach for the modelling of sediment reworking induced by a macrobenthic community, *Acta Biotheoretica*, 45 : 295-319.
- François, F., J.C. Poggiale, J.P. Durbec & G. Stora, 2001. A new model of bioturbation for a functional approach to sediment reworking resulting from macrobenthic communities. In : Aller, J.Y., Woodin, S.A., Aller, R.C. (Eds), *Organism-sediment interactions*. University of South Carolina, Columbia, The Belle W. Baruch Library in Marine Science, 21, pp. 73-86.
- François, F., M. Gérino, G. Stora, J.P. Durbec & J.C. Poggiale, 2002. A functional approach of the sediment reworking due to gallery digging macrobenthic organisms : modelling and application with the polychaete *Nereis diversicolor*. *Mar. Ecol. Progr. Series*, 229 : 127-137.
- Frenzel, P., 1990. The influence of chironomid larvae on sediment oxygen microprofiles. *Archiv für Hydrobiol.*, 119 : 427-437.
- Garcia, C.M. & F.X. Niell, 1991. Burrowing beetles of the genus *Bledius* (Staphylinidae) as agents of bioturbation in the emergent areas and shores of an athalassic inland lake (Fuente de Piedra, southern of Spain). *Hydrobiologia*, 215 : 163-173.
- Gardner, W.S., R.F. Lee, K. Tenore & L.W. Smith, 1979. Degradation of selected polycyclic aromatic hydrocarbons in coastal sediments : importance of microbes and polychaete worms. *Wat. Air Soil Pollut.*, 11 : 339-347.
- Gardner, L.R., P. Sharma & W.S. Moore, 1987. A regeneration model for the effect of bioturbation by fiddler crabs on ²¹⁰Pb profiles in salt marsh sediments, *J. Environ. Radioact.*, 5 : 25-36.
- Gérino, M., 1990. The effects of bioturbation on particle redistribution in Mediterranean

- coastal sediment. Preliminary results. *Hydrobiologia*, 207 : 251-258.
- Gérino, M. & G. Stora, 1991. Analyse quantitative *in vitro* de la bioturbation induite par la Polychète *Nereis diversicolor*. *C. r. Acad. Sci. Ser. III, Paris*, 313 : 489-494.
- Gérino, M., R.C. Aller, C. Lee, J.K. Cochran, J.Y. Aller, M.A. Green & D. Hirschberg, 1998. Comparison of different tracers and methods used to quantify bioturbation during a spring bloom : 234-Thorium, luminophores and chlorophyll-*a*. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 46 : 531-548.
- Gérino, M., G. Stora, F. François-Carcaillet, F. Gilbert, J.C. Poggiale, F. Mermillot-Blondin, G. Desrosiers & P. Vervier. Macro-invertebrates functional groups in fresh-water and marine sediments : Concepts, identifications and bioturbation approach. Soumis à *Oikos*.
- Gilbert, F., S. Hulth & R.C. Aller, 2003. The influence of macrofaunal burrow spacing and diffusive scaling on sedimentary nitrification and denitrification : An experimental and model approach. *J. Mar. Res.*, 61 : 101-125.
- Gilbert, F., S. Hulth, N. Strömberg, K. Ringdahl & J.C. Poggiale, 2003. 2-D optical quantification of particle reworking activities in surface marine sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 285/286 : 251-263.
- Glud, R.N., N.B. Ramsing, J.K. Gundersen & I. Klimant, 1996. Planar optodes : A new tool for fine scale measurements of two-dimensional O₂ distribution in benthic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 140 : 217-226.
- Glud, R.N., C.M. Santegoeds, D. De Beer, O. Kohls, & N.B Ramsing. 1998. Oxygen dynamics at the base of a biofilm studied with planar optodes. *Aquat. Microb. Ecol.*, 14 : 223-233.
- Glud, R.N., M. Kühl, O. Kohls, & N.B. Ramsing. 1999. Heterogeneity of oxygen production and consumption in a photosynthetic microbial mat as studied by planar optodes. *J. Phycol.*, 35 : 270-279.
- Glud, R.N., A. Tengberg, M. Kühl, P.O.J. Hall, I. Klimant & G. Holst, 2001. An *in situ* instrument for planar O₂ optode measurements at benthic interfaces. *Limnol. Oceanogr.*, 46 : 2073-2080.
- Grossi, V., P. Blokker & J.S. Sinninghe Damsté, 2001. Anaerobic biodegradation of lipids of the marine microalga *Nannochloropsis salina*. *Org. Geochem.*, 32 : 795-808.
- Harvey, H.R. & S.A. Macko, 1997. Kinetics of phytoplankton decay during simulated sedimentation : changes in lipids under oxic and anoxic conditions. *Org. Geochem.*, 27 : 129-141.
- Head, I.M., Saunders J.R. & R. W. Pickup, 1998. Microbial evolution, diversity, and

- ecology: a decade of ribosomal RNA analysis of uncultivated microorganisms. *Microbiol. Ecol.*, 35 : 1-21.
- Henriksen, K., M.B. Rasmussen & A. Jensen, 1983. Effect of bioturbation on microbial nitrogen transport in the sediment and fluxes of ammonium and nitrate to the overlying water. In R. Hallberg (ed.), *Environmental biogeochemistry*. *Ecol. Bull.* 35 : 193-205.
- Henriksen, K. & M.W. Kemp, 1988. Nitrification in estuarine and coastal marine sediments : methods, patterns and regulating factors, in *Nitrogen cycling in coastal environments*, T.H. Blackburn & J. Sørensen, eds., John Wiley & Sons, 207-249.
- Hines, M.E. & G.E. Jones, 1985. Microbiological biogeochemistry and bioturbation in the sediments of Great Bay, New Hampshire. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 20 : 729-742.
- Hooper, D.U. & P. Vitousek, 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes, *Science*, 277 : 1302-1305.
- Huettel, M. & I.T. Webster, 2001. Porewater flow in permeable sediments, in *The benthic boundary layer : Transport processes and biogeochemistry*, B. Boudreau & B.B. Jørgensen, eds., Oxford Press., 144-179.
- Hulot, F. D., G. Lacroix, F. Lescher-Moutoué & M. Loreau. 2000. Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment *Nature*, 405 : 340 - 344.
- Hulth, S., R.C. Aller & F. Gilbert, 1999. Coupled anoxic nitrification/manganese reduction in marine sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 63 : 49-66.
- Hulth, S., R.C. Aller, P. Engström & E. Selander, 2002. A pH plate fluorosensor (optode) for early diagenetic studies of marine sediments. *Limnol. Oceanogr.*, 47 : 212-2220.
- Hulthe, G., S. Hulth & P.O. Hall, 1998. Effect of oxygen on degradation rate of refractory and labile organic matter in continental margin sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 62 : 1319-1328.
- Hüttel, M., 1990. Influence of the lugworm *Arenicola marina* on porewater nutrient profiles of sand flat sediments. *Mar. Ecol. -Prog. Ser.*, 62 : 241-248.
- Hylleberg, R.G.J., 1975. Selective feeding by *Abarenicola pacifica* with notes on *Abarenicola vagabunda* and a concept of gardening in lugworms. *Ophelia*, 14 : 113-137.
- Hylleberg, J. & K. Henriksen, 1980. The central role of bioturbation in sediment mineralization and element-recycling. *Ophelia Suppl.*, 1 : 1-16.
- Ingalls, A.E., R.C. Aller, C. Lee & M.Y. Sun, 2000. The influence of macrofauna on chlorophyll-*a* degradation in coastal marine sediments. *J. Mar. Res.*, 58 : 631-651.
- Jørgensen, B.B. & N.P. Revsbech, 1985. Diffusive boundary layers and the oxygen uptake of sediments and detritus. *Limnol. Oceanogr.*, 30 : 111-122.

- Jørgensen, B.B. & V.A. Gallardo, 1999. *Thioploka* spp: filamentous sulfur bacteria with nitrate vacuoles. FEMS Microbiol. Ecol., 28 : 301 - 313.
- Kapralek, F., E. Jechova & M. Otavova. 1982. Two sites of oxygen control in induced synthesis of respiratory nitrate reductase by *Escherichia coli*. J. Bact., 149 : 1142-1145.
- Kaspar, H.F., G.H. Hall & A.J. Holland, 1988. Effects of sea cage salmon farming on sediment nitrification and dissimilatory nitrate reduction. Aquaculture, 70 : 333-344.
- Kemp, W.M., R.L. Wetzel, W.R. Boynton, C.F. D'elia & J. C. Stevenson, 1982. Nitrogen cycling in estuarine interfaces : Some concepts and research directions. In : Estuarine comparisons, Academic, p. 209-220.
- Kemp, P. F., 1990. The fate of benthic bacterial production. Aquat. Sci., 2 : 109-124.
- Kikuchi, E., 1986. Contribution of the polychaete, *Neanthes japonica* (Izuka) to the oxygen uptake and carbon dioxide production of a intertidal mud-flat of the Nanakita river estuary, Japan. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 97 : 81-93.
- Kirchman, D.L. (Ed.), 2000. Microbial Ecology of the Oceans. Wiley - Liss, New York, p. 1 - 542.
- Knowles, R., 1982. Denitrification. Microbiol. Rev., 46 : 43-70.
- Koike, I., 1990. Measurement of sediment denitrification using ^{15}N tracer method. In N.P. Revsbech & J. Sørensen (eds), Denitrification in soil and sediment. Plenum Press, New-York : 291-300.
- Kristensen, E., 1985. Oxygen and inorganic nitrogen exchange in a *Nereis virens* (Polychaeta) bioturbated sediment-water system. J. Coast Res., 1 : 109-116.
- Kristensen, E., M.H. Jensen & T.K. Andersen, 1985. The impact of polychaete (*Nereis virens* Sars) burrows on nitrification and nitrate reduction in estuarine sediments. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 85 : 75-91.
- Kristensen, E. & T.H. Blackburn, 1987. The fate of organic carbon and nitrogen in experimental marine sediment systems : Influence of bioturbation and anoxia. J. Mar. Res., 45 : 231-257.
- Kristensen, E., 1988. Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediments : microbial activities and fluxes. In : Nitrogen cycling in coastal environments, Blackburn T.H. & Sørensen J.(eds). John Wiley & Sons, New-York, p. 275-299.
- Kristensen, E., M.H. Jensen & R.C. Aller, 1991. Direct measurement of dissolved inorganic nitrogen exchange and denitrification in individual polychaete (*Nereis virens*) burrows. J. Mar. Res., 49 : 355-377.
- Lee, H. & R.C. Swartz, 1980. Biological processes affecting the distribution of pollutants in

- marine sediments. Part II. Biodeposition and bioturbation. In : Contaminants and Sediments, Baker R. A. (ed.). Ann Arbor Science Publ., Ann Arbor, 2 : 555-606.
- Li, Y., J.T. Morris & D.C. Yoch, 1990. Chronic low level hydrocarbon amendments stimulate plant growth and microbial activity in salt-marsh microcosms. *J. Appl. Ecol.*, 27 : 159-171.
- Libes, S.M., 1992. An Introduction to Marine Biogeochemistry. John Wiley & Sons. pp. 1 - 734.
- Luther, G.W., B. Sundby, B.L. Lewis, P.J. Brendel & N. Silverberg, 1997. Interactions of manganese with the nitrogen cycle: Alternative pathways to dinitrogen, *Geochim. Cosmochim. Acta*, 61 : 4043-4052.
- Luther, G.W., P.J. Brendel, B.L. Lewis, B. Sundby, L. Lefrançois, N. Silverberg & D.B. Nuzzio, 1998. Simultaneous measurement of O₂, Mn, Fe, I- and S(-II) in marine porewaters with a solid-state voltammetric micro-electrode, *Limnol. Oceanogr.*, 43 : 325-333.
- Mac Caffrey, R.J., A.C. Myers, E. Davey, G. Morrison, M. Bender, N. Luedtke, D. Cullen, P. Froelich & G. Klinkhammer, 1980. The relation between pore water chemistry and benthic fluxes of nutrients and manganese in Narragansett Bay, Rhode Island. *Limnol. Oceanogr.*, 25 : 31-44.
- Mac Call, P.L. & M.J.S. Tevesz, 1982. The effects of benthos on physical properties of freshwater sediments. In : Animal-sediment relation, Mc Call P.L. & Tevesz M.J.S.(eds.). Plenum Press, New York, p. 105-176.
- Mahaut, M.L. & G. Graf, 1987. A luminophore tracer technique for bioturbation studies. *Oceanol. Acta*, 10 : 323-328.
- Marinelli, R. L., C. R. Lovell, S. G. Wakeham, D. B. Ringelberg & D. C. White, 2002. Experimental investigation of the control of bacterial community composition in macrofaunal burrows. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 235 : 1-13.
- Matisoff, G. & X.S. Wang, 1998. Solute transport in sediments by freshwater infaunal bioirrigators. *Limnol. Oceanogr.*, 43 : 1487-1499.
- Mayer, M.S., L.S. Schaffner & W.M. Kemp, 1995. Nitrification potentials of benthic macrofaunal tubes and burrow walls : effects of sediment NH₄⁺ and animal irrigation behavior. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 121 : 157-169.
- Mayer, L.M., Z. Chen, R.H. Findlay, J. Fang, S. Sampson, R.F.L. Self, P.A. Jumars, C. Quetel & O.F.X. Donard, 1996. Bioavailability of sedimentary contaminants subject to deposit-feeder digestion. *Environ. Sci. Technol.*, 30 : 2641-2645.

- Mayer, L.M., L.L. Schick, R.F.L. Self, P.A. Jumars, R.H. Findlay, Z. Chen & S. Sampson, 1997. Digestive environments of benthic macroinvertebrate guts : enzymes, surfactants and dissolved organic matter. *J. Mar. Res.*, 55 : 785-812.
- Mayo, D., D. Page, J. Cooley, E. Sorenson, F. Bradley, E. Gilfillan & G. Graf, 1978. Weathering characteristics of petroleum hydrocarbons deposited in fine clay marine sediments, Searsport, Maine. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 35 : 552-562.
- Michaud, E., G. Desrosiers, B. Long, L. de Montety, J.F. Cremer, E. Pelletier, J. Locat, F. Gilbert & G. Stora, 2003. Use of axial tomography to follow the temporal changes of benthic communities in an unstable sedimentary environment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 285/286 : 265-282.
- Middelburg, J.J., K. Soetaert, P.M. Herman & C.H.R. Heip, 1996. Denitrification in marine sediments : A model study. *Global Biogeochem. Cycles*, 10 : 661 - 673.
- Myers, A., 1977. Sediment processing in a marine subtidal sandy bottom community. I Physical aspects. *J. Mar. Res.*, 35 : 609-632.
- Nilsson, H.C. & R. Rosenberg. 2000. Succession in marine benthic habitats and fauna in response to oxygen deficiency: analysed by sediment profile-imaging and by grab samples. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 197 : 139-149.
- Payne, W.J., 1976. Reduction of nitrogenous oxides by microorganisms. *Bact. Rev.*, 37 : 409-452.
- Pelegri, S.P., L.P. Nielsen & T.H. Blackburn, 1994. Denitrification in estuarine sediment stimulated by the irrigation activity of the amphipod *Corophium volutator*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 105 : 285-290.
- Pelegri, S.P. & T.H. Blackburn, 1995. Effect of bioturbation by *Nereis* sp., *Mya arenaria* and *Cerastoderma* sp. on nitrification and denitrification in estuarine sediments. *Ophelia*, 42 : 289-299.
- Pelegri, S.P. & T.H. Blackburn, 1996. Nitrogen cycling in lake sediments bioturbated by *Chironomus plumosus* larvae, under different degrees of oxygenation. *Hydrobiologia*, 325 : 231-238.
- Peterson, J.I, S.R. Goldstein, R.V. Fitzgerald, & D.K. Buckhold. 1980. Fiber optic pH probe for physiological use. *Anal. Chem.*, 52 : 864-869.
- Plante, C. J. & P. Jumars, 1992. The microbial environment of marine deposit-feeder guts characterized via microelectrodes. *Microb. Ecol.*, 23 : 257-277.
- Plante, C. J. & B. W. Wilde, 2001. Bacterial recolonization of deposit-feeder egesta: in situ regrowth or immigration? *Limnol. Oceanogr.*, 46 : 1171-1181.

- Redfield, A.C., 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *Am. J. Sci.*, 46 : 205-221.
- Reichardt, W.T., L. Piker, K. Von Juterzenka, S. Heise, S. Grossmann & I. Bussmann, 1991. Burrowing macrozoobenthos as major determinant of bacteria in sediments. *Kieler Meeresforsch.*, 8 : 86-91.
- Reichelt, A.C., 1991. Environmental effects of meiofaunal burrowing, in *The environmental impact of burrowing animals and animal burrows*, P.S. Meadows & A. Meadows eds., *A. Zool. Soc. London Symposia*, 63 : 33-52.
- Rhoads, D.C., 1974. Organism-sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanogr. Mar. Biol. a. Rev.*, 12 : 263-300.
- Rhoads, D.C. & J.D. Germano. 1982. Characterization of organism-sediment relations using sediment profile imaging: an efficient method of remote ecological monitoring of the seafloor. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 8 : 115-128.
- Rosenberg, R., 1995. Benthic marine fauna structured by hydrodynamic processes and food availability. *Neth. J. Sea Res.*, 34 : 303-317.
- Rosenberg, R., H.C. Nilsson, K. Hollertz & B. Hellman, 1997. Density-dependent migration in an *Amphiura filiformis* (Amphiuridae, Echinodermata) infaunal population. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 159 : 121-131.
- Rysgaard, S., P.B. Christensen & L.P. Nielsen, 1995. Seasonal variation in nitrification and denitrification in estuarine sediment colonized by benthic microalgae and bioturbating infauna. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 126 : 111-121.
- Sandnes, J., T. Forbes, R. Hansen & B. Sandnes, 2000. Influence of particle type and faunal activity on mixing of di(2-ethylhexyl)phthalate (DEHP) in natural sediments. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 197 : 151-167.
- Sayama, M. & Y. Kurihara, 1983. Relationship between burrowing activity of the polychaetous annelid, *Neanthes Japonica* (Izuka) and nitrification-denitrification processes in the sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 72 : 233-241.
- Seitzinger, S.P., 1988. Denitrification in freshwater and coastal marine ecosystems : ecological and geochemical significance. *Limnol. Oceanogr.*, 33 : 702-724.
- Seitzinger, S.P., & A.E. Giblin, 1996. Estimating denitrification in North Atlantic continental shelf sediments. *Biogeochem.*, 35 : 235-260.
- Sloth, N.P., T.H. Blackburn, L.S. Hansen, N. Risgaard-Petersen & B.A.A. Lomstein, 1995. Nitrogen cycling in sediments with different organic loading. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 116 : 163-170.

- Smith, J.N., B.P. Boudreau & V. Noshkin, 1986. Plutonium and ^{210}Pb distributions in Northeast Atlantic sediments subsurface anomalies caused by non local mixing, Earth Planet. Sc. Lett., 28(1) : 15-28.
- Soetaert, K., P.M.J. Herman & J.J. Middelburg, 1996. A model of early diagenetic processes from the shelf to abyssal depths. Geochim. Cosmochim. Acta, 60 : 1019-1040.
- Solan, M. & R. Kennedy, 2002. Observation and quantification of *in situ* animal-sediment relations using time-lapse sediment profile imagery (t-SPI). Mar. Ecol.-Prog. Ser., 228 : 179-191.
- Strömberg, N. & S. Hulth. 2001. An ammonium selective fluorosensor based on the principles of coextraction. Anal. Chim. Acta, 443 : 215-225.
- Sun, M.Y., S.G. Wakeham & C. Lee, 1997. Rates and mechanisms of fatty acids degradation in oxic and anoxic coastal marine sediments of Long Island Sound, New York, USA. Geochim. Cosmochim. Acta, 61 : 341-355.
- Sun, M.Y. & S.G. Wakeham, 1998. A study of oxic/anoxic effects on degradation of sterols at the simulated sediment-water interface of coastal sediments. Org. Geochem., 28 : 773-784.
- Sun, M.Y. & S.G. Wakeham, 1999. Diagenesis of planktonic fatty acids and sterols in Long Island Sound sediments : influences of a phytoplankton bloom and bottom water oxygen content. J. Mar. Res., 57 : 357-385.
- Sun, M.Y., R.C. Aller, C. Lee & S.G. Wakeham, 1999. Enhanced degradation of algal lipids by benthic macrofaunal activity : Effect of *Yoldia limatula*. J. Mar. Res., 57 : 775-804.
- Sun, M.Y., R.C. Aller, C. Lee & S.G. Wakeham, 2002. Effects of oxygen and redox oscillation on degradation of cell-associated lipids in surficial marine sediments. Geochim. Cosmochim. Acta, 66 : 2003-2012.
- Teece, M.A., J.M. Getliff, J.W. Leftley, R.J. Parkes & J.R. Maxwell, 1998. Microbial degradation of the marine prymnesiophyte *Emiliania huxleyi* under oxic and anoxic conditions as a model for early diagenesis: long chain alkadienes, alkenones and alkyl alkenoates. Org. Geochem., 29 : 863-880.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie & E. Siemann, 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem process, Science, 277 : 1300-1302.
- Tuominen, L., K. Makela, K.K. Lehtonen, H. Haahti, S. Hietanen & J. Kuparinen, 1999. Nutrient fluxes, porewater profiles and denitrification in sediment influenced by algal sedimentation and bioturbation by *Monoporeia affinis*. Estuar. Coast. Shelf Sci., 49 : 83-97.

- Weston, D.P. & L.M. Mayer, 1998a. *In vitro* digestive fluid extraction as a measure of the bioavailability of sediment-associated polycyclic aromatic hydrocarbons: sources of variation and implications for partitioning models. *Environ. Toxicol. Chem.*, 17 : 820-829.
- Weston, D.P. & L.M. Mayer, 1998b. Comparison of *in vitro* digestive fluid extraction and traditional *in vivo* approaches as measures of polycyclic aromatic hydrocarbon bioavailability from sediments. *Environ. Toxicol. Chem.*, 17 : 830-840.
- Wetzel, M.A., P. Jensen & O. Giere, 1995. Oxygen/sulfide regime and nematode fauna associated with *Arenicola marina* burrows: new insights in the thiobios case. *Mar. Biol.*, 124 : 301-312.
- Wolfbeis, O.S., 1985. Acid-base titrations using fluorescent indicators and fiber optical light guides. *Fres. Z. Anal. Chem.*, 320 : 271-271.
- Yingst, J.Y. & D.C. Rhoads, 1980. The role of bioturbation in the enhancement of bacterial growth rates in marine sediments. In : *Marine benthic dynamics*, Tenor K.R. and Coull B.C. (eds.). University of South Carolina Press, Columbia, S. C., p. 407-422.
- Zehr, J.P. & B.B. Ward, 2002. Nitrogen cycling in the ocean : new perspectives on processes and paradigms. *Appl. Environ. Microbiol.*, 68 : 1015 - 1024.
- Zumft, W.G., 1997. Cell biology and molecular basis of denitrification. *Microbiol. Molecul. Ecol. Rev.*, 61 : 533 - 616.

ANNEXES

Publications jointes

Gilbert F., Stora G. & Bertrand J-C. (1996). *In situ* bioturbation and hydrocarbon fate in an experimental contaminated Mediterranean coastal ecosystem. **Chemosphere**, 33 : 1449-1458.

Gilbert F., Stora G., Desrosiers G., Deflandre B., Bertrand J-C., Poggiale, J-C. & Gagné J-P. (2001). Alteration and release of aliphatic compounds by the polychaete *Nereis virens* (Sars) experimentally fed with hydrocarbons. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 256 (2) : 199-213.

Gilbert F., Hulth S., Strömberg N., Ringdahl K. & Poggiale J-C. (2003). 2-D optical quantification of particle reworking activities in surface marine sediments. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 285/286: 251-263.

Grossi V., Caradec S. & Gilbert F. (2003). Burial and reactivity of sedimentary microalgal lipids in bioturbated Mediterranean coastal sediments. **Marine Chemistry**, 81: 57- 69.

Gilbert F., Hulth S. & Aller R.C. (2003). The influence of macrofaunal burrow spacing and diffusive scaling on sedimentary nitrification and denitrification: An experimental and model approach. **Journal of Marine Research**, 61: 101-125.