

**ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DE LA BIOGÉOCHIMIE ET DE LA  
MICROBIOLOGIE DES MARAIS CÔTIERS NORDIQUES:  
LE CAS DES MARELLES DU PARC NATIONAL DU BIC**

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Comme exigence partielle du programme de  
MAÎTRISE EN OCÉANOGRAPHIE

PAR  
ANNE-MARIE HUARD

MAI 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

## REMERCIEMENTS

À l'issue de ces deux années de travail, je souhaite remercier les gens qui m'ont épaulée dans cette aventure et qui ont été une source d'inspiration et de motivation.

Mes premiers remerciements s'adressent à mon directeur de recherche, Émilien Pelletier, pour m'avoir accueillie et donné l'opportunité de m'impliquer dans son équipe : au cours de ces deux années, il a toujours fait preuve d'une grande générosité à partager son expertise. Ce fut pour moi un grand privilège d'être guidée par Émilien dont l'implication en environnement demeurera toujours un modèle à suivre.

J'aimerais également remercier mon codirecteur Philippe Archambault pour ses précieux conseils méthodologiques et statistiques, ainsi que pour nos nombreux échanges. Pour leur support logistique, technique, et humoristique, merci à Dominique Lavallée et Bruno Cayouette dont l'implication a grandement contribué à la réalisation de ce projet.

Je remercie chaleureusement Urs Neumeier, Patrick Poulin et Richard Saint-Louis qui, en plus de m'offrir leur amitié, m'ont beaucoup appris et soutenue tout au long de l'aventure.

Je ne peux passer sous silence la collaboration de Pascal Rioux, Mélanie Simard, Claude Belzile, Stéphane Simard, Gilles Desmeules, Sylvain Leblanc, Ghislain Canuel, et Jocelyn Caron envers qui je souhaite exprimer ma reconnaissance.

Sans oublier ma famille et mes amis pour leur présence et leurs encouragements, ainsi que la contribution de Le Bien et le Malt. Merci!

## RÉSUMÉ

Cette étude caractérise la variation saisonnière de la composition biogéochimique des marelles des marais côtiers nordiques. Les paramètres environnementaux (salinité, température, oxygène dissous, pH, sels nutritifs, composition élémentaire et isotopique du carbone et de l'azote de la matière organique particulaire en suspension et des sédiments), ainsi que la chlorophylle-*a*, les bactéries totales, et le pourcentage de bactéries à forte teneur en acides nucléiques (% HNA) des marelles ont été évalués en fonction de la zone littorale (marais inférieur, intermédiaire, et supérieur) dans le marais de Pointe-aux-Épinettes situé dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent, des mois de mai à novembre 2008 à intervalle de deux semaines.

Pendant cette période, l'étendue moyenne des paramètres physico-chimiques de l'eau des marelles a varié de 17,1 à 26,2 PSU pour la salinité, de 2,5 à 18,8 °C pour la température, de 1,1 à 10,5 mg L<sup>-1</sup> pour l'oxygène dissout, et de 6,9 à 8,3 pour le pH. Les concentrations moyennes de nitrites + nitrates ont fluctué de 0,37 à 3,05 μM, de 0,20 à 2,85 μM pour les phosphates, et de 17,8 à 37,5 μM pour les silicates. Les concentrations maximales moyennes de carbone organique particulaire (COP) et d'azote organique particulaire (AOP) de la matière organique particulaire en suspension (MOPS) ont atteint respectivement 9,6 et 1,43 mg L<sup>-1</sup> en été. L'étendue des ratios molaires C:N a varié entre 7,6 et 11,0, la signature isotopique du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de -29,1 à -22,1 ‰ et celle de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ), de 0,6 à 3,9 ‰. Les concentrations (%) de carbone organique particulaire total (C%) et d'azote organique particulaire totale (N%) des sédiments ont varié

respectivement de 1,5 à 8,0 et de 0,15 à 0,81. Les ratios C:N des sédiments au fond des marelles a varié de 9,9 à 12,7, l'étendue des  $\delta^{13}\text{C}$  a varié de  $-23,3$  à  $-20,5\text{‰}$ , et de 1,8 à 3,2 ‰ pour les  $\delta^{15}\text{N}$ . La concentration maximale moyenne de chlorophylle-*a* a atteint  $51,0 \mu\text{g L}^{-1}$  en été. L'abondance bactérienne maximale moyenne a atteint  $1,1 \times 10^7$  cellules par mL et le pourcentage de cellules de type HNA a varié de 58 à 82%.

Les analyses de variance indiquent que la hauteur des marelles sur le littoral a un effet significatif sur les paramètres abiotiques (salinité, pH,  $\text{O}_2$ , sels nutritifs, COP, AOP, et rapports C:N de la MOPS, C (%) et N ‰ des sédiments, ratios isotopiques du carbone des sédiments) et biotiques (chlorophylle-*a*, bactéries totales, % de cellules de type HNA) à certaines périodes, tandis que la température, la composition isotopique du carbone et de l'azote de la MOPS, et les ratios C:N et  $\delta^{15}\text{N}$  des sédiments varient en fonction du temps. Les caractéristiques physico-chimiques des marelles ne décrivent pas, pour la plupart, de patron saisonnier spécifique en fonction de la zone littorale et correspondent aux valeurs typiques rapportées pour la couche de surface de l'estuaire du Saint-Laurent. Les concentrations de chlorophylle-*a* et de bactéries significativement plus élevées au niveau des marelles supérieures suggèrent que celles-ci sont biologiquement plus actives que les marelles inférieures, lesquelles présentent des similitudes avec l'estuaire du Saint-Laurent. La production phytoplanctonique et bactérienne des marelles décrit des variations saisonnières significatives, atteignant des concentrations maximales à l'été. Cette augmentation de la production primaire est d'ailleurs illustrée par les sources de carbone organique, d'origine essentiellement allochtone au printemps, et autochtone pendant la

saison estivale. La composition des sédiments superficiels est similaire à celle de la matière particulaire en suspension, indiquant une sédimentation rapide ou une importance des processus de brassage et de remise en suspension. Les concentrations de carbone organique total supérieures à celles rapportées pour les sédiments superficiels de l'estuaire du Saint-Laurent indiquent que les marelles, tout comme les marais côtiers en général, contribuent de manière importante à la diagénèse précoce de la matière organique et à la séquestration du carbone.

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ii
RÉSUMÉ .....	iii
TABLE DES MATIÈRES .....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
LISTE DES FIGURES.....	ix
LISTE DES ANNEXES.....	xi
<b>1. INTRODUCTION.....</b>	<b>1</b>
1.1. Contexte .....	1
1.2. Distribution et processus généraux de formation des marelles .....	2
1.3. Marelles glacielles et non-glacielles .....	5
1.3.1. Description et géomorphologie .....	5
1.3.2. Caractéristiques physico-chimiques et écologiques.....	9
1.4. Cycles biogéochimiques.....	10
1.5. Problématique.....	13
1.6. Objectif.....	13
1.7. Objectifs spécifiques .....	14
1.8. Hypothèses .....	14
1.9. Site des travaux .....	14
<b>2. SEASONAL EVOLUTION OF TIDEPOLS BIOGEOCHEMISTRY AND MICROBIOLOGY IN A NORTHERN SALT MARSH: AN EXAMPLE FROM THE ST. LAWRENCE ESTUARY.....</b>	<b>17</b>
2.1. Abstract .....	18
2.2. Introduction .....	19
2.3. Materials and methods .....	22
2.3.1. Study Site .....	22
2.3.2. Sampling Procedure .....	27
2.3.3. Laboratory analyses .....	28
2.3.4. Statistical Analysis.....	30
2.4. Results .....	31
2.4.1. Spatiotemporal patterns of tidepools physicochemical characteristics.....	31
2.4.2. Spatial and temporal patterns of biological parameters .....	45
2.5. Discussion .....	49
2.5.1. Spatial variation of abiotic and biotic parameters.....	50
2.5.2. Temporal dynamics of phytoplankton and bacterial abundances .....	52

2.5.3.	Seasonal variation of organic matter sources .....	53
2.5.4.	Tidepools sediment characteristics.....	57
2.6.	Conclusions .....	59
<b>3.</b>	<b>DISCUSSION.....</b>	<b>61</b>
3.1.	Variations spatiales des paramètres abiotiques et biologiques.....	62
3.2.	Dynamique temporelle de la chlorophylle- <i>a</i> et de l'abondance bactérienne ....	65
3.3.	Variation saisonnière des sources de matière organique.....	67
3.4.	Caractérisation des sédiments des marelles.....	69
<b>4.</b>	<b>CONCLUSIONS GÉNÉRALES .....</b>	<b>71</b>
<b>5.</b>	<b>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....</b>	<b>73</b>
<b>6.</b>	<b>ANNEXES .....</b>	<b>82</b>



## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1	Results of ANOVA testing the effect of littoral zone (low, mid, and high tidepools), tidepools nested in littoral zone, period (LS, ES, S, EF, LF), and their interaction (littoral zone and period) on physicochemical parameters (salinity, temperature, dissolved oxygen, and, pH). Note: * indicates that pooling was performed.....	33
Tableau 2	Results of ANOVAs testing the effect of littoral zone (low, mid, and high tidepools), tidepools nested in littoral zone, period (LS, ES, S, EF, LF), and their interactions (littoral zone and period) on nutrients concentrations and nutrient ratios. Note: * indicates that pooling was performed.....	36
Tableau 3	Results of ANOVAs testing the effect of littoral zone (low, mid, and high tidepools), tidepools nested in littoral zone, period (LS, ES, S, EF, LF), and their interaction (littoral zone and period) on elemental composition (POC, PON, C:N molar ratios) and isotopic ratios ( $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ) of PSM. Note: * indicates that pooling was performed.....	40
Tableau 4	Results of ANOVAs testing the effect of littoral zone (low, mid, and high tidepools), tidepools nested in littoral zone, period (LS, ES, S, EF, LF), and their interaction on elemental composition and isotopic ratios of C and N of sediments. Note: * indicates that pooling was performed.....	43
Tableau 5	Mean values ( $\pm\text{SE}$ ) of elemental composition and isotopic ratios of C and N of tidepools sediments at three littoral zones (low, mid, and high tidepools) as a function of sampling time; C (%), N (%), C:N (%), $\delta^{13}\text{C}$ , and $\delta^{15}\text{N}$ . Results of Tukey HSD tests, according to the significant source of variation are also presented.....	44
Tableau 6	Results of ANOVAs testing the effect of littoral zone (low, mid, and high tidepools), tidepool nested in littoral zone, period (LS, ES, S, EF, LF), and their interaction (littoral zone and period) on biological parameters (photosynthetic pigments and bacterial abundance). For brevity, only significant sources of variation are presented. Note: * indicates that pooling was performed.....	47

## LISTE DES FIGURES

Figure I	Coupe transversale schématique des subdivisions de la batture d'un marais tidal du Saint-Laurent (tiré de Dionne et Bouchard, 2000). Dans le marais du Bic, le vocable bas estran qualifie plus adéquatement la zone appelée slikke vaseuse (Dionne, 2004).....	4
Figure II	Radeau de végétation.....	5
Figure III	Marelles non-glacielles observées au niveau du schorre supérieur du marais de Pointe-aux-Épinettes. La verticalité des parois ainsi que les formes et les dimensions variées caractérisent ce type de marelles. ....	8
Figure IV	Vue générale du marais de Pointe-aux-Épinettes situé au fond de la Baie de l'Anse à l'Original, et confiné entre la montagne du Bûcheron, en arrière plan et le massif Le Chocolat, à droite. Le marais à marée basse découvre l'estran sableux en premier plan, et la végétation du marais composée de <i>Spartina sp.</i> ....	16
Figure 1	Location of study area: Pointe-aux-Épinettes salt marsh, St-Lawrence Estuary, Qc, Canada. ....	24
Figure 2	Infrared aerial photography of the PE salt marsh and the position of tidepools #21-25 within low marsh (A), tidepools #11-15 within mid marsh (B), and tidepools #1-5 within high marsh (C), the positions of the two small streams (arrows), and the 15 studied tidepools. Mean ( $\pm$ SE) outlet height (m) of low tidepools is $0.56 \pm 0.05$ , $1.10 \pm 0.03$ for mid tidepools, and $1.78 \pm 0.05$ for high tidepools.....	25
Figure 3	Mean ( $\pm$ SE) exondation of tidepools at three littoral zones (low, mid, and high marsh) and at five periods (LS, ES, S, EF, LF).....	26
Figure 4	Mean ( $\pm$ SE) physicochemical parameters at three littoral zones, low (L), mid (M), and high (H) tidepools, and at five periods (LS, ES, S, EF, LF); salinity (a), water and air temperatures (b), dissolved oxygen (c), and pH (d). Tukey HSD tests comparing physicochemical parameters within littoral zones at every period are also presented when interaction among sources of variation was significant. Note: $\neq$ indicates no significant difference within littoral zones.....	34
Figure 5	Mean ( $\pm$ SE) nutrient concentrations ( $\mu$ M) and nutrient ratios in tidepools at three littoral zones, low (L), mid (M), and high (H) tidepools, and at five periods (LS, ES, S, EF, LF): nitrite + nitrate (a),	

phosphate (b), silicate (c). Tukey HSD tests comparing nutrients and nutrient ratios within littoral zones at every period are also presented. ....37

- Figure 6 Mean (SE) elemental composition ( $\text{mg L}^{-1}$ ) and isotopic ratios of C and N of particulate suspended matter in tidepools at three littoral zones (low, mid, and high tidepools) at five periods (LS, ES, S, EF, LF): POC (a), PON (b), C:N molar ratios (c),  $\delta^{13}\text{C}$  (d), and  $\delta^{15}\text{N}$  (e). Tukey HDS tests comparing elemental or isotopic composition within littoral zones at every period are also presented. ....41
- Figure 7 Mean ( $\pm\text{SE}$ ;  $n=15$ ) Chl-*a* ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ), total bacteria ( $\text{cell mL}^{-1}$ ), % HNA within littoral zone, low (L), mid (M), and high (H) tidepools, and at five periods (LS, ES, S, EF, LF). Tukey HDS tests comparing biological abundance within littoral zone at every period are also presented.....48
- Figure 8 Simultaneous variations of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  ( $\pm\text{SE}$ ) as a function of sampling periods in high tidepools.....56

## LISTE DES ANNEXES

Annexe 1	Coordonnées géographiques et caractéristiques moyennes ( $\pm$ SE) des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur).....	83
Annexe 2	Concentrations moyennes ( $\pm$ SE) de la salinité (PSU) des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.....	84
Annexe 3	Températures ( $^{\circ}$ C) moyennes ( $\pm$ SE) de l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.....	85
Annexe 4	Concentrations moyennes ( $\pm$ SE) d'oxygène dissout ( $\text{mg L}^{-1}$ ) dans l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.....	86
Annexe 5	Valeurs moyennes ( $\pm$ SE) de pH dans les marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.....	87
Annexe 6	Concentrations moyennes ( $\pm$ SE) de nitrites + nitrates ( $\mu\text{M}$ ) dans les marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.....	88
Annexe 7	Concentrations moyennes ( $\pm$ SE) de phosphate ( $\mu\text{M}$ ) dans les marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.....	89
Annexe 8	Concentrations moyennes ( $\pm$ SE) de silicates ( $\mu\text{M}$ ) dans les marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.....	90
Annexe 9	Concentrations moyennes ( $\pm$ SE) de carbone organique particulaire ( $\text{mg L}^{-1}$ ) de la matière organique particulaire en suspension dans l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.....	91

Annexe 10 Concentrations moyennes ( $\pm$ SE) d'azote organique particulaire (mg L <sup>-1</sup> ) de la matière organique particulaire en suspension dans l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.....	92
Annexe 11 Ratios molaires C:N moyens ( $\pm$ SE) de la matière organique particulaire en suspension dans l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre. ....	93
Annexe 12 Moyennes des ratios isotopiques du carbone 13 ( $\pm$ SE) de la matière organique particulaire en suspension dans l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre. ....	94
Annexe 13 Moyenne des ratios isotopiques de l'azote 15 ( $\pm$ SE) de la matière organique particulaire en suspension dans l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre. ....	95
Annexe 14 Concentrations moyennes ( $\pm$ SE) de Chlorophylle-a (Chl-a, $\mu$ g L <sup>-1</sup> ) dans les marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre. ....	96
Annexe 15 Concentrations moyennes ( $\pm$ SE) de bactéries (cellules mL <sup>-1</sup> ) dans l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre. ....	97
Annexe 16 Abondance moyenne ( $\pm$ SE) des cellules de type HNA (%HNA) dans l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre. ....	99

# 1. INTRODUCTION

## 1.1. CONTEXTE

La présence de marelles, aussi nommées cuvettes intertidales, constitue un trait particulier des marais côtiers des régions froides (Fournier *et al.*, 1987). Notre compréhension de ces entités en ce qui a trait à la géomorphologie, à l'écologie et à la biogéochimie est étonnamment limitée malgré l'intérêt croissant porté aux marais intertidaux. En effet, ces derniers participent à la régulation des écosystèmes marins et côtiers via plusieurs mécanismes dont leur implication dans les processus de dénitrification qui contribuent au contrôle de l'eutrophisation du milieu marin (Poulin *et al.*, 2007). Les marais salés sont également caractérisés par une productivité primaire élevée et une reminéralisation importante de la matière organique (Billen et Lancelot, 1988), et comptent parmi les écosystèmes les plus productifs au monde (Woodward et Wui, 2001). L'étude des mécanismes de fonctionnement des marais de l'estuaire du Saint-Laurent et des autres milieux côtiers est motivée par des enjeux environnementaux majeurs liés à l'augmentation du niveau de la mer, à la contamination anthropique via les apports urbains et agricoles, à la diminution prévue de la couverture de la glace en hiver et au rétrécissement des marais soumis à l'érosion et à l'empiètement par les zones habitables. Ainsi, il devient important d'acquérir une meilleure connaissance générale des marelles, dans un premier temps, et d'estimer leur contribution aux changements globaux attendus dans les marais côtiers au cours de prochaines décennies, dans un deuxième temps.

## 1.2. DISTRIBUTION ET PROCESSUS GÉNÉRAUX DE FORMATION DES MARELLES

Les marelles parsèment le couvert végétal des marais à *Spartina* du Saint-Laurent (Prat, 1933; Hamelin et Cailleux, 1966; Dionne, 1968a, 1968b; Reed, 1970), des côtes de la baie de James (Dionne, 1976), de la baie d'Ungava (Fournier *et al.*, 1987), ainsi que celles de la Nouvelle-Angleterre (Teal et Teal, 1969). La géomorphologie et les caractéristiques des marais tidaux de la côte ouest de l'océan Atlantique et des États-Unis ont été décrites de façon détaillée par plusieurs auteurs (Teal et Teal, 1969; Davidson-Arnott *et al.*, 2002; Fagherazzi *et al.*, 2004). Au Québec, la distribution géographique des marelles est concentrée aux abords de l'estuaire du Saint-Laurent, abritant 95% des marais à spartines dont 69% se situent sur la rive sud (Dryade, 1980).

De formes diversifiées, les marelles ont aussi des dimensions très variables, de 1 à 40 mètres de diamètre (Cailleux et Hamelin, 1967), des superficies atteignant jusqu'à 1000 m<sup>2</sup> (Walsh et FitzGerald, 1984), et des profondeurs moyennes de 30 à 50 cm (Dionne, 1968a). La littérature scientifique concernant la genèse des marelles recense des hypothèses datant du début des années 1900 (Gauthier et Gaudreau, 1983 : revue et augmentée à partir de Dionne, 1972). Selon Fournier *et al.* (1987) dont les travaux ont porté sur les littoraux subarctiques, la dynamique du gel intertidal, l'hydrodynamisme et l'écoulement de surface ainsi que les processus glaciels sont des agents responsables de la formation des différents types de marelles (d'arrachement glaciaire, de thermokarst intertidal, de décrochement, etc.) et de la variété de formes qu'elles prennent. Sur les côtes du Saint-Laurent, deux types de marelles ont été décrits notamment par Gauthier et Gaudreau (1983); les marelles glacielles situées au niveau du schorre inférieur, ainsi que les marelles non-glacielles au niveau du

schorre supérieur. Selon Gauthier et Goudreau (1983), l'hypothèse du transport sédimentaire glacial émise par Hamelin et Cailleux (1966) s'est imposée pour expliquer la formation des premières, tandis que des processus physico-biochimiques semblent être responsables de la formation des secondes. Le schéma d'une coupe transversale des subdivisions de la batture d'un marais tidal du Saint-Laurent (Figure I) indique la position relative du schorre inférieur et du schorre supérieur, ce dernier étant situé plus en altitude sur le rivage.



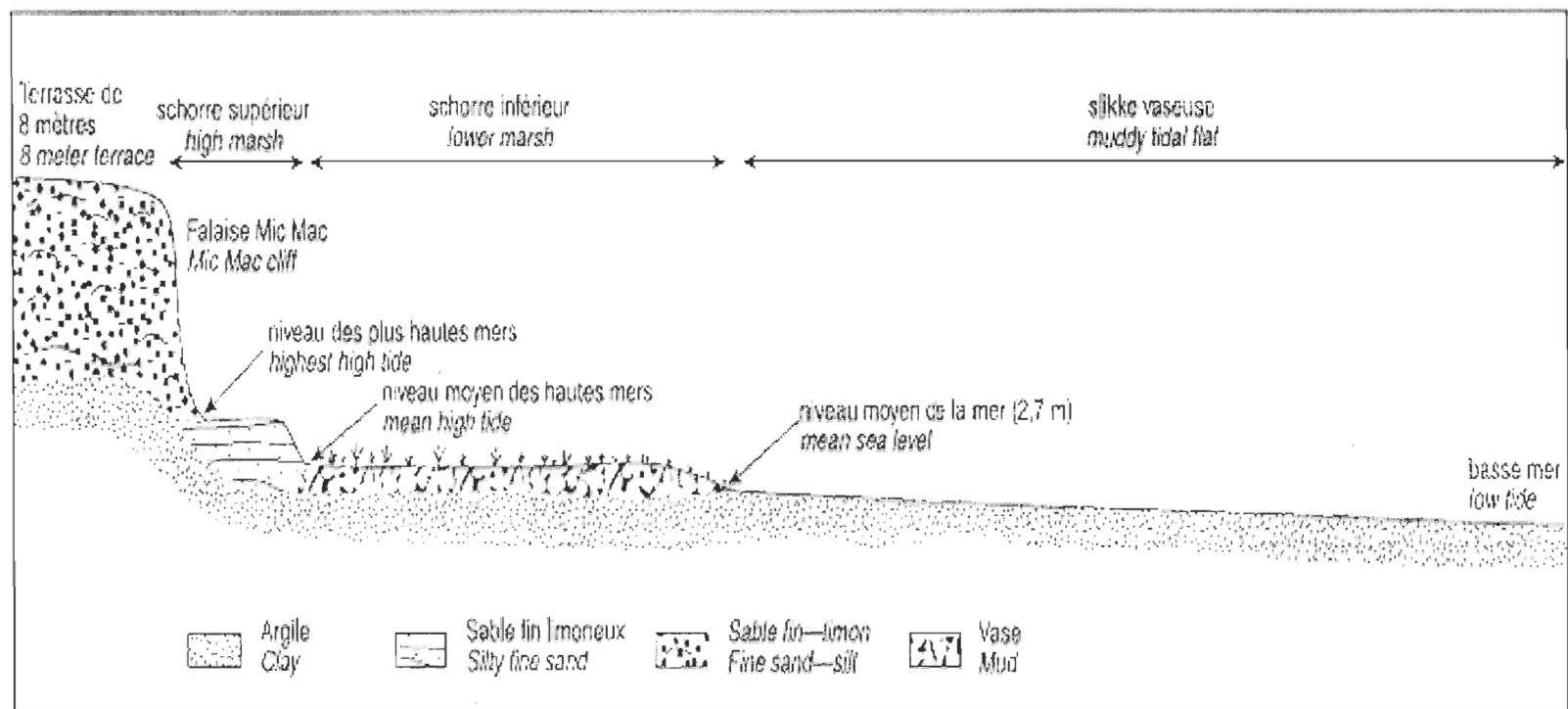


Figure 1 Coupe transversale schématique des subdivisions de la batture d'un marais tidal du Saint-Laurent (tiré de Dionne et Bouchard, 2000). Dans le marais du Bic, le vocable bas estran qualifie plus adéquatement la zone appelée slikke vaseuse (Dionne, 2004).

### 1.3. MARELLES GLACIELLES ET NON-GLACIELLES

#### 1.3.1. Description et géomorphologie

Les marelles d'origine glacielle sont formées par l'interaction de trois composantes : l'emprise d'un pied de glace hivernal, des marées de grandes amplitudes, ainsi qu'un tapis herbacé à rhizosphère dense (Gauthier et Goudreau, 1983). Lors de l'intrusion tidale, le feuillage de macrophytes peut être intégré à la glace en formation. Le soulèvement du pied de glace par des marées de grandes amplitudes entraîne l'arrachement de plaques de matériel organo-sédimentaire nommés radeaux de végétation (Figure II) formant ainsi des cuvettes de dimensions variées. Parmi les marelles glacielles, Gauthier et Goudreau (1983) distinguent les cuvettes dont la végétation environnante est dominée par le groupement à *Spartina alterniflora* que l'on retrouve dans la partie médiane de la zone médiolittorale intermédiaire, de celles bordées par le sous-groupement à *Salicornia europaea* du groupement *S. alterniflora* situées à sa limite supérieure (Gauthier, 1978), appelées marelles juvéniles et marelles actives par Poulin (2008).



**Figure II** Radeau de végétation

Selon Gauthier et Goudreau (1983), la dynamique des marelles appartenant au premier groupe est marquée par l'arrachage incomplet de la végétation via l'action érosive du pied de glace, et la recolonisation rapide des marelles par la *S. alterniflora* au cours de l'été. Les marelles juvéniles sont généralement clairsemées, de petites dimensions, plutôt oblongues, peu profondes et ont des parois en pente douce.

Sur la pente du talus de la plate-forme herbacée, les marelles actives sont plus nombreuses et plus creuses. Ces différences résultent d'un d'arrachement plus profond lié au recouvrement plus dense de *S. alterniflora* dont la rhizosphère est mieux développée (~50 cm; Gauthier, 1978) dans la partie haute de la zone médiolittorale intermédiaire. C'est d'ailleurs à ce niveau sur le littoral que se soude le pied de glace, ce qui engendre un prélèvement accru de radeaux de végétation. Marquées par le ruissellement ainsi que le renouvellement épisodique lors des marées de vive-eau moyenne, les marelles actives présentent des caractéristiques variables des eaux et de la nature du fond (Gauthier et Goudreau, 1983).

Au niveau de la zone médiolittorale supérieure, puisque le pied de glace fond sur place sans causer d'arrachement massif, la théorie glacielle est délaissée au profit d'hypothèses d'érosion physico-chimiques (Gauthier et Goudreau, 1983). Selon Warming (1904 dans Dionne 1972), la formation des marelles est issue de la destruction de la végétation causée par l'accumulation importante de débris organiques et de l'érosion des parois sur le pourtour des marelles. Dans le même ordre d'idées, Taylor (1938) et Chapman (1960) ont évoqué la mort de la végétation par les fortes teneurs en sel des sédiments.

Toutefois, ces hypothèses n'expliquent pas le surcreusement des marelles du marais supérieur dont l'inclinaison des parois est verticale (Gauthier et Goudreau, 1983). La défloculation des argiles sur le pourtour et dans le fond des marelles ainsi qu'une rétention accrue des sédiments par la végétation sur les murs mitoyens sont avancées comme explications les plus plausibles (Frey et Basan, 1978).

Les marelles non-glacielles sont de formes variées, généralement plus grandes que les marelles glacielles et la profondeur d'eau y est deux fois plus importante (~33-42 cm; Gauthier et Goudreau, 1983) que pour ces dernières. La figure III montre les différentes formes, circulaires ou au contour sinueux, que prennent les marelles situées au niveau du marais supérieur. Ces marelles se distinguent notamment par leurs grandes dimensions ainsi que par la verticalité des parois. Les marelles non-glacielles sont bordées par une flore variée puisque se succèdent des communautés composées principalement de *Spartina patens*, *Salicornia europaea*, *Spergularia marina*, *Festuca rubra*, *Carex paleacea*, etc., tandis qu'à l'intérieur des cuvettes, on retrouve *Ruppia maritima*, plusieurs algues vertes et quelques Cyanophycées (Gauthier et Goudreau, 1983). Le substrat des marelles est relativement uniforme avec 95% de silt et d'argile (Ward et FitzGerald, 1983b).



**Figure III** Marelles non-glacielles observées au niveau du schorre supérieur du marais de Pointe-aux-Épinettes. La verticalité des parois ainsi que les formes et les dimensions variées caractérisent ce type de marelles.

### 1.3.2. Caractéristiques physico-chimiques et écologiques

Alors que les marelles sont des structures géomorphologiques relativement stables à l'échelle de la décennie (Gauthier et Goudreau, 1983), la composition de l'eau des marelles est marquée par les variations saisonnières, les précipitations et le renouvellement épisodique des eaux par la marée. De manière générale, la température et la salinité des marelles sont influencées d'une part par des facteurs internes tels la topographie et la morphologie ainsi que par des facteurs externes dont la température de l'air, les précipitations et la fréquence de submersion par la marée, d'autre part (Fournier *et al.*, 1987). La morphologie du marais, la présence de cours d'eau et les axes de pénétration de la marée influencent aussi la salinité des marelles et ce, par contact direct ou par diffusion à travers les parois.

Les études sur l'écologie des marelles des marais côtiers nordiques ont été réalisées presque exclusivement dans le marais de l'île Verte et portent essentiellement sur l'utilisation de l'habitat et des ressources par les Gasterosteidae (Worgan et FitzGerald, 1981a, 1981b; Craig et FitzGerald, 1982; Ward et FitzGerald, 1983a; Dutil et Fortin, 1983; Walsh et FitzGerald, 1984), le copépode *Eurytemora affinitis* (Castonguay et FitzGerald, 1990), et la faune macro-benthique (Ward et FitzGerald, 1983b). La littérature scientifique au sujet de la caractérisation physico-chimique et de l'écologie des marelles est très limitée comparativement aux cuvettes intertidales rocheuses dont les caractérisations saisonnières, diurne, verticale et horizontale ont été étudiées (Ganning, 1971; Daniel et Boyden, 1975; Morris et Taylor, 1983; Huggett et Griffiths, 1986; Metaxas et Scheibling, 1993).

#### 1.4. CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES

Le carbone, l'azote et le phosphore constituent des éléments majeurs intervenant dans la plupart des processus biotiques dont la productivité biologique. Le cycle court du carbone implique la fixation du carbone inorganique par les organismes autotrophes sous forme de molécules organiques via la photosynthèse, tandis que la respiration cellulaire et la fermentation accomplissent le processus inverse. En milieu marin, le CO<sub>2</sub> atmosphérique est fixé principalement par le phytoplancton et emmagasiné sous forme de biomasse planctonique et de carbonates. L'efficacité du processus de photosynthèse est modulée notamment par la limitation de la production phytoplanctonique par certains éléments traces ou nutriments, ces derniers étant potentiellement identifiés à l'aide des ratios de Redfield (Si/N/P = 16/16/1; Redfield *et al.*, 1963).

L'azote est un élément biolimitant des premiers maillons de la chaîne trophique dans plusieurs environnements marins côtiers (Carpenter et Capone, 1983). Assimilé par les producteurs primaires sous forme d'ammonium (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) et de nitrates (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>), l'azote provient principalement des apports allochtones d'origine continentale et des apports autochtones issus de la reminéralisation de la matière organique par les communautés microbiennes (Blackburn et Sorensen, 1988; Poulin, 2008). Le compartiment benthique contribue aussi fortement au recyclage des nutriments azotés via la minéralisation de la matière organique par la microfaune hétérotrophe benthique (Poulin, 2008). La dispersion excessive des nitrates dans certains milieux côtiers est limitée notamment par la dénitrification (Howarth, 1988; Seitzinger *et al.*, 2000), processus par lequel les bactéries chimiotrophes réduisent les nitrates en espèces azotées gazeuses (N<sub>2</sub> et N<sub>2</sub>O) (Wang *et al.*,

2003), contribuant ainsi au contrôle de l'eutrophisation (Nowicki *et al.*, 1997). Le phosphore agit également à titre de nutriment essentiel impliqué dans la synthèse de nombreuses molécules et la productivité biologique. Les sédiments des marais à spartines constituent d'importants réservoirs d'orthophosphates et de phosphore organique (Coelho *et al.*, 2004; Lillebo *et al.*, 2004). La libération du phosphore (P) dans la colonne d'eau est influencée par plusieurs facteurs dont l'augmentation de la température à l'été, qui accroît sa régénération via les processus microbiens (Bianchi, 2007). La diagenèse de la matière organique est un autre processus au cours duquel le P organique est reminéralisé (Kleeberg, 2002). Quant au relargage du phosphore inorganique à partir des sédiments, il dépend de la stabilité des réactions d'oxydoréduction; la réduction des oxydes de Fe en milieux anaérobiques favorise la libération du P (McManus *et al.*, 1997).

La productivité biologique est un mécanisme par lequel les cycles biogéochimiques du C, N et du P entrent en interaction. Le rapport carbone/azote (C:N) est un proxy des sources de la matière organique et varie en fonction des proportions des hydrates de carbone et des protéines (Bianchi, 2007). Les plantes vasculaires par exemple, ont un ratio C:N supérieur à 17 tandis qu'il est d'environ 6 à 7 pour les microalgues, et de 4 à 5 pour les bactéries (Middelburg et Herman, 2007). Toutefois, la distinction des sources peut être brouillée par les processus diagenétiques qui modifient les ratios C:N qui augmentent pour ce qui est des détritiques algaux (Herman *et al.*, 1999). L'utilisation combinée des ratios C:N et de d'autres indicateurs tels que les isotopes stables permet une meilleure discrimination des sources de la MO. La composition isotopique est fréquemment utilisée en milieux



côtiers et estuariens (Middelburg et Nieuwenhuize, 1998; Coffin et Cifuentes, 1999; Middelburg et Herman, 2007; Zhang *et al.*, 2009).

Exprimées sous forme de ratios  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ , les abondances relatives des isotopes stables du carbone ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) et de l'azote ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) résultent des réactions préférentielles d'un isotope par rapport à l'autre (Hoefs, 1980; Pancost et Pagani, 2006). Le faible fractionnement trophique du carbone ( $\sim 1\%$ ) en fait un bon indicateur de l'origine allochtone ou autochtone de la matière organique (Coffin et Cifuentes, 1999). Selon les types photosynthétiques  $\text{C}_3$  et  $\text{C}_4$  des végétaux, les  $\delta^{13}\text{C}$  sont de  $-23$  à  $-34\text{‰}$  pour les plantes  $\text{C}_3$  et de  $-6$  à  $-23\text{‰}$  pour les plantes  $\text{C}_4$  (ex. *Spartina sp.*) (Shidlowksi *et al.*, 1983). Le  $\delta^{13}\text{C}$  moyen du carbone terrestre, similaire aux plantes  $\text{C}_3$ , varie de  $-26$  à  $-27\text{‰}$  en milieu tempéré, tandis que les  $\delta^{13}\text{C}$  de la matière organique particulaire marine varient de  $-18$  à  $-22\text{‰}$  (Middelburg et Nieuwenhuize, 1998), et ceux des détritiques algaux riverains, de  $-30$  à  $-40\text{‰}$  (Middelburg et Herman, 2007). Quant à l'azote, l'enrichissement trophique ( $\sim 3,4\%$ ) des consommateurs par rapport à leur source énergétique permet de discriminer les différents niveaux trophiques (Michener et Schell, 1994). La signature isotopique des producteurs primaires reflète le  $\delta^{15}\text{N}$  des sources d'azote inorganique dissout assimilée en période de croissance ainsi que le taux de fractionnement isotopique pendant ce processus (Fogel et Cifuentes, 1993). Les ratios typiques du phytoplancton marin et des macroalgues varient de  $-3$  à  $+18\text{‰}$ , de  $-2$  à  $+4\text{‰}$  pour les cyanobactéries fixatrices d'azote, et de  $-6$  à  $6\text{‰}$  pour les plantes terrestres (Fogel et Cifuentes, 1993). Dans le Saint-Laurent, les sources de matière organique ont été examinées via les rapports C:N (Pocklington et Leonard, 1979) et les ratios isotopiques du carbone (Tan et Strain, 1983; Pocklington et

Tan, 1987; Tan, 1987; Hélie et Hillaire-Marcel, 2006). Il n'existe aucune donnée publiée sur les ratios C:N, les ratios isotopiques du carbone et de l'azote, ni même sur l'abondance phytoplanctonique dans les marelles des marais de l'estuaire du Saint-Laurent.

### 1.5. PROBLÉMATIQUE

Il est généralement admis que les milieux côtiers ont des impacts majeurs sur les cycles biogéochimiques du carbone et de l'azote. Des études récentes portant sur les marais salés nordiques ont estimées la productivité annuelle de ces milieux à 10-70 g C m<sup>-2</sup> (De Sève *et al.*, 2010), ainsi que la variabilité saisonnière des flux de nutriments (Poulin *et al.*, 2009) et des taux de dénitrification (Poulin *et al.*, 2007). Toutefois, nous n'avons trouvé aucune étude dans la littérature scientifique qui traite spécifiquement des variations saisonnières de la biogéochimie des marelles, lesquelles permettraient de mieux comprendre la dynamique et la contribution écologique des marais côtiers nordiques à l'ensemble de l'océanographie estuarienne du Saint-Laurent et des autres estuaires boréaux du Canada et du nord de l'Europe.

### 1.6. OBJECTIF

L'objectif général de ce projet est de caractériser l'évolution saisonnière de la composition physico-chimique des eaux et des sédiments superficiels ainsi que les concentrations phytoplanctonique et bactérienne des marelles d'un marais salé nordique peu perturbé par les impacts anthropiques.

### 1.7. OBJECTIFS SPÉCIFIQUES

Les objectifs spécifiques de cette étude sont: (1) décrire la variation spatiale et temporelle des paramètres physico-chimiques de l'eau et des sédiments superficiels des marelles; (2) caractériser la variation spatiale et saisonnière de l'abondance phytoplanctonique et bactérienne en suspension dans l'eau; (3) déterminer les processus pouvant lier les paramètres environnementaux, la chlorophylle-*a* et les bactéries totales en fonction de la fréquence d'inondation des marelles et du temps.

### 1.8. HYPOTHÈSES

Pour aborder ce travail, les hypothèses posées sont les suivantes : (1) la localisation des marelles selon différentes zones littorales (marais inférieur, intermédiaire et supérieur) influence leurs caractéristiques physico-chimiques, et l'abondance biologique, laquelle devrait être accrue dans les marelles du marais supérieur; (2) l'interaction entre la zone littorale et le temps constitue la principale source de variation des paramètres physico-chimiques et biologiques. L'interaction entre la zone littorale et le temps devrait notamment favoriser une augmentation des concentrations de chlorophylle-*a* et de bactéries dans l'eau des marelles.

### 1.9. SITE DES TRAVAUX

Le marais de Pointe-aux-Épinettes (PE) (48° 21' 40"N, 68° 46' 75"W) est situé sur la rive sud de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Québec, Canada) dans le parc National du

Bic (SEPAC), une aire protégée depuis 1984. Confiné entre des massifs rocheux (mont Chocolat et la montagne du Bûcheron) et abrité au fond de la Baie de l'Anse à l'Original, le marais de PE (Figure IV) est considéré comme un milieu peu ou pas perturbé par les activités anthropiques terrestres puisque la majeure partie du bassin versant est forestier d'une part, et qu'il subit peu d'impact connu des processus d'érosion côtière d'autre part (Bernatchez et Dubois, 2004). Le couvert végétal du marais est colonisé principalement par *Spartina alterniflora* au niveau du marais inférieur, tandis que *Spartina patens* domine la communauté de macrophytes au niveau du marais supérieur (Gauthier *et al.*, 1983). La présence de marelles est une caractéristique majeure du marais de PE puisqu'elles occupent approximativement le tiers de la surface du marais (Cailleux et Hamelin, 1967). Contiguës à l'estuaire, les marelles juvéniles sont inondées par des marées semi-diurnes. Les marelles actives, situées à proximité du talus de la plate-forme herbacée, sont inondées par des marées annuelles moyennes de 3,3 m, et les marelles matures, par des marées moyennes de vive-eau de 4,8 m. De manière correspondante, l'exondation maximale des marelles (le temps d'exposition sans renouvellement des masses d'eau par la marée) lors des périodes d'échantillonnages est de huit heures pour les marelles juvéniles, trois jours pour les marelles actives et neuf jours pour les marelles matures. Les côtes du Saint-Laurent sont soumises à d'importantes variations saisonnières dont la formation d'un pied de glace qui persiste des mois de décembre à avril (Saucier *et al.*, 2003), ainsi que des fluctuations de la température (0 à 23°C) et de la salinité (11 à 31 PSU) de la couche superficielle de l'eau (Poulin *et al.*, 2009).



Figure IV Vue générale du marais de Pointe-aux-Épinettes situé au fond de la Baie de l'Anse à l'Original, et confiné entre la montagne du Bûcheron, en arrière plan et le massif Le Chocolat, à droite. Le marais à marée basse découvre l'estran sableux en premier plan, et la végétation du marais composée de *Spartina sp.*

2. SEASONAL EVOLUTION OF TIDEPOLS BIOGEOCHEMISTRY AND  
MICROBIOLOGY IN A NORTHERN SALT MARSH:  
AN EXAMPLE FROM THE ST. LAWRENCE ESTUARY

Anne-Marie Huard, Émilien Pelletier and Philippe Archambault

Institut des sciences de la mer de Rimouski (ISMER),

Université du Québec à Rimouski,

310 allée des Ursulines, Rimouski, Québec G5L 3A1, Canada

## 2.1. ABSTRACT

This paper reports for the first time the seasonal and spatiotemporal changes of physicochemical parameters, elemental and isotopic composition of carbon and nitrogen of suspended particulate organic matter and superficial sediment, and microbiological abundance in soft bottom tidepools in a northern tidal salt marsh in the lower St. Lawrence Estuary, Canada. Data were collected from three littoral zones on a bi-monthly basis from May to November 2008. ANOVAs indicated that littoral zones had a significant effect on environmental characteristics (salinity, pH, O<sub>2</sub>, nutrients, suspended particulate organic carbon and nitrogen, C:N ratios, and sediment total organic carbon and nitrogen and  $\delta^{13}\text{C}$ ) and biological parameters (Chl-*a*, total bacteria, % HNA). Temperature,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of suspended particulate organic matter, C:N ratios and  $\delta^{15}\text{N}$  of sediment are influenced by time. Abiotic characteristics of tidepool waters from all littoral zones are quite similar to those observed in the surface seawater of the St. Lawrence Estuary (SLE) and do not show any specific seasonal trend with littoral gradient. Tidepools located at the lower littoral zone showed biotic (Chl-*a* and total bacteria) characteristics similar to the St. Lawrence Estuary whereas tidepools at the middle and upper zones appeared more biologically active with peaks in Chl-*a* ( $\sim 51 \mu\text{g L}^{-1}$ ) and total bacteria counts ( $\sim 1.1 \times 10^7 \text{ cells mL}^{-1}$ ) in summer. Sources and behaviour of organic carbon changed with seasons evolving from allochthonous organic matter ( $\delta^{13}\text{C} \sim -29\text{‰}$ ) in late spring to autochthonous production ( $\delta^{13}\text{C} \sim -23\text{‰}$ ) during early summer and summer. Surface tidepool sediment characteristics are similar to suspended particulate organic matter and indicates a high sedimentation rate or an active resuspension process. The tidepool sediment high total organic carbon content (1.5 to 8.0%) compared to St. Lawrence Estuary sediment (0.1 to 1.9 %) suggests an important organic carbon sequestration, recycling and early diagenesis processes of organic matter in tidepools.

## 2.2. INTRODUCTION

Salt marshes are well recognized to provide critical functions to marine and coastal ecosystems via high rates of primary productivity and organic matter recycling (Billen and Lancelot, 1988). A common feature of tidal salt marsh located in cold regions is the presence of tidepools or pitted schorres (Fournier *et al.*, 1987) particularly observed along the coasts of the St. Lawrence Estuary (Prat, 1933; Hamelin and Cailleux, 1966; Dionne, 1968a, 1968b), the James Bay (Dionne, 1976), and the Ungava Bay (Fournier *et al.*, 1987). A number of earlier studies focused on pitted schorre geomorphology (Hamelin and Cailleux, 1966; Dionne, 1968, 1969; Gauthier and Goudreau, 1983; Fournier *et al.*, 1987), ecology of Gasterosteidae (Worgan and FitzGerald, 1981a, 1981b; Craig and FitzGerald, 1982; Dutil and Fortin, 1983; Ward and FitzGerald, 1983a), Calanidae (Castonguay and FitzGerald, 1990), and macrobenthic fauna of tidepools (Ward and FitzGerald, 1983b). However, to our knowledge seasonal biogeochemical cycles of carbon and nutrients of these northern tidepools have not been described and would provide a better understanding of sub-arctic salt marsh functioning and their ecological contribution to marine and coastal ecosystems.

Muddy tidepools commonly observed in salt marshes along the St. Lawrence Estuary are radically different from tidepools of rocky intertidal shores by their morphology and their ecology, for which the general structure and community organization are well described (Morris and Taylor, 1983; Huggett and Griffiths, 1986; Metaxas and Scheibling, 1993). The soft substrate of northern salt marshes accommodates microbial decomposer communities and microphytobenthos that contribute importantly to primary productivity



(De Sève *et al.*, 2010), to the seasonality of tidal nutrient fluxes (Poulin *et al.*, 2009), and denitrification efficiency (Poulin *et al.*, 2007). Submitted to tidal flooding and riverine runoffs, the effect of littoral gradient on the intensity of physicochemical fluctuations of rocky tidepools has been commonly accepted. Rocky tidepools located high on the shore, which are less frequently renewed than tidepools located lower on the shore, can become stagnant and give rise to deleterious environmental conditions and nutrient limitations (Metaxas and Scheibling, 1993). Tide amplitude also influences the flooding frequency of tidepools located up shore, at a seasonal scale, with higher occurrence of flooding during spring tides. Similar description on the effect of littoral zones for muddy tidepools is not available.

Studying and understanding biogeochemical cycles in so peculiar environments require the determination of a large number of robust physical, chemical and biological parameters. Among them, chlorophyll *a* (Chl-*a*) is a widely used proxy for phytoplankton biomass and could be used in tidepools in connection with microbial abundance to characterize the link between the primary production and carbon recycling by decomposers. Carbon and nitrogen stable isotopes are reliable indicators to trace the origin and seasonal processing of suspended particulate organic matter (Coffin and Cifuentes, 1999), which are widely used in coastal and estuarine ecosystems studies (Middelburg and Nieuwenhuize, 1998; Coffin and Cifuentes, 1999; Middelburg and Herman, 2007; Zhang *et al.*, 2009) and would be an important tool to assess the origin of organic carbon in tidepools.

This paper aims to describe the spatial and seasonal variability of carbon and nutrient biogeochemical cycles of muddy tidepools in a pristine northern salt marsh located in a protected area along the St Lawrence Estuary, Canada. The specific objectives were: (1) to describe the variability of physicochemical parameters, and organic matter in water and bottom surface sediment; (2) measure spatial and temporal variations of Chl-*a* and bacterial abundance in water; and (3) determine the relationship linking biological and environmental parameters. Two main hypotheses were tested: (1) the location of the tidepools along the littoral zone (low, middle, and high marsh sections) influences physicochemical parameters, chlorophyll-*a* and bacterial abundance expected to be superior in high marsh; (2) the interaction between the location of tidepools within the littoral zone and time constitutes the main source of variation of dependant variables (physicochemical parameters, carbon and nitrogen elemental composition and isotopic ratios of suspended particulate organic matter, Chl-*a*, and total bacteria). Chl-*a* and total bacteria are expected to increase in high marsh zone.

## 2.3. MATERIALS AND METHODS

### 2.3.1. Study Site

Pointe-aux-Épinettes (PE) salt marsh (48° 21' 40"N, 68° 46' 75"W) is located on the south shore of the lower St. Lawrence Estuary (Quebec, Canada) in the Bic National Park (SEPAC), a protected area since 1984 (Fig. 1). Confined between rocky massifs and sheltered in the far end of Anse à l'Original Bay, PE salt marsh (15 ha) is considered as a pristine area as its watershed (1.7 km<sup>2</sup>) is mostly forested and erosion processes weakly disturb it. PE is characterized by muddy tidepools of various forms and sizes (~13 to 45 m<sup>2</sup>, ~10 to 40 cm deep) scattered in the marsh, which occupy approximately a third of the marsh surface (Cailleux and Hamelin, 1967). The marsh may be divided into three littoral zones based on their height relative to mean sea level and dominant vegetation (Fig. 2). In the lower marsh, tidepools are surrounded by homogenous emergent macrophytes communities of *Spartina alterniflora*, whereas *Spartina patens* is dominating in the higher marsh zone (Gauthier and Goudreau, 1983). The middle marsh is a zone of active processes where ice rafting materials are accumulated along a gentle embankment without microcliff. The high marsh zone is characterized by larger and deeper tidepools than those located in lower littoral zones (Gauthier and Goudreau, 1983). The lower and higher marsh sediments are represented by sandy-silt and fine sediments, respectively. Detailed site characteristics of substrate composition are described in Dionne (2004) and Poulin *et al.*, (2009). PE salt marsh is submitted to large-scale physical forcing such as tides, winds and water runoff that contribute to the mixing of tidepools water column and sediment resuspension. Tidepools

located in the lower marsh are inundated by semidiurnal tides while those on the middle and high marsh are flooded by annual mean tides of 3.3 m and mean spring tides of 4.8 m, respectively. Correspondingly, exondation of tidepools preceding sampling periods was inferior to eight hours in low marsh, three days in mid marsh, and nine days in superior marsh (based on outlet height's position determinate with DGPS relatively to mean sea level of 1929 and tide goach fixed *in situ*) (Fig. 3). The St. Lawrence coastal zone is also exposed to important seasonal variations, in particular the establishment of an ice foot in December, which persists until April (Saucier *et al.*, 2003), and fluctuations of surface water temperature (ranging from 0 to 23 °C) an salinity (11 to 31 PSU) (Poulin *et al.*, 2009).

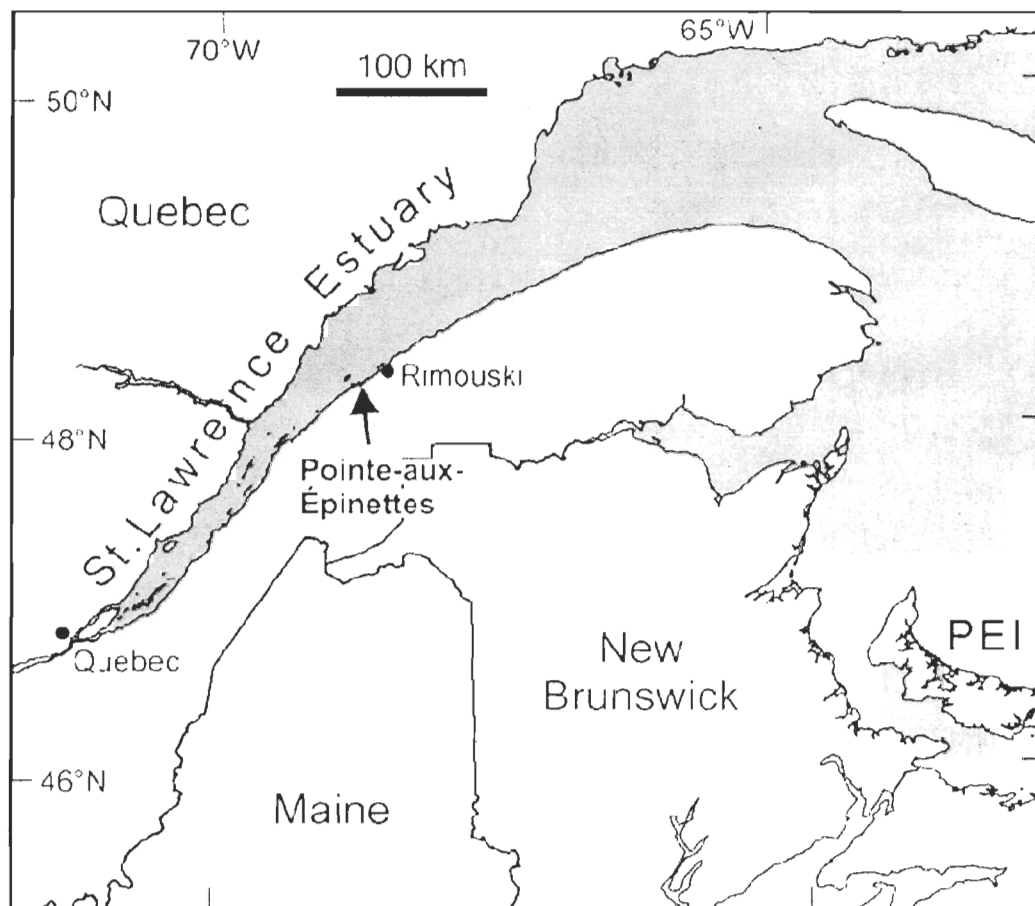


Figure 1 Location of study area: Pointe-aux-Épinettes salt marsh, St-Lawrence Estuary, Qc, Canada.

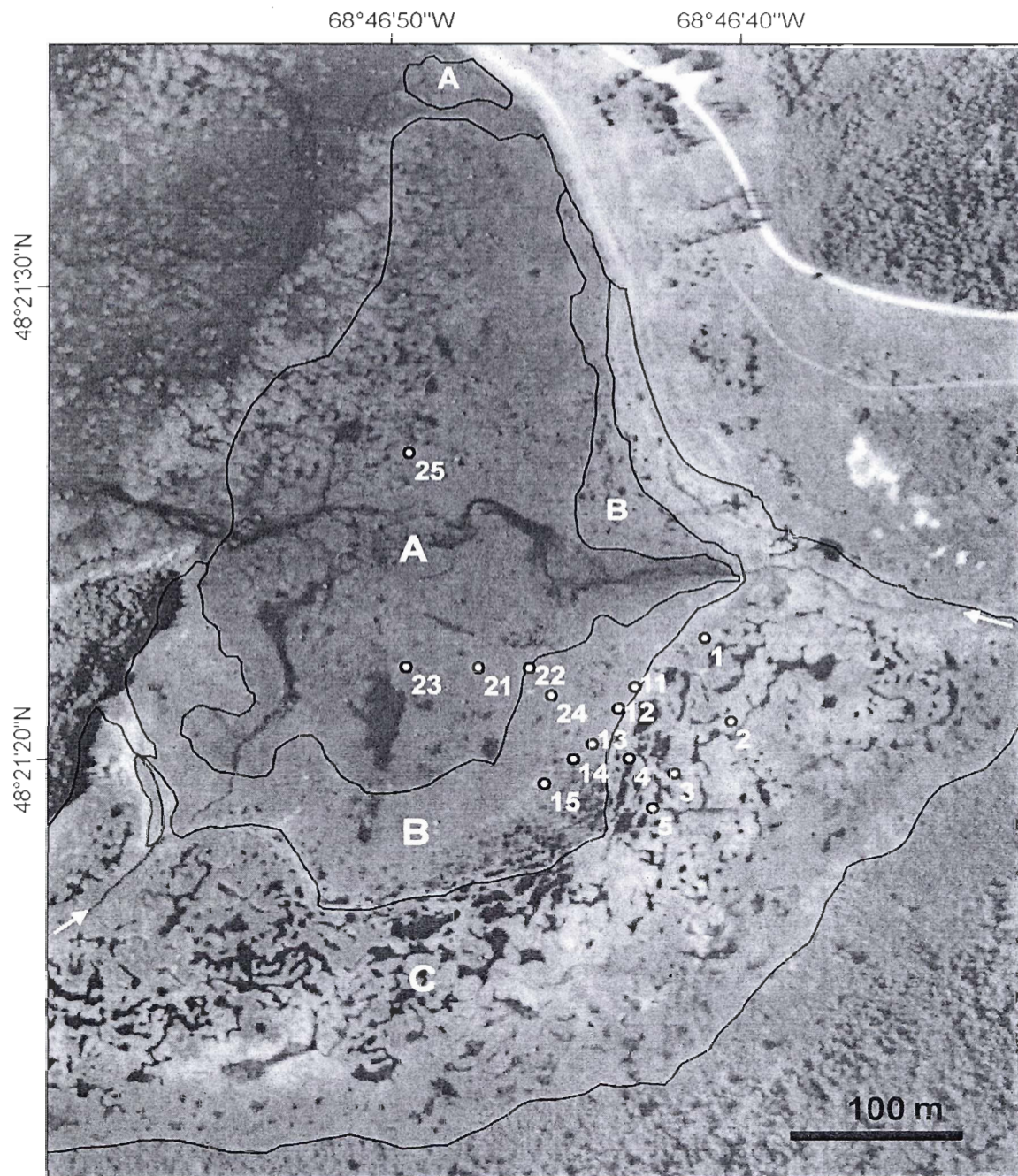
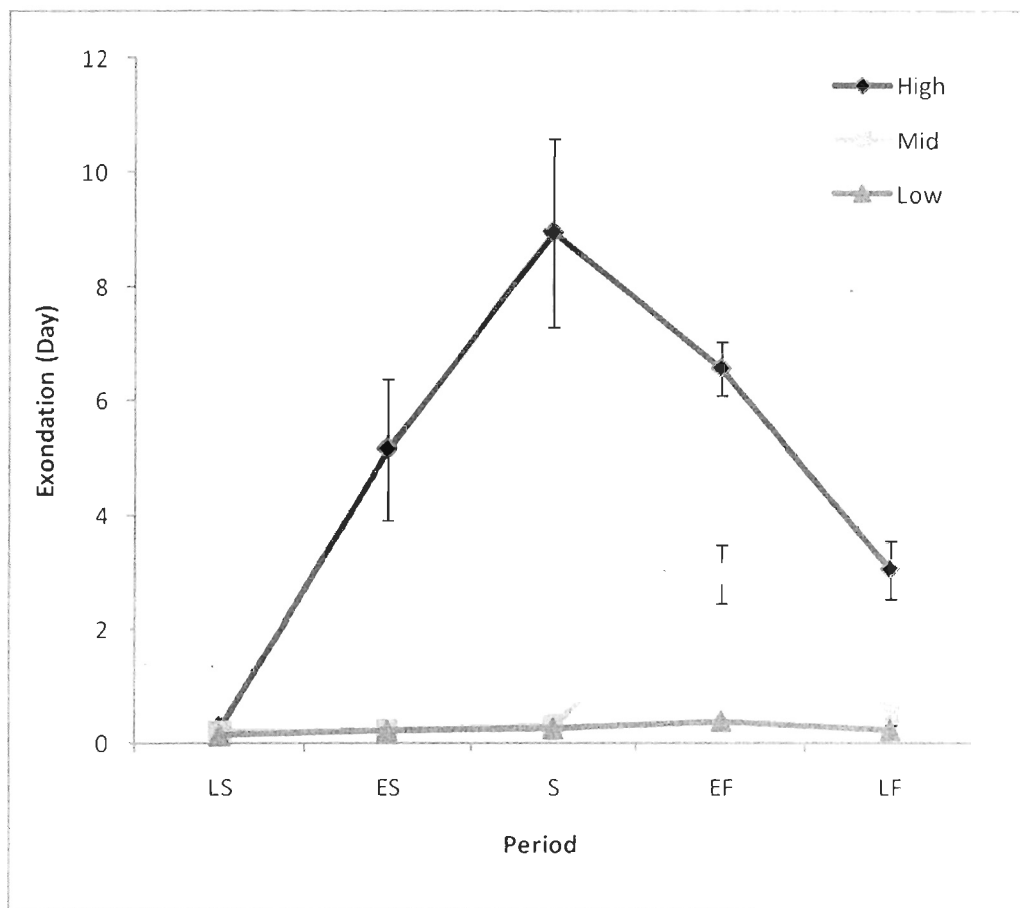


Figure 2 Infrared aerial photography of the PE salt marsh and the position of tidepools #21-25 within low marsh (A), tidepools #11-15 within mid marsh (B), and tidepools #1-5 within high marsh (C), the positions of the two small streams (arrows), and the 15 studied tidepools. Mean ( $\pm$ SE) outlet height (m) of low tidepools is  $0.56 \pm 0.05$ ,  $1.10 \pm 0.03$  for mid tidepools, and  $1.78 \pm 0.05$  for high tidepools.



**Figure 3** Mean ( $\pm$ SE) exondation of tidepools at three littoral zones (low, mid, and high marsh) and at five periods: Late Spring (LS), Early Summer (ES), Summer (S), Early Fall (EF), Late Fall (LF) .

### 2.3.2. Sampling Procedure

Water samples were collected in five tidepools randomly selected for each littoral zone (low, middle and high marsh) for a total of 15 tidepools (Fig. 2) at two-week intervals during the ice-free season from May to December 2008, representing a total of 15 sampling dates. Sampling took place in the morning between 07:30 and 10:30 at low tide to get access all tidepools including those located in the lower marsh at the ebb tide for most of the time. The following environmental and biological parameters were measured: (1) physicochemical data (salinity, temperature, dissolved oxygen, and pH) in the water column; (2) nutrients concentrations (nitrate + nitrite, phosphate and silicate); (3) carbon and nitrogen elemental composition as well as carbon and nitrogen isotopic ratios on suspended particulate material (SPM) and bottom sediment; (4) Chl-*a*; and (5) bacterial abundance.

Conductivity, temperature, dissolved oxygen and pH were determined using a portable probe Hach-HQ40d Dual-Input Multi-Parameter following a calibration method suggested by the manufacturer. Although physicochemical measurements were considered to be homogenous on the horizontal plan based on a preliminary analysis, measurements were taken on the edge (~ 30 cm) of tidepools to simplify comparison, and at three cm depth to minimize potential variations due to a vertical stratification of the water column. Surface water samples were collected with a bucket (1.8 L) fixed to a pole and stored in carefully pre-cleaned plastic tanks (2.5 L). This technique was chosen to prevent physical mixing of the water column and resuspension of sediments and organic particles at the water-sediment interface. Water samples were taken to laboratory for determination of



nutrients concentrations, SPM (suspended particulate matter) and CHN-IRMS (carbon and nitrogen analyser coupled to isotope ratio mass spectrometer) for isotopic ratios, and Chl-*a*. Surface water samples (4.3 mL) for bacterial analysis were pipetted in triplicate and fixed with 0.1 % glutaraldehyde final concentration, rapidly stored in darkness on crushed ice and later frozen at -80 °C until flow cytometric analysis. Surface sediment samples (2 g) of tidepools were collected three times during the sampling campaign (in May, July and November), and were stored at -20 °C until CHN-IRMS and grain size analysis.

A preliminary analysis was performed to assess the reliability of measurements within tidepools (n=5). Physicochemical measurements (salinity, temperature, dissolved oxygen, and pH) were taken four times within 15 minutes on the edge of each pool and at same depth. The mean variation coefficient of all factors together was 3%. Thus, tidepool surface water characteristics were considered to be homogeneous for the aim of this study. In addition, the comparison of morphometric characteristics (surface area and depth) of the 15 tidepools selected among littoral zones showed that tidepools in high marsh were clearly larger than those located in mid and low marshes (Annexe 1). Indeed, surface area (m<sup>2</sup>) and depth (cm) of high marsh tidepools averaged  $33 \pm 4$  m<sup>2</sup> and  $26 \pm 3$  cm, compared to  $11 \pm 5$  m<sup>2</sup> and  $14 \pm 2$  cm in mid tidepools, and  $9 \pm 2$  m<sup>2</sup> and  $17 \pm 4$  cm, respectively.

### 2.3.3. Laboratory analyses

Samples (12 mL) for dissolved inorganic nutrients (nitrate + nitrite, phosphate and silicate) were filtered in duplicate through 0.22 µm nitrocellulose membrane Millipore®

and stored in polypropylene tubes at -20 °C until analysis with a Bran+Luebbe Autoanalyzer3® following and allowing an analytical uncertainty ( $\pm 1\sigma$ ) under  $\pm 5\%$ .

Samples (150 mL) for total Chl-*a*, were filtered onto 0.22  $\mu\text{m}$  nitrocellulose Millipore® filters, and stored in darkness at -20 °C. Chl-*a* extraction (16 h in 90 % acetone at 4 °C in the dark) was performed on pre-grinded frozen samples using a sonicator (Heat Systems, model XL2010). Chl-*a* was determined with a Turner Designs fluorimeter (model 10-005R). Fluorescence readings were done before and after acidification with HCL 5% to correct for phaeopigments, according to the method described by Parsons *et al.* (1984). Analytical uncertainty ( $\pm 1\sigma$ ) averaged under  $\pm 1\%$ .

For determination of particulate organic carbon and nitrogen (POC and PON), and carbon and nitrogen isotope ratios ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) of SPM, water samples (800 mL) were filtered onto 0.22  $\mu\text{m}$  pre-combusted (24 h at 450 °C) nitrocellulose filters Millipore®. Filters were rinsed with deionised water and HCL 1N to eliminate salt and carbonates. Filters were stored at -20 °C and freeze-dried 24 h. Sediment samples were sieved on 1mm, grinded and acidified with two times with HCL 10 % to remove carbonates, and rinsed three times with deionised water. Dried material was analyzed with an elemental combustion analyser Costech Instruments® (using Mueller Hinton Broth, Nannochloropsis, and Caffeine as standards), coupled to an isotope ratio mass spectrometer IRMS Finnigan Delta Plus XP®. Analytical uncertainty was  $< 3\%$ .

Total bacteria, low nucleic acid (LNA) and high nucleic acid (HNA) bacteria abundances were determined with an Epics Altra flow cytometer (Beckman Coulter®)

equipped with a 488 nm laser beam. Samples were thawed in a water bath at 30 °C. Subsamples of 100 µL, added to 900 µL prefiltered tampon solution TEx10, were stained for 15 min in darkness with DNA molecular probe (SYBR Green 1, from dilution of 1/5000 of commercial solution Invitrogen, Inc.). Fluoresbrite beads suspension (2 µL) was used as an internal standard. The sample volume analysed was determined from the mass changed. The flow rate was adjusted at 82 µL min<sup>-1</sup> and the acquisition time lasted three min.

#### *2.3.4. Statistical Analysis*

A first series of analyses of variance (ANOVAs) was performed to compare water physicochemical composition according to the following categories: physicochemical parameters, nutrient concentrations, carbon and nitrogen elemental composition and isotopic ratios of SPM. While a second series of ANOVAs compared biological parameters (photosynthetic pigments and bacteria abundance). Sources of variation were the following: three littoral zones (low, mid, and high marsh), tidepools nested in littoral zone (five tidepools per zone), five sampling periods (Late Spring (LS), Early Summer (ES), Summer (S), Early Fall (EF), Late Fall (LF)), and the interactions. Sampling periods in 2008 corresponded to Late Spring (from May 7 to June 4), Early Summer (from June 18 to July 16), Summer (from July 30 to August 27), Early Fall (from September 10 to October 9), and Late Fall, (from October 22 to November 19). A third series of ANOVAs compared surface sediment characteristics (elemental composition and isotopic ratios of C and N, and grain size distribution). Sources of variation for this series were three littoral zones (low,

mid, and high tidepools), tidepools nested in littoral zones (5 tidepools per zone), three sampling dates (July 5, July 16, and November 19) and their interaction.

The assumptions of normality and homoscedasticity were evaluated according to the Shapiro–Wilk and Brown–Forsythe tests, respectively. When necessary, data were  $\log_{10}$ -transformed to satisfy both assumptions and indicated in Tables. However, ANOVA is robust to heteroscedasticity and small departures from normality when sample sizes are equal and large (Zar, 1984; Milliken and Johnson, 1992; Underwood, 1997). When a source of variation was significant ( $p < 0.05$ ), intergroup differences were identified with Tukey HSD test. If no significant effects were found for sources of variation and  $p$  was superior to 0.25, data were pooled to increase degree of freedom of the error term as suggested by Underwood (1997).

## 2.4. RESULTS

### 2.4.1. Spatiotemporal patterns of tidepool physicochemical characteristics

#### *Physicochemical properties*

Mean physicochemical values in tidepools among the three littoral zones and periods ranged from  $17.1 \pm 1.8$  to  $26.2 \pm 0.7$  PSU for salinity, whereas water temperature ranged from  $2.5 \pm 1.1$  to  $18.8 \pm 0.3$  °C, dissolved oxygen (DO) varied from  $1.1 \pm 0.2$  to  $10.5 \pm 0.5$  mg L<sup>-1</sup>, and pH ranged from  $6.9 \pm 0.1$  to  $8.3 \pm 0.1$ .

Salinity, DO and pH were influenced by the interaction between littoral zones and sampling periods, whereas temperature was a function of sampling periods only (Table 1). Among littoral zones, salinity was similar at late spring (LS), early summer (ES), and summer (S) periods, whereas salinity in high tidepools was significantly lower at both early (EF) and late fall (LF), than in mid and low tidepools (Fig. 4a). Within mid and low tidepools, salinity was not significantly different among sampling periods. However, within high tidepools, summer salinity was significantly greater than at late fall (LF). As expected, water temperature increased from LS to ES and S, and then decreased until the end of fall (LF) within littoral zones (Fig. 4b). Average air temperature from the Meteorology Service (Environment Canada) recorded at a nearby meteorological station (Rimouski) followed a pattern similar to tidepool water temperature (Fig. 4b). Dissolved oxygen concentrations in low and high tidepools were similar and greater than in mid tidepools during S, EF, and LF periods, while no specific pattern was observed at LS and ES (Fig. 4c). Within mid tidepools, DO decreased significantly from LS until EF, while in high tidepools, DO at late fall (LF) was significantly greater than during other periods, i.e.  $ES=S=EF < LF$ . No significant differences among periods were found within low tidepools. For pH measurements, no specific trend was observed among littoral zones (Fig. 4d). However, within mid and low tidepools, pH at late summer (LS) was significantly greater than summer and early fall ( $LS > S=EF$ ). No significant difference was observed among periods within high tidepools.

**Tableau 1** Results of ANOVA testing the effect of littoral zone (low, mid, and high tidepools), tidepools nested in littoral zone, period (LS, ES, S, EF, LF), and their interaction (littoral zone and period) on physicochemical parameters (salinity, temperature, dissolved oxygen, and, pH). Note: \* indicates that pooling was performed.

Variable	Source of variation	df	MS	<i>F ratio</i>	<i>p</i>
Salinity *	Littoral zone	2	423.43	2.40	0.1325
	Tidepools (Littoral zone)	12	176.22	12.22	<.0001
	Period	4	75.93	5.26	0.0005
	Littoral zone x Period	8	40.53	2.81	0.0057
	Error	198	14.43		
	Total	224			
Temperature *	Littoral zone	2	1.87	0.51	0.6140
	Tidepools (Littoral zone)	12	3.67	0.33	0.9838
	Period	4	2041.32	181.77	<.0001
	Error	206	11.23		
	Total	224			
Dissolved Oxygen	Littoral zone	2	299.05	10.03	0.0027
	Tidepools (Littoral zone)	12	29.95	4.49	<.0001
	Period	4	193.53	28.73	<.0001
	Littoral zone x Period	8	31.55	4.68	0.0003
	Tidepools x Period (Littoral zone)	48	6.76	1.60	0.0191
	Error	134	4.22		
Total	208				
pH *	Littoral zone	2	8.80	10.31	0.0025
	Tidepools (Littoral zone)	12	0.85	3.41	0.0001
	Period	4	1.96	7.83	<.0001
	Littoral zone x Period	8	1.44	5.74	<.0001
	Error	198	0.25		
	Total	224			

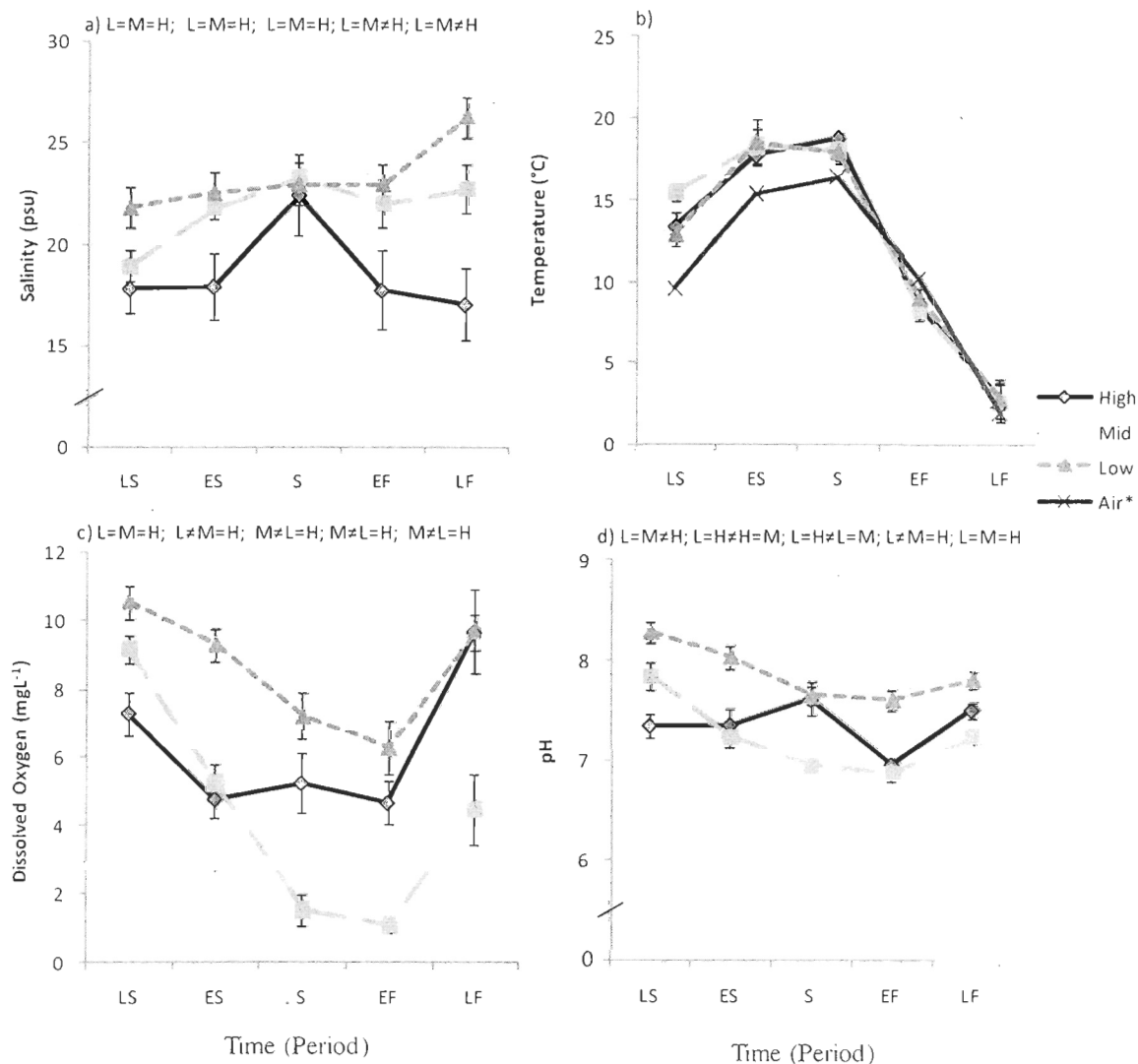


Figure 4 Mean ( $\pm$ SE) physicochemical parameters at three littoral zones, low (L), mid (M), and high (H) tidepools, and at five periods (LS, ES, S, EF, LF); salinity (a), water and air temperatures (b), dissolved oxygen (c), and pH (d). Tukey HSD tests comparing physicochemical parameters within littoral zones at every period are also presented when interaction among sources of variation was significant. Note:  $\neq$  indicates no significant difference within littoral zones.

### *Nutrient concentrations*

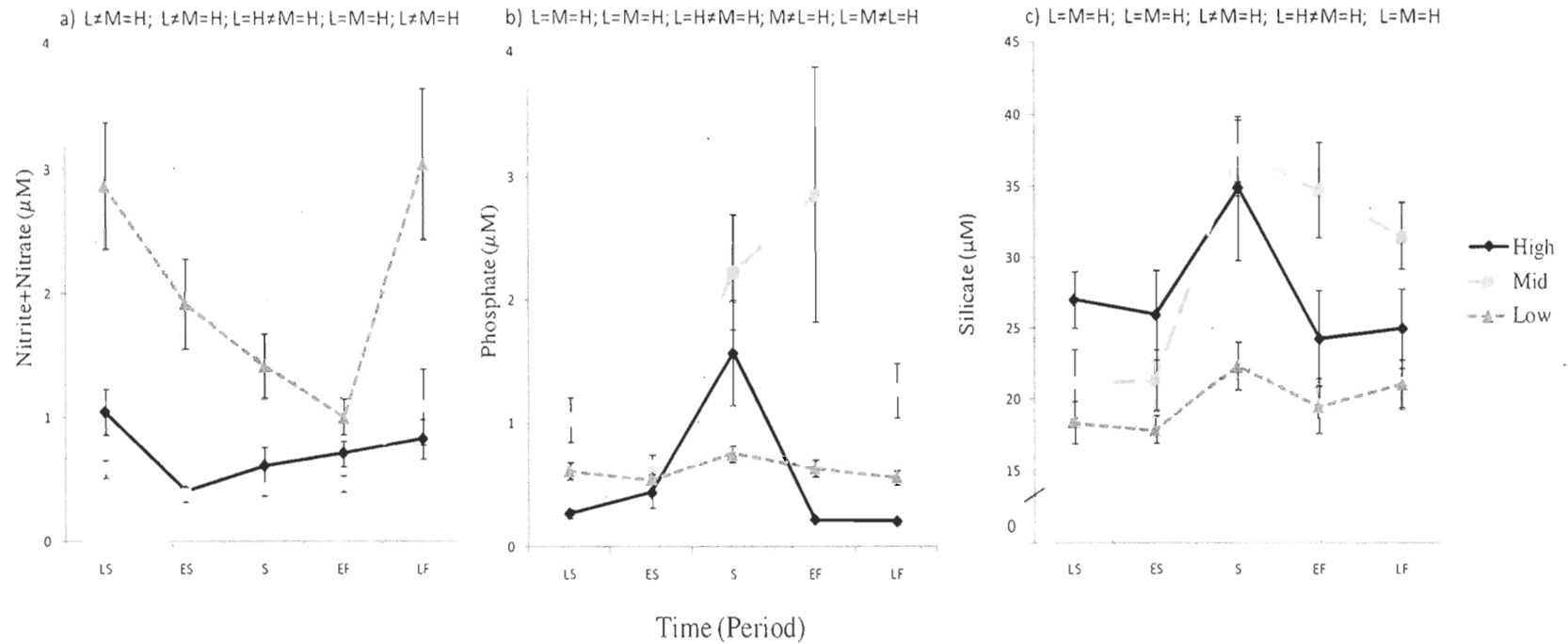
Mean nitrite + nitrate concentrations ranged from  $0.37 \pm 0.05$  to  $3.05 \pm 0.6 \mu\text{M}$ , phosphate concentrations ranged from  $0.20 \pm 0.03$  to  $2.85 \pm 1.03 \mu\text{M}$ , and silicate concentrations varied from  $17.8 \pm 1.0$  to  $37.5 \pm 2.2 \mu\text{M}$ .

Nitrite + nitrate ( $\text{NO}_x$ ), phosphate ( $\text{PO}_4^{3-}$ ), and silicate ( $\text{Si}(\text{OH})_4$ ) concentrations were influenced by the interaction between littoral zones and periods (Table 2). Nitrite + nitrate concentrations in low march tidepools were significantly greater than other littoral zones at LS, ES, and LF, whereas  $\text{NO}_x$  in mid and high tidepools were quite similar at all periods (Fig. 5a). Within low tidepools,  $\text{NO}_x$  varied significantly among periods, being higher in LS and LF than in S and EF. Within mid and high tidepools,  $\text{NO}_x$  concentrations were small and similar among periods. Phosphate and silicate concentrations increased from LS to S and EF, depending of the zone, and then decreased until the end of fall. Phosphate concentrations in low and high tidepools were similar at all periods whereas concentrations in mid tidepools were significantly greater than other zones at early fall (EF) (Fig. 5b). Within high and mid tidepools, respectively,  $\text{PO}_4^{3-}$  concentrations were significantly greater at summer and early fall. No significant differences among periods were observed within low tidepools being submerged two times per day. Silicate concentrations among mid and high tidepools were similar at every period (Fig. 5c). Concentrations in low tidepools were significantly smaller than other littoral zones at summer period only. No significant temporal pattern was observed in low and high tidepools.



**Tableau 2** Results of ANOVAs testing the effect of littoral zone (low, mid, and high tidepools), tidepools nested in littoral zone, period (LS, ES, S, EF, LF), and their interactions (littoral zone and period) on nutrients concentrations and nutrient ratios. Note: \* indicates that pooling was performed.

Variable	Source of variation	df	MS	<i>F ratio</i>	<i>p</i>
Nutrients concentrations					
Ln(Nitrite + nitrate + 1) *	Littoral zone	2	1.19	6.83	0.0105
	Tidepools (Littoral zone)	12	0.17	9.05	<.0001
	Period	4	0.23	11.85	<.0001
	Littoral zone x Period	8	0.05	2.69	0.008
	Error	198	0.02		
	Total	224			
Ln(Phosphate +1) *	Littoral zone	2	0.77	12.75	0.0011
	Tidepools (Littoral zone)	12	0.06	3.47	0.0001
	Period	4	0.21	12.13	<.0001
	Littoral zone x Period	8	0.07	4.21	0.0001
	Error	198	0.02		
	Total	224			
Silicate *	Littoral zone	2	1866.49	5.13	0.0245
	Tidepools (Littoral zone)	12	363.52	4.15	<.0001
	Period	4	708.12	8.08	<.0001
	Littoral zone x Period	8	247.49	2.82	0.0055
	Error	198	87.64		
	Total	224			



**Figure 5** Mean ( $\pm$ SE) nutrient concentrations ( $\mu$ M) and nutrient ratios in tidepools at three littoral zones, low (L), mid (M), and high (H) tidepools, and at five periods (LS, ES, S, EF, LF): nitrite + nitrate (a), phosphate (b), silicate (c). Tukey HSD tests comparing nutrients and nutrient ratios within littoral zones at every period are also presented.

The mean stoichiometric ratios among all littoral zones and periods have been calculated and showed great variability with littoral zone and period. Among all littoral zones and periods, the N:P ratio ranged from  $0.26 \pm 0.05$  to  $5.53 \pm 1.26$  whereas Si:P ratios ranged from  $34.4 \pm 4.9$  to  $129.5 \pm 10.3$ , and Si:N ratios varied between  $10.4 \pm 2.3$  and  $105.8 \pm 22.5$ .

### ***POC, PON and the C:N molar ratios of SPOM***

The mean particulate organic carbon (POC) concentrations ( $\text{mg L}^{-1}$ ) during summer period reached maximum values of  $1.3 \pm 0.4$ ,  $2.9 \pm 0.6$ , and  $9.6 \pm 2.5$  in low, mid, and high tidepools, respectively. The average particulate organic nitrogen (PON) ( $\text{mg L}^{-1}$ ) reached  $0.21 \pm 0.07$ ,  $0.55 \pm 0.13$ , and  $1.43 \pm 0.34$  in low, mid, and high tidepools, respectively. The C:N molar ratios ranged from  $6.3 \pm 0.1$  to  $9.6 \pm 0.3$  among littoral zones throughout the sampling campaign. POC, PON, and C:N molar ratios were a function of the interaction between littoral zones and sampling periods (Table 3).

Among littoral zones, POC and PON during summer (S) were significantly greater in high tidepools, followed by mid, and low tidepools, whereas the three littoral zones were similar at all other periods (Fig. 6a, b). Within high tidepools, POC and PON were greater during summer, such that  $S > LS = ES = EF = LF$ . No significant differences among periods were observed within low and mid tidepools for POC and only in low tidepools for PON. In general, the molar C:N ratios were similar among littoral zone (Fig. 6c). The general pattern of C:N within littoral zone showed a significant decreased from LS period to ES

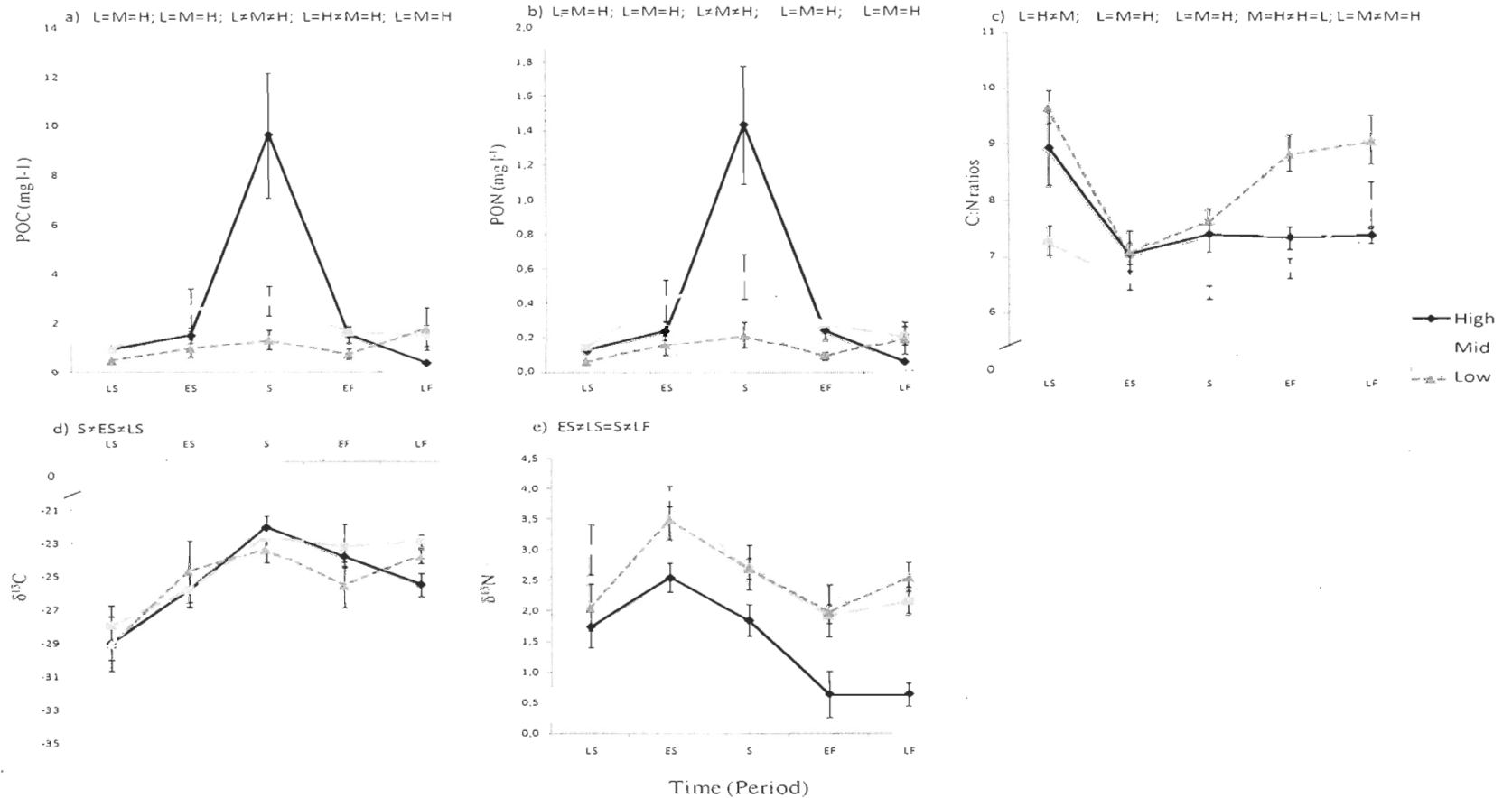
period and a fairly steady ratio until the late fall (LF) period, except in low tidepools where C:N ratios increased to reach initial values.

### *Carbon and nitrogen isotope ratios of SPM*

The mean  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) values ranged from  $-29.1 \pm 1.0$  to  $-22.1 \pm 0.7$ . The average  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) varied from  $0.6 \pm 0.4$ , to  $3.9 \pm 0.2$ . The  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  signatures were significantly influenced by sampling periods (Table 3). The  $\delta^{13}\text{C}$  among period was isotopically enriched from LS to S, while no specific pattern was observed during EF and LF periods (Fig. 6d). The  $\delta^{15}\text{N}$  within littoral zone increased at the end of spring then decreased until the end of fall (Fig. 6e). For  $\delta^{15}\text{N}$ , the error term “Tidepools x Period (Littoral zone)” was significant and we considered that there was important variability among tidepools.

**Tableau 3 Results of ANOVAs testing the effect of littoral zone (low, mid, and high tidepools), tidepools nested in littoral zone, period (LS, ES, S, EF, LF), and their interaction (littoral zone and period) on elemental composition (POC, PON, C:N molar ratios) and isotopic ratios ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) of PSM. Note: \* indicates that pooling was performed.**

Variable	Source of variation	df	MS	<i>F ratio</i>	<i>p</i>
Elemental composition					
Ln(POC +1) *	Littoral zone	2	0.63	5.92	0.0163
	Tidepools (Littoral zone)	12	0.11	2.80	0.0015
	Period	4	0.85	22.54	<.0001
	Littoral zone x Period	8	0.30	7.83	<.0001
	Error	198	0.04		
	Total	224			
$3\sqrt{\text{PON}}$ *	Littoral zone	2	0.68	8.45	0.0051
	Tidepools (Littoral zone)	12	0.08	3.12	0.0004
	Period	4	0.78	30.35	<.0001
	Littoral zone x Period	8	0.21	7.95	<.0001
	Error	198	0.03		
	Total	224			
C:N ratios	Littoral zone	2	41.12	7.85	0.0066
	Tidepools (Littoral zone)	12	5.24	3.43	0.0011
	Period	4	22.37	14.65	<.0001
	Littoral zone x Period	8	4.42	2.89	0.0103
	Tidepools x Period (Littoral zone)	48	1.53	1.33	0.0973
	Error	150	1.14		
Total	224				
Isotopic ratios					
$\delta^{13}\text{C}$ *	Littoral zone	2	15.18	1.35	0.2970
	Tidepools (Littoral zone)	12	11.28	0.66	0.7855
	Period	4	234.17	13.77	<.0001
	Error	206	17.01		
	Total	224			
$\delta^{15}\text{N}$	Littoral zone	2	34.80	16.01	0.0004
	Tidepools (Littoral zone)	12	2.17	1.23	0.2911
	Period	4	21.07	11.93	<.0001
	Littoral zone x Period	8	1.70	0.96	0.4765
	Tidepools x Period (Littoral zone)	48	1.77	1.58	0.0205
	Error	150	1.12		
Total	224				



**Figure 6** Mean (SE) elemental composition (mg L<sup>-1</sup>) and isotopic ratios of C and N of particulate suspended matter in tidepools at three littoral zones (low, mid, and high tidepools) at five periods (LS, ES, S, EF, LF): POC (a), PON (b), C:N molar ratios (c), δ<sup>13</sup>C (d), and δ<sup>15</sup>N (e). Tukey HSD tests comparing elemental or isotopic composition within littoral zones at every period are also presented.

### *C (%), N (%) and the molar C:N ratios of pool sediment*

The mean sediment C (%), N (%), and C:N ratios ranged from  $1.5 \pm 0.5$  to  $8.0 \pm 1.9$ , from  $0.15 \pm 0.04$  to  $0.81 \pm 0.2$ , and from  $9.9 \pm 0.9$  to  $12.7 \pm 0.6$ , respectively. Sediment C and N contents were a function of littoral zone, and the molar C:N ratios were significantly influenced with sampling period (Table 4). Among littoral zones, high tidepools sediment showed greater % C and N than low tidepools, while concentrations in mid tidepools were not significantly different from both low and high tidepools, and the C:N molar ratios in July were significantly smaller than in May and November (Table 5).

### *Carbon and nitrogen isotope ratios of tidepool sediment*

The mean  $\delta^{13}\text{C}$  in sediment ranged from  $-23.3 \pm 0.3$  to  $-20.5 \pm 0.3$ . The mean  $\delta^{15}\text{N}$  varied from  $1.8 \pm 0.2$  to  $3.2 \pm 0.3$ . The littoral zone had a significant effect on  $\delta^{13}\text{C}$ , whereas  $\delta^{15}\text{N}$  was a function of sampling period (Table 4). The  $\delta^{13}\text{C}$  signatures among mid and high tidepools were greater than in low tidepools (Table 5). Among periods,  $\delta^{15}\text{N}$  in sediment was significantly greater in May than in November while  $\delta^{15}\text{N}$  in July was not different from May neither November (May=July  $\neq$  July=November) (Table 5).

**Tableau 4** Results of ANOVAs testing the effect of littoral zone (low, mid, and high tidepools), tidepools nested in littoral zone, period (LS, ES, S, EF, LF), and their interaction on elemental composition and isotopic ratios of C and N of sediments. Note: \* indicates that pooling was performed.

Variable	Source of variation	df	MS	<i>F ratio</i>	<i>p</i>
Elemental Composition					
Ln(%C +1) *	Littoral zone	2	0.70	8.89	0.0043
	Tidepools (Littoral zone)	12	0.08	5.77	<.0001
	Error	30	0.01		
	Total	44			
Ln(%N +1) *	Littoral zone	2	0.07	7.79	0.0068
	Tidepools (Littoral zone)	12	0.01	4.47	0.0004
	Error	30	0.00		
	Total	44			
C:N ratios *	Littoral zone	2	13.18	2.33	0.1400
	Tidepools (Littoral zone)	12	5.66	7.35	<.0001
	Date	2	5.06	6.57	0.0046
	Error	28	0.77		
	Total	44			
Isotopic ratios					
Ln( $\delta^{13}\text{C} + 1$ ) *	Littoral zone	2	16.79	16.63	<.0001
	Error	42	1.01		
	Total	44			
$\delta^{15}\text{N}$ *	Littoral zone	2	4.19	3.47	0.0647
	Tidepools (Littoral zone)	12	1.21	3.99	0.0012
	Date	2	1.24	4.10	0.0275
	Error	28	0.30		
	Total	44			



Tableau 5 Mean values ( $\pm$ SE) of elemental composition and isotopic ratios of C and N of tidepools sediments at three littoral zones (low, mid, and high tidepools) as a function of sampling time; C (%), N (%), C:N (%),  $\delta^{13}\text{C}$ , and  $\delta^{15}\text{N}$ . Results of Tukey HSD tests, according to the significant source of variation are also presented.

Littoral zone	C (%)			N (%)			C/N (%)			$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$		
	08-05-07	08-07-16	08-11-19	08-05-07	08-07-16	08-11-19	08-05-07	08-07-16	08-11-19	08-05-07	08-07-16	08-11-19	08-05-07	08-07-16	08-11-19
High marsh	5.4 $\pm$ 2.1	8.0 $\pm$ 1.9	5.9 $\pm$ 0.8	0.50 $\pm$ 0.18	0.81 $\pm$ 0.20	0.55 $\pm$ 0.08	12.2 $\pm$ 0.4	11.6 $\pm$ 0.2	12.7 $\pm$ 0.6	-21.1 $\pm$ 0.7	-20.5 $\pm$ 0.3	-20.6 $\pm$ 0.7	1.8 $\pm$ 0.2	1.9 $\pm$ 0.2	1.8 $\pm$ 0.2
Mid marsh	4.0 $\pm$ 0.8	2.7 $\pm$ 0.3	3.2 $\pm$ 0.4	0.37 $\pm$ 0.05	0.29 $\pm$ 0.03	0.31 $\pm$ 0.03	12.4 $\pm$ 0.6	11.0 $\pm$ 0.2	12.3 $\pm$ 0.5	-22.1 $\pm$ 0.7	-21.4 $\pm$ 0.4	-21.5 $\pm$ 0.2	3.2 $\pm$ 0.3	2.9 $\pm$ 0.4	2.5 $\pm$ 0.1
Low marsh	1.9 $\pm$ 0.7	1.7 $\pm$ 0.6	1.5 $\pm$ 0.4	0.19 $\pm$ 0.07	0.18 $\pm$ 0.06	0.15 $\pm$ 0.04	10.6 $\pm$ 1.3	9.9 $\pm$ 0.9	10.8 $\pm$ 0.8	-22.2 $\pm$ 0.3	-23.0 $\pm$ 0.1	-23.3 $\pm$ 0.3	2.9 $\pm$ 0.5	2.9 $\pm$ 0.6	2.1 $\pm$ 0.4
Tukey HDS test	L=M $\neq$ M=H			L=M $\neq$ M=H			July $\neq$ May=November			L $\neq$ M=H			May=July $\neq$ July=November		

#### 2.4.2. Spatial and temporal patterns of biological parameters

##### *Chlorophyll-a*

Mean chlorophyll-*a* in tidepools reached  $9.2 \pm 4.8$ ,  $22.6 \pm 6.6$ , and  $51.0 \pm 15.5 \mu\text{g L}^{-1}$  in low, mid, and high tidepools, respectively. Chl-*a* was influenced by the interaction between elevation and period (Table 6). Chl-*a* values among all tidepools were similar at LS, EF and LF, while Chl-*a* in mid pool was higher than low tidepools at ES, and high pool was greater than low pool at S (Fig. 7a). Within littoral zones, Chl-*a* in high tidepools was significantly greater at summer period ( $S > LS = EF = LF$ ). The higher standard error at this period was mainly due to one tidepool showing a very high Chl-*a* concentration of  $229.2 \mu\text{g L}^{-1}$  on August 27. In mid zone, maximum Chl-*a* in tidepools was observed in early summer whereas no significant difference among periods was observed within low zone tidepools. Concomitantly, great POC:Chl-*a* ratios ( $>500$ ) at late spring decreasing to smaller ratios ( $<112$ ) at early summer were indicating a shift from detrital organic matter to a predominance of fresh phytoplankton to SPOM.

##### *Bacterial abundance*

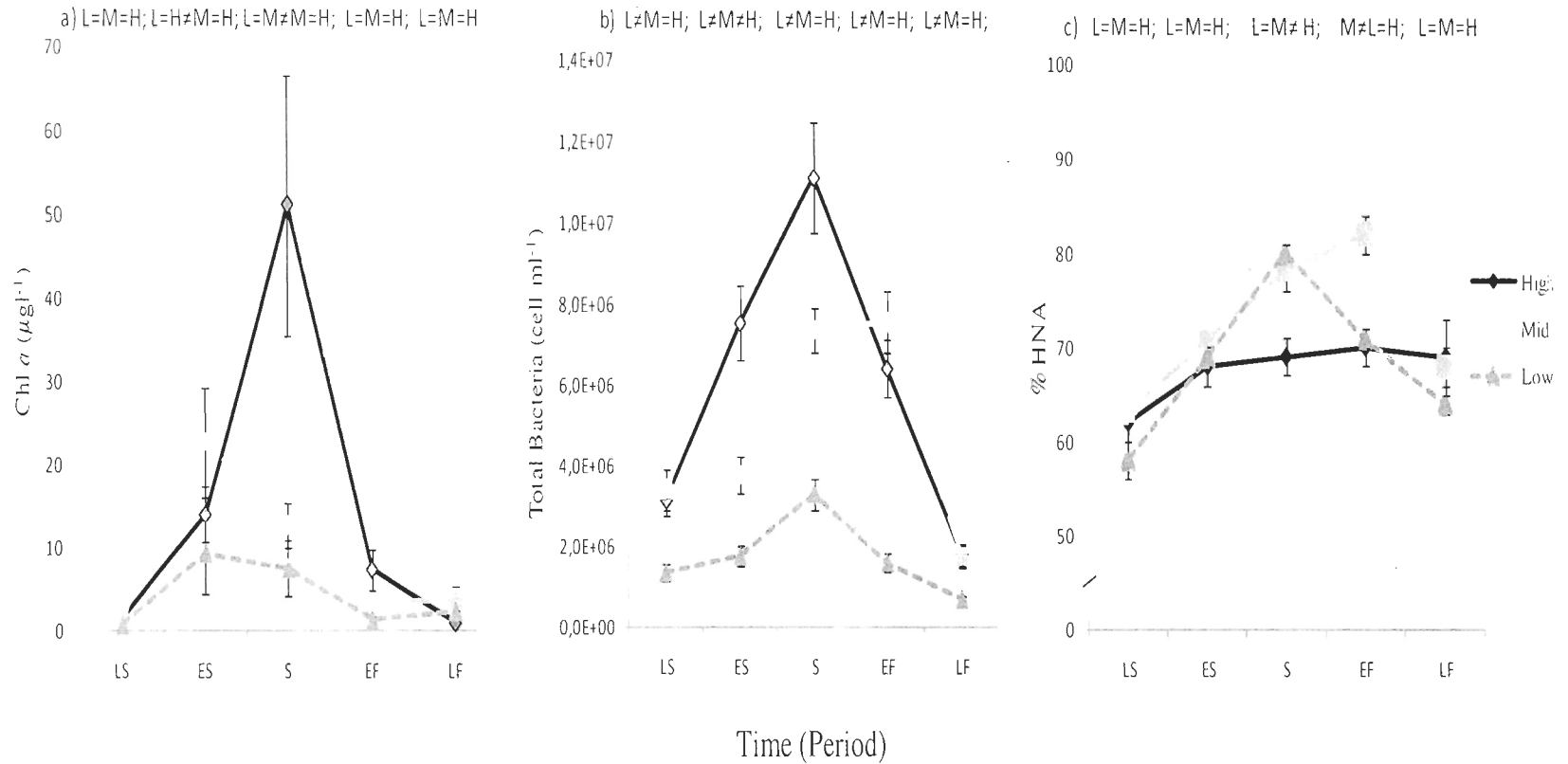
Total bacteria (TB) reached  $3.3 \pm 0.39 \times 10^6$ ,  $7.6 \pm 0.76 \times 10^6$ , and  $1.1 \pm 0.14 \times 10^7$  cells  $\text{ml}^{-1}$  in low, mid, and high tidepools, respectively. TB was a function of the interaction between littoral zone and period (Table 6). In general, TB in high and mid tidepools was similar and more than the double the abundance in low tidepools (Fig 7b). The initial biomass increased from LS to S or EF periods, and then decreased until late fall period. TB

within high and low tidepools was significantly greater at summer and smaller at late fall. The trend was similar in mid tidepools except that the summer abundance remained high until EF, and then decreased.

The percentage of total bacteria represented by HNA bacteria (% HNA) ranged from  $58 \pm 2$  to  $82 \pm 2$  %. % HNA was greatly influenced by the interaction between littoral zones and period (Table 6). % HNA among the three littoral zones were not significantly different at LS, ES, and LF periods, while no specific pattern was observed at S and EF periods (Fig. 7c). Within low and mid tidepools, respectively, % HNA was significantly greater at S and EF periods. No significant differences among periods were observed in high tidepools.

**Tableau 6** Results of ANOVAs testing the effect of littoral zone (low, mid, and high tidepools), tidepool nested in littoral zone, period (LS, ES, S, EF, LF), and their interaction (littoral zone and period) on biological parameters (photosynthetic pigments and bacterial abundance). For brevity, only significant sources of variation are presented. Note: \* indicates that pooling was performed.

Variable	Source of variation	df	MS	<i>F</i>	<i>p</i>
Ln(chlorophyll <i>a</i> +1)	Littoral zone	2	2.60	6.30	0.0135
	Tidepool (Littoral zone)	12	0.41	2.84	0.0051
	Period	4	5.03	34.56	<0.0001
	Littoral zone x Period	8	0.52	3.58	0.0025
	Tidepool x Period (Littoral zone)	48	0.15	1.87	0.0023
	Error	149	0.08		
	Total	223			
Ln(total bacteria) *	Littoral zone	2	5.50	21.47	0.0001
	Tidepool (Littoral zone)	12	0.26	7.08	<.0001
	Period	4	3.21	88.69	<.0001
	Littoral zone x Period	8	0.15	4.04	0.0002
	Error	197	0.04		
	Total	223			
% HNA *	Littoral zone	2	518.88	2.74	0.1044
	Tidepool (Littoral zone)	12	189.18	4.13	<.0001
	Period	4	1558.04	34.03	<.0001
	Littoral zone x Period	8	223.45	4.88	<.0001
	Error	197	45.79		
	Total	223			



**Figure 7** Mean ( $\pm$ SE;  $n=15$ ) Chl- $a$  ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ), total bacteria ( $\text{cell mL}^{-1}$ ), % HNA within littoral zone, low (L), mid (M), and high (H) tidepools, and at five periods (LS, ES, S, EF, LF). Tukey HDS tests comparing biological abundance within littoral zone at every period are also presented.

## 2.5. DISCUSSION

Interface ecosystems such as turbidity maximal zones and coastal marshes are ecotones recognized for their high complexity resulting from multiple interactions between water runoffs, marine landward advection, and large scale physical forcing. This study presents the first seasonal characterization of biogeochemical cycling of carbon and nutrients of muddy tidepools located in a northern environment where seasonal conditions and tidal cycles are the main forcing factors influencing the chemistry and the biology of these little known micro-environments. We report four main observations that appear as the main features of these tidepools during the ice-free season:

1. Abiotic characteristics of tidepools from all littoral zones are quite similar to those currently observed in the surface seawater of the St. Lawrence Estuary.
2. Tidepools located at the low littoral zone show biotic (Chl-*a* and total bacteria) characteristics similar to the St. Lawrence Estuary (SLE) whereas tidepools at the middle and upper zones appeared more biologically active with peaks in Chl-*a* and total bacteria counts in summer.
3. Sources and behaviour of organic carbon change with seasons, evolving from allochthonous organic matter in late spring to autochthonous production during early summer and summer.
4. Sediment in muddy tidepools has similar elemental and isotopic characteristics than SPOM suggesting high sedimentation and/or resuspension. Greater total organic carbon compared to St. Lawrence Estuary indicates an important carbon sequestration into

tidepools sediment, particularly in high tidepools, as well as recycling and early diagenesis processes of organic matter.

### *2.5.1. Spatial variation of abiotic and biotic parameters*

According to Metaxas (1994), abiotic characteristics among rocky tidepools vary significantly within the littoral zones, and species abundance does not show any specific relation with intertidal gradient. In rocky tidepools, strong inter-tidepools variability of phytoplankton abundance within littoral zone suggests that processes regulating phytoplankton dynamics operate on individual tidepools rather than on littoral zone basis (Metaxas, 1994). In muddy tidepools, Ward and FitzGerald (1983b) also suggested that the distance from the Estuary had no influence on macroinvertebrates abundance whereas sampling periods was a significant factor.

In contrast, our results indicate that the littoral zone has significant effects on salinity, dissolved oxygen, pH, nitrite+nitrate, phosphates and silicates (except temperature) but they generally do not show specific patterns as a function of time. In general, physicochemical characteristics of tidepools are similar to the nearby St. Lawrence Estuary typical values for salinity (20 to 30 PSU following Painchaud and Therriault, 1985) and temperature (0.4 to 7.8 °C following Poulin *et al.*, 2009; 10.0 to 15.0 °C following Painchaud and Therriault, 1985). Regarding nutrients, nitrate concentrations in tidepools are low compared to typical values reported from the St. Lawrence surface layer (4.3 to 9.7  $\mu\text{M}$  following Poulin *et al.*, 2009). These results suggest that nutrients are locally consumed

or that tidal intrusion is already depleted in nitrates before reaching tidepools. Phosphate concentrations in tidepools are similar to the lower St. Lawrence Estuary (hereafter termed the LSLE) (0.59 to 1.03  $\mu\text{M}$  following Poulin *et al.*, 2009) whereas silicates in tidepools are greater than LSLE (7.15 to 12.65  $\mu\text{M}$  following Poulin *et al.*, 2009). In coastal waters, N:P ratios  $< 10$  and Si:N ratios  $> 1$  suggest nitrates limitation, N:P ratios  $> 30$  indicate phosphate limitation, and Si:N ratios  $< 1$  and Si:P  $< 3$ , suggest a limitation in silicates (Dortch and Whitley, 1992; Justic *et al.*, 1995; Kress *et al.*, 2002). Comparison of stoichiometric ratios measured in tidepools to Redfield ratios, which are used to identify limiting nutrients to phytoplankton production, indicates that nitrates are potentially limiting nutrient in tidepools at all periods.

The tidepools zone has an effect on phytoplankton abundance at early summer and summer periods and on total bacteria at all studied periods. Chl-*a* in lower tidepools during summer were similar to typical concentrations previously observed in the LSLE ( July, 0.13 to 7.55  $\mu\text{g L}^{-1}$ ) (Poulin *et al.*, 2009) whereas a peak of Chl-*a* was observed in higher tidepools with  $51.0 \pm 15.5 \mu\text{g L}^{-1}$ . Bacterial concentrations in lower tidepools compared well with those observed in LSLE in summer ( $0.5 \times 10^6$  cells  $\text{ml}^{-1}$ : Painchaud *et al.*, 1996;  $2.27 \times 10^6$  cells  $\text{ml}^{-1}$ : Sime-Ngandol *et al.*, 1995). Bacterial abundances in middle and high tidepools were significantly higher ( $\sim 7.6 \times 10^6$ ,  $1.1 \times 10^7$  cells  $\text{ml}^{-1}$ , respectively) than in low tidepools ( $3.3 \times 10^6$  cells  $\text{ml}^{-1}$ ) for most sampling periods. These results suggest that bacterial abundance is not only driven by phytoplankton production, and may rely on a variety of carbon sources. Similar patterns were observed in the Scheldt Estuary, showing that the magnitude and the timing of the peak of primary and bacterial secondary



productivity could not be directly related (Findlay *et al.*, 1991; Goosen *et al.*, 1997), possibly due to the presence of different carbon sources used by bacteria (Coffin *et al.*, 1990).

### 2.5.2. Temporal dynamics of phytoplankton and bacterial abundances

The annual cycle of primary production and phytoplankton abundance starts in May in the LSLE when favourable environmental conditions of light, water column stratification and nutrients are present (Zakardjian *et al.*, 2000). A phytoplankton bloom, dominated by diatoms (Levasseur *et al.*, 1984), typically develops in June-July following the spring summer water runoff peak (Therriault et Levasseur, 1985; Zakardjian *et al.*, 2000), and a second bloom less pronounced occurs in September (Therriault et Levasseur, 1985).

The seasonal pattern of phytoplankton abundance in tidepools is similar to the St. Lawrence Estuary. At spring time (May and early June), low abundances of Chl-*a*, POC, PON, and high POC:Chl-*a* ratios (>500) suggest a low phytoplankton production in tidepools. At summer time (mainly July and August), the increased concentrations of Chl-*a*, POC, PON, and the strong decrease of the C:N (~7) and POC:Chl-*a* (< 200) ratios are all indicators of a long lasting phytoplankton bloom favoured by higher water temperature, good availability of nutrients, including nitrates that were probably a limiting factor but never totally exhausted. The stratification of the water column when the winds are weak may also favour the bloom in tidepools. High Si:N ratios and silicate concentrations in summer suggest a predominance of diatoms which are dominant at great Si:non siliceous ratios (Sommer, 1986; 1994). A significant decrease of phytoplankton abundance index suggests a decrease

of primary production in September to November as expected with seasonal conditions not favourable to primary production.

The greater bacterial abundance observed in summer can be related to temperature increase and substrate production by phytoplankton (Painchaud and Therriault, 1985). The high bacterial biomass, associated with organic material degradation, can also explain the decrease of the C:N ratios that is observed from Late Spring to at Early Summer as well as the lower concentrations of dissolved oxygen among mid and high tidepools observed at Early Summer. As primary production decreases, nutrients are rapidly replenished in tidepools by both the tidal cycle and mineralization process by bacterial community clearly active in early fall in mid and high tidepools. HNA bacteria, which have been shown to characterize the more active cells (Lebaron *et al.*, 2001; Longnecker *et al.*, 2006), represent a significant fraction of total bacteria in tidepools of all littoral zones at all periods. In low and mid tidepools, bacterial increase at summer and early fall periods was mainly due to HNA bacteria whereas in the high marsh, the insignificant seasonal variation of % HNA may be explained by preferential grazing on HNA cells (Gasol *et al.*, 1999; Corzo *et al.*, 2005).

### *2.5.3. Seasonal variation of organic matter sources*

The elemental and isotopic composition of carbon and nitrogen of SPOM of tidepools varies seasonally with a moderate amplitude for  $\delta^{13}\text{C}$ , and low amplitudes for  $\delta^{15}\text{N}$  and C:N ratios. The seasonal variation of  $\delta^{13}\text{C}$  in tidepools water from  $\sim -29\text{‰}$  at late spring to

~ -23 ‰ at summer period is indicative of a shift from detrital and continental organic matter (from -30 to -26 ‰ following Fry and Scherr, 1984), to a predominance of marine planktonic organisms (from -23 to -19 ‰ following Fry and Scherr, 1984). A similar pattern has already been observed in the St. Lawrence River near Quebec City (Pocklington and Tan, 1987; Hélie and Hillaire-Marcel, 2006). In accordance to  $\delta^{13}\text{C}$  shift, a high POC:Chl-*a* ratio (>500) in tidepools at spring time and its subsequent sharp decrease during early summer (~ 100) indicates that particulate organic matter relatively rich in detritus and/or non-photosynthetic organisms (Cifuentes *et al.*, 1988) became enriched in freshly synthesized organic carbon in the summer period. The low C:N (~ 7) ratios during summer period also corresponds to typical values of 6 to 7 reported for fresh marine phytoplankton (Redfield *et al.*, 1963). The presence of recalcitrant organic carbon (high C:N and low  $\delta^{13}\text{C}$ ) particularly in mid and high tidepools in springtime is most probably related to winter time (low mineralization without primary production following Poulin *et al.*, 2007) and the ice melting period which occurred just two weeks before our first sampling date. Snow and ice melting released dead leaves and macrophyte debris, which are drained into tidepools by spring freshwater runoff from the surrounding forested drainage basin. Low temperature (which increases solubility and concentration of  $\text{CO}_2$  in seawater resulting in an increased isotopic fractionation and depletion of  $^{13}\text{C}$  according to Hofmann *et al.*, 2000), does not seem to be of primary importance in explaining  $^{13}\text{C}$  variations considering that steep temperature decrease from summer to late fall does not correspond to a significant variation of  $\delta^{13}\text{C}$ .

The simultaneous variation of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of SPOM in tidepools offers an interesting polygonal pattern, particularly well defined in high tidepools (Fig. 8). As  $\delta^{13}\text{C}$  is enriched from late spring to summer,  $\delta^{15}\text{N}$  increases in early summer may reflect the  $^{15}\text{N}$  enhancement of  $\text{NH}_4^+$  pool induced by  $^{15}\text{N}$  enriched phytoplankton (Cifuentes *et al.*, 1988, 1989), and other processes such as detrital organic matter enriched by bacterial processing (Ostrom *et al.*, 1997), increased bacterial biomass (Caraco *et al.*, 1998), and nitrification (De Brabandere *et al.*, 2002). The  $\delta^{15}\text{N}$  shift evolved rapidly and returned toward lower values in summer and fall (approximately from 2.69 to 0.62 ‰). Low  $\delta^{15}\text{N}$  generally corresponds to periods of low productivity, greater contribution of allochthonous matter to SPOM, and abundant  $\text{NH}_4^+$  (De Brabandere *et al.*, 2002). Surprisingly, the maximum  $\delta^{15}\text{N}$  observed at early summer preceded Chl-*a* and total bacteria maximum values reached at

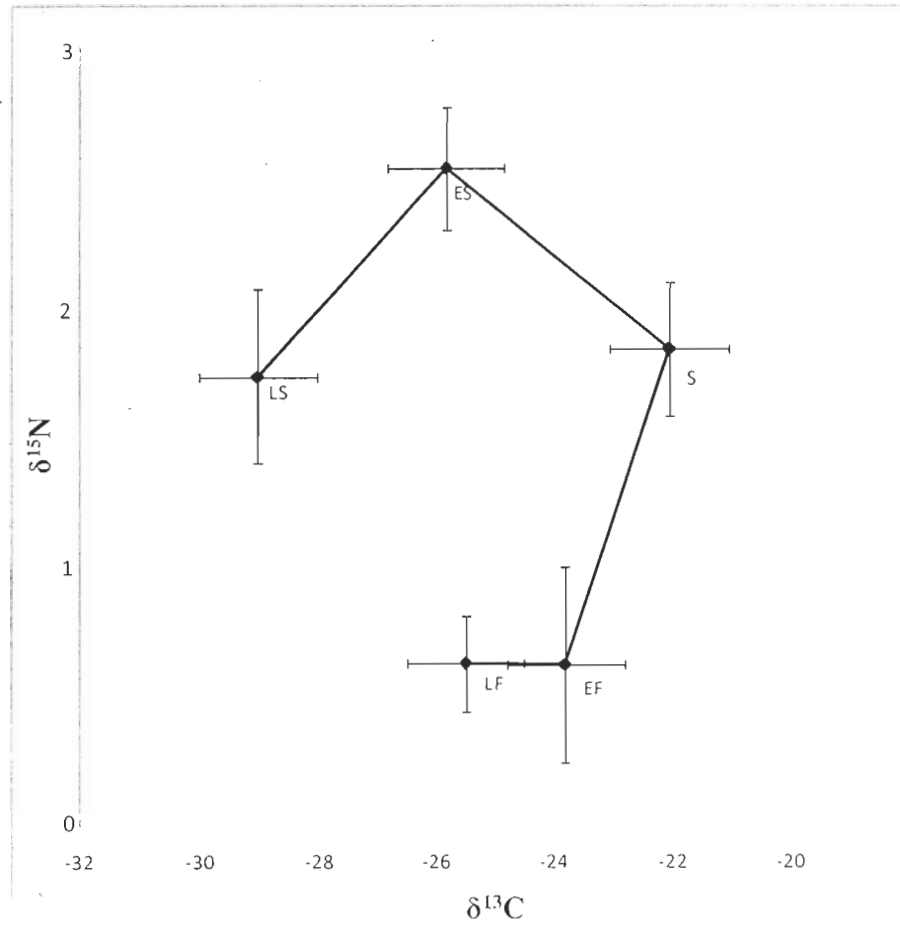


Figure 8 Simultaneous variations of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  ( $\pm$ SE) as a function of sampling periods in high marsh tidepools.

summer. Both  $N_2$  fixation and N recycling during heterotrophic processes contribute to new or regenerated production and lower  $\delta^{15}N$  (Pantoja *et al.*, 2002). Considering the magnitude of microbial activity particularly in summer, the overall light  $\delta^{15}N$  and the low amplitude of  $\delta^{15}N$  seasonal variation ( $< 2 \%$ ),  $N_2$  fixation and N recycling may account for important processes in tidepools high productivity.

#### 2.5.4. Tidepools sediment characteristics

The higher total particulate organic carbon (C %) and nitrogen (N %) observed in the sediment of the high tidepools compared to the low tidepools may be related to the spatial variability of sediment grain size, which was predominantly constituted of clay in the higher marsh (Zhou *et al.*, 2006). Tidepools sediment total organic carbon (1.5 to 8.0 %) and nitrogen (0.15 to 0.81 %) fall within the range of adjacent Pointe-aux-Épinettes salt marsh sediments values with 6.5 to 9.0 % for C and 0.55 to 0.61 % for nitrogen (Poulin *et al.*, 2007). However %C of tidepools is considerably greater than values reported for LSLE surface sediments (0.1 to 1.9%: Michaud and Pelletier, 2006) indicating an important sequestration of organic carbon in tidepools sediment. Tidepools sediment C:N ratios and  $\delta^{13}C$  (9.9 to 12.7 and -23.3 to -10.5 ‰, respectively) are similar to St. Lawrence lower Estuary (8.1-12.7 following Michaud and Pelletier, 2006, and -25.6 to -21.8 ‰ following Tan and Strain, 1983), but slightly lower C:N ratios than the adjacent Pointe-aux-Épinettes salt marsh sediments (13.9-19.4: Poulin *et al.*, 2007). These results suggest a greater sedimentation of fresh marine organic matter trapped in tidepools.

Tidepools sediment characteristics (C:N ratios and  $\delta^{13}\text{C}$ ) similar to SPOM indicate high sedimentation rates and/or an active resuspension process of organic matter (tides, winds, and fauna). The slightly greater C:N ratios in tidepools sediment compared to SPOM result from greater remineralisation of organic matter. The general seasonal trend with lower C:N ratios in July compared to May and November follows a pattern similar to SPOM, and results from increased deposition of fresh OM due to the spring-summer bloom. Relatively low C:N ratios and depleted  $\delta^{13}\text{C}$  in tidepools sediment compared to the dominant marsh vegetation (C:N 38 to 86;  $\delta^{13}\text{C} \sim -12$  to  $-13\%$ ; Ember *et al.*, 1987) suggest that macrophytes are not major contributors to sediment organic matter.

## 2.6. CONCLUSIONS

Physicochemical characteristics of muddy tidepools do not show observable specific seasonal trend as a function of littoral zone except for temperature. Abiotic characteristics of tidepools from all littoral zones are quite similar to those observed in the surface seawater of the St. Lawrence Estuary. However, high phytoplankton abundance during summer period and important bacterial activity, especially in high tidepools, argue for a significant contribution of tidepools primary productivity and organic matter recycling to the marsh, and to the St. Lawrence lower Estuary coastal and marine ecosystem in general. Our biological and environmental data suggest that  $N_2$  fixation and recycling processes participate to the production of new or regenerated organic matter of tidepools. The seasonality of sources and behaviour of organic carbon in the tidepools, evolving from allochthonous organic matter in late spring to autochthonous production during early summer and summer, follow a pattern similar to that observed in the St. Lawrence River. The marked similarity observed among tidepools sediment and composition of suspended particulate organic matter suggests the presence of significant sedimentation or resuspension processes. However, lower C:N ratios than adjacent marsh sediments possibly indicate accumulation of fresh marine organisms trapped in the tidepools. In addition, the total organic carbon content, which was superior to reported value for the St. Lawrence Estuary, also indicate an important sequestration of organic carbon in tidepools, as well as recycling processes and early diagenesis of organic matter. It should be noted that these tidepools represent one third of the salt marsh surface. Further studies on microphytobenthos biomass in tidepools sediment would improve our understanding of the



contribution of such environment to northern salt marsh carbon fixation. Additional analysis of the efficiency of marsh with and without tidepools to remove nitrates, and on dissolved inorganic and organic carbon fluxes would also improve our knowledge of marsh carbon sources and processing, as well as its contribution to the St. Lawrence carbon budget.

### 3. DISCUSSION

Les écosystèmes de transition dont les zones de turbidité maximale et les marais littoraux, sont reconnus pour leur caractère complexe résultant des interactions entre différentes forces dont l'écoulement d'eau douce, l'advection marine, et les forces physiques à grande échelle. Nos travaux présentent la première caractérisation saisonnière des cycles biogéochimiques du carbone et des nutriments des marelles d'un marais salé nordique, dont les conditions saisonnières et le cycle des marées sont les principaux facteurs influençant la biochimie de ces écosystèmes peu connus. Cette étude nous permet d'énoncer quatre constats sur les marelles lorsque celles-ci sont libres de glace:

1. Les caractéristiques abiotiques des marelles sont similaires aux valeurs typiques de la couche de surface de l'estuaire du Saint-Laurent (ESL).
2. Les abondances de chlorophylle-*a* et de bactéries totales des marelles inférieures sont semblables à celles rapportées pour l'ESL, tandis que les marelles moyennes et supérieures semblent biologiquement plus actives, particulièrement à l'été où les abondances sont maximales.
3. Les sources du carbone organique varient en fonction des saisons, d'une prédominance de matière allochtone au printemps et à l'automne, à une production autochtone de matière organique à l'été.
4. Les caractéristiques des sédiments superficiels, similaires à celles de la matière particulaire en suspension, suggèrent une forte sédimentation ou resuspension de la

matière organique. Les concentrations de carbone organique total plus élevées dans les sédiments des marelles comparativement à l'ESL indiquent que les sédiments des marelles constituent un puits de carbone organique.

### 3.1. VARIATIONS SPATIALES DES PARAMÈTRES ABIOTIQUES ET BIOLOGIQUES

Selon Metaxas (1994), les caractéristiques abiotiques varient significativement entre des cuvettes intertidales rocheuses situées à une même zone littorale, tandis que les caractéristiques biotiques ne présentent pas de tendance spécifique en fonction du gradient littoral. La forte variabilité de l'abondance phytoplanctonique inter-marelles d'une même zone littorale suggère que la régulation des cuvettes rocheuses est opérée à l'échelle unitaire plutôt qu'à l'échelle de la zone littorale. Nos résultats indiquent que la zone littorale a un effet sur la salinité, l'O<sub>2</sub>, le pH, nitrites+nitrates, phosphates, silicates (à l'exception de la température) sans toutefois afficher de tendance spécifique aux différentes périodes. De manière générale, les caractéristiques physico-chimiques des marelles sont similaires aux valeurs rapportées pour la couche de surface de l'estuaire du Saint-Laurent.

Les différences de salinité observées entre les zones littorales à l'automne (EF et LF) sont expliquées en partie par les précipitations sous forme de pluie et de neige qui abaisserait la salinité des marelles matures, tandis que le renouvellement plus fréquent des eaux au niveau des marelles juvéniles et actives estomperait ces effets. Les salinités semblables au printemps et à l'été semblent expliquées par la fonte du pied de glace, le ruissellement et l'évaporation, qui favorisent l'homogénéité des marelles du marais. De

manière générale, nous n'observons pas d'effet de la zone littorale sur les concentrations d'O<sub>2</sub> des marelles juvéniles et matures. Toutefois, la diminution de la concentration d'O<sub>2</sub> dans les marelles actives, et mature dans une moindre mesure, à la période ES, semble attribuable à la consommation par les bactéries dont l'abondance est élevée à cette période. La température de l'eau des marelles n'est pas influencée par la zone littorale et reflète plutôt la température de l'air au moment de l'échantillonnage. L'étendue saisonnière des températures des marelles est similaire aux valeurs rapportées pour la couche de surface de l'EMSL (0,4-7,8 °C : Poulin *et al.*, 2009; 10,0-15,0 °C : Painchaud and Therriault, 1985).

De manière générale, les concentrations de NO<sub>x</sub> sont faibles (< 3 μM) par rapport aux valeurs typiques de la couche de surface de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (EMSL) (4,33 à 9,7 μM; Poulin *et al.*, 2009). Les concentrations légèrement supérieures dans les marelles juvéniles par rapport aux marelles actives et matures suggèrent que l'intrusion tidale est appauvrie en NO<sub>x</sub> avant même d'atteindre les marelles. Pour ce qui est des phosphates et des silicates, les différences observées à certaines périodes ne décrivent pas de tendance spécifique. Les concentrations de phosphates des marelles (0,20 à 2,84 μM) sont légèrement plus élevées que dans l'EMSL (0,59 à 1,03 μM; Poulin *et al.*, 2009) tandis que les concentrations de silicates des marelles (17,8 à 34,8 μM) sont beaucoup élevées que dans l'EMSL (7,15 à 12,75 μM; Poulin *et al.*, 2009). La comparaison des ratios mesurés (N:P < 6; Si:P > 34 Si:N > 10) aux ratios de Redfield (Si/N/P = 16/16/1; Redfield *et al.*, 1963) indique que les nitrites+nitrates sont potentiellement limitant à toutes les périodes étudiées et que les phosphates et silicates ne limitent pas la production phytoplanctonique des marelles. Selon Dortch and Whitley (1992), Justic *et al.* (1995), et

Kress *et al.* (2002), des ratios N:P < 10 et Si:N > 1 suggèrent une limitation en azote, des ratios N:P > 30 indiquent une limitation en phosphate, et des ratios Si:N < 1 et Si:P < 3, une limitation en Si.

La zone littorale a un effet significatif sur la biomasse phytoplanctonique au début de l'été et à l'été, tandis qu'un effet significatif est observé sur les l'abondance bactérienne à toutes les périodes étudiées. Les concentrations estivales de Chl-*a* des marelles juvéniles ( $9,2 \pm 4,8 \mu\text{g L}^{-1}$ ) sont comparables aux valeurs rapportées pour la couche superficielle de l'EMSL en juillet (0,13 à  $7,55 \mu\text{g L}^{-1}$ : Poulin *et al.*, 2009), tandis que la concentration de Chl-*a* est significativement plus élevée dans les marelles matures ( $51,0 \pm 15,5 \mu\text{g L}^{-1}$ ). La biomasse de bactéries des marelles matures et actives ( $\sim 7,6 \times 10^6$ ,  $1,1 \times 10^7$  cellules  $\text{mL}^{-1}$ , respectivement) est significativement plus élevée que dans les marelles juvéniles ( $3,3 \times 10^6$  cellules  $\text{mL}^{-1}$ ) pour la plupart des périodes étudiées. La concentration de bactéries des marelles inférieures est similaire à celles rapportées pour l'EMSL ( $0,5 \times 10^6$  cellules  $\text{mL}^{-1}$ : Painchaud *et al.*, 1996;  $2,27 \times 10^6$  cellules  $\text{mL}^{-1}$ : Sime-Ngandol *et al.*, 1995). Selon Painchaud et Therriault (1985), la variation saisonnière de la biomasse bactérienne est fortement liée à l'augmentation de la température et de la production de substrats par le phytoplancton. Toutefois, nos résultats suggèrent que l'abondance bactérienne est non seulement supportée par l'augmentation de température et de la production phytoplanctonique, mais aussi par différentes sources de carbone. Des études en milieu estuarien indiquent que la magnitude et la durée du bloom phytoplanctonique et de la productivité bactérienne ne sont pas nécessairement directement reliées (Findlay *et al.*,

1991; Goosen *et al.*, 1997), possiblement parce que les bactéries utilisent diverses sources de carbone (Coffin *et al.*, 1990).

### 3.2. DYNAMIQUE TEMPORELLE DE LA CHLOROPHYLLE-*a* ET DE L'ABONDANCE BACTÉRIENNE

Le cycle annuel de la production primaire et de la biomasse phytoplanctonique est amorcée en mai dans l'EMSL, lorsque les conditions environnementales, notamment la stratification de la colonne d'eau, la disponibilité de nutriments et la luminosité, sont réunies (Zakardjian *et al.*, 2000). Le bloom, représenté par les diatomées (Levasseur *et al.*, 1984), survient typiquement aux mois de juin, juillet (Sinclair, 1978; Levasseur *et al.*, 1984; Starr *et al.*, 1993) suite au pic de décharge printanière-estivale (Therriault et Levasseur, 1985; Zakardjian *et al.*, 2000), puis un second bloom moins prononcé survient en septembre (Therriault et Levasseur, 1985).

La variation saisonnière de la biomasse phytoplanctonique des marelles suit un patron semblable à celui de l'estuaire du Saint-Laurent. Au printemps (mai, début juin), les faibles concentrations de Chl-*a*, de POC, de PON, et les ratios POC:Chl-*a* élevés (> 500) suggèrent une faible production phytoplanctonique dans les marelles. En été (principalement juillet et août), l'augmentation des concentrations de Chl-*a*, POC, et PON, ainsi que la forte diminution importante des ratios C:N (~ 7) et POC/Chl-*a* (> 200) suggèrent la présence d'un bloom phytoplanctonique favorisé par l'augmentation de la température et la disponibilité de nutriments, incluant les nitrates qui ne sont pas totalement limitant. La

stratification de la colonne d'eau des marelles à l'été favorise aussi possiblement la floraison phytoplanctonique. Les ratios Si:N élevés et les concentrations importantes en Si à l'été suggèrent une prédominance de diatomées, celles-ci étant dominantes à de hauts ratios Si: nutriments non-siliceux (Sommer, 1986; 1994). La diminution significative des indices de biomasse phytoplanctonique suggèrent un ralentissement de la production primaire, de septembre à novembre, tel qu'attendu par l'établissement des conditions hivernales dans l'estuaire du Saint-Laurent. L'abondance maximale de bactéries observée à l'été semble expliquée entre autre par l'augmentation de la température ainsi que la production de substrat par le phytoplancton (Painchaud et Therriault, 1985). La diminution de la production primaire accroît la disponibilité de nutriments dans les marelles, lesquels sont apportés via l'intrusion tidale et régénérés par des processus de minéralisation par la communauté bactérienne particulièrement active au niveau des marelles supérieures et intermédiaires. Les bactéries de type HNA, lesquelles caractérisent les cellules actives (Lebaron *et al.*, 2001; Longnecker *et al.*, 2006), représentent une fraction supérieure des bactéries totales dans les marelles de toutes les zones littorales pour toutes les périodes étudiées. Dans les marelles inférieures et moyennes, l'augmentation de bactéries à l'été et au début de l'automne est principalement causée par l'augmentation de HNA, tandis qu'au niveau des marelles supérieures, la variation saisonnière de HNA non-significative pourrait être expliquée par le broutage préférentiel des cellules HNA (Gasol *et al.*, 1999; Corzo *et al.*, 2005).

### 3.3. VARIATION SAISONNIÈRE DES SOURCES DE MATIÈRE ORGANIQUE

La composition élémentaire et isotopique de la matière organique particulaire en suspension (MOPS) des marelles varie selon un cycle saisonnier dont l'amplitude est modérée pour les ratios  $\delta^{13}\text{C}$ , et faible pour les  $\delta^{15}\text{N}$  et les ratios C:N. La variation saisonnière des  $\delta^{13}\text{C}$ , de  $\sim -29\text{ ‰}$  vers la fin du printemps à  $\sim -23\text{ ‰}$  en été, est indicateur d'un passage d'une matière organique d'origine continentale et détritique ( $-30$  à  $-26\text{ ‰}$  selon Fry et Scherr, 1984), à une prédominance de phytoplancton marin ( $-23$  à  $-19\text{ ‰}$  selon Fry et Scherr, 1984). Ce patron est similaire à celui observé dans le fleuve Saint-Laurent à la hauteur de Québec (Pocklington et Tan, 1987; Hélie et Hillaire-Marcel, 2006) et de Montréal (Hélie et Hillaire-Marcel, 2006). Parallèlement à la variation des  $\delta^{13}\text{C}$ , la diminution des ratios POC:Chl-*a* (supérieurs à 500 au printemps et d'approximativement 100 au début de l'été) indique que la matière organique riche en débris ou en organismes non photosynthétiques (Cifuentes *et al.*, 1988) s'enrichie rapidement en carbone organique marin fraîchement synthétisé. De plus, les faibles ratios C:N à l'été correspondent aux valeurs typiques rapportées pour le phytoplancton marin (6-7 selon Redfield *et al.*, 1963). La présence de carbone organique récalcitrant (ratios C:N élevés et  $\delta^{13}\text{C}$  négatifs), particulièrement dans les marelles actives et matures au printemps est expliquée par la faible minéralisation et production primaire probablement liée à la période hivernale et à la fonte du pied de glace qui a eu lieu deux semaines précédant le premier échantillonnage. La fonte des glaces et de la neige du bassin versant environnant libèrent des débris de macrophytes et de végétation qui sont déposés dans les marelles par déposition directe, les marées, et le ruissellement printanier. Les faibles températures, via l'augmentation de la



concentration de CO<sub>2</sub> dissout dans l'eau entraînant une augmentation du fractionnement isotopique ainsi qu'un appauvrissement en <sup>13</sup>C (Hofmann *et al.*, 2000), ne semblent pas être jouer un rôle prédominant relativement aux variations des  $\delta^{13}\text{C}$  puisque la baisse de température à l'automne ne correspond pas à une variation significative des  $\delta^{13}\text{C}$ .

La variation simultanée de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  de la MOPS des marelles décrit un patron polygonal bien défini, particulièrement au niveau des marelles supérieures (Figure 6). Avec l'enrichissement des  $\delta^{13}\text{C}$  observé du printemps à l'été, l'augmentation des  $\delta^{15}\text{N}$  au début de l'été reflète possiblement l'enrichissement en <sup>15</sup>N du pool de NH<sub>4</sub><sup>+</sup> des marelles induit par l'enrichissement en <sup>15</sup>N du phytoplancton (Cifuentes *et al.*, 1988, 1989), ainsi que par la matière organique détritique enrichie par les processus bactériens (Ostrom *et al.*, 1997), la biomasse bactérienne (Caraco *et al.*, 1998), et la nitrification (De Brabandere *et al.*, 2002). Les  $\delta^{15}\text{N}$  évoluent rapidement pour revenir à de faibles valeurs en été et à l'automne (entre 2,69 et 0,62 ‰). De faibles  $\delta^{15}\text{N}$  correspondent généralement à une période de faible productivité, une contribution accrue de matière organique allochtone, ainsi que des concentrations élevées en ammonium (De Brabandere *et al.*, 2002). Étonnamment, les  $\delta^{15}\text{N}$  maximums observés au début de l'été précèdent les pics de Chl-*a* et de bactéries totales observés à l'été. Selon Pantoja *et al.* (2002), la fixation de l'azote moléculaire et le recyclage par les hétérotrophes contribuent à la production et la régénération de matière organique, et diminuent les  $\delta^{15}\text{N}$ . Considérant la magnitude de l'activité bactérienne dans les marelles, les faibles  $\delta^{15}\text{N}$  et la faible amplitude des variations saisonnières en  $\delta^{15}\text{N}$ , la fixation de l'azote moléculaire et le recyclage des composés azotés contribuent probablement de manière importante à la forte productivité des marelles.

### 3.4. CARACTÉRISATION DES SÉDIMENTS DES MARELLES

Les concentrations plus élevées de carbone et d'azote organique total des marelles supérieures comparativement aux marelles inférieures sont expliquées par la variabilité spatiale de la granulométrie, à prédominance d'argile au niveau du marais supérieur (Zhou *et al.*, 2006). Les valeurs de carbone et l'azote organique total des sédiments des marelles (1,5 à 8,0 %, et 0,15 à 0,81 %, respectivement) sont comparables aux valeurs rapportées pour les sédiments du marais de Pointe-aux-Épinettes (6,5 à 9,0 % pour le C, et 0,55 à 0,61 % pour N rapportées par Poulin *et al.* (2007). Toutefois, le carbone organique total (C %) des sédiments des marelles, supérieur aux valeurs typiques des sédiments de surface de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (0,1 à 1,9 %: Michaud et Pelletier, 2006) suggère une séquestration importante du carbone organique dans les sédiments des marelles. Les ratios C:N ainsi que les  $\delta^{13}\text{C}$  des sédiments des marelles (9,9 à 12,7, et -23,3 à -10,5 ‰, respectivement) sont comparables aux valeurs rapportées pour les sédiments de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (8,1 à 12,7 %: Michaud et Pelletier, 2006, et -25,6 à -21,8 ‰: Tan et Strain, 1979), et sont légèrement inférieurs aux ratios C:N des sédiments du marais de Pointe-aux-Épinettes (13,9 à 19,4: Poulin *et al.*, 2007), suggérant une sédimentation ou une rétention accrue de matière organique fraîche dans les marelles. Les caractéristiques similaires (ratios C:N et  $\delta^{13}\text{C}$ ) des sédiments des marelles ainsi que de la matière organique particulaire en suspension sont indicateurs d'une sédimentation élevée ou d'une resuspension de la matière organique induite possiblement par le vent, les marées, et la faune. Les ratios C:N légèrement plus élevés dans les sédiments par rapport à la MOPS résulte de la minéralisation de la matière organique. La diminution des ratios C:N en juillet

par rapport aux valeurs mesurées en mai et novembre suit un patron saisonnier semblable à celui de la MOPS, et résulte d'une déposition accrue de matière organique fraîche liée au bloom estival. Les ratios C:N relativement faibles des sédiments des marelles ainsi que les  $\delta^{13}\text{C}$  appauvries comparativement à la végétation dominante du marais (C:N 38 à 86;  $\delta^{13}\text{C}$  ~ -12 à -13 ‰; Ember *et al.*, 1987) suggère que les macrophytes ne contribuent pas de manière importante à la matière organique des sédiments des marelles.

Pour terminer, nous estimons qu'un pas d'échantillonnage plus grand ainsi qu'une augmentation du nombre de sites d'études permettraient d'évaluer adéquatement l'étendue des variations saisonnières, et d'accroître la portée de l'étude. Les différences morphométriques entre les marelles, la modification des conditions hydrodynamiques liées à la croissance de la végétation au cours de l'été constituent des limites imposées par les études en milieux naturels. Cette caractérisation multi-paramétrique met en relief le caractère complexe de l'écosystème des marelles, et ouvre la voie à des recherches plus circonscrites sur le sujet, ainsi qu'à une analyse approfondie des travaux antérieurs portant sur la géomorphologie des marelles et la faune macrobenthique, en regard des connaissances actuelles sur la biogéochimie et la microbiologie des marelles.

#### 4. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les caractéristiques abiotiques des marelles ne présentent pas de tendance temporelle spécifique en fonction de la zone littorale, à l'exception de la température. De manière générale, les caractéristiques abiotiques des marelles sont similaires à celles de la couche superficielle de l'estuaire du Saint-Laurent. L'abondance élevée de phytoplancton pendant la période estivale, ainsi que l'activité bactérienne importante à toutes les périodes étudiées, particulièrement au niveau des marelles supérieures, suggèrent une contribution significative des marelles en termes de production primaire et de recyclage de matière organique, aux marais et au Saint-Laurent marin et côtier en général. Nos résultats suggèrent que la fixation d'azote moléculaire et le recyclage de matière organique participent à la production de nouvelle matière organique et de matière organique régénérée. La saisonnalité des sources de carbone organique, à prédominance de matière allochtone au printemps et à l'automne, à une production essentiellement autochtone de matière organique en été, suit une tendance similaire à celle observée au niveau du Saint-Laurent fluvial. Le fort couplage des caractéristiques de la matière particulaire en suspension et des sédiments des marelles indique une importance des processus de sédimentation ou de resuspension de la matière organique. Toutefois, les ratios C:N des sédiments des marelles plus faibles que ceux du marais en général suggèrent une rétention accrue de matière organique fraîche, tandis que le carbone organique total dans les sédiments des marelles, supérieur à l'estuaire du Saint-Laurent, indique une importante

séquestration du carbone organique dans les sédiments des marelles, lesquelles représentent le tiers de la superficie du marais de Pointe-aux-Épinettes.

Plus d'études portant sur la biomasse de microphytobenthos dans les sédiments des marelles permettraient de mieux estimer la productivité primaire ainsi que la contribution de ces milieux à la fixation du carbone par les marais salés nordiques. De plus, l'analyse des flux de carbone organique et inorganique dissout améliorerait nos connaissances de la contribution des marais côtiers au budget de carbone du Saint-Laurent.

## 5. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bernatchez, P., & Dubois, J.-M. M. (2004). Bilan des connaissances de la dynamique de l'érosion des côtes du Québec maritime laurentien. *Géographie physique et Quaternaire*, 58(1), 45-71.
- Bianchi, T. S. (Ed.). (2007). *Biogeochemistry of Estuary*. New York: Oxford University Press, Inc.
- Billen, G., & Lancelot, C. (1988). Modelling benthic nitrogen cycling in temperate coastal ecosystems. In: *Nitrogen Cycling in Coastal Marine Environments* (Blackburn, T.H. and Sorensen, J., Eds.), pp. 341-378. John Wiley and Sons, New York.
- Blackburn, T. H., & Sorensen, J. (Eds.). (1988). *Nitrogen cycling in coastal marine environments*. John Wiley and Sons. New-York.
- Cailleux, A., & Hamelin, L.-E. (1967). Périglaciaire actuel sur le littoral du Bic (Bas Saint-Laurent), *Cahiers de géographie de Québec*, 23, 361-378.
- Caraco, N. F., Lampman, G., Cole, J. J., Limburg, K. E., Pace, M. L., & Fisher, D. (1998). Microbial assimilation of DIN in a nitrogen rich estuary: implication for food quality and isotope studies. *Marine Ecology Progress Series*, 167, 59-71.
- Carpenter, E. J., & Capone, D. G. (1983). *Nitrogen in the marine environment*. Academic Press, New-York.
- Castonguay, M., & FitzGerald, G. J. (1990). The ecology of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* in salt marsh tide pools. *Hydrobiologia*, 202(3), 125-133.
- Chapman, V. J. (Ed.). (1960). *Salt marshes and salt deserts of the world*. Leonard Hill, Londres: Interscience, New York.
- Cifuentes, L. A., Fogel, M. L., Pennock, J. R., & Sharp, J. H. (1989). Biogeochemical factors that influence the stable nitrogen isotope ratio of dissolved ammonium in the Delaware Estuary. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 53, 2713-2721.
- Cifuentes, L. A., Sharp, J. H., & Fogel, M. L. (1988). Stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry in the Delaware estuary. *Limnology and Oceanography*, 33, 1102-1115.
- Coelho, J. P., Flindt, M. R., Jensen, H. S., Lillebo, A. I., & Pardal, M. A. (2004). Phosphorus speciation and availability in intertidal sediments of a temperate estuary: relation to eutrophication and annual P-fluxes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61, 583-590.

- Coffin, R. B., & Cifuentes, L. A. (1999). Stable isotopes analysis of carbon cycling in the Perdido Estuary, Florida. *Estuaries*, 22, 917-926.
- Coffin, R. B., Velinsky, D. J., Devereux, R., Price, W. A., & Cifuentes, L. A. (1990). Stable carbon isotope analysis of nucleic acids to trace sources of dissolved substrates used by estuarine bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 56, 2012-2020.
- Corzo, A., Rodriguez-Gálvez, S., Lubian, L., Sobrino, C., Sangra, P., & Martínez, A. (2005). Antarctic marine bacterioplankton subpopulations discriminated by their apparent content of nucleic acids differ in their response to ecological factors. *Polar Biology*, 29, 27-39.
- Craig, D., & FitzGerald, G. J. (1982). Reproductive tactics of four sympatric sticklebacks (Gasterosteidae). *Environmental Biology of Fishes*, 7, 369-375.
- Daniel, M. J., & Boyden, C. R. (1975). Diurnal variations in physico-chemical conditions within intertidal rockpools. *Field Studies*, 4, 161-176.
- Davidson-Arnott, R. G. D., Van Proosdij, D., Ollerhead, J., & Schostak, L. (2002). Hydrodynamics and sedimentation in salt marshes: examples from a macrotidal marsh, Bay of Fundy. *Geomorphology*, 48(1-3), 209-231.
- De Brabandere, L., Dehairs, F., Van Damme, S., Brion, N., Meire, P., & Daro, N. (2002).  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  dynamics of suspended organic matter in freshwater and brackish waters of the Scheldt estuary. *Journal of Sea Research*, 48, 1-15.
- De Sève, M. A., Poulin, P., Pelletier, É., & Lemarchand, K. (2010). Microphytobenthos and diatom communities from pristine and impacted salt marshes of the St. Lawrence Estuary (Quebec). *Revue des Sciences de l'Eau (sous presse)*.
- Dionne, J. C. (1968a). Schorre morphology on the south shore of the St. Lawrence estuary. *American Journal of Sciences*, 266, 380-388.
- Dionne, J. C. (1968b). Action of shove ice on the tidal flats of the St. Lawrence estuary. *Maritime Sediments*, 4(3), 113-115.
- Dionne, J. C. (1969). Érosion glacielle littorale, estuaire du Saint-Laurent. *Revue de Géogr. de Montréal*, 23, 5-20.
- Dionne, J. C. (1972). Caractéristiques des schorres des régions froides de l'estuaire du Saint-Laurent, *Zeitschrift fuer Geomorphologie. N.F., Suppl. Bd.*, 13, 131-162.
- Dionne, J. C. (1976). L'action glacielle dans les schorres du littoral de la baie de James. *Cahiers de géographie du Québec*, 20(50), 303-326.

- Dionne, J. C. (2004). Âge et taux moyen d'accrétion verticale des schorres du Saint-Laurent estuarien, en particulier ceux de Montmagny et de Sainte-Anne-de-Beaupré, Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 58(1), 73-108.
- Dionne, J. C., & Bouchard, M.-C. (2000). Nouvelles données sur l'érosion du schorre supérieur à Montmagny, moyen estuaire du Saint-Laurent. *Géographie physique et Quaternaire*, 54(2), 219-230.
- Dortch, Q., & Whittedge, T. E. (1992). Does nitrogen or silicon limit phytoplankton production in the Mississippi river plume and nearby regions? *Continental Shelf Research*, 12, 1293-1309.
- Drapeau, G. (1992). Dynamique sédimentaire des littoraux de l'estuaire du Saint-Laurent. *Géographie physique et Quaternaire*, 46, 233-242.
- Dryade. (1980). Habitats propices aux oiseaux migrateurs. Rapport présenté à Environnement Canada, Service canadien de la faune.
- Dutil, J. D., & Fortin, M. (1983). La communauté de poissons d'un marécage intertidal de l'estuaire du Saint-Laurent. *Naturaliste Canadien*, 110, 397-410.
- Ember, L. M., Williams, D. F., & Morris, J. T. (1987). Processes that influence carbon isotope variations in salt marsh sediments. *Marine Ecology Progress Series*, 36, 33-42.
- Fagherazzi, S., Marani, M., & Blum, L. K. (Eds.). (2004). *The Ecogeomorphology of Tidal Marshes*, American Geophysical Union Coastal and Estuarine Studies (Vol. 59). Washington DC.
- Findlay, D. L., Hecky, R. E., Hendzel, L. L., Stainton, M. P., & Regehr, G. W. (1994). The relationship between nitrogen fixation and heterocyst abundance in Lake 227 and its relevance to the nitrogen budget. *Journal canadien des sciences halieutiques et aquatiques* 51, 2254-2266.
- Findlay, S., Pace, M. L., Lints, D., Cole, J. J., Caraco, N. F., & Peierls, B. (1991). Weak-coupling of bacterial and algal production in a heterotrophic ecosystem: the Hudson River Estuary. *Limnology and Oceanography*, 36, 268-278.
- Fogel, M. L., & Cifuentes, L. A. (1993). Isotope fractionation during primary production, in *Organic Geochemistry-Principle and Applications*, M. H. Engel and S. A. Macko, eds., pp. 73-98, Plenum, New York.
- Fournier, A., Allard, M., & Séguin, M. (1987). Typologie morpho-génétique des marelles du marais littoral de la baie de Kangiqsualujjuaq, Estuaire du George, Québec nordique. *Géographie physique et Quaternaire*, 41(1), 47-64.



- Frey, R. N., & Basan, P. B. (Eds.). (1978). Coastal salt marshes, p. 101-169. In R.A. Davis (ed.), *Coastal sedimentary environments* (Springer-Verlag ed.). New-York.
- Fry, B., & Sherr, E. B. (1984).  $\delta^{13}\text{C}$  measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contribution to Marine Science*, 27, 13-47.
- Ganning, B. (1971). Studies of chemical, physical and biological conditions in Swedish rockpool ecosystems. *Ophelia*, 9, 51-105.
- Gasol, J. M., Zweifel, U. L., Peters, F., Fuhrman, J. A., & Hagstrom, A. (1999). Significance of size and nucleic acid content heterogeneity as measured by flow cytometry in natural planktonic bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(10), 4475-4483.
- Gauthier, B. (1978). Détermination de la slikke et application au benthos laurentien, Isle-Verte, Québec. *Géographie physique quaternaire*, 32, 333-349.
- Gauthier, B., & Goudreau, M. (1983). Mares glacielles et non glacielles dans le marais de l'Isle Verte, estuaire du St-Laurent, Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 37(1), 49-66.
- Goosen, N. K., Vanrijswijk, P., Kromkamp, J., & Peene, J. (1997). Regulation of annual variation in heterotrophic bacterial production in the Scheldt estuary (SW Netherlands). *Aquatic Microbial Ecology*, 12, 223-232.
- Hamelin, L.-E., & Cailleux, A. (1966). Le marais troué, forme nouvelle de marais littoral. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences, Paris* 262, 540-543.
- Hélie, J. F., & Hillaire-Marcel, C. (2006). Sources of particulate and dissolved organic carbon in the St Lawrence River: isotopic approach. *Hydrological processes*, 20, 1945-1959.
- Herman, P. M. J., Middelburg, J. J., van de Koppel, J., & Heip, C. H. R. (1999). Ecology of estuarine macrobenthos. *Advances in Ecological Research*, 29, 195-240.
- Hoefs, J. (Ed.). (1980). *Stable isotope Geochemistry*. 2<sup>nd</sup> ed., Minerals and Rocks Series, V. 9. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New-York.
- Hofmann, M., Wolf-Gladrow, D. A., Takahashi, T., Sutherland, S. G., Six, K. D., & Maier-Reimer, E. (2000). Stable carbon isotope distribution of particulate organic matter in the ocean: a model study. *Marine Chemistry*, 72, 131-150.
- Howarth, R. W. (1988). Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 89-110.

- Huggett, J., & Griffiths, C. (1986). Some relationships between elevation, physico-chemical variables and biota of intertidal rock pools. *Marine Ecology Progress Series*, 29, 189-197.
- Justic, D., Rabalais, N. N., & Turner, R. E. (1995). Stoichiometric nutrient balance and origin of coastal eutrophication. *Marine Pollution Bulletin*, 30, 41-46.
- Kleeberg, A. (2002). Phosphorus sedimentation in seasonal anoxic Lake Scharmutzel, N.E. Germany. *Hydrobiologia*, 472, 53-65.
- Kress, N., Coto, S. L., Brenes, C. L., Brenner, S., & Arroyo, G. (2002). Horizontal transport and seasonal distribution of nutrients, dissolved oxygen and Chlorophyll-a in the Gulf of Nicoya, Costa Rica: a tropical estuary. *Continental Shelf Research*, 22, 51-66.
- Lebaron, P., Servais, P., Agogu e, H., Courties, C., & Joux, F. (2001). Does the high nucleic acid content of individual bacterial cells allow us to discriminate between active cells and inactive cells in aquatic systems? *Applied and Environmental Microbiology*, 67(4), 1775-1782.
- Levasseur, M., Therriault, J.-C., & Legendre, L. (1984). Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. *Marine Ecology Progress Series*, 19, 211-222.
- Lillebo, A. I., Neto, J. M., Flindt, M. R., Marques, J. c., & Pardal, M. A. (2004). Phosphorus dynamics in a temperate intertidal estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61, 101-109.
- Longnecker, K., Sherr, B. F., & Sherr, E. B. (2006). Variation in cell-specific rates of leucine and thymidine incorporation by marine bacteria with high and low nucleic acid content off the Oregon coast. *Aquatic Microbial Ecology*, 43, 113-125.
- McManus, J., Berelson, W. M., Coale, K. H., Johnson, K. S., & Kilgore, T. E. (1997). Phosphorus regeneration in continental margin sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 61, 2891-2902.
- Metaxas, A. (1994). *Spatial and Temporal Dynamics of Phytoplankton Assemblages in Tidepools: Effects of the Physical Environment, the Nutrient Regime and the Grazer Field*. Dalhousie University (Canada).
- Metaxas, A., & Scheibling, R. E. (1993). Community structure and organization of tidepools. *Marine Ecology Progress Series*, 98, 187-198.
- Michaud, M.-H., & Pelletier,  . (2006). Sources and fate of butyltins in the St. Lawrence Estuary ecosystem. *Chemosphere*. 64, 1074-1082.

- Michener, R. H., & Schell, D. M. (1994). Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. In *Stable Isotopes in ecology and environmental science*. Edited by K. Lajtha and R.H. Michener. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 138–157.
- Middelburg, J. J., & Herman, P. M. J. (2007). Organic matter processing in tidal estuaries. *Marine Chemistry*, 106, 127-147.
- Middelburg, J. J., & Nieuwenhuize, J. (1998). Carbon and nitrogen isotopes in suspended matter and sediments from the Schelde Estuary. *Marine Chemistry*, 60, 217-225.
- Milliken, G. A., & Johnson, D. E. (1992). *Analysis of Messy Data, Volume 1: Design Experiments*, Chapman & Hall, London.
- Morris, S., & Taylor, A. (1983). Diurnal and seasonal variation in physico-chemical conditions within intertidal rock pools. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 17, 339-355.
- Nowicki, B. L., Requentina, E., van Keuren, D., & Kelly, J. R. (1997). Nitrogen losses through sediment denitrification in Boston Harbour and Massachusetts Bay. *Estuaries*, 20, 626-639.
- Ostrom, N. E., Macko, S. A., Deibel, D., & Thompson, R. J. (1997). Seasonal variation in the stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry of a coastal cold environment. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 61, 2929-2942.
- Painchaud, J., & Therriault, J.-C. (1985). Heterotrophic potential in the St. Lawrence Estuary: distribution and controlling factors. *Naturaliste Canadien*, 112, 65–76
- Painchaud, J., Lefavre, D., Therriault, J.-C., & Legendre, L. (1996). Bacterial dynamics in the upper St. Lawrence estuary. *Limnology and Oceanography*, 41(8), 1610-1618.
- Pancost, R. D., & Pagani, M. (Eds.). (2006). *Controls on the Carbon Isotopic Compositions of Lipids in Marine Environments* (Springer-Verlag ed. Vol. 2, Part N). Berlin Heidelberg.
- Pantoja, S., Repeta, D. J., Sachs, J. P., & Sigman, D. M. (2002). Stable isotope constraints on the nitrogen cycle of the Mediterranean Sea water column. *Deep Sea Research Part 1: Oceanographic Research Papers*, 49(9), 1609-1621.
- Parsons, T. R., Maita, Y., & Lalli, C. M. 1984. *A manual of chemical and biological methods for seawater analysis*. Pergamon Press.
- Pocklington, R., & Leonard, J. D. (1979). Rerrigenous organic matter in sediments of the St. Lawrence Estuary and the Saguenay Fjord. *Journal of Fisheries and Research Board of Canada*, 36, 1250-1255.

- Pocklington, R., & Tan, F. C. (1987). Seasonal and annual variations in the organic matter contributed by the St. Lawrence River to the Gulf of St. Lawrence. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 51, 2579-2586.
- Poulin, P. (2008). Cycle biogéochimique de l'azote dans l'estuaire du Saint-Laurent; rôle des marais côtiers. Ph.D. Thesis, Université du Québec à Rimouski, Québec, Canada, 267 p..
- Poulin, P., Pelletier, E., Koutitonski, G. V., & Neumeier, U. (2009). Seasonal tidal nutrient fluxes in northern salt marshes: Examples from the lower St Lawrence Estuary. *Wetlands Ecology and Management*, 17, 655-673.
- Poulin, P., Pelletier, É., & Saint-Louis, R. (2007). Seasonal variability of denitrification efficiency in Northern salt marshes: An example from the St. Lawrence Estuary. *Marine Environmental Research*, 63, 490-505.
- Prat, H. (1933). Les zones de végétation et le faciès des rivages du Saint-Laurent au voisinage de Trois-Pistoles. *Naturaliste Canadien*, 60, 93-135.
- Redfield, A., Ketchum, B. H., & Richards, F. A. (1963). The influence of organisms on the composition of sea water. In: Hill, M.N. (Ed.), *The sea*. John Wiley, New-York. 2, 26-77.
- Reed, A. (1970). The breeding ecology of the Black Duck in the St. Lawrence estuary. Université Laval, Québec.
- Saucier, F. J., Roy, G., & Gilbert, D. (2003). Modeling the formation and circulation processes of water masses and the sea ice in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Journal of Geophysical Research*, 108, 3269-3289.
- Seitzinger, S. P., Kroeze, C., & Styles, R. V. (2000). Global distribution of N<sub>2</sub>O emissions from aquatic systems: natural emissions and anthropogenic effects. *Chemosphere: Global Change Science*, 2, 267-279.
- Shilowski, M., Hayes, J. M., & Kaplan, I. R. (1983). Isotopic inferences of ancient biochemistries: Carbon, sulfur, hydrogen and nitrogen. In J. W. Schopf [ed.], *Earth earliest biosphere: Its origin and evolution*. Princeton University Press, 149-186.
- Sime-Ngandol, T., Gosselin, M., Roy, S., & Chanut, J. P. (1995). Significance of planktonic ciliated protozoa in the Lower St. Lawrence Estuary: comparison with bacterial, phytoplankton, and particulate organic carbon. *Aquatic Microbial Ecology*, 9, 243-258.
- Sinclair, M. (1978). Summer phytoplankton variability in the lower St. Lawrence Estuary. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 35, 1171-1185.

- Sommer, U. (1986). Nitrate- and silicate-competition among Antarctic phytoplankton. *Marine Biology*, 91, 345-351.
- Sommer, U. (1994) The impact of light intensity and daylength on silicate and nitrate competition among marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 39, 1680-1688.
- Starr, M., Himmelman, J. H., & Therriault, J.-C. (1993). Environmental control of green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, spawning in the St. Lawrence Estuary. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50, 894-901.
- Starr, M., St-Armand, L., Devine, L., Bérard-Therriault, L., & Galbraith, P. S. (2004). État du phytoplancton dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent en 2003. MPO, Secrétariat canadien de consultation scientifique, Document de recherche, 2004/123, 35 p.
- Tan, F. C. (1987). Discharge and carbon isotope composition of particulate organic carbon from the St. Lawrence River, Canada, 64, 301-310. *In* E. T. Degens, S. Kempe, and G. Weibin [eds.], *Transport of carbon and minerals in major world rivers*. Mitt. Geol-Palaont. Inst. Univ. Hamburg, SCOPE/UNEP Sonderbd. 64.
- Tan, F. C., & Strain, P. M. (1979). Organic carbon isotope ratios in recent sediments in the St. Lawrence estuary and the Gulf of St. Lawrence. *Estuarine, Coastal and Marine Science*, 8, 213-225.
- Tan, F. C., & Strain, P. M. (1983). Sources, sinks and distribution of organic carbon in the St. Lawrence Estuary, Canada. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 47, 125-132.
- Taylor, N. (1938). A preliminary report on the salt marsh vegetation of Long Island. *Bull. N. Y. State Museum* 316, 21-84.
- Teal, J., & Teal, M. (1969). *Life and death of the salt marsh*. Little, Brown and Company, Boston, 278 p.
- Therriault, J.-C., & Levasseur, M. (1985). Control of phytoplankton production in the lower St. Lawrence Estuary: light and freshwater runoff. *Naturaliste Canadien*, 112, 77-96.
- Underwood, A. J. (1997). *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press.
- Walsh, G., & FitzGerald, G. J. (1984). Resource utilization and coexistence of three species of sticklebacks (Gasterosteidae) in tidal salt-marsh pools. *Journal of Fish Biology*, 25, 405-420.
- Wang, F., Juniper, K., Pelegri, S. P., & Macko, S. A. (2003). Denitrification in sediments of the Laurentian Trough, St-Lawrence Estuary, Quebec, Canada. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57, 515-522.

- Ward, G., & FitzGerald, G. J. (1983a). Fish predation on the macrobenthos of tidal salt marsh pools. *Canadian Journal of Zoology*, 61, 1358-1361.
- Ward, G., & FitzGerald, G. J. (1983b). Macrobenthic abundance and distribution in tidal pools of a Quebec salt marsh. *Canadian Journal of Zoology*, 61, 1071-1085.
- Woodward, R., & Wui, Y. (2001). The economic value of wetland services: a meta-analysis. *Ecological Economics*, 37, 257-270.
- Worgan, J. P., & FitzGerald, G. J. (1981a). Diel activity and diet of three sympatric sticklebacks in tidal marsh pools. *Canadian Journal of Zoology*, 59, 2375-2379.
- Worgan, J. P., & FitzGerald, G. J. (1981b). Habitat segregation in a salt marsh among adult sticklebacks (Gasterosteidae). *Environmental Biology of Fishes*, 6, 105-109.
- Zakardjian, B. A., Gratton, Y., & Vezina, A. F. (2000). Late spring phytoplankton bloom in the Lower St. Lawrence Estuary: the flushing hypothesis revisited. *Marine Ecology Progress Series*, 192, 31-48.
- Zar, J. H. (1984). *Biostatistical analysis*. 2nd edition. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall. 130 p.
- Zhang, L., Yin, K., Wang, L., Chen, F., Zhang, D., & Yang, Y. (2009). The sources and accumulation rate of sedimentary organic matter in the Pearl River Estuary and adjacent coastal area, Southern China. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85, 190-196.
- Zhou, J., Wu, Y., Kang, Q., & Zhang, J. (2006). Carbon and nitrogen composition and stable isotope as potential indicators of source and fate of organic matter in the salt marsh of the Changjiang Estuary, China. *Chemosphere*, 65, 310-317.

## 6. ANNEXES

Annexe 1 Coordonnées géographiques et caractéristiques moyennes ( $\pm$  SE) des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur).

Zone littorale	Coordonnées géographiques (°)		Altitude de l'exutoire (m)	Superficie (m <sup>2</sup> )	Profondeur d'eau moy. (cm)
	Est	Nord			
Marais supérieur			1,78 $\pm$ 0,05	33 $\pm$ 4	26 $\pm$ 3
Marais moyen			1,10 $\pm$ 0,03	11 $\pm$ 5	14 $\pm$ 2
Marais inférieur			0,56 $\pm$ 0,05	9 $\pm$ 2	17 $\pm$ 4
Marais supérieur					
N° 1	210102,03	5358301,00	1,76	36	17
N° 2	210117,15	5358247,24	1,89	25	31
N° 3	210084,64	5358212,51	1,83	33	30
N° 4	210058,31	5358222,46	1,60	44	31
N° 5	210071,87	5358190,47	1,84	25	21
Marais moyen					
N° 11	210061,09	5358269,71	1,16	10	19
N° 12	210051,37	5358256,08	1,16	10	21
N° 13	210036,28	5358232,28	1,12	29	12
N° 14	210025,19	5358222,13	1,04	2	9
N° 15	210008,37	5358206,29	1,01	2	11
Marais inférieur					
N° 21	209968,66	5358282,32	0,53	8	28
N° 22	209998,94	5358282,20	0,63	4	13
N° 23	209925,72	5358283,01	0,39	8	6
N° 24	210011,86	5358264,42	0,72	9	19
N° 25	209927,39	5358423,60	0,53	16	19



**Annexe 2 Concentrations moyennes ( $\pm$  SE) de la salinité (PSU) des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.**

Zone littorale	08-05-07	08-05-21	08-06-04	08-06-18	08-07-02	08-07-16	08-07-30	08-08-13	08-08-27	08-09-10	08-09-24	08-10-09	08-10-22	08-11-05	08-11-19
Marais supérieur	16,5 $\pm$ 1,1	16,3 $\pm$ 3,3	20,7 $\pm$ 1,1	16,4 $\pm$ 4,0	19,3 $\pm$ 1,4	18,1 $\pm$ 3,0	27,8 $\pm$ 1,6	17,6 $\pm$ 3,5	21,8 $\pm$ 3,7	19,0 $\pm$ 2,9	20,0 $\pm$ 3,8	14,3 $\pm$ 3,5	15,8 $\pm$ 3,3	15,7 $\pm$ 3,6	19,7 $\pm$ 2,8
Marais moyen	16,5 $\pm$ 0,6	19,1 $\pm$ 1,3	21,2 $\pm$ 1,1	23,6 $\pm$ 0,2	21,7 $\pm$ 1,2	20,0 $\pm$ 0,3	25,4 $\pm$ 0,4	19,5 $\pm$ 0,3	24,9 $\pm$ 0,3	20,8 $\pm$ 0,8	20,7 $\pm$ 3,4	24,6 $\pm$ 0,5	17,9 $\pm$ 1,2	22,6 $\pm$ 1,0	27,8 $\pm$ 0,7
Marais inférieur	19,7 $\pm$ 1,0	22,0 $\pm$ 0,7	23,8 $\pm$ 0,9	21,4 $\pm$ 3,0	24,2 $\pm$ 0,6	21,1 $\pm$ 0,3	25,5 $\pm$ 0,1	18,4 $\pm$ 1,6	25,3 $\pm$ 0,1	21,1 $\pm$ 1,0	20,9 $\pm$ 2,6	27,0 $\pm$ 0,2	23,8 $\pm$ 1,0	26,4 $\pm$ 0,2	28,5 $\pm$ 0,9
Marais supérieur															
N° 1	20,1	21,6	24,7	23,4	24,2	24,3	25,0	24,4	27,0	24,0	26,5	20,1	10,5	22,3	24,5
N° 2	17,5	18,2	20,7	22,5	20,2	22,4	32,0	22,7	26,9	23,3	25,7	20,8	21,6	21,5	21,6
N° 3	16,4	17,6	20,8	21,5	19,2	21,1	31,2	21,7	25,4	19,5	22,8	17,7	19,2	18,7	22,2
N° 4	14,9	20,5	18,8	12,2	17,0	14,0	25,1	13,4	22,5	19,9	19,4	10,9	22,1	13,3	21,3
N° 5	13,8	3,4	18,6	2,6	16,0	8,6	25,7	6,0	7,2	8,1	5,6	2,2	5,8	2,7	8,8
Marais moyen															
N° 11	16,2	20,4	20,3	23,1	21,7	19,1	24,2	19,7	24,0	23,4	23,1	23,5	13,1	20,2	25,3
N° 12	18,8	21,9	24,5	23,8	23,6	19,9	24,7	19,0	24,4	21,4	13,0	26,2	19,5	23,3	27,5
N° 13	17,0	20,6	22,9	24,3	24,7	20,3	25,9	20,8	25,4	20,9	27,6	25,4	20,0	24,5	28,3
N° 14	15,2	18,0	18,8	23,3	18,0	20,0	25,6	19,1	25,3	18,3	12,4	23,5	18,0	20,4	29,7
N° 15	15,5	14,7	19,3	23,6	20,4	20,9	26,5	19,1	25,6	20,0	27,3	24,3	18,8	24,6	28,0
Marais inférieur															
N° 21	21,8	22,8	26,0	24,7	24,9	20,7	25,4	20,2	25,2	21,3	23,7	27,2	25,9	25,9	27,6
N° 22	16,9	19,4	21,0	9,2	21,9	20,2	25,1	12,3	25,5	19,7	29,3	27,1	21,2	26,5	27,5
N° 23	21,8	22,7	24,8	24,4	24,9	21,7	25,6	20,3	25,2	22,1	14,0	26,2	21,6	25,9	26,5
N° 24	17,5	22,5	24,9	24,3	24,0	21,3	25,7	19,1	25,4	18,3	19,7	27,7	24,8	26,5	29,8
N° 25	20,4	22,6	22,4	24,3	25,4	21,6	25,5	20,3	25,0	24,1	17,6	26,8	25,3	27,0	31,3

**Annexe 3** Températures (°C) moyennes ( $\pm$  SE) de l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.

Zone littorale	08-05-07	08-05-21	08-06-04	08-06-18	08-07-02	08-07-16	08-07-30	08-08-13	08-08-27	08-09-10	08-09-24	08-10-09	08-10-22	08-11-05	08-11-19
Marais supérieur	14.4 $\pm$ 1.3	16.2 $\pm$ 0.7	9.6 $\pm$ 0.4	14.8 $\pm$ 0.5	18.1 $\pm$ 0.5	20.5 $\pm$ 0.2	19.9 $\pm$ 0.2	18.4 $\pm$ 0.3	18.0 $\pm$ 0.2	10.2 $\pm$ 0.2	7.6 $\pm$ 1.3	7.6 $\pm$ 0.2	0.1 $\pm$ 0.3	8.3 $\pm$ 0.2	-0.3 $\pm$ 0.4
Marais moyen	17.4 $\pm$ 0.4	16.3 $\pm$ 0.6	12.8 $\pm$ 0.5	13.0 $\pm$ 0.4	20.4 $\pm$ 0.7	21.4 $\pm$ 0.5	20.0 $\pm$ 0.3	18.8 $\pm$ 0.2	15.1 $\pm$ 0.2	11.3 $\pm$ 0.7	6.3 $\pm$ 0.4	7.3 $\pm$ 0.2	0.0 $\pm$ 0.1	8.5 $\pm$ 0.3	-1.0 $\pm$ 0.2
Marais inférieur	11.9 $\pm$ 1.3	11.9 $\pm$ 0.8	14.9 $\pm$ 0.9	12.2 $\pm$ 0.3	22.0 $\pm$ 0.7	22.7 $\pm$ 0.4	20.8 $\pm$ 0.5	18.7 $\pm$ 0.3	14.2 $\pm$ 0.2	12.0 $\pm$ 0.6	7.7 $\pm$ 0.4	7.1 $\pm$ 0.1	0.6 $\pm$ 0.2	9.2 $\pm$ 0.3	-1.7 $\pm$ 0.1
Marais supérieur															
N° 1	18.3	16.8	11.0	14.5	19.8	20.8	19.4	19.0	17.9	11.0	6.9	7.7	-0.7	8.3	-0.8
N° 2	14.0	15.9	8.9	14.7	17.9	20.2	20.7	18.3	18.5	10.0	7.6	8.1	-0.1	7.9	-0.9
N° 3	14.0	15.6	9.6	14.2	18.1	20.3	20.0	18.1	17.9	10.4	7.0	7.9	0.2	7.6	-0.6
N° 4	10.0	14.1	9.5	16.5	16.8	20.1	19.5	19.2	17.3	10.3	12.2	7.7	1.0	8.7	1.1
N° 5	15.6	18.4	9.2	13.9	17.8	20.9	19.8	17.6	18.3	9.5	4.5	6.7	0.1	8.8	-0.3
Marais moyen															
N° 11	16.7	17.1	12.0	12.2	18.6	20.3	20.0	19.2	15.7	11.6	5.8	7.1	-0.1	8.2	-1.0
N° 12	17.4	14.6	11.6	12.1	18.8	20.1	19.0	18.4	15.2	10.6	7.6	7.9	0.4	8.0	-1.2
N° 13	18.9	15.2	12.9	13.2	20.6	22.6	21.0	19.1	15.6	10.5	6.1	7.7	0.0	9.4	-0.3
N° 14	16.9	17.5	13.6	14.0	21.8	22.1	20.0	18.6	14.5	9.8	6.3	6.8	-0.1	9.2	-1.3
N° 15	16.9	17.3	14.0	13.7	22.2	22.1	20.2	18.9	14.7	13.9	5.5	6.9	-0.1	7.6	-1.0
Marais inférieur															
N° 21	9.5	10.3	12.4	11.0	19.5	21.3	19.2	17.8	13.8	10.9	7.3	7.2	0.3	8.4	-1.4
N° 22	14.8	14.6	17.4	13.0	23.1	23.2	21.1	19.3	15.0	12.4	7.2	7.2	0.0	9.8	-1.8
N° 23	10.2	11.1	14.8	11.9	22.6	22.7	20.9	18.4	13.8	12.0	8.0	7.2	0.5	9.6	-1.6
N° 24	15.5	12.9	13.9	12.6	21.2	22.2	20.3	18.6	14.5	10.9	6.9	6.9	0.8	8.5	-1.9
N° 25	9.4	10.5	16.2	12.5	23.5	23.9	22.4	19.3	13.8	13.9	9.2	7.2	1.2	9.8	-1.8

**Annexe 4** Concentrations moyennes ( $\pm$  SE) d'oxygène dissout ( $\text{mg L}^{-1}$ ) dans l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.

Zone littorale	08-05-07	08-05-21	08-06-04	08-06-18	08-07-02	08-07-16	08-07-30	08-08-13	08-08-27	08-09-10	08-09-24	08-10-09	08-10-22	08-11-05
Marais supérieur	9,1 $\pm$ 1,1	5,9 $\pm$ 1,3	6,9 $\pm$ 0,3	4,9 $\pm$ 1,5	4,5 $\pm$ 0,5	4,9 $\pm$ 0,7	3,2 $\pm$ 1,3	4,1 $\pm$ 1,2	8,5 $\pm$ 1,1	5,7 $\pm$ 1,1	3,5 $\pm$ 0,7	4,9 $\pm$ 1,4	12,0 $\pm$ 0,3	8,8 $\pm$ 0,5
Marais moyen	10,3 $\pm$ 0,1	9,2 $\pm$ 0,9	8,0 $\pm$ 0,4	6,0 $\pm$ 0,4	6,1 $\pm$ 1,0	3,7 $\pm$ 1,1	2,7 $\pm$ 1,0	0,5 $\pm$ 0,3	1,4 $\pm$ 0,5	0,9 $\pm$ 0,6	0,9 $\pm$ 0,1	1,4 $\pm$ 0,4	5,5 $\pm$ 2,3	3,4 $\pm$ 1,2
Marais inférieur	11,5 $\pm$ 0,6	10,6 $\pm$ 0,7	9,5 $\pm$ 1,1	8,9 $\pm$ 1,0	9,5 $\pm$ 0,8	9,4 $\pm$ 0,9	7,3 $\pm$ 1,1	7,3 $\pm$ 0,7	5,5 $\pm$ 1,0	5,9 $\pm$ 1,6	7,6 $\pm$ 1,3	5,4 $\pm$ 1,3	11,4 $\pm$ 2,5	8,0 $\pm$ 1,5
Marais supérieur														
N <sup>o</sup> 1	11,8	9,5	7,9	3,8	6,5	6,9	5,8	0,6	6,5	6,8	2,8	5,2	x	8,8
N <sup>o</sup> 2	10,9	5,9	7,1	5,1	4,4	4,6	6,7	5,6	11,5	1,3	3,6	0,9	x	7,3
N <sup>o</sup> 3	9,6	4,8	6,5	9,8	4,7	4,5	2,7	4,2	9,1	6,8	2,6	2,5	11,8	8,9
N <sup>o</sup> 4	5,6	1,9	6,7	0,3	3,5	2,8	0,2	2,7	9,7	6,0	6,0	8,1	11,6	8,6
N <sup>o</sup> 5	7,5	7,2	6,5	5,7	3,5	5,6	0,5	7,3	5,5	7,5	2,3	7,5	12,7	10,5
Marais moyen														
N <sup>o</sup> 11	9,9	6,5	6,8	7,0	2,9	0,5	0,2	0,2	1,5	0,3	1,0	0,6	1,0	0,8
N <sup>o</sup> 12	10,1	12,1	8,9	6,3	5,7	1,9	0,4	0,2	0,4	0,3	0,8	1,1	10,2	4,5
N <sup>o</sup> 13	10,7	8,0	7,3	5,2	5,8	3,9	3,4	0,4	0,3	3,2	0,5	0,9	11,9	7,1
N <sup>o</sup> 14	10,6	9,9	8,0	6,3	7,2	5,7	3,8	0,1	1,9	0,5	0,9	1,9	2,7	0,8
N <sup>o</sup> 15	10,3	9,6	8,8	5,1	8,6	6,5	5,6	1,6	2,9	0,4	1,4	2,7	1,9	3,7
Marais inférieur														
N <sup>o</sup> 21	13,6	12,7	13,2	10,7	11,5	10,5	8,9	7,0	5,9	9,6	9,0	6,6	14,5	9,9
N <sup>o</sup> 22	11,3	8,6	7,9	6,9	7,6	7,8	5,6	9,1	4,4	2,6	5,0	3,0	11,7	2,2
N <sup>o</sup> 23	11,3	10,7	10,2	10,3	10,9	11,9	10,0	7,7	7,1	8,5	10,5	7,8	15,5	10,9
N <sup>o</sup> 24	11,2	10,0	6,9	6,2	7,8	6,9	3,8	4,6	2,2	1,6	4,0	1,5	1,7	7,9
N <sup>o</sup> 25	10,2	10,8	9,2	10,2	9,6	9,7	8,4	7,9	7,8	7,2	9,4	7,9	13,4	9,3

**Annexe 5 Valeurs moyennes ( $\pm$  SE) du pH dans les marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.**

Zone littorale	08-05-07	08-05-21	08-06-04	08-06-18	08-07-02	08-07-16	08-07-30	08-08-13	08-08-27	08-09-10	08-09-24	08-10-09	08-10-22	08-11-05	08-11-19
Marais supérieur	5.9 $\pm$ 1.0	7.7 $\pm$ 0.2	7.3 $\pm$ 0.1	7.8 $\pm$ 0.3	6.8 $\pm$ 0.1	7.4 $\pm$ 0.2	7.5 $\pm$ 0.3	7.3 $\pm$ 0.3	8.0 $\pm$ 0.3	7.0 $\pm$ 0.1	6.8 $\pm$ 0.1	7.1 $\pm$ 0.1	7.7 $\pm$ 0.1	7.6 $\pm$ 0.1	7.2 $\pm$ 0.2
Marais moyen	7.3 $\pm$ 0.1	8.3 $\pm$ 0.2	7.9 $\pm$ 0.1	7.7 $\pm$ 0.1	7.1 $\pm$ 0.2	6.9 $\pm$ 0.0	7.0 $\pm$ 0.1	6.7 $\pm$ 0.0	7.2 $\pm$ 0.0	6.8 $\pm$ 0.1	6.6 $\pm$ 0.0	7.2 $\pm$ 0.1	7.3 $\pm$ 0.2	7.2 $\pm$ 0.1	7.2 $\pm$ 0.1
Marais inférieur	7.9 $\pm$ 0.1	8.5 $\pm$ 0.1	8.4 $\pm$ 0.2	8.4 $\pm$ 0.1	7.8 $\pm$ 0.1	7.8 $\pm$ 0.1	7.7 $\pm$ 0.2	7.5 $\pm$ 0.1	7.5 $\pm$ 0.1	7.6 $\pm$ 0.1	7.8 $\pm$ 0.2	7.5 $\pm$ 0.2	7.9 $\pm$ 0.2	7.8 $\pm$ 0.1	7.7 $\pm$ 0.0
Marais supérieur															
N° 1	7.4	8.3	7.7	7.6	6.9	7.8	7.6	6.9	7.6	7.0	6.8	7.2	7.6	7.6	7.3
N° 2	7.1	7.9	7.5	8.8	7.1	7.9	8.5	8.3	8.8	7.3	7.1	7.2	7.8	7.7	7.7
N° 3		7.5	7.3	8.2	7.0	7.5	7.6	7.2	8.1	6.8	6.7	6.9	7.5	7.6	7.4
N° 4	6.4	7.4	7.3	7.3	6.6	6.9	6.7	7.1	8.3	7.0	6.8	7.2	7.6	7.4	6.8
N° 5	6.7	7.6	7.0	7.3	6.6	7.1	7.2	7.0	7.4	6.9	6.5	6.9	8.0	7.4	7.0
Marais moyen															
N° 11	7.0	7.7	7.6	7.8	6.6	6.9	6.9	6.6	7.2	6.7	6.6	7.3	6.9	6.8	7.0
N° 12	7.5	8.6	8.3	7.7	6.8	6.9	6.9	6.7	7.1	6.7	6.6	7.0	7.5	7.3	7.4
N° 13	7.4	8.1	8.1	7.7	7.2	7.1	7.2	6.7	7.1	7.0	6.7	7.1	7.8	7.5	7.3
N° 14	7.2	8.7	7.8	7.5	7.6	7.0	6.9	6.6	7.2	6.7	6.6	7.3	7.1	7.2	7.1
N° 15	7.4	8.5	7.9	7.6	7.3	6.9	7.1	6.8	7.2	7.0	6.5	7.2	7.3	7.1	7.1
Marais inférieur															
N° 21	8.1	8.8	8.9	8.7	8.0	7.9	7.9	7.5	7.5	7.7	8.1	7.6	8.3	8.0	7.7
N° 22	7.8	8.4	8.3	8.1	7.4	7.5	7.3	7.2	7.3	7.4	7.7	7.1	7.3	7.3	7.7
N° 23	7.8	8.6	8.6	8.7	8.1	8.1	8.0	7.8	7.7	7.8	8.0	7.6	8.3	8.0	7.8
N° 24	8.1	8.5	8.0	8.0	7.5	7.4	7.3	7.4	7.2	7.1	6.9	7.1	7.6	7.8	7.6
N° 25	7.5	8.4	8.4	8.5	7.9	8.0	7.9	7.8	7.8	7.8	8.2	7.8	8.2	8.0	7.7

**Annexe 6** Concentrations moyennes ( $\pm$  SE) de nitrites + nitrates ( $\mu$ M) dans les marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.

Zone littorale	08-05-07	08-05-21	08-06-04	08-06-18	08-07-02	08-07-16	08-07-30	08-08-14	08-08-27	08-09-10	08-09-24	08-10-09	08-10-22	08-11-05	08-11-19
Marais supérieur	1,74 $\pm$ 0,26	0,49 $\pm$ 0,30	0,89 $\pm$ 0,06	0,35 $\pm$ 0,07	0,46 $\pm$ 0,06	0,38 $\pm$ 0,09	1,07 $\pm$ 0,34	0,28 $\pm$ 0,03	0,47 $\pm$ 0,15	0,85 $\pm$ 0,16	0,39 $\pm$ 0,06	0,88 $\pm$ 0,20	0,69 $\pm$ 0,08	0,51 $\pm$ 0,05	1,26 $\pm$ 0,41
Marais moyen	0,75 $\pm$ 0,15	0,60 $\pm$ 0,11	0,40 $\pm$ 0,10	0,44 $\pm$ 0,15	0,34 $\pm$ 0,06	0,34 $\pm$ 0,04	0,51 $\pm$ 0,13	0,42 $\pm$ 0,06	0,32 $\pm$ 0,04	0,60 $\pm$ 0,17	0,36 $\pm$ 0,03	0,42 $\pm$ 0,08	0,45 $\pm$ 0,03	0,43 $\pm$ 0,09	5,73 $\pm$ 3,05
Marais inférieur	3,43 $\pm$ 0,96	3,25 $\pm$ 1,00	1,92 $\pm$ 0,66	2,39 $\pm$ 0,81	1,60 $\pm$ 0,53	1,77 $\pm$ 0,62	1,70 $\pm$ 0,57	1,04 $\pm$ 0,30	1,51 $\pm$ 0,50	0,87 $\pm$ 0,26	1,11 $\pm$ 0,36	1,04 $\pm$ 0,19	1,32 $\pm$ 0,50	2,15 $\pm$ 0,63	5,67 $\pm$ 0,67
Marais supérieur															
N° 1	2,21	0,58	0,80	0,19	0,33	0,44	1,48	0,35	0,55	0,46	0,38	1,22	0,70	0,48	2,06
N° 2	2,24	-0,22	0,99	0,27	0,38	0,24	0,30	0,26	0,25	1,05	0,54	1,41	0,71	0,54	0,80
N° 3	2,05	0,14	0,88	0,55	0,37	0,29	0,29	0,25	0,29	0,91	0,25	0,29	0,57	0,38	0,31
N° 4	1,01	1,54	0,72	0,50	0,59	0,22	2,03	0,20	0,23	0,53	0,29	0,74	0,52	0,47	2,42
N° 5	1,22	0,39	1,07	0,24	0,63	0,73	1,25	0,32	1,05	1,33	0,48	0,73	0,97	0,68	0,71
Marais moyen															
N° 11	0,86	0,89	0,66	0,57	0,45	0,45	0,91	0,53	0,43	0,39	0,25	0,24	0,54	0,28	2,19
N° 12	1,21	0,70	0,57	0,97	0,49	0,27	0,72	0,37	0,31	0,39	0,34	0,70	0,49	0,35	3,78
N° 13	0,75	0,63	0,45	0,18	0,37	0,40	0,41	0,41	0,34	0,25	0,47	0,45	0,45	0,31	3,00
N° 14	0,34	0,52	0,16	0,14	0,19	0,27	0,27	0,58	0,21	0,75	0,37	0,25	0,43	0,46	1,81
N° 15	0,57	0,24	0,17	0,34	0,19	0,30	0,26	0,22	0,28	1,20	0,39	0,47	0,33	0,77	17,85
Marais inférieur															
N° 21	4,55	4,37	2,07	3,14	2,31	2,41	1,97	1,21	2,18	0,87	1,25	1,28	1,22	2,42	5,82
N° 22	1,11	0,60	0,38	0,63	0,48	0,46	0,45	0,32	0,37	0,38	0,21	0,39	0,52	0,45	5,51
N° 23	4,37	3,53	1,90	3,15	1,87	2,17	1,89	1,71	1,64	0,92	1,27	1,45	0,56	1,40	6,35
N° 24	1,22	1,56	0,98	0,42	0,29	0,27	0,60	0,32	0,41	0,36	0,51	0,88	1,08	2,24	3,31
N° 25	5,88	6,21	4,27	4,60	3,07	3,54	3,60	1,63	2,92	1,80	2,31	1,22	3,23	4,25	7,35

**Annexe 7 Concentrations moyennes ( $\pm$  SE) de phosphate ( $\mu$ M) dans les marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.**

Zone littorale	08-05-07	08-05-21	08-06-04	08-06-18	08-07-02	08-07-16	08-07-30	08-08-14	08-08-27	08-09-10	08-09-24	08-10-09	08-10-22	08-11-05	08-11-19
Marais supérieur	0.16 $\pm$ 0,01	0,33 $\pm$ 0,08	0,30 $\pm$ 0,04	0,66 $\pm$ 0,38	0,37 $\pm$ 0,08	0,28 $\pm$ 0,06	0,72 $\pm$ 0,19	1,71 $\pm$ 0,82	2,28 $\pm$ 0,94	0,22 $\pm$ 0,02	0,17 $\pm$ 0,02	0,25 $\pm$ 0,04	0,16 $\pm$ 0,02	0,16 $\pm$ 0,04	0,27 $\pm$ 0,06
Marais moyen	1,02 $\pm$ 0,23	1,55 $\pm$ 0,35	0,49 $\pm$ 0,11	0,61 $\pm$ 0,19	0,64 $\pm$ 0,21	0,68 $\pm$ 0,10	1,17 $\pm$ 0,18	4,02 $\pm$ 0,98	1,48 $\pm$ 0,28	6,79 $\pm$ 2,25	0,90 $\pm$ 0,34	0,86 $\pm$ 0,24	1,26 $\pm$ 0,52	1,38 $\pm$ 0,46	1,14 $\pm$ 0,16
Marais inférieur	0,45 $\pm$ 0,07	0,78 $\pm$ 0,16	0,60 $\pm$ 0,08	0,47 $\pm$ 0,07	0,57 $\pm$ 0,08	0,58 $\pm$ 0,08	0,80 $\pm$ 0,06	0,63 $\pm$ 0,10	0,81 $\pm$ 0,15	0,63 $\pm$ 0,14	0,62 $\pm$ 0,12	0,65 $\pm$ 0,10	0,54 $\pm$ 0,12	0,48 $\pm$ 0,09	0,67 $\pm$ 0,07
Marais supérieur															
N° 1	0,16	0,26	0,17	0,11	0,18	0,13	0,35	0,24	0,19	0,19	0,13	0,21	0,24	0,15	0,32
N° 2	0,16	0,30	0,38	0,12	0,30	0,22	0,63	0,50	1,64	0,29	0,15	0,20	0,15	0,13	0,22
N° 3	0,18	0,15	0,29	0,72	0,46	0,20	0,73	3,51	5,10	0,27	0,17	0,20	0,14	0,11	0,19
N° 4	0,13	0,64	0,28	2,10	0,61	0,46	0,43	3,89	3,80	0,16	0,15	0,39	0,15	0,31	0,48
N° 5	0,20	0,30	0,37	0,25	0,29	0,38	1,44	0,39	0,66	0,21	0,24	0,24	0,12	0,13	0,16
Marais moyen															
N° 11	1,75	2,65	0,78	1,29	1,44	0,94	1,90	7,46	2,56	7,75	0,66	0,71	3,10	2,55	0,96
N° 12	1,30	0,99	0,38	0,40	0,47	0,41	0,94	3,30	1,04	2,34	0,35	0,42	0,47	0,42	0,68
N° 13	0,93	2,04	0,74	0,76	0,68	0,90	1,02	4,78	1,18	1,53	0,45	0,55	0,33	0,40	1,52
N° 14	0,73	0,70	0,26	0,19	0,30	0,62	0,90	2,58	1,19	13,89	2,21	1,77	1,75	2,33	1,45
N° 15	0,41	1,39	0,28	0,43	0,31	0,55	1,11	1,99	1,45	8,45	0,83	0,85	0,67	1,18	1,10
Marais inférieur															
N° 21	0,39	0,57	0,57	0,52	0,56	0,70	0,77	0,49	0,79	0,47	0,66	0,66	0,58	0,48	0,68
N° 22	0,36	0,61	0,34	0,26	0,46	0,48	0,66	0,53	0,35	0,33	0,28	0,43	0,31	0,31	0,62
N° 23	0,48	0,60	0,54	0,52	0,63	0,60	0,71	0,67	0,67	0,51	0,62	0,64	0,42	0,55	0,69
N° 24	0,73	1,40	0,70	0,36	0,38	0,35	0,91	0,48	1,25	0,65	0,56	0,50	0,38	0,28	0,46
N° 25	0,32	0,71	0,84	0,69	0,83	0,78	0,97	1,01	1,01	1,17	1,00	1,02	0,98	0,78	0,89

**Annexe 8 Concentrations moyennes ( $\pm$  SE) de silicates ( $\mu\text{M}$ ) dans les marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.**

Zone littorale	08-05-07	08-05-21	08-06-04	08-06-18	08-07-02	08-07-16	08-07-30	08-08-14	08-08-27	08-09-10	08-09-24	08-10-09	08-10-22	08-11-05	08-11-19
Marais supérieur	27,4 $\pm$ 1,1	19,6 $\pm$ 3,1	33,9 $\pm$ 2,6	20,7 $\pm$ 4,0	36,2 $\pm$ 3,2	20,8 $\pm$ 6,1	45,7 $\pm$ 8,4	31,9 $\pm$ 6,1	26,9 $\pm$ 10,6	38,1 $\pm$ 4,6	13,2 $\pm$ 1,4	21,5 $\pm$ 4,2	22,8 $\pm$ 3,6	18,0 $\pm$ 5,0	34,1 $\pm$ 3,4
Marais moyen	28,4 $\pm$ 0,9	16,8 $\pm$ 5,8	18,0 $\pm$ 2,6	20,9 $\pm$ 4,2	23,0 $\pm$ 4,8	20,1 $\pm$ 2,5	32,2 $\pm$ 3,6	38,2 $\pm$ 3,2	42,1 $\pm$ 3,7	50,6 $\pm$ 2,0	26,6 $\pm$ 1,0	27,1 $\pm$ 4,4	29,3 $\pm$ 4,8	35,6 $\pm$ 4,9	29,7 $\pm$ 2,5
Marais inférieur	23,1 $\pm$ 2,4	17,1 $\pm$ 2,5	14,9 $\pm$ 1,2	19,0 $\pm$ 1,9	17,1 $\pm$ 1,3	17,4 $\pm$ 2,2	20,4 $\pm$ 3,8	24,4 $\pm$ 2,6	22,2 $\pm$ 2,5	24,1 $\pm$ 4,0	15,5 $\pm$ 2,1	18,9 $\pm$ 3,0	15,8 $\pm$ 1,4	20,9 $\pm$ 2,2	26,5 $\pm$ 3,0
Marais supérieur															
N° 1	29,7	17,4	29,4	14,4	34,5	10,8	20,6	31,3	11,8	49,0	13,2	20,9	35,4	22,9	33,3
N° 2	28,9	20,2	42,2	12,5	42,4	43,7	60,1	54,0	64,6	41,1	10,6	33,2	19,2	14,7	38,0
N° 3	28,8	21,2	37,4	35,3	42,9	14,4	67,3	17,6	35,6	44,0	9,4	9,9	24,2	6,2	35,6
N° 4	26,5	29,0	28,7	22,5	25,4	12,0	35,4	32,1	14,1	33,2	16,6	28,4	13,7	34,8	41,6
N° 5	23,4	10,0	31,8	18,8	36,0	23,0	45,1	24,4	8,5	23,0	16,1	15,0	21,6	11,2	21,7
Marais moyen															
N° 11	31,8	38,0	27,9	37,5	41,3	28,0	45,4	48,0	56,4	54,2	27,5	24,7	44,7	52,2	39,0
N° 12	28,4	19,2	15,3	18,6	23,2	21,8	32,5	41,8	40,8	47,8	26,6	17,9	30,1	34,1	25,4
N° 13	27,5	13,1	15,3	15,0	15,7	13,3	23,2	36,8	39,7	44,1	24,5	18,3	15,0	25,1	26,1
N° 14	27,7	6,2	13,8	15,3	16,5	20,2	30,1	29,3	37,1	52,5	29,7	39,5	31,1	39,3	27,9
N° 15	26,7	7,4	17,5	18,0	18,2	17,2	29,9	35,0	36,4	54,7	24,5	34,9	25,8	27,2	29,9
Marais inférieur															
N° 21	25,8	17,8	13,7	15,8	14,4	13,9	14,1	20,2	19,0	19,4	13,4	15,8	16,6	20,1	26,3
N° 22	23,0	10,0	13,9	25,8	21,4	25,1	35,0	32,1	26,5	34,1	20,1	25,8	12,2	27,3	37,2
N° 23	24,7	18,5	14,5	15,6	15,0	13,6	15,7	23,6	19,7	18,0	12,4	13,5	18,8	20,1	25,6
N° 24	14,0	14,3	12,7	19,9	18,3	19,3	20,6	28,1	29,6	33,3	21,0	26,6	18,8	23,1	25,1
N° 25	28,2	24,8	19,7	17,8	16,6	15,0	16,6	17,7	16,1	15,5	10,8	12,7	12,6	13,9	18,3

**Annexe 9 Concentrations moyennes ( $\pm$  SE) de carbone organique particulaire ( $\text{mg L}^{-1}$ ) de la matière organique particulaire en suspension dans l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.**

Zone littorale	08-05-07	08-05-21	08-06-04	08-06-18	08-07-02	08-07-16	08-07-30	08-08-13	08-08-27	08-09-10	08-09-24	08-10-09	08-10-22	08-11-05	08-11-19
Marais supérieur	0,99 $\pm$ 0,2	1,35 $\pm$ 0,2	0,41 $\pm$ 0,0	0,36 $\pm$ 0,0	1,73 $\pm$ 0,7	2,30 $\pm$ 0,4	4,82 $\pm$ 1,4	9,51 $\pm$ 3,1	14,48 $\pm$ 6,6	2,01 $\pm$ 0,6	1,35 $\pm$ 0,7	1,14 $\pm$ 0,4	0,33 $\pm$ 0,1	0,37 $\pm$ 0,0	0,26 $\pm$ 0,0
Marais moyen	1,19 $\pm$ 0,3	0,85 $\pm$ 0,1	0,64 $\pm$ 0,1	0,28 $\pm$ 0,0	1,38 $\pm$ 0,1	5,91 $\pm$ 1,8	2,25 $\pm$ 0,3	4,38 $\pm$ 1,7	2,02 $\pm$ 0,3	2,16 $\pm$ 0,1	1,27 $\pm$ 0,2	1,38 $\pm$ 0,2	0,76 $\pm$ 0,2	0,90 $\pm$ 0,2	2,73 $\pm$ 1,1
Marais inférieur	0,45 $\pm$ 0,1	0,43 $\pm$ 0,1	0,49 $\pm$ 0,1	0,20 $\pm$ 0,0	1,05 $\pm$ 0,4	1,57 $\pm$ 0,9	1,29 $\pm$ 0,5	1,87 $\pm$ 1,1	0,69 $\pm$ 0,2	0,81 $\pm$ 0,2	0,39 $\pm$ 0,1	0,93 $\pm$ 0,5	0,46 $\pm$ 0,1	0,41 $\pm$ 0,2	4,35 $\pm$ 2,4
Marais supérieur															
N° 1	1,33	0,88	0,50	0,39	0,90	1,58	1,04	3,27	1,44	0,87	0,57	0,49	0,23	0,33	0,38
N° 2	0,53	1,59	0,32	0,37	0,90	2,97	8,12	7,64	7,41	0,74	0,77	2,63	0,51	0,45	0,20
N° 3	1,07	1,62	0,34	0,36	1,01	3,46	7,83	19,77	35,05	3,01	0,57	1,22	0,33	0,30	0,20
N° 4	1,48	1,70	0,46	0,34	4,30	1,50	2,15	13,01	25,00	3,89	0,71	0,62	0,31	0,51	0,24
N° 5	0,52	0,96	0,43	0,33	1,54	1,99	4,98	3,88	3,50	1,52	4,14	0,73	0,25	0,28	0,29
Marais moyen															
N° 11	2,23	1,22	0,51	0,31	1,03	2,60	1,54	1,80	2,33	1,79	1,48	1,31	0,56	1,28	6,46
N° 12	0,90	0,70	0,95	0,29	1,65	3,98	1,63	2,62	2,58	2,45	1,33	1,17	0,33	0,69	0,28
N° 13	0,97	0,69	0,53	0,28	1,52	2,94	2,44	4,05	2,47	2,36	1,12	1,11	0,36	0,73	1,78
N° 14	0,94	0,87	0,71	0,26	1,26	8,46	2,34	10,87	1,46	2,20	1,65	1,99	1,59	1,26	4,05
N° 15	0,90	0,79	0,50	0,25	1,43	11,58	3,30	2,57	1,27	1,98	0,78	1,34	0,97	0,54	1,10
Marais inférieur															
N° 21	0,40	0,27	0,25	0,23	0,45	0,48	0,44	0,78	0,37	0,49	0,27	0,47	0,27	0,23	0,70
N° 22	0,59	0,75	0,84	0,22	1,63	1,17	1,04	1,43	1,08	1,15	0,77	3,09	0,83	1,08	13,07
N° 23	0,27	0,22	0,35	0,20	0,36	0,51	0,35	0,43	0,36	0,35	0,20	0,22	0,55	0,24	2,06
N° 24	0,67	0,68	0,78	0,18	2,37	5,18	2,95	6,29	1,39	1,64	0,59	0,60	0,31	0,24	0,38
N° 25	0,31	0,23	0,22	0,17	0,42	0,51	1,66	0,40	0,26	0,44	0,15	0,26	0,35	0,25	5,53



**Annexe 10 Concentrations moyennes ( $\pm$  SE) d'azote organique particulaire (mg L<sup>-1</sup>) de la matière organique particulaire en suspension dans l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.**

Zone littorale	08-05-07	08-05-21	08-06-04	08-06-18	08-07-02	08-07-16	08-07-30	08-08-13	08-08-27	08-09-10	08-09-24	08-10-09	08-10-22	08-11-05	08-11-19
Marais supérieur	0,12 $\pm$ 0,02	0,17 $\pm$ 0,03	0,07 $\pm$ 0,00	0,06 $\pm$ 0,00	0,27 $\pm$ 0,08	0,38 $\pm$ 0,07	0,87 $\pm$ 0,26	1,32 $\pm$ 0,39	2,09 $\pm$ 0,91	0,33 $\pm$ 0,11	0,19 $\pm$ 0,09	0,19 $\pm$ 0,07	0,05 $\pm$ 0,01	0,06 $\pm$ 0,01	0,04 $\pm$ 0,00
Marais moyen	0,18 $\pm$ 0,04	0,15 $\pm$ 0,02	0,11 $\pm$ 0,02	0,05 $\pm$ 0,00	0,25 $\pm$ 0,02	0,93 $\pm$ 0,22	0,40 $\pm$ 0,06	0,87 $\pm$ 0,37	0,38 $\pm$ 0,06	0,37 $\pm$ 0,03	0,22 $\pm$ 0,03	0,24 $\pm$ 0,02	0,10 $\pm$ 0,03	0,17 $\pm$ 0,03	0,34 $\pm$ 0,15
Marais inférieur	0,06 $\pm$ 0,01	0,05 $\pm$ 0,02	0,07 $\pm$ 0,02	0,04 $\pm$ 0,00	0,16 $\pm$ 0,07	0,26 $\pm$ 0,16	0,21 $\pm$ 0,09	0,32 $\pm$ 0,21	0,10 $\pm$ 0,04	0,12 $\pm$ 0,04	0,05 $\pm$ 0,01	0,11 $\pm$ 0,06	0,06 $\pm$ 0,01	0,06 $\pm$ 0,02	0,45 $\pm$ 0,25
Marais supérieur															
N° 1	0,13	0,10	0,06	0,06	0,15	0,27	0,19	0,57	0,26	0,15	0,10	0,08	0,04	0,05	0,05
N° 2	0,09	0,24	0,06	0,06	0,17	0,55	1,48	1,24	1,39	0,13	0,13	0,44	0,08	0,08	0,03
N° 3	0,19	0,24	0,06	0,06	0,18	0,58	1,43	2,70	5,05	0,48	0,09	0,20	0,06	0,05	0,03
N° 4	0,12	0,14	0,07	0,06	0,58	0,25	0,38	1,52	3,28	0,69	0,10	0,10	0,05	0,08	0,04
N° 5	0,07	0,14	0,07	0,06	0,27	0,26	0,88	0,58	0,49	0,22	0,54	0,10	0,04	0,04	0,04
Marais moyen															
N° 11	0,33	0,23	0,09	0,05	0,19	0,49	0,27	0,30	0,44	0,32	0,29	0,25	0,09	0,27	0,86
N° 12	0,17	0,13	0,17	0,05	0,31	0,71	0,29	0,52	0,54	0,43	0,26	0,23	0,05	0,14	0,04
N° 13	0,14	0,13	0,09	0,05	0,30	0,56	0,46	0,70	0,46	0,46	0,18	0,20	0,05	0,12	0,21
N° 14	0,14	0,14	0,10	0,05	0,21	1,31	0,40	2,31	0,25	0,34	0,26	0,29	0,20	0,22	0,48
N° 15	0,11	0,12	0,08	0,05	0,26	1,58	0,59	0,51	0,23	0,31	0,13	0,20	0,12	0,09	0,12
Marais inférieur															
N° 21	0,05	0,03	0,03	0,05	0,06	0,07	0,07	0,11	0,05	0,07	0,04	0,05	0,04	0,04	0,08
N° 22	0,08	0,09	0,10	0,04	0,20	0,16	0,17	0,21	0,13	0,15	0,09	0,33	0,09	0,13	1,40
N° 23	0,03	0,02	0,04	0,04	0,05	0,08	0,05	0,06	0,05	0,04	0,03	0,03	0,09	0,04	0,21
N° 24	0,09	0,09	0,13	0,04	0,41	0,90	0,52	1,14	0,24	0,25	0,07	0,08	0,05	0,04	0,05
N° 25	0,03	0,03	0,03	0,04	0,06	0,09	0,27	0,07	0,04	0,09	0,02	0,04	0,05	0,04	0,55

**Annexe 11 Ratios molaires C:N moyens ( $\pm$  SE) de la matière organique particulaire en suspension dans l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.**

Zone littorale	08-05-07	08-05-21	08-06-04	08-06-18	08-07-02	08-07-16	08-07-30	08-08-13	08-08-27	08-09-10	08-09-24	08-10-09	08-10-22	08-11-05	08-11-19
Marais supérieur	9,6 $\pm$ 1,4	9,8 $\pm$ 1,2	7,4 $\pm$ 0,5	6,9 $\pm$ 0,1	7,0 $\pm$ 0,4	7,2 $\pm$ 0,4	6,5 $\pm$ 0,1	8,0 $\pm$ 0,6	7,6 $\pm$ 0,5	7,1 $\pm$ 0,3	7,5 $\pm$ 0,5	7,3 $\pm$ 0,3	7,3 $\pm$ 0,2	7,1 $\pm$ 0,2	7,7 $\pm$ 0,3
Marais moyen	8,0 $\pm$ 0,5	6,6 $\pm$ 0,3	7,2 $\pm$ 0,3	6,3 $\pm$ 0,1	6,4 $\pm$ 0,2	7,0 $\pm$ 0,5	6,5 $\pm$ 0,1	6,2 $\pm$ 0,3	6,3 $\pm$ 0,2	6,8 $\pm$ 0,3	6,7 $\pm$ 0,3	6,8 $\pm$ 0,4	8,1 $\pm$ 0,4	6,3 $\pm$ 0,3	9,3 $\pm$ 0,5
Marais inférieur	9,8 $\pm$ 0,6	9,8 $\pm$ 0,3	9,3 $\pm$ 0,6	5,5 $\pm$ 0,1	8,3 $\pm$ 0,5	7,3 $\pm$ 0,3	7,3 $\pm$ 0,2	7,5 $\pm$ 0,3	8,0 $\pm$ 0,5	7,9 $\pm$ 0,6	9,0 $\pm$ 0,3	9,5 $\pm$ 0,5	8,4 $\pm$ 0,6	7,9 $\pm$ 0,4	10,8 $\pm$ 0,4
Marais supérieur															
N° 1	11,5	10,7	9,3	7,1	6,9	6,9	6,3	6,7	6,4	6,9	6,6	6,8	7,1	6,9	8,3
N° 2	7,3	7,8	6,5	7,0	6,3	6,3	6,4	7,2	6,2	6,4	6,8	7,0	7,1	6,9	7,2
N° 3	6,7	8,0	6,5	6,9	6,5	7,0	6,4	8,6	8,1	7,4	7,0	7,2	6,9	6,7	7,3
N° 4	14,0	14,2	7,3	6,8	8,7	7,0	6,6	9,9	8,9	6,6	8,3	7,2	7,1	7,2	7,3
N° 5	8,6	8,1	7,2	6,7	6,7	8,8	6,6	7,8	8,4	8,2	8,9	8,4	8,1	7,7	8,4
Marais moyen															
N° 11	8,0	6,2	6,7	6,6	6,4	6,2	6,5	7,0	6,2	6,5	6,0	6,1	7,1	5,6	8,8
N° 12	6,3	6,2	6,5	6,5	6,2	6,5	6,4	5,8	5,6	6,6	6,0	6,1	7,3	5,6	7,5
N° 13	8,1	6,0	6,9	6,4	5,8	6,1	6,2	6,7	6,3	6,0	7,0	6,4	8,0	6,9	9,9
N° 14	8,0	7,0	8,5	6,2	6,8	7,5	6,8	5,5	6,9	7,5	7,5	7,9	9,1	6,6	9,9
N° 15	9,5	7,7	7,2	6,1	6,5	8,5	6,6	5,9	6,6	7,3	7,1	7,7	9,2	6,7	10,4
Marais inférieur															
N° 21	10,0	9,9	9,5	5,9	8,6	7,5	7,6	8,1	8,0	7,7	8,7	10,1	8,6	7,6	10,5
N° 22	8,9	9,8	9,4	5,7	9,5	8,3	7,1	7,9	9,6	9,0	10,0	11,0	10,4	9,5	10,9
N° 23	10,2	10,4	11,0	5,6	8,9	7,6	8,1	8,2	8,1	9,3	8,2	9,5	6,9	7,3	11,7
N° 24	8,3	8,7	7,0	5,4	6,7	6,7	6,6	6,4	6,7	7,6	9,5	8,5	7,9	7,1	9,3
N° 25	11,8	10,0	9,7	5,1	8,0	6,5	7,3	7,1	7,5	5,9	8,7	8,6	8,4	8,0	11,8

**Annexe 12 Moyennes des ratios isotopiques du carbone 13 ( $\pm$  SE) de la matière organique particulaire en suspension dans l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.**

Zone littorale	08-05-07	08-05-21	08-06-04	08-06-18	08-07-02	08-07-16	08-07-30	08-08-13	08-08-27	08-09-10	08-09-24	08-10-09	08-10-22	08-11-05	08-11-19
Marais supérieur	-27,24 $\pm$ 1,64	-32,14 $\pm$ 2,72	-27,72 $\pm$ 3,79	-29,06 $\pm$ 0,01	-25,35 $\pm$ 2,45	-23,10 $\pm$ 0,79	-19,58 $\pm$ 0,46	-23,89 $\pm$ 0,31	-22,68 $\pm$ 1,43	-23,11 $\pm$ 0,97	-24,78 $\pm$ 0,63	-23,53 $\pm$ 1,26	-26,66 $\pm$ 1,62	-24,02 $\pm$ 0,81	-25,84 $\pm$ 0,97
Marais moyen	-27,99 $\pm$ 2,28	-24,95 $\pm$ 1,63	-30,91 $\pm$ 1,56	-29,13 $\pm$ 0,01	-24,93 $\pm$ 2,33	-23,38 $\pm$ 0,82	-23,24 $\pm$ 1,87	-23,31 $\pm$ 0,94	-21,32 $\pm$ 0,50	-27,23 $\pm$ 3,19	-21,44 $\pm$ 0,82	-20,88 $\pm$ 0,81	-23,77 $\pm$ 0,73	-22,44 $\pm$ 0,38	-22,38 $\pm$ 0,72
Marais inférieur	-30,22 $\pm$ 1,98	-27,76 $\pm$ 1,34	-29,22 $\pm$ 1,88	-29,21 $\pm$ 0,01	-24,86 $\pm$ 3,42	-20,06 $\pm$ 3,67	-21,00 $\pm$ 0,71	-26,29 $\pm$ 1,49	-22,70 $\pm$ 1,03	-27,28 $\pm$ 3,68	-27,04 $\pm$ 1,29	-22,23 $\pm$ 0,14	-25,06 $\pm$ 0,49	-22,85 $\pm$ 0,51	-23,45 $\pm$ 1,00
Marais supérieur															
N° 1	-31,79	-40,42	-24,07	-29,03	-23,09	-21,51	-18,53	-23,95	-18,54	-21,08	-22,57	-21,15	-21,95	-22,60	-27,86
N° 2	-25,05	-32,02	-41,90	-29,04	-24,79	-21,80	-18,85	-22,80	-21,27	-20,47	-24,37	-21,40	-28,25	-24,53	-24,67
N° 3	-23,41	-23,45	-22,57	-29,06	-21,68	-23,27	-19,29	-24,14	-23,73	-24,07	-25,20	-22,09	-23,70	-22,18	-28,44
N° 4	-30,47	-31,10	-29,05	-29,07	-22,28	-22,97	-21,05	-24,69	-22,62	-25,10	-26,33	-25,51	-29,26	-24,03	-23,56
N° 5	-25,47	-33,73	-21,03	-29,09	-34,92	-25,96	-20,18	-23,86	-27,26	-24,82	-25,44	-27,50	-30,14	-26,76	-24,64
Marais moyen															
N° 11	-26,12	-24,44	-30,19	-29,10	-32,74	-23,92	-19,31	-25,87	-20,79	-21,21	-20,43	-19,20	-21,76	-21,34	-21,09
N° 12	-21,87	-30,10	-30,18	-29,12	-27,73	-26,04	-22,25	-24,67	-20,48	-34,87	-20,55	-19,41	-24,15	-23,16	-25,16
N° 13	-35,23	-21,08	-36,64	-29,13	-22,25	-21,03	-23,63	-23,31	-21,02	-22,14	-22,13	-20,81	-26,23	-23,37	-21,53
N° 14	-26,10	-26,94	-27,06	-29,15	-20,28	-23,07	-30,16	-20,48	-21,03	-35,14	-19,76	-23,69	-23,54	-22,42	-22,35
N° 15	-30,65	-22,21	-30,47	-29,16	-21,64	-22,83	-20,85	-22,20	-23,29	-22,77	-24,33	-21,27	-23,17	-21,91	-21,78
Marais inférieur															
N° 21	-32,92	-32,13	-32,79	-29,18	-21,31	-6,14	-19,96	-28,09	-21,67	-25,89	-26,15	-22,77	-26,42	-22,62	-22,59
N° 22	-33,55	-28,12	-30,48	-29,19	-24,67	-26,62	-23,66	-28,16	-22,24	-22,26	-25,43	-22,18	-23,77	-24,70	-21,54
N° 23	-24,02	-25,91	-23,88	-29,21	-38,00	-24,69	-21,25	-22,30	-26,78	-41,80	-25,32	-22,11	-25,72	-21,71	-22,74
N° 24	-27,04	-28,46	-33,19	-29,22	-18,65	-19,52	-19,85	-23,15	-21,22	-22,82	-32,15	-21,99	-25,27	-23,02	-27,31
N° 25	-33,56	-24,21	-25,78	-29,24	-21,65	-23,34	-20,29	-29,77	-21,59	-23,63	-26,18	-22,09	-24,11	-22,22	-23,06

**Annexe 13 Moyenne des ratios isotopiques de l'azote 15 ( $\pm$  SE) de la matière organique particulaire en suspension dans l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.**

Zone littorale	08-05-07	08-05-21	08-06-04	08-06-18	08-07-02	08-07-16	08-07-30	08-08-13	08-08-27	08-09-10	08-09-24	08-10-09	08-10-22	08-11-05	08-11-19
Marais supérieur	1,47 $\pm$ 0,66	1,13 $\pm$ 0,53	2,58 $\pm$ 0,42	3,28 $\pm$ 0,03	2,84 $\pm$ 0,21	1,46 $\pm$ 0,29	1,94 $\pm$ 0,11	2,07 $\pm$ 0,42	1,50 $\pm$ 0,68	1,69 $\pm$ 0,74	0,10 $\pm$ 0,63	0,08 $\pm$ 0,31	0,17 $\pm$ 0,30	0,79 $\pm$ 0,33	0,92 $\pm$ 0,27
Marais moyen	1,45 $\pm$ 0,40	3,26 $\pm$ 0,39	4,27 $\pm$ 0,64	3,49 $\pm$ 0,03	3,98 $\pm$ 0,37	4,13 $\pm$ 0,31	2,81 $\pm$ 0,13	2,67 $\pm$ 0,36	2,56 $\pm$ 0,38	2,09 $\pm$ 0,25	2,00 $\pm$ 0,30	1,73 $\pm$ 0,28	1,98 $\pm$ 0,33	1,66 $\pm$ 0,39	2,84 $\pm$ 0,24
Marais inférieur	2,44 $\pm$ 0,54	1,62 $\pm$ 0,29	2,07 $\pm$ 1,04	3,69 $\pm$ 0,03	3,33 $\pm$ 0,66	3,44 $\pm$ 0,86	3,54 $\pm$ 0,48	2,59 $\pm$ 0,91	1,95 $\pm$ 0,18	2,58 $\pm$ 0,80	1,02 $\pm$ 0,82	2,37 $\pm$ 0,46	2,48 $\pm$ 0,25	2,62 $\pm$ 0,31	2,52 $\pm$ 0,65
Marais supérieur															
N° 1	0,84	0,71	2,49	3,20	2,39	1,57	1,61	1,60	0,03	0,76	-0,45	-0,99	-0,27	1,65	1,28
N° 2	1,79	0,23	3,00	3,24	3,36	1,06	2,13	1,96	1,05	0,11	-1,43	-0,23	0,16	-0,13	0,46
N° 3	3,81	-0,02	3,93	3,28	3,35	1,73	2,15	1,36	2,35	2,71	-0,30	0,60	1,27	0,26	1,45
N° 4	1,02	2,68	1,93	3,32	2,53	2,33	2,10	3,70	3,69	4,09	2,35	0,59	-0,43	1,37	1,34
N° 5	-0,09	2,08	1,55	3,36	2,55	0,63	1,72	1,73	0,35	0,80	0,31	0,43	0,11	0,80	0,08
Marais moyen															
N° 11	1,59	3,07	2,93	3,40	3,11	3,22	2,47	1,44	3,30	1,37	2,95	2,26	2,11	2,96	3,49
N° 12	0,38	2,06	4,66	3,44	4,04	3,68	2,58	2,85	3,39	2,28	1,37	1,82	2,23	1,25	2,22
N° 13	2,60	2,97	3,98	3,49	5,31	4,12	2,78	2,36	1,37	2,59	1,74	1,96	0,70	0,70	2,96
N° 14	1,92	4,16	3,23	3,53	3,98	4,72	3,10	3,26	2,56	2,56	2,44	1,94	2,25	1,35	3,20
N° 15	0,74	4,02	6,53	3,57	3,44	4,91	3,10	3,45	2,16	1,66	1,47	0,67	2,63	2,02	2,34
Marais inférieur															
N° 21	1,84	1,86	2,25	3,61	3,06	2,17	3,57	2,80	1,98	2,32	1,86	2,12	2,54	2,33	0,28
N° 22	1,97	2,10	-2,02	3,65	2,32	1,52	2,31	0,82	2,26	2,02	1,79	3,33	2,83	3,01	3,88
N° 23	1,26	1,85	3,28	3,69	3,35	2,98	2,82	1,65	1,90	2,51	0,64	2,54	2,97	2,96	3,56
N° 24	2,76	0,46	3,48	3,73	5,81	6,37	5,08	5,99	2,31	0,58	-1,96	0,72	1,54	1,55	1,95
N° 25	4,36	1,85	3,34	3,77	2,12	4,17	3,89	1,69	1,32	5,50	2,75	3,12	2,53	3,26	2,92

**Annexe 14** Concentrations moyennes ( $\pm$  SE) de Chlorophylle-a (Chl-a,  $\mu\text{g L}^{-1}$ ) dans les marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.

Zone littorale	08-05-07	08-05-21	08-06-04	08-06-18	08-07-02	08-07-16	08-07-30	08-08-13	08-08-27	08-09-10	08-09-24	08-10-09	08-10-22	08-11-05	08-11-19
Marais supérieur	0,7 $\pm$ 0,1	2,7 $\pm$ 0,9	0,7 $\pm$ 0,1	14,3 $\pm$ 6,4	8,3 $\pm$ 4,1	19,2 $\pm$ 6,9	36,3 $\pm$ 13,8	40,4 $\pm$ 17,3	76,2 $\pm$ 42,5	10,8 $\pm$ 6,3	6,0 $\pm$ 2,8	5,1 $\pm$ 2,8	0,8 $\pm$ 0,1	1,2 $\pm$ 0,2	0,7 $\pm$ 0,1
Marais moyen	1,0 $\pm$ 0,2	2,1 $\pm$ 0,3	1,9 $\pm$ 0,6	15,7 $\pm$ 6,9	6,9 $\pm$ 1,1	43,9 $\pm$ 13,3	17,8 $\pm$ 6,7	14,1 $\pm$ 3,7	5,9 $\pm$ 1,4	4,4 $\pm$ 0,7	3,0 $\pm$ 0,9	2,0 $\pm$ 0,2	2,3 $\pm$ 1,1	1,2 $\pm$ 0,3	8,1 $\pm$ 3,9
Marais inférieur	0,4 $\pm$ 0,1	0,7 $\pm$ 0,2	0,9 $\pm$ 0,3	3,6 $\pm$ 2,7	5,9 $\pm$ 4,6	18,3 $\pm$ 13,7	7,4 $\pm$ 5,0	11,7 $\pm$ 9,0	3,2 $\pm$ 1,7	2,2 $\pm$ 1,3	0,5 $\pm$ 0,1	1,0 $\pm$ 0,5	1,4 $\pm$ 0,7	0,6 $\pm$ 0,2	4,9 $\pm$ 3,3
Marais supérieur															
N° 1	0,6	0,8	0,6	3,7	24,1	9,9	2,2	16,1	1,7	1,0	0,7	0,6	0,3	0,5	0,6
N° 2	0,6	5,1	0,6	24,3	2,8	31,2	77,3	38,7	28,6	1,8	2,4	16,1	1,2	1,2	0,4
N° 3	1,0	3,5	0,5	5,1	1,9	40,2	54,7	107,6	229,2	11,7	3,2	4,2	0,9	1,2	0,7
N° 4	0,6	0,6	0,9	34,5	7,3	6,7	11,1	16,3	107,6	34,9	7,1	1,6	0,8	1,4	0,7
N° 5	0,6	3,7	0,9	3,9	5,2	8,0	36,4	23,3	13,7	4,8	16,4	3,1	0,9	1,7	1,2
Marais moyen															
N° 11	0,8	2,4	0,9	3,5	2,7	15,2	11,6	6,5	7,8	2,6	2,4	2,8	2,1	1,6	22,3
N° 12	1,1	2,6	2,8	20,2	7,2	33,6	5,5	9,6	9,2	6,8	2,9	1,8	0,5	0,4	0,4
N° 13	0,7	2,5	3,7	33,1	7,2	20,9	13,8	12,7	7,5	3,1	2,0	2,0	0,6	1,2	4,8
N° 14	1,6	1,6	1,4		8,3	66,0	14,6	28,0	2,5	4,7	6,3	2,0	6,3	2,1	10,0
N° 15	1,0	1,4	0,9	6,0	9,2	83,8	43,7	13,6	2,6	5,0	1,3	1,2	2,1	0,6	3,1
Marais inférieur															
N° 21	0,3	0,7	0,6	1,1	1,0	2,0	2,9	2,2	1,0	1,0	0,5	0,6	0,8	0,4	1,2
N° 22	0,5	0,7	1,2	1,6	2,8	7,2	3,5	5,7	4,2	1,5	0,6	3,1	4,3	1,4	17,9
N° 23	0,2	0,5	0,5	0,7	1,0	2,0	1,1	1,0	0,9	0,6	0,4	0,5	0,7	0,3	2,5
N° 24	0,5	1,4	1,9	14,4	24,0	72,8	27,3	47,4	9,3	7,5	1,0	0,5	0,5	0,3	0,5
N° 25	0,4	0,3	0,2	0,3	0,6	7,3	2,3	2,0	0,5	0,6	0,2	0,5	0,9	0,4	2,2

**Annexe 15 Concentrations moyennes ( $\pm$  SE) de bactéries (cellules mL<sup>-1</sup>) dans l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.**

Zone littorale	08-05-07	08-05-21	08-06-04	08-06-18	08-07-02	08-07-16	08-07-30	08-08-13
Marais supérieur	3,3E+06 $\pm$ 1,1E+05	3,3E+06 $\pm$ 1,1E+06	2,7E+06 $\pm$ 3,4E+05	6,3E+06 $\pm$ 1,9E+06	8,0E+06 $\pm$ 1,3E+06	8,2E+06 $\pm$ 1,7E+06	9,3E+06 $\pm$ 1,5E+06	1,3E+07 $\pm$ 3,1E+06
Marais moyen	5,3E+06 $\pm$ 1,0E+06	2,4E+06 $\pm$ 3,6E+05	2,5E+06 $\pm$ 4,3E+05	1,9E+06 $\pm$ 1,9E+05	3,9E+06 $\pm$ 6,1E+05	5,5E+06 $\pm$ 2,7E+05	6,3E+06 $\pm$ 6,5E+05	7,2E+06 $\pm$ 6,8E+05
Marais inférieur	1,6E+06 $\pm$ 4,4E+05	1,1E+06 $\pm$ 2,8E+05	1,4E+06 $\pm$ 4,2E+05	1,1E+06 $\pm$ 2,4E+05	1,7E+06 $\pm$ 3,9E+05	2,5E+06 $\pm$ 4,3E+05	3,5E+06 $\pm$ 6,6E+05	3,9E+06 $\pm$ 7,4E+05
Marais supérieur								
N° 1	3,4E+06 $\pm$ 1,6E+05	9,5E+05 $\pm$ 2,2E+04	1,5E+06 $\pm$ 9,8E+04	4,8E+06 $\pm$ 1,7E+05	4,0E+06 $\pm$ 6,7E+04	8,4E+06 $\pm$ 1,0E+06	6,5E+06 $\pm$ 1,6E+05	2,1E+07 $\pm$ 2,3E+05
N° 2	3,5E+06 $\pm$ 1,2E+05	7,1E+06 $\pm$ 4,4E+04	2,7E+06 $\pm$ 1,2E+05	8,6E+06 $\pm$ 5,8E+05	7,2E+06 $\pm$ 9,4E+04	9,4E+06 $\pm$ 8,2E+05	8,8E+06 $\pm$ 3,9E+05	1,5E+07 $\pm$ 7,3E+05
N° 3	2,9E+06 $\pm$ 2,1E+04	4,9E+06 $\pm$ 1,4E+05	2,9E+06 $\pm$ 6,1E+04	1,2E+07 $\pm$ 3,9E+05	8,4E+06 $\pm$ 1,2E+05	1,3E+07 $\pm$ 1,5E+06	7,9E+06 $\pm$ 2,5E+05	1,6E+07 $\pm$ 2,8E+05
N° 4	3,5E+06 $\pm$ 1,5E+05	2,1E+06 $\pm$ 2,1E+05	3,0E+06 $\pm$ 7,2E+04	4,7E+06 $\pm$ 1,3E+06	1,2E+07 $\pm$ 5,5E+05	8,4E+06 $\pm$ 4,0E+05	8,3E+06 $\pm$ 2,9E+05	7,6E+06 $\pm$ 4,0E+05
N° 5	3,2E+06 $\pm$ 1,7E+05	1,7E+06 $\pm$ 3,2E+03	3,6E+06 $\pm$ 3,1E+04	1,4E+06 $\pm$ 3,0E+04	7,9E+06 $\pm$ 1,2E+05	2,3E+06 $\pm$ 9,5E+04	1,5E+07 $\pm$ 2,1E+05	3,9E+06 $\pm$ 1,8E+05
Marais moyen								
N° 11	8,5E+06 $\pm$ 2,6E+05	3,7E+06 $\pm$ 3,0E+05	3,9E+06 $\pm$ 2,6E+05	2,3E+06 $\pm$ 3,4E+05	2,7E+06 $\pm$ 3,8E+04	5,1E+06 $\pm$ 7,0E+04	8,1E+06 $\pm$ 9,1E+04	8,6E+06 $\pm$ 8,7E+04
N° 12	7,0E+06 $\pm$ 1,5E+05	1,7E+06 $\pm$ 9,1E+04	1,3E+06 $\pm$ 1,3E+04	1,4E+06 $\pm$ 5,7E+04	2,4E+06 $\pm$ 2,1E+05	6,5E+06 $\pm$ 1,8E+05	5,0E+06 $\pm$ 1,2E+05	7,0E+06 $\pm$ 7,1E+05
N° 13	3,5E+06 $\pm$ 2,1E+05	1,7E+06 $\pm$ 2,8E+04	2,0E+06 $\pm$ 2,5E+05	1,4E+06 $\pm$ 1,2E+04	3,7E+06 $\pm$ 3,6E+05	5,4E+06 $\pm$ 3,4E+05	6,7E+06 $\pm$ 1,7E+05	8,6E+06 $\pm$ 1,3E+05
N° 14	4,1E+06 $\pm$ 1,6E+05	2,5E+06 $\pm$ 1,2E+05	2,6E+06 $\pm$ 1,0E+05	2,1E+06 $\pm$ 4,4E+04	5,2E+06 $\pm$ 2,5E+05	5,6E+06 $\pm$ 3,8E+05	4,6E+06 $\pm$ 1,3E+05	6,8E+06 $\pm$ 6,9E+04
N° 15	3,2E+06 $\pm$ 6,7E+04	2,5E+06 $\pm$ 1,2E+05	2,8E+06 $\pm$ 1,1E+05	2,1E+06 $\pm$ 7,4E+04	5,3E+06 $\pm$ 6,0E+04	5,0E+06 $\pm$ 4,6E+05	7,0E+06 $\pm$ 5,2E+05	4,9E+06 $\pm$ 2,0E+05
Marais inférieur								
N° 21	8,7E+05 $\pm$ 7,0E+04	7,7E+05 $\pm$ 1,0E+04	7,5E+05 $\pm$ 8,7E+03	8,2E+05 $\pm$ 3,6E+04	1,2E+06 $\pm$ 2,7E+04	2,1E+06 $\pm$ 7,0E+04	2,3E+06 $\pm$ 1,0E+05	2,8E+06 $\pm$ 3,0E+04
N° 22	2,8E+06 $\pm$ 7,7E+04	2,0E+06 $\pm$ 5,9E+04	2,4E+06 $\pm$ 2,5E+04	1,9E+06 $\pm$ 9,2E+04	3,1E+06 $\pm$ 1,0E+05	2,8E+06 $\pm$ 8,4E+04	5,7E+06 $\pm$ 1,8E+05	4,9E+06 $\pm$ 8,0E+04
N° 23	8,2E+05 $\pm$ 1,7E+04	5,5E+05 $\pm$ 3,6E+04	7,2E+05 $\pm$ 5,5E+03	6,9E+05 $\pm$ 1,0E+04	1,0E+06 $\pm$ 5,4E+03	1,6E+06 $\pm$ 9,3E+03	2,4E+06 $\pm$ 5,4E+04	2,3E+06 $\pm$ 7,7E+04
N° 24	2,6E+06 $\pm$ 4,5E+04	1,4E+06 $\pm$ 2,0E+05	2,4E+06 $\pm$ 1,2E+05	1,5E+06 $\pm$ 4,6E+04	2,0E+06 $\pm$ 4,5E+04	4,0E+06 $\pm$ 6,7E+04	4,1E+06 $\pm$ 1,7E+05	6,3E+06 $\pm$ 1,9E+05
N° 25	9,2E+05 $\pm$ 4,8E+04	5,8E+05 $\pm$ 1,7E+04	6,6E+05 $\pm$ 9,9E+03	7,5E+05 $\pm$ 1,5E+04	1,1E+06 $\pm$ 1,7E+04	2,0E+06 $\pm$ 1,3E+05	2,7E+06 $\pm$ 1,7E+04	3,4E+06 $\pm$ 2,7E+04

Zone littorale	08-08-27	08-09-19	08-09-24	08-10-08	08-10-22	08-11-05	08-11-19
Marais supérieur	1.1E+07 ± 2.5E+06	7.7E+06 ± 1.1E+06	5.6E+06 ± 8.7E+05	5.8E+06 ± 1.6E+06	2.6E+06 ± 4.9E+05	2.0E+06 ± 3.5E+05	8.0E+05 ± 4.7E+04
Marais moyen	8.6E+06 ± 1.4E+06	9.4E+06 ± 1.2E+06	5.7E+06 ± 1.4E+06	7.0E+06 ± 9.8E+05	1.2E+06 ± 1.1E+05	2.7E+06 ± 5.7E+05	1.2E+06 ± 1.5E+05
Marais inférieur	2.4E+06 ± 5.7E+05	2.5E+06 ± 4.4E+05	1.0E+06 ± 1.8E+05	1.3E+06 ± 2.5E+05	6.8E+05 ± 8.5E+04	8.2E+05 ± 1.4E+05	5.9E+05 ± 2.7E+04
Marais supérieur							
N° 1	1.6E+07 ± 1.5E+05	9.5E+06 ± 5.7E+05	8.9E+06 ± 1.9E+05	7.9E+06 ± 1.7E+05	2.5E+06 ± 5.4E+04	2.4E+06 ± 6.0E+04	9.1E+05 ± 2.7E+04
N° 2	6.9E+06 ± 1.7E+05	9.1E+06 ± 8.2E+04	5.5E+06 ± 4.6E+04	9.4E+06 ± 2.1E+05	4.0E+06 ± 9.6E+04	2.8E+06 ± 1.1E+05	9.1E+05 ± 7.0E+04
N° 3	1.8E+07 ± 9.2E+05	7.5E+06 ± 4.4E+05	3.9E+06 ± 1.4E+05	7.6E+06 ± 6.0E+04	2.9E+06 ± 9.4E+04	2.0E+06 ± 9.8E+04	7.6E+05 ± 2.3E+04
N° 4	1.0E+07 ± 5.9E+05	9.1E+06 ± 4.7E+05	5.1E+06 ± 1.1E+05	2.6E+06 ± 2.8E+05	2.4E+06 ± 1.3E+04	2.1E+06 ± 7.4E+04	7.7E+05 ± 5.8E+04
N° 5	4.9E+06 ± 1.5E+05	3.5E+06 ± 7.7E+04	4.8E+06 ± 6.0E+04	1.5E+06 ± 7.1E+04	9.8E+05 ± 4.0E+04	7.0E+05 ± 4.3E+04	6.7E+05 ± 3.5E+03
Marais moyen							
N° 11	1.1E+07 ± 3.5E+05	1.1E+07 ± 1.8E+06	9.3E+06 ± 1.2E+05	8.3E+06 ± 3.4E+05	1.5E+06 ± 1.8E+05	4.6E+06 ± 1.8E+05	1.4E+06 ± 2.9E+04
N° 12	1.2E+07 ± 4.6E+05	1.2E+07 ± 4.3E+05	8.3E+06 ± 2.7E+05	1.0E+07 ± 2.3E+05	1.1E+06 ± 4.6E+04	2.9E+06 ± 1.3E+05	7.5E+05 ± 7.9E+03
N° 13	9.1E+06 ± 1.9E+05	1.0E+07 ± 3.0E+05	5.5E+06 ± 1.5E+05	6.7E+06 ± 1.6E+05	8.8E+05 ± 1.0E+04	1.9E+06 ± 5.0E+03	
N° 14	5.9E+06 ± 1.2E+05	8.0E+06 ± 2.9E+05	2.5E+06 ± 2.7E+04	5.1E+06 ± 2.4E+05	1.4E+06 ± 5.6E+04	3.0E+06 ± 1.0E+05	1.4E+06 ± 1.9E+04
N° 15	5.0E+06 ± 5.2E+04	5.5E+06 ± 2.8E+06	2.7E+06 ± 1.7E+04	4.8E+06 ± 1.8E+05	1.4E+06 ± 1.1E+05	1.2E+06 ± 2.3E+04	1.1E+06 ± 1.3E+04
Marais inférieur							
N° 21	1.6E+06 ± 8.3E+04	2.2E+06 ± 3.7E+04	7.5E+05 ± 2.2E+04	1.1E+06 ± 3.9E+04	5.0E+05 ± 1.3E+04	6.7E+05 ± 1.1E+03	6.0E+05 ± 5.2E+04
N° 22	2.4E+06 ± 1.7E+04	2.6E+06 ± 9.3E+04	1.3E+06 ± 3.0E+04	1.3E+06 ± 3.7E+04	9.4E+05 ± 5.6E+04	1.3E+06 ± 4.3E+04	6.7E+05 ± 2.8E+04
N° 23	1.8E+06 ± 3.4E+04	1.8E+06 ± 5.8E+04	7.7E+05 ± 2.3E+04	7.2E+05 ± 1.4E+04	6.9E+05 ± 2.8E+04	6.9E+05 ± 3.5E+04	5.9E+05 ± 1.3E+04
N° 24	4.7E+06 ± 7.5E+04	4.1E+06 ± 3.9E+04	1.6E+06 ± 4.9E+04	2.2E+06 ± 5.9E+04	7.7E+05 ± 1.4E+04	9.1E+05 ± 3.5E+04	6.0E+05 ± 4.2E+04
N° 25	1.9E+06 ± 7.4E+04	1.7E+06 ± 2.1E+04	7.0E+05 ± 1.5E+04	9.7E+05 ± 2.5E+04	5.0E+05 ± 1.1E+04	5.3E+05 ± 1.5E+04	5.0E+05 ± 3.5E+04

**Annexe 16** Abondance moyenne ( $\pm$  SE) des cellules de type HNA (%HNA) dans l'eau des marelles en fonction de la zone littorale (marais inférieur, moyen, et supérieur), des mois de mai à novembre.

Zone littorale	08-05-07	08-05-21	08-06-04	08-06-18	08-07-02	08-07-16	08-07-30	08-08-13	08-08-27	08-09-19	08-09-24	08-10-08	08-10-22	08-11-05	08-11-19
Marais supérieur	56 $\pm$ 2	59 $\pm$ 2	71 $\pm$ 1	67 $\pm$ 3	76 $\pm$ 1	62 $\pm$ 5	79 $\pm$ 4	65 $\pm$ 2	63 $\pm$ 2	70 $\pm$ 3	69 $\pm$ 4	70 $\pm$ 5	76 $\pm$ 5	76 $\pm$ 6	54 $\pm$ 3
Marais moyen	59 $\pm$ 1	62 $\pm$ 2	67 $\pm$ 1	71 $\pm$ 2	69 $\pm$ 0	74 $\pm$ 2	79 $\pm$ 2	73 $\pm$ 3	82 $\pm$ 2	81 $\pm$ 3	81 $\pm$ 4	83 $\pm$ 3	62 $\pm$ 1	75 $\pm$ 3	68 $\pm$ 2
Marais inférieur	52 $\pm$ 1	59 $\pm$ 2	64 $\pm$ 1	66 $\pm$ 2	68 $\pm$ 1	71 $\pm$ 1	81 $\pm$ 1	82 $\pm$ 2	77 $\pm$ 2	76 $\pm$ 2	67 $\pm$ 1	71 $\pm$ 2	62 $\pm$ 1	66 $\pm$ 2	63 $\pm$ 1
Marais supérieur															
N° 1	61	57	72	68	76	58	89	64	69	75	79	83	84	85	62
N° 2	57	65	73	71	77	66	65	61	60	74	62	69	82	81	54
N° 3	54	62	72	73	77	57	73	67	61	67	64	71	79	80	49
N° 4	58	60	69	68	78	78	84	70	62	76	77	74	80	83	59
N° 5	48	52	71	54	73	49	84	62	63	61	64	54	55	52	45
Marais moyen															
N° 11	59	58	66	69	69	73	79	73	80	73	85	85	62	84	73
N° 12	61	62	68	73	67	80	81	63	89	86	91	91	63	81	64
N° 13	60	66	69	74	70	76	84	77	85	87	86	87	61	71	
N° 14	60	65	66	74	68	70	75	79	81	81	74	78	63	74	71
N° 15	54	59	68	66	70	69	75	75	75	79	71	74	60	66	65
Marais inférieur															
N° 21	54	63	66	68	71	73	82	84	73	78	66	73	59	64	62
N° 22	53	61	67	62	66	67	78	75	73	74	68	68	65	72	62
N° 23	48	54	62	64	66	69	80	81	75	77	67	65	61	64	62
N° 24	52	61	67	73	67	74	83	88	83	80	69	77	62	68	65
N° 25	51	57	62	66	69	73	82	85	79	69	65	71	62	63	62



