



Université du Québec
à Rimouski

**CAPACITÉS D'ACCLIMATATION DE LA ZOSTÈRE
MARINE (*ZOSTERA MARINA*) À DES VARIATIONS
D'INTENSITÉ LUMINEUSE**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© ROMY LEGER-DAIGLE

Juillet 2022

Composition du jury :

Michel Gosselin, président du jury, Institut des Sciences de la mer, Université du Québec à Rimouski

Christian H. Nozais, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Fanny Noisette, codirectrice de recherche, Institut des Sciences de la mer, Université du Québec à Rimouski

Mathieu Cusson, codirecteur de recherche, Université du Québec à Chicoutimi

Christiane Hudon, examinatrice externe, Université de Montréal

Dépôt initial le 28 mars 2022

Dépôt final le 10 juillet 2022

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 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.

À mon syndrome de l'imposteur,

Vois un peu ce dont je suis capable.

REMERCIEMENTS

Au moment où j'hésitais encore à me lancer dans une maîtrise, on m'a dit à plusieurs reprises que « la maîtrise, ça a été le plus beau moment de mon parcours académique ». Je peux affirmer que mon expérience ne fait pas exception à ces témoignages. Avec du recul, j'ai l'impression que ma maîtrise s'est faite toute seule et dans le temps de le dire. Je peux aisément attribuer ceci aux personnes de qui je me suis entourée durant ces trois dernières années.

Je tiens tout d'abord à remercier mes superviseur.e.s, Christian, Fanny et Mathieu, ainsi que Simon Bélanger, pour leur soutien, leurs encouragements et leur accessibilité. Mathieu, tu n'as jamais raté une occasion de me féliciter pour mon travail et mes efforts et je t'en suis reconnaissante. Simon, merci de m'avoir fait confiance avec ce projet dans lequel tu m'as pratiquement donné carte blanche. Merci aussi pour tes *crash course* sur l'optique ! Fanny et Christian... Je ne sais même pas par où commencer. J'ai tellement eu de fun à travailler avec vous. Dès le départ, vous m'avez placée sur un pied d'égalité et traité comme une collègue et même comme une amie. J'ai le cœur gros à l'idée de terminer ma maîtrise, mais je me console en me rappelant que nous ne serons jamais bien loin les uns des autres. J'ai déjà hâte de plonger à nouveau, de rigoler et d'apprendre de vous comme j'ai déjà tellement appris.

J'aimerais aussi remercier mes parents, Rachel et Gérard, mon frère, Éloi, et Émile, my love. Un beau merci aussi à Mémoule, ma copie non conforme, et à Mayda, ma maman n°2. Même à distance, vous avez su m'encourager en me rappelant votre émerveillement pour mon travail de recherche et me redonner du courage dans les moments les plus lents de cette pandémie. Vous m'inspirez tous et toutes au quotidien.

Je remercie ensuite les copains/copines, sans qui le temps est long longtemps : Jérôme, Xav et Abi, ma découverte de l'année Mme Roy, Raph, Brigitte, Niche et les brun.e.s de mon

cœur. Merci aussi à mes camarades du labo de Fanny pour la belle ambiance de lab et pour leurs commentaires sur mon article.

Je tiens finalement à remercier Michel Gosselin et Christiane Hudon pour avoir accepté de faire partie du jury de ce mémoire, ainsi que Jan de Vries, Jessica Pazzaglia, Zhijian Jiang et Yan Xiang Ow pour avoir contribué à améliorer considérablement mon tout premier article scientifique dans le cadre du processus de revue par les pairs auprès de la revue *Frontier in Plant Science*.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise ne comporte qu'un seul chapitre, prenant la forme d'un article scientifique rédigé en anglais. Cet article, intitulé « *Photoacclimation and Light Thresholds for Cold Temperate Seagrasses* », a été publié dans la revue *Frontiers in Plant Science* en février 2022 (doi : 10.3389/fpls.2022.805065). Cet article traite des capacités de réponse à court terme et de photoacclimatation de la zostère marine (*Zostera marina*) à une atténuation de l'intensité lumineuse. Ces résultats ont également été partagés lors d'une conférence donnée dans le cadre de réunion scientifique de Québec Océan en février 2021. Cette présentation m'aura valu le prix du public.

Ce projet de recherche avait une double approche méthodologique. Un second volet ciblait les processus de photoacclimatation aux échelles du plant à l'herbier. Un suivi mensuel a ainsi été réalisé de mai à octobre 2020 en différents sites de l'herbier de Rimouski. Ces données ne sont pas présentées dans ce mémoire, mais feront éventuellement l'objet d'un second article scientifique. Le projet a été présenté une première fois à la Réunion Scientifique Annuelle de Québec Océan en mars 2020 avec une affiche intitulée « *Réponse des capacités photosynthétiques de la zostère (Zostera marina) à différentes conditions lumineuses* ». Cette affiche m'aura valu un prix de présentation par affiche. Les résultats préliminaires de l'échantillonnage mensuel de l'herbier de Rimouski ont été présentés aux réunions annuelles du Centre de la Science de la Biodiversité du Québec (CSBQ) et d'ArcticNet en décembre 2020 avec une affiche virtuelle intitulée « *Summertime dynamics of eelgrass (Zostera marina) from meadow-scale to tissue-scale in the St-Lawrence Estuary* »

Les deux affiches peuvent être consultées aux liens suivants, respectivement :

https://www.researchgate.net/publication/359270616_Reponse_des_capacites_photosynthetiques_de_la_zostere_Zostera_marina_a_différentes_conditions_lumineuses

https://www.researchgate.net/publication/359092763_Summertime_dynamics_of_eelgrass_Zostera_marina_from_meadow-scale_to_tissue-scale_in_the_St-Lawrence_Estuary.

Ce projet de maîtrise m'aura valu deux bourses de la FUQAR en 2021, soit la bourse Estelle-Laberge et celle du corps professoral et des employé.e.s de soutien de l'ISMER.

Les données expérimentales sont disponibles sur la plateforme d'archivage et de partage de données Pangaea (DOI : [10.1594/PANGAEA.943540](https://doi.org/10.1594/PANGAEA.943540)). Les données de terrain le seront après la publication du second article scientifique.

Mon implication dans le projet WISE-Man et dans le projet connexe Algae-WISE m'aura permis de contribuer à d'autres études. Je participe actuellement en tant que deuxième auteure à la rédaction d'un article sur les forêts de laminaires de l'île d'Anticosti, aux côtés de Stéphanie Roy, Raphaël Mabit, Ladd Johnson, Christian Nozais et Fanny Noisette. Cet article, intitulé « *Nouveaux regards sur les forêts de laminaires de l'île d'Anticosti* », sera soumis à la revue *Le Naturaliste Canadien* en 2022. J'ai également contribué à des présentations données en congrès scientifiques, notamment une présentation donnée par Fanny Noisette dans le cadre des Journées Nordiques de l'Institut Nordique du Québec en novembre 2020, intitulée « *Rôle of environmental fluctuations in the ecological status of boreal and subarctic eelgrass meadows* ».

RÉSUMÉ

La qualité des eaux côtières et, par le fait même, leurs conditions lumineuses se sont grandement détériorées depuis l'ère préindustrielle. Cette diminution de l'intensité lumineuse dans l'eau, appelée à s'aggraver dans le futur, nuit aux producteurs primaires aquatiques en limitant la photosynthèse. L'ampleur de cet effet dépend de la capacité d'acclimatation de ces organismes à une atténuation de la lumière dans l'eau. Les phanérogames marines de milieu tempéré, bien qu'elles soient adaptées à des environnements lumineux variables, peuvent avoir une tolérance variable pour les faibles intensités lumineuses. Dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent, très peu d'attention a été portée à ce jour sur les réponses à l'environnement lumineux et les besoins en lumière de la phanérogame principale, la zostère marine (*Zostera marina*). La présente étude se penche ainsi sur la capacité et les stratégies de photoacclimatation de *Z. marina* afin de combler le manque d'informations sur le sujet et d'optimiser les mesures de conservation des herbiers de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Des plants de zostère de l'herbier de Rimouski furent exposés à sept traitements d'intensité lumineuse, entre 6 et 860 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Les réponses rapides à un changement des conditions lumineuses furent évaluées après cinq jours d'exposition en mesurant l'efficacité et la capacité photosynthétique des plants par fluorimétrie PAM (*Pulse Amplitude Modulated*). La photoacclimatation fut étudiée après 25 jours en mesurant à nouveau les réponses photosynthétiques, en plus des réponses physiologiques (pigments, absorptance et production primaire). Les résultats de cette étude ont révélé trois seuils d'intensité lumineuse dans la réponse de la zostère à la lumière. Ces seuils se situent à 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, l'intensité lumineuse minimale requise pour saturer la chaîne de transport des électrons, à 74 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, l'intensité minimale que la photoacclimatation peut compenser, et à 13,7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, l'intensité critique pour la survie des plants (MQR, *Minimum Quantum Requirement*). Un échantillonnage mensuel réalisé dans l'herbier de Rimouski de mai à octobre 2020 permettra éventuellement de compléter les résultats de cette étude en caractérisant les réponses de la zostère aux conditions lumineuses, cette fois à l'échelle de l'herbier, en plus de situer les conditions lumineuses naturelles de l'herbier par rapport aux seuils d'intensité lumineuse identifiés expérimentalement.

Mots clés : photophysiole, atténuation et limitation de la lumière, fluorimétrie PAM, photosynthèse, *Zostera marina*, zostère, subarctique

ABSTRACT

Coastal waters quality, and consequently their light conditions, has degraded greatly since preindustrial times. This decline in underwater light intensity, expected to decrease even further in the future, affects aquatic primary producers by limiting photosynthesis. The extent of this impact depends on the capacity of these organisms to acclimate to a decrease of light intensity in the water column. Temperate seagrasses, even though they are adapted to highly variable light conditions, can differ in their tolerance for low light intensity. To this day, in the lower St. Lawrence estuary, very little attention has been paid to the main seagrass, *Zostera marina* (eelgrass), its responses to light environment, and its light requirements. This study focuses on *Z. marina*'s photoacclimation capacity and strategies in order to fill the knowledge gap on this specific subject and optimize the conservation measures for the St. Lawrence estuary meadows. Eelgrass shoots were exposed to seven light intensity treatments, from 6 to 860 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Rapid responses to a change in light conditions were examined after five days of light exposure by measuring the photosynthetic efficiency and capacity of the shoots using PAM (*Pulse Amplitude Modulated*) fluorometry. Photoacclimation was assessed after 25 days of experiment by measuring once again the photosynthetic responses, and by measuring the physiological responses (i.e., pigment content, absorbance and primary production). Results revealed three light thresholds in eelgrass responses to light. These thresholds were identified at 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, the minimum light intensity required to saturate the electron transport chain, at 74 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, the minimum light intensity for which photoacclimatory mechanisms can compensate, and 13.7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, the minimum light intensity required for survival (MQR, *Minimum Quantum Requirement*). A monthly sampling carried out from May to October 2020 in the Rimouski eelgrass meadow will eventually enable us to complement the results of this study by characterizing eelgrass photoacclimatory responses et meadow-scale.

Keywords: photophysiology, light attenuation and limitation, PAM fluorometry, photosynthesis, *Zostera marina*, eelgrass, subarctic

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
AVANT-PROPOS.....	xi
RÉSUMÉ.....	xiii
ABSTRACT.....	xv
TABLE DES MATIÈRES.....	xvii
Liste des tableaux.....	xix
Liste des figures.....	xxi
Liste des acronymes.....	xxiii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 ANTHROPISATION ET DETERIORATION DE LA QUALITE DES EAUX COTIERES.....	1
1.2 LES HERBIERS MARINS : ROLES ET TRAJECTOIRES.....	4
1.3 LA PHOTOACCLIMATATION CHEZ LES PLANTES AQUATIQUES.....	7
1.4 LA ZOSTERE MARINE.....	12
1.5 OBJECTIFS ET HYPOTHESES DE RECHERCHE.....	13
CHAPITRE 1 PHOTOACCLIMATATION ET SEUILS D'INTENSITÉ LUMINEUSE CHEZ LES PHANÉROGAMES DE MILIEU TEMPÉRÉ FROID.....	17
2.1 RESUME.....	17
2.2 PHOTOACCLIMATION AND LIGHT THRESHOLDS FOR COLD TEMPERATE SEAGRASSES.....	19
2.2.1 Introduction.....	19
2.2.2 Materials and Methods.....	23
2.2.3 Results.....	31
2.2.4 Discussion.....	38
2.2.5 Supplementary Figures.....	48
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	51

3.1	SEUILS LUMINEUX ET PRODUCTIVITE DE LA ZOSTERE MARINE EN CONDITIONS CONTROLEES	51
3.2	PERTINENCE DE LA CORRECTION DU TAUX DE TRANSPORT D'ELECTRONS PAR L'ABSORPTANCE PHOTOSYNTHETIQUE	53
3.3	LIMITES DE L'ETUDE	54
3.4	PORTEE DE L'ETUDE ET PERSPECTIVES	56
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	60

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 Gamme d'intensités lumineuses ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) expérimentales et signification écologique correspondante	14
Tableau 2 Output of the HGAM analyses.....	37

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Chaîne de transport des électrons et ATPsynthase dans la membrane des thylakoïdes.....	3
Figure 2. Schéma récapitulatif des rôles écologiques assurés par les herbiers marins et les boucles de rétroaction positives (+) et négatives (-) les régulant.....	6
Figure 3. Échelles biologiques et temporelles auxquelles s’opèrent les mécanismes de photoacclimatation aux fortes et faibles intensités lumineuses chez les plantes aquatiques.....	8
Figure 4. Courbe Photosynthèse-Éclairement (PE) et <i>Rapid Light Curve</i> (RLC)	9
Figure 5. Réponse des différentes échelles biologiques de photoacclimatation en fonction de l’intensité de l’atténuation du PAR ambiant	11
Figure 6. Schematic representation of the experimental system and sampling design.	25
Figure 7. Photosynthetic parameters derived from RLCs after five (red) and 25 (blue) days of light exposure.....	32
Figure 8. Pigment content and absorptance of eelgrass leaves for each light treatment at the end of the experiment	34
Figure 9. Maximum electron transport rates (ETR_{max} , $\mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) for each light treatment at the end of the experiment.....	35
Figure 10. Net (NPP) and gross (GPP) primary production standardized by photosynthetic leaf surface ($\mu\text{mol O}_2 \text{h}^{-1} \text{cm}^{-2}$) of whole eelgrass shoots from each light treatment at the end of the experiment	36
Figure 11. Photoacclimation responses of eelgrass shoots to low and high light, observed after 25 days of light exposure.....	43
Figure 12. Maximum (F_m' , dashed lines) and steady-state fluorescence signals (F , solid lines) for each light treatment ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) during Rapid Light Curves in the beginning and the end of the experiment (day 5 in red and day 25 in blue)	48
Figure 13. Effective quantum yield of PSII (Y_{II} , dashed lines) and electron transport rate (ETR , solid lines) for each light treatment ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	

during Rapid Light Curves in the beginning and the end of the experiment (day 5 in red and day 25 in blue)	49
Figure 14. Photochemical (qP, dashed lines) and non-photochemical quenching coefficients (NPQ, solid lines) for each light treatment ($\mu\text{mol photons m}^{-2}$ s^{-1}) during Rapid Light Curves in the beginning and the end of the experiment (day 5 in red and day 25 in blue)	50
Figure 15. Variations de l'intensité lumineuse mesurées au niveau du substrat sur la batture de Point-au-Père, Rimouski, Qc, en fonction des marées, les 24 juin (A) et 18 juillet 2020 (B)	55
Figure 16. Réponses phénotypiques de <i>Zostera marina</i> à un gradient de perturbation.....	57
Figure 17. Carte des zones d'échantillonnage dans les herbiers de Rimouski et Pointe- au-Père et portrait des conditions environnementales du 19 juin au 14 septembre 2020.	58

LISTE DES ACRONYMES

E_k	<i>Onset of light saturation</i>
ETC	<i>Electron Transport Chain</i> , chaîne de transport des électrons dans la membrane des thylakoïdes
ETR	<i>Electron Transport Rate</i> , taux de transport des électrons
ETR_{max}	<i>Maximum Electron Transport Rate</i> , taux maximal de transport des électrons
MLR	<i>Minimum Light Requirements</i> , besoins minimaux en lumière
MQR	<i>Minimum Quantum Requirements</i> , besoins minimaux en photons
NPP	<i>Net Primary Production</i> , production nette
NPQ	<i>Non-Photochemical Quenching</i> , Quenching non-photochimique
GPP	<i>Gross Primary Production</i> , production brute
PAR	<i>Photosynthetically Active Radiation</i> , rayonnement photosynthétiquement actif
PSII	Photosystème II
qP	<i>Photochemical quenching</i> , Quenching photochimique
RLC	<i>Rapid Light Curve</i>

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 ANTHROPISATION ET DÉTERIORATION DE LA QUALITÉ DES EAUX CÔTIÈRES

Depuis le début de l'ère industrielle, les eaux côtières à l'échelle du globe sont de plus en plus affectées, de près ou de loin, par les activités humaines (Goudie, 2013; IPCC, 2014). Aujourd'hui, avec plus de 40% de la population mondiale habitant à moins de 100 km des côtes (SEDAC, 2007), rares sont les écosystèmes côtiers non perturbés, que ce soit par l'utilisation directe du territoire ou par les changements climatiques, eux-mêmes conséquence de l'activité humaine (Martínez et al., 2007). L'anthropisation des milieux côtiers entraîne des répercussions néfastes sur la qualité des eaux notamment par les rejets agricoles et municipaux, mais également par l'exploitation des terres, l'urbanisation côtière et les activités aquatiques récréatives et commerciales (Rabouille et al., 2001; Ralph et al., 2007). Une des conséquences les plus fréquentes de cette anthropisation est l'eutrophisation des milieux aquatiques côtiers (Cloern, 2001). Les eaux usées et le ruissellement des terres agricoles représentent un apport accru d'azote et de phosphore inorganiques dissous (DIN et PIN) dans les eaux côtières jusqu'à trois fois supérieures aux concentrations naturelles; des apports qui ont plus que doublé dans la seconde moitié du 20^e siècle (Mackenzie et al., 2002; Galloway et al., 2004; Seitzinger et al., 2010). Les oxydes d'azote (NO_x) issus des émissions de combustibles fossiles sont une source supplémentaire d'azote inorganique dans les systèmes aquatiques (Galloway et al., 2004). Cet excès de sels nutritifs favorise la croissance de microalgues et de macroalgues opportunistes, pour qui l'azote est habituellement limitant en milieu marin (Borum, 1985; Vitousek et al., 1997; Hemminga and Duarte, 2000). Cette prolifération algale, et la charge en matière organique particulaire et dissoute qui l'accompagne, peut représenter un important obstacle à la pénétration de la lumière dans la colonne d'eau. Elle nuit ainsi aux autres producteurs primaires benthiques tels que les

phanérogames marines (Kemp et al., 1983; Hauxwell et al., 2001), qui sont généralement de moins bonnes compétitrices pour la lumière (Duarte, 1995).

Une augmentation de l'apport sédimentaire par les cours d'eau peut également occasionner une détérioration de la qualité des eaux côtières. Cet apport sédimentaire est altéré lors d'une modification du bilan hydrologique d'un bassin versant (bilan des apports et pertes en eau) ou de l'hydrogramme annuel d'un cours d'eau (débit au fil des mois), résultant respectivement de l'exploitation des sols et des changements climatiques (IPCC, 2014). La charge sédimentaire en suspension dans l'eau est également exacerbée lors d'une perturbation du fond (Syvitski and Kettner, 2011). En effet, des perturbations naturelles et anthropiques telles que l'érosion côtière, le dragage ou encore les travaux portuaires engendrent une remise en suspension des sédiments fins et limitent ainsi la pénétration de la lumière dans l'eau (McCarthy et al., 1974).

Une détérioration de la qualité des eaux côtières est déjà observée à l'échelle mondiale et celle-ci se traduit principalement par une dégradation des conditions lumineuses dans la colonne d'eau (Short and Neckles, 1999; Ralph et al., 2007; Duarte et al., 2008). Ces conditions lumineuses sont appelées à empirer davantage sous la pression grandissante des activités humaines et des changements climatiques (Short and Neckles, 1999; Ralph et al., 2007; Lloret et al., 2008). D'abord, certains cours d'eau devraient voir leur charge sédimentaire augmenter, particulièrement les cours d'eau dont le bassin versant est soumis à des activités comme la déforestation, l'agriculture, l'exploitation minière ou encore le développement urbain, toutes appelées à s'intensifier avec la croissance démographique (Walling, 2006, 2008). Les changements climatiques devraient ensuite contribuer à accentuer l'apport de sédiments aux milieux côtiers. L'augmentation en intensité et en fréquence des événements météorologiques extrêmes, favorisant l'érosion des côtes, est propice à une augmentation de la turbidité de la colonne d'eau (Walling, 2006; Syvitski and Kettner, 2011; IPCC, 2014). Ce dernier phénomène est également attendu dans les eaux polaires, où la fonte du pergélisol et de la calotte glaciaire devrait résulter en un plus grand apport sédimentaire et de matière organique dans l'eau (Borum et al., 2002; Sommaruga, 2015; Filbee-Dexter et

al., 2019). D'autre part, la fonte de la banquise aux pôles ou des glaces hivernales en milieu tempéré, occasionnant une réduction de l'étendue du couvert de glace, implique une moins grande protection de la colonne d'eau en saison de fort hydrodynamisme et ainsi une plus grande vulnérabilité de l'écosystème à l'érosion (Barnhart et al., 2014). Les apports de sels nutritifs dans les eaux côtières devraient également augmenter en raison de l'accroissement de la population mondiale, particulièrement si davantage de mesures de gestion des nutriments ne sont pas mises en place (Rabalais et al., 2009; IPCC, 2014).

Les eaux côtières, souvent soumises à une combinaison de pressions anthropiques et climatiques, devraient donc voir leurs conditions lumineuses se détériorer davantage qu'elles le sont aujourd'hui, tant en quantité de lumière pénétrant la colonne d'eau qu'en qualité spectrale. Un tel scénario est potentiellement critique pour les producteurs primaires puisque la lumière est ce qui permet la photosynthèse (**Figure 1**) (Falkowski and Raven, 2007).

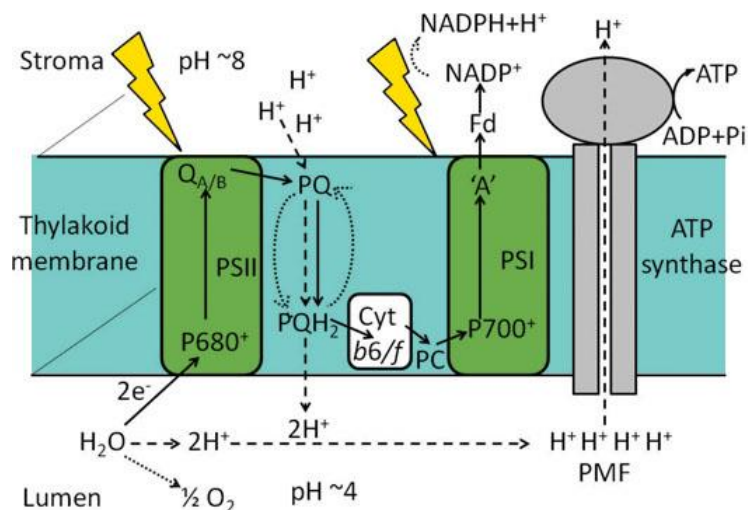


Figure 1. Chaîne de transport des électrons et ATPsynthase dans la membrane des thylakoïdes. Les photons (éclairs jaunes) sont d'abord perçus par les pigments accessoires de l'antenne collectrice. L'énergie de ces photons est acheminée jusqu'aux chlorophylles *a* des centres réactionnels des photosystèmes (PSII et PSI), où seront amorcées les réactions photochimiques. Ces réactions consistent en la photolyse d'une molécule d' H_2O afin d'en extraire deux électrons. Ces électrons servent à la réduction du NADP^+ en NADPH , au terme de la chaîne de transport des électrons, un ensemble de complexes enzymatiques au sein de la membrane des thylakoïdes. Ce transport d'électrons contribue parallèlement à l'accumulation de H^+ dans le lumen des thylakoïdes et permet

ainsi la phosphorylation de l'ADP en ATP par l'ATP synthase activée par la force proton-motrice (PMF) de ce gradient de pH. Le NADPH et l'ATP alimenteront ensuite le cycle de Calvin, où le CO₂ est fixé en carbone organique, plus spécifiquement en glycéraldéhyde-3-phosphate, par une série de réactions enzymatiques initiée par la Rubisco. Figure modifiée de Beer et al. (2014).

1.2 LES HERBIERS MARINS : ROLES ET TRAJECTOIRES

Une dégradation de la qualité des eaux côtières affecte inévitablement les producteurs primaires qui y vivent, dont les phanérogames marines, des plantes supérieures aquatiques munies d'une structure racinaire et formant des herbiers (Short and Neckles, 1999; Gattuso et al., 2006; Ralph et al., 2007). Une réduction de la lumière incidente peut limiter le processus de la photosynthèse (**Figure 1**) et ultimement compromettre la croissance et la survie de l'organisme (Zimmerman et al., 1991). Le déclin recensé de la qualité des eaux côtières se fait déjà ressentir sur les écosystèmes côtiers. En effet, depuis les années 1970, les herbiers marins à l'échelle du globe présentent des signes de déclin dont les principales causes sont la perte d'habitat et la pollution des eaux côtières (Short and Neckles, 1999; Waycott et al., 2009; Short et al., 2011; Dunic et al., 2021; Turschwell et al., 2021). En 2007, Short et collab. (2011) estimaient à 21% la proportion d'espèces de phanérogames marines menacées ou près de l'être, alors qu'au total, 15% le sont en raison de la détérioration des conditions lumineuses dans l'eau. En 2006, il était estimé que 58% des herbiers marins, toutes espèces et latitudes confondues, avaient subi une perte de superficie depuis la fin du 19^e siècle, principalement en raison du développement côtier et de la dégradation de la qualité de l'eau (Waycott et al., 2009). À l'échelle globale, cette perte de superficie représentait en 2016 près de 20% de la superficie occupée par les herbiers marins en 1880 (Dunic et al., 2021). Le rythme de ce déclin est d'ailleurs en accélération depuis la seconde moitié du 20^e siècle, étant passé d'une perte de moins de 1% par an en 1940 à 5%, puis 7% en 1980 et 1990 respectivement (Waycott et al., 2009). Ce resserrement de la couverture spatiale des herbiers marins occasionne une perturbation des habitats côtiers en raison des nombreux rôles que jouent les phanérogames dans ces écosystèmes (Orth et al., 2006; Waycott et al., 2009).

Les phanérogames marines sont considérées comme des espèces ingénieuses du fait de l'influence qu'elle exercent sur leur environnement biologique, physique et chimique (Jones et al., 1994; Orth et al., 2006). La structure complexe tridimensionnelle aérienne et souterraine des herbiers marins est à l'origine de la majorité des rôles écologiques assurés par ces espèces (**Figure 2**) (Duffy, 2006; DFO, 2009b). La dense canopée que forment les plants, résultat de leur grande capacité pour la reproduction végétative (Hemminga and Duarte, 2000), offre abri et refuge à de multiples espèces de poissons et d'invertébrés, alors que d'autres en profitent comme pouponnière, nourricerie, ou comme aire d'alimentation (Bell and Westoby, 1986; Heck et al., 1995; Connolly and Hindell, 2006). Cet arrangement serré des plants atténue les forces hydrodynamiques des vagues et courants et limite ainsi l'érosion des berges tout en facilitant la sédimentation de la matière particulaire en suspension (Fonseca and Fisher, 1986; Carr et al., 2010; Hansen and Reidenbach, 2013). Le réseau racinaire élaboré contribue lui aussi à contrer l'érosion *via* la consolidation du substrat. Les racines et rhizomes retiennent non seulement les sédiments meubles, mais permettent également la cohésion des sédiments en alimentant la rhizosphère (sédiments entourant le réseau racinaire et dont les propriétés physico-chimiques sont directement influencées par les racines et les micro-organismes qui y sont associés) en matière organique (exsudation et décomposition) et en oxygène (Hemminga and Duarte, 2000; Marbà et al., 2006; Ameen et al., 2017). Les phanérogames marines exercent également une influence sur la qualité de l'eau au travers, notamment, de la sédimentation des particules en suspension, mais aussi par l'assimilation de sels nutritifs de la colonne d'eau (**Figure 2**) (Hemminga and Duarte, 2000; Maxwell et al., 2017). Les herbiers sont finalement considérés comme des écosystèmes de carbone bleu étant donné leur grande capacité de séquestration et d'enfouissement du carbone organique respectivement grâce à la photosynthèse et aux hauts taux de sédimentation observés dans les herbiers (Marbà et al., 2006; Röhr et al., 2018). Au travers des interactions physiques et biochimiques avec leur milieu, les phanérogames marines façonnent donc un nouvel habitat et favorisent l'établissement d'une biodiversité riche (Boström and Bonsdorff, 1997; United Nations Environment Programme, 2020).

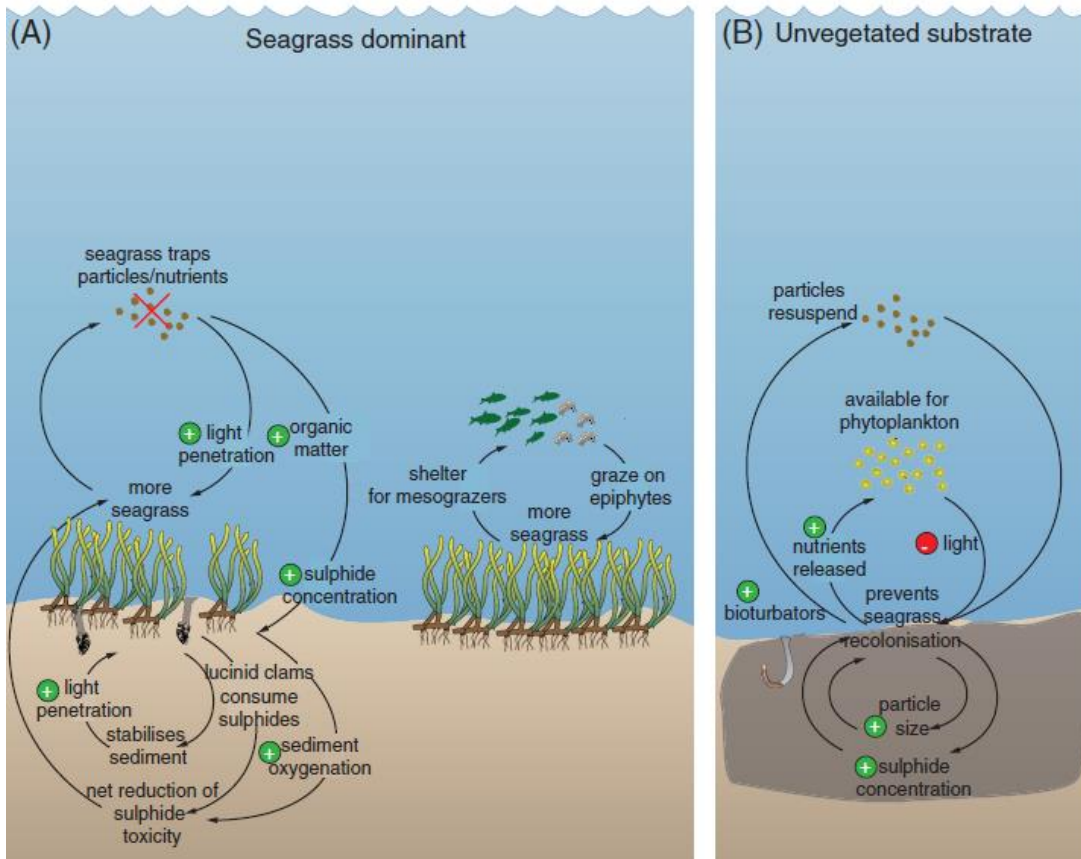


Figure 2. Schéma récapitulatif des principaux rôles écologiques assurés par les herbiers marins et les boucles de rétroaction positives (+) et négatives (-) les régulant. A) L'herbier favorise la sédimentation des particules en suspension, l'oxygénation et la consolidation des sédiments et sert de refuge pour plusieurs organismes brouteurs d'épiphytes. Toutes ces interactions favorisent à leur tour la croissance des plants et l'expansion des herbiers. B) À titre comparatif, les zones de sédiments nus (non végétalisées) sont propices à la remise en suspension de sédiments et à la prolifération phytoplanctonique ; deux facteurs qui limitent la pénétration de la lumière dans l'eau et préviennent l'établissement de phanérogames marines. Figure de Maxwell et al. (2017).

À la lumière de la place centrale qu'occupent les phanérogames marines en milieu côtier, il devient évident qu'une détérioration des herbiers peut être néfaste pour ces écosystèmes. En effet, le déclin des herbiers, en étendue ou en densité, peut grandement changer ou diminuer la biodiversité qu'ils abritent (Thayer et al., 1975; Cimon et al., 2021). Ceci pourrait par ailleurs mener à une détérioration supplémentaire de la qualité de l'eau en limitant la capacité des herbiers à exercer leur rôle de purification de l'eau. Les herbiers

pourraient se retrouver plongés dans une dynamique de rétroactions, où le déclin de l'herbier et la dégradation de la qualité de l'eau s'entraînent mutuellement (**Figure 2**) (Carr et al., 2010; Maxwell et al., 2017; Moksnes et al., 2018). Les communautés humaines établies sur les côtes souffriraient également d'un tel scénario de déclin d'herbier. Effectivement, les rôles écologiques mentionnés à présent résonnent jusqu'aux populations humaines. Certains rôles écologiques des herbiers sont considérés comme des services écosystémiques notamment dans la gestion de l'érosion côtière, la pêche commerciale (nourriceries et pouponnières pour certaines espèces commerciales), le tourisme et, plus généralement, dans la qualité des eaux côtières et la séquestration du CO₂ atmosphérique (Costanza et al., 1997; Duarte, 2000; Barbier et al., 2011). Il devient alors important de comprendre les interactions entre les herbiers et les conditions lumineuses dans les eaux côtières afin d'anticiper et prévenir les dommages qui pourraient être causés par un déclin des herbiers.

1.3 LA PHOTOACCLIMATATION CHEZ LES PLANTES AQUATIQUES

Toute détérioration des conditions lumineuses dans l'eau n'est pas nécessairement synonyme de déclin des herbiers (Ralph et al., 2007; Collier et al., 2012). La réponse des phanérogames marines à un changement de l'environnement lumineux dépend grandement de l'espèce et parfois même de la population affectée (Lee et al., 2007; Schubert et al., 2018). Une atténuation de la lumière incidente peut engendrer une réponse à différentes échelles biologiques et temporelles veillant à optimiser la capture et l'utilisation des photons (**Figure 3**) (McMahon et al., 2013; Bertelli and Unsworth, 2018). Ceci est observé lorsque l'intensité lumineuse perçue par les tissus photosynthétiques tombe sous l'intensité nécessaire à la saturation de l'appareil photosynthétique. Des ajustements photosynthétiques, physiologiques et morphologiques sont alors mis en place afin d'assurer le maintien des taux photosynthétiques.

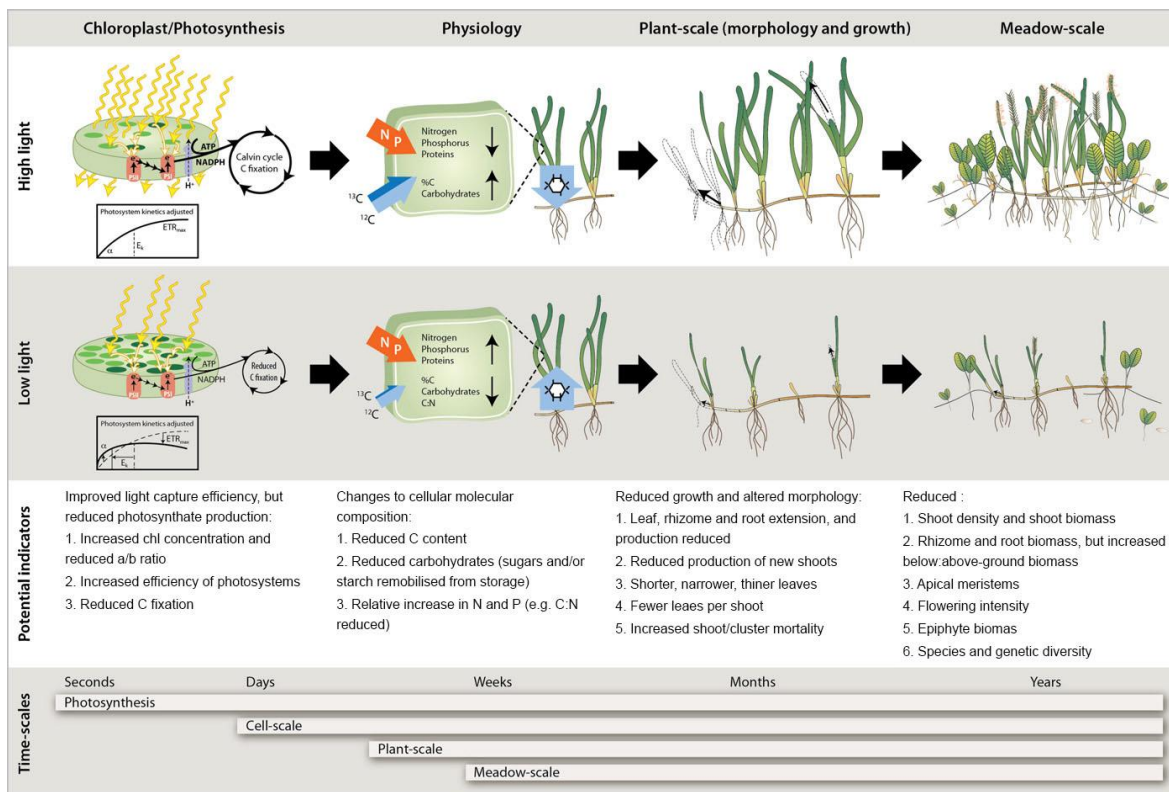


Figure 3. Échelles biologiques et temporelles auxquelles s'opèrent les mécanismes de photoacclimation aux fortes et faibles intensités lumineuses chez les plantes aquatiques. Pour chaque échelle biologique, une liste des indicateurs potentiels d'une limitation du milieu en lumière est dressée. Figure de McMahon et al. (2013).

Les ajustements photosynthétiques sont observés aux plus petites échelles biologiques et temporelles, soit à l'échelle subcellulaire et en un délai de l'ordre de quelques jours (Lambers et al., 2008; Collier et al., 2012; Bertelli and Unsworth, 2018). À l'échelle subcellulaire, des ajustements au niveau de la chaîne de transport des électrons (ETC) ou du cycle de Calvin permettent d'optimiser l'utilisation des photons absorbés et d'augmenter l'efficacité photosynthétique (Bertelli and Unsworth, 2018). De tels ajustements peuvent être étudiés avec des courbes Photosynthèse-Éclairement (courbes PE) ou des *Rapid Light Curves* (RLC) (**Figure 4**). Les courbes PE renseignent sur la production primaire nette en fonction du PAR (rayonnement photosynthétiquement actif). Les RLC, quant à elles, présentent l'activité de l'appareil photosynthétique en fonction du PAR (Houliet et al., 2017). Dans ces

deux types de courbes, une acclimatation à de faibles intensités lumineuses est généralement révélée par une grande efficacité photosynthétique (α), accompagnée d'une diminution de la capacité photosynthétique (P_{\max} ou ETR_{\max}) ainsi que d'une diminution de l'intensité lumineuse de saturation des taux photosynthétiques (I_k ou E_k) (Behrenfeld et al., 2004; Ralph and Gademann, 2005; Beer et al., 2014).

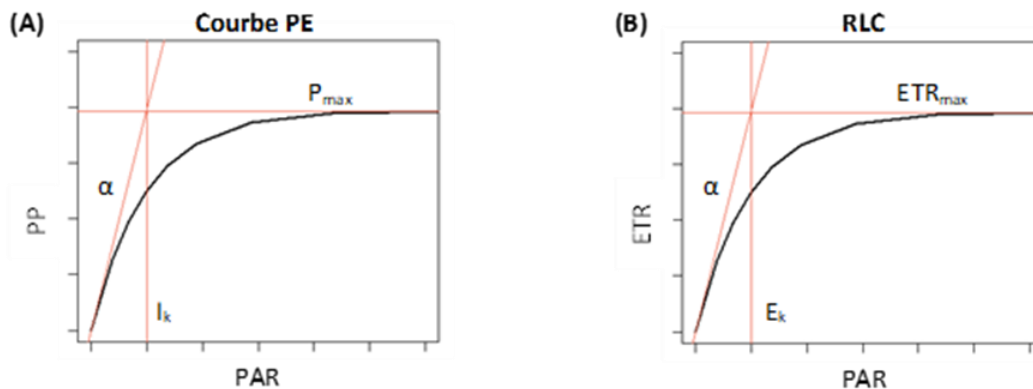


Figure 4. Courbe Photosynthèse-Éclairement (PE) et *Rapid Light Curve* (RLC). A) Les courbes PE montrent la production primaire (PP) d'un organisme en fonction de l'intensité lumineuse (PAR). La PP est ici quantifiée en suivant l'évolution de l'O₂ ou du CO₂ en système fermé. B) Les RLC suivent plutôt le taux de transport d'électrons (ETR) dans la ETC en fonction du PAR.

Toujours à l'échelle subcellulaire, les ajustements se manifestent généralement par une augmentation de la concentration en pigments photosynthétiques (*chl a*) et accessoires (*chl a*, *chl b* et caroténoïdes) (**Figure 3**). Ce mécanisme d'acclimatation sert à élargir le spectre d'absorption et à augmenter la fraction absorbée de la lumière incidente (Ralph et al., 2007; Schubert et al., 2018). Toutefois, chez les phanérogames, l'adaptation au milieu aquatique a entraîné une concentration des pigments dans les cellules épidermiques (au lieu des cellules du mésophylle comme chez les plantes terrestres) pour faciliter l'acquisition du carbone inorganique dissous (CID) (Enríquez, 2005). Cet entassement des pigments crée une sorte de compétition pour les photons entre les pigments et est à l'origine d'un phénomène appelé le *package effect*. Ce dernier se traduit par une relation non linéaire entre la concentration en

pigments et l'absorption de la lumière (Cummings and Zimmerman, 2003; Enríquez, 2005; Durako, 2007).

Les réponses physiologiques à des changements de luminosité peuvent être observées de l'échelle cellulaire à l'échelle du plant (**Figure 3**) (McMahon et al., 2013; Cimon et al., 2021). Une diminution de l'intensité lumineuse mène à des changements dans la composition des tissus en C et en N. Plus précisément, on assiste à une diminution du ratio C:N, traduisant une diminution de la fixation de CO₂ et de la demande métabolique en N (Abal et al., 1994; Grice et al., 1996). Le ralentissement de l'activité photosynthétique mène également à une remobilisation des réserves d'amidon depuis les rhizomes vers les structures aériennes afin de soutenir le métabolisme et la croissance quand la photosynthèse est limitée (Zimmerman et al., 1995; Eriander, 2017). Une telle remobilisation des carbohydrates implique une réduction de la biomasse souterraine et est souvent accompagnée d'une augmentation de la biomasse de tissus photosynthétiques. Cette augmentation du ratio de biomasse aérienne/souterraine permet de maintenir le bilan de C du plant en diminuant la demande en C des tissus non photosynthétiques tout en optimisant la fixation de C par les tissus photosynthétiques (Olesen and Sand-Jensen, 1993). L'augmentation de la biomasse photosynthétique peut se traduire par des réponses morphologiques variées. Une réponse couramment observée est l'augmentation de l'aire foliaire (*via* l'élongation et/ou l'élargissement des feuilles), offrant une plus grande surface pour l'absorption des photons (Ralph et al., 2007). Une élongation des feuilles permettrait également de percevoir la lumière plus haut dans la colonne d'eau. Toutefois, des réponses morphologiques inverses sont souvent répertoriées en réponse à une diminution du PAR ambiant. Une réduction des différents paramètres morphométriques (p. ex. longueur, largeur, surface foliaire, nombre de feuilles) sert alors à réduire la demande respiratoire ou à éclaircir la canopée (Ralph et al., 2007; Bertelli and Unsworth, 2018). Un tel éclaircissement de la canopée vise à maximiser la pénétration de la lumière à l'intérieur de l'herbier (Enríquez and Pantoja-Reyes, 2005; Wong et al., 2021). Ceci est généralement achevé par une réduction de la densité de plants (Boyé et al., 2022).

Les différentes échelles biologiques (du subcellulaire à l'herbier) sont mobilisées pour répondre aux changements de conditions lumineuses en fonction de l'intensité de la perturbation (**Figure 5**). Ces nombreux mécanismes de photoacclimatation ne permettent de compenser qu'une certaine réduction de l'intensité lumineuse. En effet, sous un certain seuil d'intensité, la photoacclimatation ne parvient plus à maintenir les taux photosynthétiques, compromettant ainsi la croissance et la survie des plants (Zimmerman et al., 1991). Ce seuil est connu comme le *Minimum Light Requirement* (MLR). Le MLR correspond concrètement au pourcentage de l'intensité lumineuse de surface parvenant à la profondeur maximale de distribution d'une espèce ou population (Dennison et al., 1993). La nature relative du MLR le rend peu approprié pour les études en climat tempéré ou en milieu intertidal puisque l'intensité lumineuse y est appelée à varier de manière importante et récurrente (Lee et al., 2007; Eriander, 2017). Le *Minimum Quantum Requirement* (MQR), celui-ci exprimé comme une intensité lumineuse absolue, devient alors plus adéquat pour ce type d'études (Banse, 2004; Ralph et al., 2007).

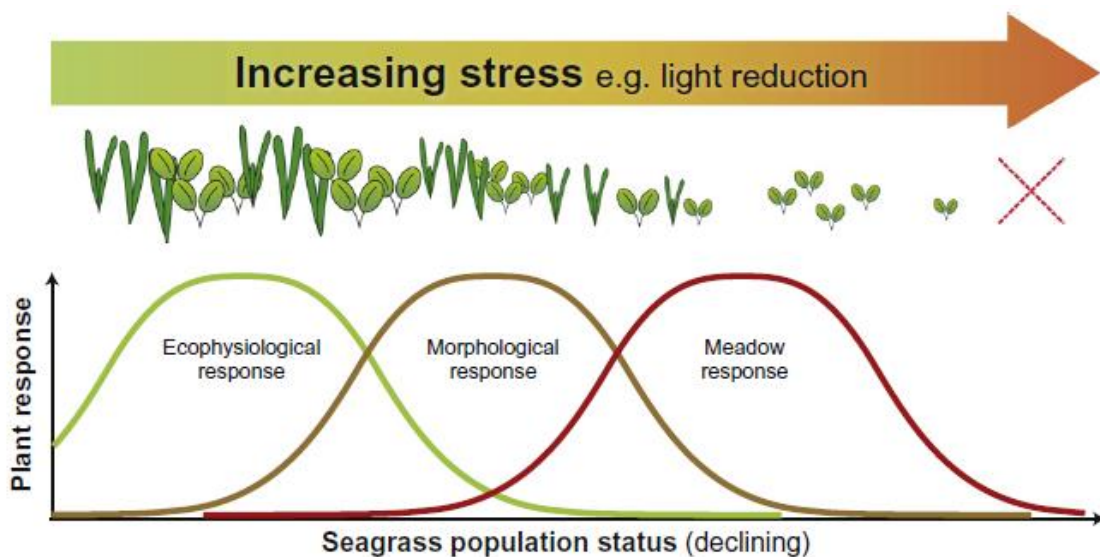


Figure 5. Réponse des différentes échelles biologiques de photoacclimatation en fonction de l'intensité de l'atténuation du PAR ambiant. Les stratégies d'acclimatation aux échelles photophysiolgiques, morphologiques, puis à l'échelle de l'herbier sont mises en place les unes après les autres suivant une atténuation de la lumière de plus en plus sévère. Quand les réponses des trois échelles biologiques ne suffisent plus à compenser pour la limitation en lumière, un déclin de l'herbier est noté. Figure de Collier et al. (2012).

1.4 LA ZOSTERE MARINE

La zostère marine (*Zostera marina* L.) est l'espèce prépondérante de phanérogame marine retrouvée de long des côtes est et ouest de l'Atlantique nord tempéré (Green and Short, 2003). Elle occupe également une place importante dans les eaux côtières du Pacifique nord ainsi qu'en mer Méditerranée. Sur la côte est (Atlantique) canadienne, *Z. marina* forme des herbiers monospécifiques, s'étendant de la zone intertidale au subtidal, et n'est accompagnée qu'en de rares occasions par la ruppie maritime (*Ruppia maritima*) (Short et al., 2011; Wong et al., 2013; Murphy et al., 2021). Dans ces eaux, *Z. marina* assure ainsi à elle seule les nombreux services écologiques et écosystémiques mentionnés plus tôt. Pour cette raison, la zostère marine de l'est du Canada a été classée comme Espèce d'Importance Écologique en 2009 (DFO, 2009b).

En 2007, un déclin de 1,4% par an de la couverture spatiale globale de *Z. marina* était recensé (Short et al., 2011). Avec le réchauffement climatique, cette réduction devrait se poursuivre en plus d'être accompagnée d'une migration des limites nord et sud de l'aire de répartition de l'espèce. Le long de la côte ouest de l'Atlantique nord, une migration de la limite sud de l'aire de répartition vers le nord de 1,41 à 6,48° de latitude est attendue d'ici la fin du siècle en fonction de l'ampleur du réchauffement climatique (Wilson and Lotze, 2019). Une telle migration implique une perte d'habitat potentiellement importante pour les herbiers de zostère de la côte est Américaine, mais une expansion au Canada, en raison des températures plus clémentes et de l'expansion de leur distribution dans les régions arctiques et subarctiques (Wilson and Lotze, 2019). Au Canada, quelques herbiers font déjà preuve d'une certaine stabilité ou même de croissance. C'est notamment le cas des herbiers de la côte Pacifique, de l'estuaire maritime du Saint-Laurent, du large de Terre-Neuve, et de certains herbiers du nord-ouest du Golfe du Saint-Laurent (DFO, 2009b, 2009a; Murphy et al., 2021). Dans le Canada atlantique, *Z. marina* demeure néanmoins soumise à une combinaison de pressions anthropiques et environnementales plus intenses qu'ailleurs dans son aire de répartition (Wong et al., 2013), la rendant ainsi plus vulnérable et à risque élevé

de déclin (Turschwell et al., 2021). En effet, le couvert de glace hivernal, pour les populations intertidales, et les invasions de crabe vert (*Carcinus maenas*) sont des perturbations potentiellement sévères qui s'ajoutent aux multiples autres pressions mentionnées précédemment (Wong et al., 2013; Wilson and Lotze, 2019; Murphy et al., 2021). Finalement, une combinaison du réchauffement des eaux et d'une dégradation des conditions lumineuses semble être propice à la prolifération du pathogène infectieux *Labyrinthula zosterae*, autrement connu sous le nom de *wasting disease*, ayant déjà prouvé son pouvoir dévastateur auprès de plusieurs populations de zostères dans l'Atlantique nord dans les années 1930 (Short et al., 1987; Brakel et al., 2019).

Des initiatives de conservation et de restauration des herbiers de *Z. marina* se mettent progressivement en place au Canada (Murphy et al., 2021). Toutefois, dans l'estuaire du Saint-Laurent, très peu d'études ont été menées à ce jour sur la relation entre *Z. marina* et son environnement lumineux, encore moins des échelles subcellulaire à individuelle. Les données se font ainsi rares concernant les besoins en lumière de ces populations subarctiques de zostère et leur potentiel d'acclimatation à un environnement lumineux changeant. Il s'agit là d'un manque important à combler afin d'assurer la mise en place de stratégies efficaces de conservation et d'amélioration de la qualité des eaux côtières.

1.5 OBJECTIFS ET HYPOTHESES DE RECHERCHE

Ce projet de recherche s'insère dans un projet de beaucoup plus grande envergure, le projet WISE-Man, dirigé par Simon Bélanger, chercheur à l'UQAR. Ce projet, financé par l'Agence Spatiale Canadienne et mené dans la péninsule Manicouagan, a pour objectif de lier les caractéristiques des eaux côtières à l'imagerie hyperspectrale afin d'affiner les algorithmes qui permettraient le suivi continu de ces milieux à partir de satellites. Les résultats de la présente recherche permettront d'établir le lien entre les propriétés optiques de l'eau et la productivité de la zostère, dont l'herbier de Manicouagan est un des plus grands

herbiers de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent (DFO, 2009a). Ce lien pourra être établi en étudiant la manière dont répond *Z. marina* à son environnement lumineux.

Cette étude a ainsi pour objectif global d'étudier les réponses photosynthétiques et physiologiques de *Z. marina*, en système contrôlé, à un gradient naturel d'intensités lumineuses tel que perçu par l'herbier intertidal de Rimouski (tableau 1), dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Ces résultats permettront de cibler les intensités lumineuses clés dans la productivité de la zostère et dans sa réponse à la lumière, telles que le MQR, l'intensité lumineuse critique pour la survie de la zostère. Jumelées à un suivi des eaux côtières comme le vise WISE-Man, ces informations pourront servir à optimiser les stratégies de conservation et de restauration des herbiers de l'estuaire.

Tableau 1

Gamme d'intensités lumineuses ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) expérimentales et signification écologique correspondante. Les valeurs pour lesquelles aucune signification écologique n'est mentionnée ont été choisies afin de tendre vers des incréments exponentiels au sein de la gamme d'intensité lumineuse.

Int. lumineuse ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Signification écologique	Référence
6	PAR moyen mesuré sous le couvert de glace hivernal	(Horner and Schrader, 1982)
36	Point de compensation pour la croissance	(Olesen and Sand-Jensen, 1993)
74		
133	Taux de croissance spécifique maximal	(Olesen and Sand-Jensen, 1993)
355		
503		
860	PAR moyen journalier mesuré sur la batture de Rimouski en saison estivale	(données issues de l'échantillonnage <i>in situ</i>)

Pour répondre à cet objectif principal, deux sous-objectifs ont été définis. Un premier sous-objectif consiste en l'étude de la capacité de *Z. marina* à répondre rapidement à une atténuation de l'intensité lumineuse. Ces ajustements rapides ont été examinés après cinq jours d'exposition aux intensités lumineuses expérimentales. Seules les réponses photosynthétiques ont été examinées puisqu'il s'agit normalement du seul type d'ajustements pouvant se mettre en place en un délai aussi court (Collier et al., 2012; Bertelli and Unsworth, 2018). Ces réponses ont été évaluées au travers de l'efficacité (α), de la capacité (ETR_{max}) et de la saturation (E_k) de l'appareil photosynthétique par la technique de *Rapid Light Curve* (RLC). Le second sous-objectif vise à étudier le potentiel d'acclimatation de *Z. marina* à une diminution de l'intensité lumineuse ambiante. Pour ce faire, les réponses photosynthétiques ont été à nouveau étudiées après 25 jours d'exposition afin de les comparer à celles du jour 5. En effet, la photoacclimatation constitue l'atteinte d'un nouvel état stable suite à un changement des conditions lumineuses environnementales (Lambers et al., 2008; Bertelli and Unsworth, 2018). Il est donc nécessaire d'étudier les réponses à un changement environnemental en deux temps afin de s'assurer que la réponse observée est une réponse d'acclimatation. Au jour 25, des mesures physiologiques ont également été réalisées, soit le contenu en pigments des feuilles, leur absorptance (capacité d'absorption de la lumière), ainsi que la production primaire des plants entiers (nette : NPP ; brute : GPP).

Les ajustements rapides devraient être observés dès le cinquième jour d'exposition, et ce, sous une lumière sous-saturante, révélant ainsi le seuil auquel l'intensité lumineuse devient limitante. Sous une lumière limitante, il est attendu que les plants augmentent leur efficacité photosynthétique (α) tout en abaissant leurs besoins en lumière (E_k et ETR_{max}) afin d'optimiser l'utilisation des photons et de maintenir le bilan de C. Pour ce qui est de la photoacclimatation, 25 jours devraient être suffisants pour permettre aux plants de s'acclimater à leur nouvelle intensité lumineuse. Les réponses au jour 25 devraient permettre d'identifier l'intensité lumineuse à partir de laquelle une photoacclimatation est nécessaire. Il est attendu que la réponse de photoacclimatation se manifeste au travers d'une optimisation de la capture de photons, soit par l'augmentation de la concentration en pigments et de l'absorptance des feuilles, et d'un maintien des taux de production primaire (NPP et GPP). Ces réponses

devraient également révéler un nouveau seuil d'intensité lumineuse limitante, cette fois-ci correspondant à l'intensité minimale à laquelle les plants sont capable de s'acclimater. En-dessous de ce seuil, les plants devraient montrer des signes de détérioration de l'appareil photosynthétique et une production primaire décroissante, jusqu'à l'atteinte du MQR, où la production nette devient nulle. Dans le cas où le MQR identifié se trouverait à l'intérieur de la gamme d'intensité lumineuse expérimentale, il serait possible d'observer de la mortalité chez les plants exposés à des intensités inférieures à ce seuil.

CHAPITRE 1

PHOTOACCLIMATATION ET SEUILS D'INTENSITÉ LUMINEUSE CHEZ LES PHANÉROGAMES DE MILIEU TEMPÉRÉ FROID

2.1 RESUME

Les conditions lumineuses des eaux côtières sont appelées à se détériorer avec l'intensification des activités humaines et leur impact sur la qualité de l'eau. Les phanérogames des milieux tempérés sont reconnues pour leur tolérance à un environnement lumineux très variable. Selon leur capacité d'ajustement à une détérioration des conditions lumineuses, une diminution de la quantité de lumière perçue quotidiennement par les plants pourrait compromettre leur productivité et même leur survie dans le cas où leurs besoins de base (*Minimum Quantum Requirements*; MQR) ne seraient pas rencontrés. Afin d'élucider la contribution des ajustements photosynthétiques à la réponse de photoacclimatation, des plants de zostère (*Zostera marina*) de Rimouski, Qc, furent exposés à sept traitements d'intensité lumineuse (6, 36, 74, 133, 355, 503 et 860 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Après cinq et 25 jours d'exposition, l'efficacité et la capacité photosynthétiques furent étudiés par fluorimétrie PAM (*Pulse Amplitude Modulated fluorometry*) afin d'évaluer la capacité de réponse rapide et d'acclimatation de l'appareil photosynthétique à un changement d'intensité lumineuse ambiante. Au jour 25, la photoacclimatation fut également étudiée au travers des réponses physiologiques des feuilles et des plants entiers (production primaire nette et brute, contenu en pigments et absorption de la lumière). Les plants ont fait preuve d'ajustements photosynthétiques aux intensités lumineuses inférieures à 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Cette dernière fut identifiée comme la limite entre les intensités limitantes et saturantes. Un plafonnement des taux photosynthétiques au-dessus de 74 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fut révélé par les *Rapid Light Curves* et par l'étude de la production nette (NPP). Le point de compensation (NPP = 0) pour cette population de zostères fut identifié à 13.7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Finalement, un important *package*

effect fut observé, révélé par l'absence de corrélation entre la concentration en chlorophylle et la capacité d'absorption de la lumière par les feuilles. Ces résultats apportent un nouveau regard sur les processus photosynthétiques et physiologiques derrière la réponse de photoacclimatation des phanérogames. Cette étude suggère également une valeur de MQR pour la zostère de l'estuaire du Saint-Laurent; une information cruciale pour les efforts de conservation et de restauration des herbiers.

Mots clés : photophysologie, atténuation et limitation de la lumière, fluorimétrie PAM, photosynthèse, *Zostera marina*, zostère, subarctique

Cet article, dont le titre original est « *Photoacclimation and Light Thresholds for Cold Temperate Seagrasses* », a été publié en février 2022 dans la section *Marine and Freshwater Plants* de la revue *Frontiers in Plant Science*, dans le cadre d'un numéro spécial intitulé « *Ecophysiology and Biogeochemistry of Marine Plants in the Anthropocene* » (<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2022.805065/full>).

En tant que première auteure, j'ai réalisé l'essentiel de la recherche, de l'élaboration de la question de recherche et du design expérimental à la réalisation de l'expérience, des analyses en laboratoire et des analyses statistiques. J'ai également rédigé la première version du manuscrit et intégré les suggestions des co-auteurs et des évaluateurs externes lors de la revue par les pairs. Christian Nozais, Fanny Noisette et Mathieu Cusson ont participé au choix des méthodes pour le traitement des échantillons et des données. Tous les co-auteurs ont révisé le manuscrit final et ont consenti à sa publication.

2.2 PHOTOACCLIMATION AND LIGHT THRESHOLDS FOR COLD TEMPERATE SEAGRASSES

Romy Léger-Daigle¹, Fanny Noisette¹, Simon Bélanger², Mathieu Cusson³, Christian Nozais¹

¹ Québec-Océan and Institut des Sciences de la Mer de Rimouski, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Qc, Canada

² Québec-Océan and Département de Biologie, Chimie et Géographie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Qc, Canada

³ Québec-Océan and Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Qc, Canada

2.2.1 Introduction

Human-induced environmental stressors contribute to the degradation of light conditions in vegetated coastal ecosystems through changes in water quality. Water quality is especially compromised through increased particle loading in coastal zones from the watershed (Kemp et al., 1983; Hemminga and Duarte, 2000). In addition, excessive anthropogenic nitrogen inputs indirectly limit light penetration in the water column as it stimulates phytoplanktonic and epiphytic algal growth (Kemp et al., 1983; Borum, 1985; Sand-Jensen and Borum, 1991) competing with benthic autotrophs for light (Agusti et al., 1994; Heuvel et al., 2019). Light limitation has been singled out as the primary cause of seagrass loss worldwide (Hauxwell et al., 2001; Short et al., 2011). For example, *Zostera marina* L. (1753; eelgrass), the prevalent seagrass in temperate North Atlantic coastal habitats (Green and Short, 2003), was declining in 2007 at an estimated rate of 1.4% per year (Short et al., 2011). This decline in global spatial cover was attributed to the combined effects of natural environmental pressures (e.g. extreme weather events, ice scouring, terrestrial runoffs) and anthropogenic disturbances (e.g. land use, sand mining, coastal development, aquatic recreational and commercial activities) (Green and Short, 2003; Hauxwell et al.,

2003; Unsworth et al., 2018), through deterioration of light conditions in coastal waters. Specifically, changes in light intensity, spectral composition, or regime have been shown to strongly impact eelgrass distribution, growth, and survival, and ultimately alter coastal habitats and communities (Dennison, 1987; Zimmerman et al., 1991; Nielsen et al., 2002; Ralph et al., 2007).

Alteration of eelgrass meadows dynamics can profoundly disturb shallow coastal ecosystems because of their critical role in these habitats. Eelgrass meadows provide many ecosystem services and fulfill major ecological roles for coastal communities associated with the complex habitat structure they provide and its associated fauna (Duffy, 2006). Because of its significant ecological role, *Z. marina* was recognized as an Ecologically Significant Species in Canada in 2009 (DFO, 2009b). A decline in eelgrass abundance could dampen their water purification role through particle depositions and nutrient uptake (Nelson and Waaland, 1997; Hemminga and Duarte, 2000) and contribute even more to the degradation of light conditions in meadows (Maxwell et al., 2017). Eelgrass biological responses to changing light conditions deserve attention, especially in Western North Atlantic coastal waters, where underwater light conditions are altered by sustained human activities (Waycott et al., 2009). This is especially the case in boreal and subarctic environments, where strong seasonality and extreme weather events can cause light attenuation in the water column over periods from a few days to several weeks through, for instance, ice cover, freshet or terrestrial runoffs, inducing browning of the coastal waters (Murphy et al., 2021).

Changes in light intensity can alter subcellular processes and induce a response to adjust and optimise photosynthesis. As described by Falkowski and Raven (2007), incident light influences the electron transport in the thylakoid membranes (electron transport chain, ETC), downstream of photosystem II (PSII), in which photons are captured by accessory pigments and funneled towards the *chl a* of the reaction center. There, electrons are retrieved from H₂O molecules to feed the ETC. Electron transport supplies the Calvin cycle with NADPH and ATP. The most common ways to monitor photosynthesis are through the electron transport rate (ETR) in the ETC and CO₂/O₂ fluxes. Manipulation of PSII by Pulse

Amplitude Modulated (PAM) fluorometry provides insights on the functioning of the photosynthetic apparatus. This technique reveals the relative importance of the different pathways competing for photon energy: photochemistry, fluorescence, and heat dissipation, complementing the information gathered on primary productivity (Schreiber, 2004).

Following a change in light intensity, biological responses to optimise photosynthesis can occur on different biological and timescales (McMahon et al., 2013; Bertelli and Unsworth, 2018). For example, rapid adjustments to a new constant irradiance take place in a matter of days through subcellular photosynthetic changes (Lambers et al., 2008). On the other hand, photoacclimation, i.e. photosynthetic, physiological, and morphological adjustments to light conditions may take weeks to months and occurs from subcellular to plant scale (McMahon et al., 2013; Schubert et al., 2018). At shoot scale, an increase in leaf surface or photosynthetic biomass, often approximated by an increase of the above-/below-ground biomass ratio, helps maintain carbon balance by decreasing the proportion of non-photosynthetic tissues relative to photosynthetic ones (Olesen and Sand-Jensen, 1993). In addition, higher pigment content can counteract low light levels by increasing leaf absorptance (Beer et al., 2014), i.e. the fraction of incident photons harvested by leaf tissues (Kirk, 1994; Zimmerman, 2003). Furthermore, the photosynthetic apparatus responds to low light conditions by optimising photon use at the subcellular level, thus enhancing photosynthetic efficiency (Bertelli and Unsworth, 2018). However, despite a more efficient photon use, insufficient photon availability leads to a decreased electron transport rate and, consequently, to a lower photosynthetic capacity. Photoacclimation is achieved when the plant has reached a new steady state reflecting optimisation of photosynthesis under its new light environment (Lambers et al., 2008; Bertelli and Unsworth, 2018). At some point, the photophysiological adjustments can no longer compensate for the too few incident photons and shoot mortality can occur if carbon balance cannot be maintained and metabolic costs exceed carbon fixation by photosynthesis (Longstaff and Dennison, 1999; Ralph et al., 2007; Bertelli and Unsworth, 2018).

There have been attempts to estimate the *Minimum Light Requirements* (MLR) needed for growth and survival for *Z. marina*. This MLR is expressed as a percentage of surface irradiance and traditionally determined by the light intensity measured at the maximum depth limit of a seagrass species or population (Dennison et al., 1993). However, the MLR calculated for seagrasses by Duarte (1991) (i.e., 11% of surface irradiance) is not well suited for cold temperate intertidal ecosystems which experience less daylight than tropical species (Lee et al., 2007; Bulmer et al., 2016; Eriander, 2017). Light requirements can also be regarded as the light intensity under which the shoot respiratory demands amount photosynthesis (Ralph et al., 2007), referred to as *Minimum Quantum Requirements* for growth (MQR), and expressed as a PAR intensity. Although rarely encountered in literature (Ralph et al., 2007), this latter proxy is more appropriate when studying photoacclimation or in a context of conservation since it provides an absolute minimum light intensity to which seagrasses can acclimate and survive. Therefore, it becomes relevant to reassess these light requirements when studying specific species or even populations, especially for management and conservation purposes (Collier et al., 2012; Bertelli and Unsworth, 2018).

This study aims to characterise the photoacclimation responses of *Z. marina* in controlled conditions along a natural gradient of photosynthetically active radiation (PAR) intensity experienced by an intertidal eelgrass population from the cold temperate St. Lawrence Estuary (Quebec, Canada, ca. 48.5°N). Rapid adjustments to changes in irradiance after five days were quantified by examining tissue-scale photosynthetic responses (i.e. photosynthetic apparatus efficiency and capacity). Photoacclimation was also assessed by examining the evolution of the photosynthetic and physiological adjustments after 25 days of light exposure via measurements of photosynthetic apparatus efficiency and capacity, pigment content and shoot-scale primary production. Based on Bertelli and Unsworth's (2018) observations, shoots metabolism should have reached a new stable state by that time. Compared to physiological responses, the photosynthetic apparatus should respond first, after only a few days of light exposure (Collier et al., 2012; Bertelli and Unsworth, 2018). These rapid adjustments are expected to occur with light decrease until PAR intensity becomes too low to support photosynthetic activity and maintain carbon balance. We hypothesized that

photoacclimation would occur as soon as PAR becomes limiting to optimise photon absorption and electron transport, thus maintaining photosynthetic rates. This should be achieved through increased chlorophyll concentration and absorptance, increased photon use and lower saturating light intensity.

2.2.2 Materials and Methods

2.2.2.1 Sample collection

Whole eelgrass shoots were collected on the intertidal eelgrass meadow in East Rimouski, Quebec, Canada (48°27'42.24''N 68°31'25.92''O) on July 8, 2020 and placed in a cooler with seawater for transport to the Pointe-au-Père research station located a few kilometers away. The next day, shoots with their root system and surrounding sediments were transplanted into individual plastic cores (5 cm deep, 2.5 cm diameter). Transplanted shoots were approximately 20 cm in height, had intact roots and three rhizome internodes. Prior to the experiment, shoots were placed in experimental tanks four days for acclimation, with a 14:10 photoperiod (light:dark, h) and under 860 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, which corresponds to the mean light intensity measured over a tide cycle during daytime in the same meadow in summer 2020 (Léger-Daigle, unpublished results).

2.2.2.2 Experimental design and system

Seven PAR treatments (6, 36, 74, 133, 355, 503 and 860 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) were used to test for eelgrass light adjustment and acclimation responses. This range of light intensities was established to achieve high resolution of the photoacclimation response in the lower irradiances. Most of the light intensities were chosen for their ecological significance. For instance, 36 and 133 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ are close to the light compensation point for growth

and the maximum specific growth rate of *Z. marina*, respectively (Olesen and Sand-Jensen, 1993). Furthermore, the 6 and 860 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ treatments correspond to the mean PAR intensity measured, respectively, under the seasonal sea ice cover in winter (Horner and Schrader, 1982) and during daytime in summer in Rimouski. The latter light treatment therefore acts as a control treatment. The other three light intensities (i.e. 74, 355 and 503 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) were selected to achieve exponential increments throughout the studied range.

The experiment was carried out in a flow-through system in two separate tanks, in which the PAR treatments were randomly assigned (**Figure 6**). For each PAR treatment, nine shoots were randomly and evenly distributed in three transparent independent containers (three individual plastic cores per container). The shoots served as units of replication, although shoots from the same containers were considered as pseudo-replicates and accounted for in the statistical treatment. The containers were continuously and directly supplied with sand-filtered seawater pumped a few kilometers offshore of the research station. Water temperature remained constant at $11 \pm 0.01^\circ\text{C}$. Lighting was ensured by LED growth lights mimicking sunlight emission spectrum (model GHBH-640W-120V, RayonLed, Montreal, CA). Light intensity was attenuated with grey filters (LEE Filters, Burbank, CA, USA) to reach the targeted PAR, without changing spectral quality. Filters were suspended above the three containers of each treatment. The natural daylight hours of that time of year, a 14:10 photoperiod (light:dark, h) was recreated by an autonomous timer.

Eelgrass shoots were kept in the containers for 25 days, during which epiphytes were manually cleaned off the leaves twice a week. Rapid photosynthetic adjustments were assessed after five days of exposure for each light treatment. Photosynthetic responses were measured again at the end of the experiment (on day 25) to compare these responses to those of day 5 (rapid adjustments) and assess photoacclimation (**Figure 6**). Physiological responses were also measured on day 25 to appreciate acclimation responses to the different light treatments. At last, leaf surface (cm^2) was measured with ImageJ software (Rasband, 2019).

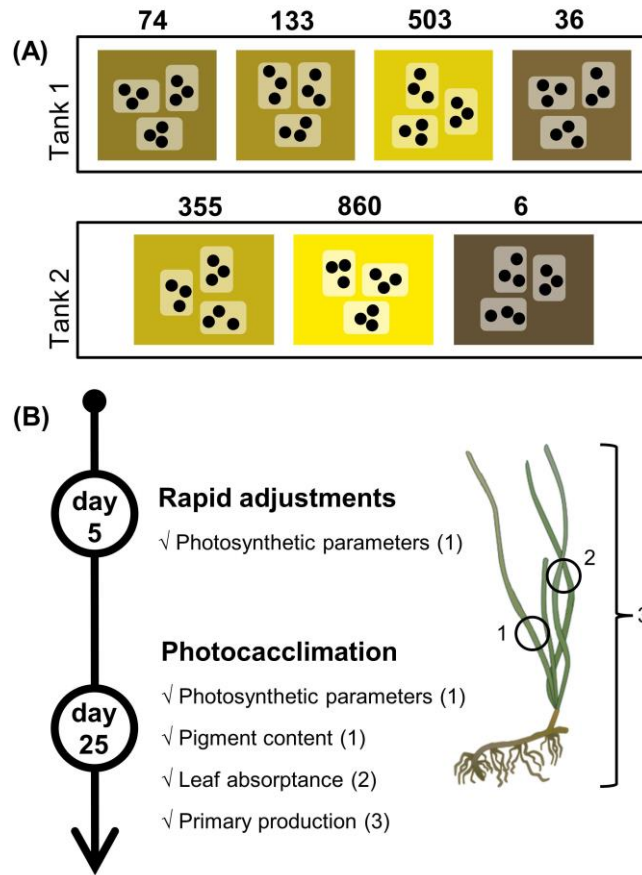


Figure 6. Schematic representation of the experimental system and sampling design. A) Experimental flowthrough system with the two tanks in which were randomly assigned the seven light intensity treatments (numbers in $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), to which nine shoots (●: sediment core with a single shoot) were exposed while distributed in three transparent plastic containers. B) Sampling timeline for rapid adjustments and photoacclimation assessment. Numbers in parenthesis refer to the part of the shoot used for measurements. 1: second leaf, 5cm above the sheath; 2: green mature leaf fragment; 3: whole shoot. For every variable, $n = 9$ shoots per treatment, except for primary production where $n = 6$ shoots per treatment.

2.2.2.3 Photosynthetic measurements

The photophysiological responses of eelgrass were determined by non-invasive PAM fluorometry with a Diving PAM-II (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany). Rapid Light Curves (RLC) were used to assess photosynthesis (White and Critchley, 1999; Ralph and Gademann, 2005): fluorescence is measured through a range of PAR intensity and allows calculation of quantum yields (maximum: F_v/F_m ; and effective: Y_{II}), ETR and quenching coefficients (photochemical: qP ; and non-photochemical: NPQ) for each actinic light step. RLCs usually exhibit three regions from which can be estimated photosynthetic parameters: (i) in the light-limited region of the RLC, the initial slope of the ETR-PAR relationship (alpha, α) is used as a proxy for photosynthetic efficiency (Schreiber, 2004). (ii) As PAR intensity increases, the onset of light saturation (E_k) is reached, the ETC saturates and the ETR reaches a plateau (ETR_{max}) which serves as a proxy for photosynthetic capacity (Schreiber, 2004). Mathematically, E_k corresponds to the intersection of alpha and ETR_{max} . Physiologically, E_k is the light intensity where neither photochemical reactions (qP) nor heat dissipation (NPQ) dominates fluorescence quenching (Henley, 1993). (iii) In the high end of the PAR range of the RLC, a drop of the ETR can occur, indicating photoinhibition (Henley, 1993).

RLCs were carried out on each shoot, on the second leaf, approximately 5 cm above the top of the sheath (Beer et al., 2001), after five and 25 days of light exposure and around midday every time. The RLCs consisted of 10 actinic light steps (38, 68, 98, 137, 190, 288, 432, 637, 954, 1246 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) lasting 10 seconds each. Leaves were shaded with the leaf clip no more than 10 seconds before the start of the RLC (Ralph and Gademann, 2005). The PAM calculates the ETR using the equation of Beer et al. (2001):

$$ETR = Y_{II} * PAR * AF * 0.5 \quad (\text{eq. 1})$$

where Y_{II} is the effective quantum yield of photosystem II, PAR corresponds to the actinic light intensity generated by the PAM, AF refers to the absorption factor, and 0.5 refers to the even distribution of photons between PSII and PSI (Beer et al., 2001). The Y_{II} is

automatically calculated based on fluorescence ratios, according to Genty et al. (1989). The AF was set at 0.44, corresponding to the mean fraction of absorbed light for eelgrass (Beer et al., 1998). This AF value of 0.44 was established for populations from higher latitudes (66° N) and is therefore not entirely appropriate for our study. It was however used in this study to compare results between the beginning and the end of the experiment, as well as with other studies. This default AF was later replaced by other absorption factors, which were determined spectrophotometrically (see *Light absorption* section below) for more accurate calculations of ETRs.

The ETR values were then fitted against the PAR steps to the double exponential decay function described in Platt et al. (1980) to extract the photosynthetic parameters alpha, E_k , and ETR_{max} . This was performed with the software R (R Core Team, version 4.1.1) using the *fitPGH* function and a Port regression algorithm (*fitmethod*) in the Phytotools package (Silsbe and Malkin, 2015). RLCs with no saturation of the electron transport, even at the highest actinic light, were omitted from the analysis since they reflected underlying technical problems.

2.2.2.4 Physiological measurements

Pigment composition

At the end of the experiment, the second leaf of every single shoot was collected and stored at -80°C for pigment analysis. Leaves were ground using a mortar and pestle in 100% acetone, on ice and under green light. Photosynthetic and accessory pigments were extracted in 10 mL acetone for 20 hours. Upon extraction, *chl a* , *chl b* and total carotenoids were quantified spectrophotometrically by measuring absorbance at 470, 645 and 662 nm, using a Genesys 10UV Scanning (Thermo Electro Corporation, Madison, WI, USA). Pigment concentrations were calculated using Lichtenthaler's (1987) equations and standardized to leaf fresh weight (FW).

Light absorption

Since ETR is estimated based on the absorbed PAR, the method for quantifying the fraction of absorbed light can significantly influence the measured photosynthetic rates (Runcie and Durako, 2004). According to Ralph et al. (2007), leaf absorptance should be corrected for light absorption by non-photosynthetic components of photosynthetic tissues. However, the Absorption Factor (AF) used for ETR calculations (**eq. 1**) is often estimated in a way that makes it impossible to differentiate non-photosynthetic from photosynthetic light absorption (Durako, 2007).

Light absorption was determined using a Lambda850 spectrophotometer (PerkinElmer, Waltham, MA, USA) equipped with a 150mm integrating sphere. Absorptance measurements were performed on samples collected at the end of the experiment and on any green and mature leaf remaining after pigment analysis. Leaf fragments were suspended at the center of the integrating sphere with a clip-style sample holder (Labsphere Inc., North Sutton, NH, USA) (Moss and Loomis, 1952; Boss et al., 2018). The reflectance ports of the sphere were closed with a white Spectralon reflectance standard and the beam was angled by 85°. This configuration represents an optimal geometry of absorbance measurement by ensuring the detection of nearly all photons scattered by the leaf. To our knowledge, this technique has never been used for *Zostera marina* leaf absorptance. The spectral absorbance ($D\lambda$) was converted into leaf spectral absorptance ($A\lambda$) as

$$A\lambda = (1 - 10^{-D\lambda}) \quad (\text{eq. 2})$$

Leaf AF was calculated as the spectral average of $A\lambda$ between 400 to 700 nm. We distinguished the total absorption factor from the absorption factor due the photosynthetic components of the leaf. Therefore, AF_{total} represents the fraction of absorbed light by the leaf's photosynthetic and non-photosynthetic components. The measured absorptance was corrected for non-photosynthetic light absorption by subtracting the absorptance in the near infrared (at 750 nm), assumed to be non-photosynthetic (Rühle and Wild, 1979; Cummings

and Zimmerman, 2003; Durako, 2007). Photosynthetic absorptance ($A_p\lambda$) was thus obtained with the following correction:

$$A_p\lambda = (A\lambda - A_{750}) \quad (\text{eq. 3})$$

where A_{750} is the total leaf absorptance at 750 nm. Leaf photosynthetic absorptance (AF_{photo}) was calculated as spectral average of $A_p\lambda$ between 400 to 700 nm. The estimated AF_{total} and AF_{photo} were used for correction of photosynthetic rates (ETR_{max}) *a posteriori*.

Primary production and respiration

Net primary production (NPP) and respiration (R) were assessed at the end of the experiment by measuring the variation of O₂ concentration during light and dark incubations, respectively, using a non-invasive oxygen meter Fibox4 (PreSens, Regensburg, Germany) (Noisette et al., 2013). Each shoot was gently cleaned of epiphytes and sediments and individually incubated in 0.2 µm filtered seawater in a 300mL sealed glass bottle. Each incubation lasted three hours, during which four measurements were made 20 minutes apart in the dark and then under the respective light treatment. Bottles were gently shaken every 10 minutes. Incubations were run in a water bath to keep the temperature close to 11°C. Net and gross primary production (GPP) and respiration rates were calculated using the following equations:

$$NPP = \frac{(\alpha_{\text{light}} * \text{vol})}{\text{photosynthetic leaf surface}} \quad (\text{eq. 4})$$

$$GPP = \frac{(\alpha_{\text{light}} * \text{vol}) - (\alpha_{\text{dark}} * \text{vol})}{\text{photosynthetic leaf surface}} \quad (\text{eq. 5})$$

$$R = \frac{\alpha_{\text{dark}} * \text{vol}}{\text{total leaf surface}} \quad (\text{eq. 6})$$

where α_{light} and α_{dark} are the slopes of the oxygen concentration variation along time ($\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ h}^{-1}$), respectively for the light and dark incubations, and vol is the volume of the glass bottles (L). GPP and NPP were standardized to photosynthetic leaf surface (only

the green parts of the leaves in cm^2), whereas respiration was standardized to total leaf surface. Leaf surfaces represent only one side of the leaves. Rates are expressed as $\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

2.2.2.5 Statistical analyses

Relationships between photosynthetic and physiological parameters against light treatment were modeled by fitting hierarchical generalized additive models (HGAM) (Pedersen et al., 2019). The maximum of basis functions was set to $k=7$, since light intensity, the principal predictor, had seven levels (even though it was treated as a continuous variable). The identity of the containers in which shoots were kept during the experiment was included as a random factor to account for any undesired added variance among containers.

For photosynthetic parameters analysis, HGAMs were structured with date-specific smoothers to account for the additional temporal aspect of the data (day 5 and day 25). This allowed appreciating the evolution of the functional response between the beginning (rapid adjustment responses) and the end (acclimation responses) of the experiment. Shoot id was also included in the model as a random variable. HGAM for analysis of the corrected ETR_{max} was structured in the same way, only with the method for absorptance estimation (default AF of 0.44, spectrophotometrically measured AF_{total} and AF_{Photo}) as a grouping factor.

Gross primary production (GPP) measured at the shoot scale was fitted to an HGAM model rather than a classic photosynthesis-irradiance (PI) curve. A PI curve usually follows the photosynthetic rate of an individual throughout a range of increasing light intensities (Falkowski and Raven, 2007). Here, the curve is shaped by multiple individuals, all of which are acclimated to their respective light environments (x axis). Therefore, the physiological mechanisms behind the observed response are not the same as with a classic PI curve.

Graphical analysis of the models sometimes suggested thresholds. In these cases, T-tests were carried out to confirm the presence of such a threshold in the response of a variable

amongst light treatments. This was done for both α and E_k on day 5, between 133 and 355 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Data were tested for normality and homoscedasticity with the Shapiro and Fligner tests, respectively, and using light treatment as a factor. Statistical analyses were carried out with R (R Core Team, version 4.1.1).

2.2.3 Results

2.2.3.1 Rapid photosynthetic adjustments

Photosynthetic efficiency and capacity

Five days after the beginning of the light exposure, photosynthetic efficiency, estimated with α , varied significantly with irradiance exposure ($p < 0.001$, **Table 1**), following a non-linear trend. Eelgrass shoots from the 74 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ treatment showed the most efficient electron transport at low light intensity, as indicated by the peak of α at 0.173 (**Figure 7 A**). Above and below this irradiance, α decreased strongly. The maximum electron transport rate (ETR_{max}) increased linearly with the increase of irradiance exposure ($p < 0.001$, **Figure 7 B**), ranging from 24.6 to 62.7 $\mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at 6 and 860 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectively. On day 5, the onset of light saturation (E_k) increased significantly with light treatment ($p < 0.001$; **Figure 7 C**).

As shown by the patterns depicted by the models for the three photosynthetic parameters, functional responses reached a threshold around 200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ after 5 days of experiment. α and E_k were significantly different under 133 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ compared to 355 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (T-test, $p = 0.005$ and 0.023 respectively). Both parameters did not vary significantly above 355 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Furthermore, E_k did not change with light treatment beneath 133 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, with mean values close to 200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

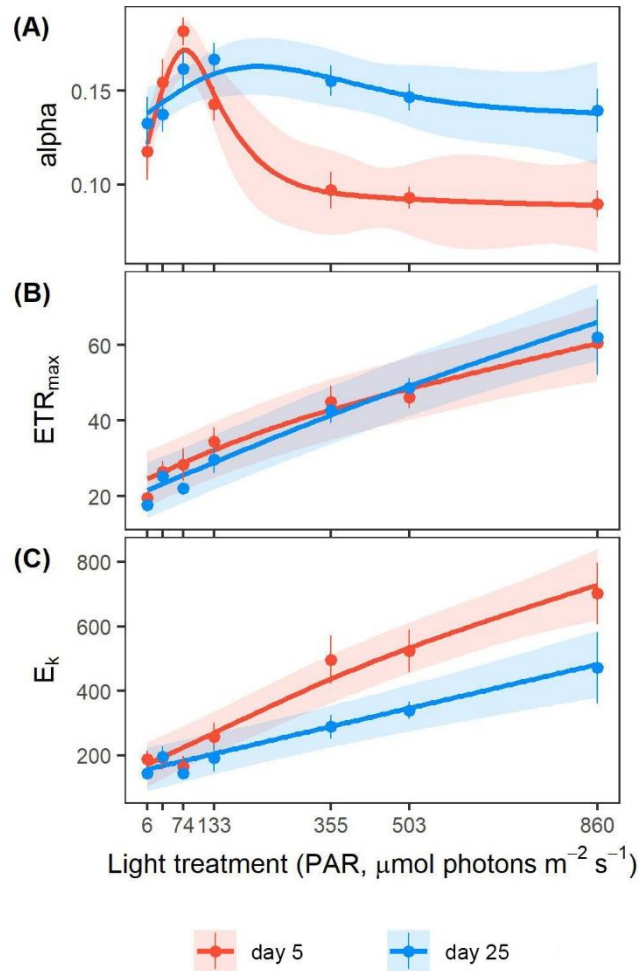


Figure 7. Photosynthetic parameters derived from RLCs after five (red) and 25 (blue) days of light exposure. Dotted values are mean \pm SE (n = 5-9 shoots) for each light treatment. Lines correspond to the values fitted by HGAM with a 95% confidence interval. A) Alpha (initial slope of the RLC), B) maximum electron transport rate (ETR_{max} , $\mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and C) onset of light saturation (E_k , $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

2.2.3.2 Photoacclimation

Photosynthetic apparatus comparison between day 5 and day 25

The relationship between alpha and light treatment changed significantly between day 5 and day 25 ($p < 0.001$, **Table 1**, **Figure 7 A**), leading at the end to a consistent alpha among all the light treatments ($p = 0.187$, HGAM). As of $355 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and above, alpha significantly increased between day 5 and day 25, based on the non-overlapping confidence intervals (Crawley, 2013). The increase in ETR_{max} with light treatments was similar on day 5 and day 25 ($p = 0.302$), as supported by the overlapping confidence intervals. Conversely, E_k increased differently with light treatment on day 5 and day 25 ($p < 0.001$, **Table 1**), showing a greater slope at day 5 compared to day 25. The confidence intervals for the two dates cease to overlap as of $355 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and beyond.

Pigments and light absorption

After 25 days of light exposure, chlorophyll contents in the eelgrass leaves decreased with increasing irradiance ($p < 0.001$ for both *chl a* and *chl b*, **Table 1**). *Chl a* and *chl b* contents were over twice higher in the four lower light treatments ($133 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and beneath) than at $860 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (**Figure 8 A**). Total carotenoids followed a similar trend, although the relationship was less pronounced ($p = 0.002$, **Table 1**).

The light harvesting efficiency (AF_{total}) of eelgrass leaves was minimal in the mid-range irradiances ($p = 0.032$, **Table 1**, **Figure 8 B**). AF_{total} ranged from 0.47 in the $503 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ treatment to 0.59 and 0.58 under 6 and $860 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectively. Photosynthetic absorptance (AF_{photo} , $p = 0.413$, **Table 1**) did not change with light treatment. By the end of the experiment, eelgrass shoots captured on average 55% ($\text{AF}_{\text{total}} = 0.55 \pm 0.02$ SE) of incident light while only 18% ($\text{AF}_{\text{photo}} = 0.18 \pm 0.01$ SE) of incident photons were trapped by the photosynthetic apparatus.

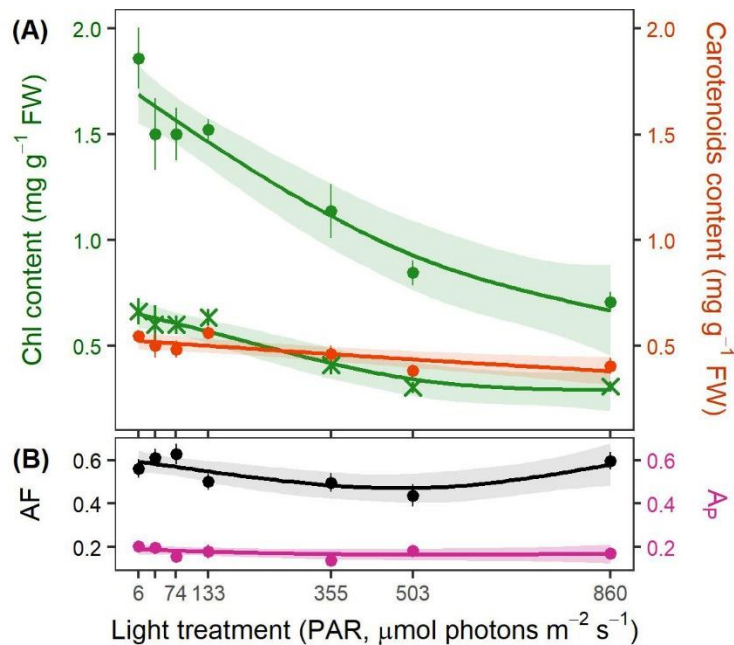


Figure 8. Pigment content and absorbance of eelgrass leaves for each light treatment at the end of the experiment. A) Chl a (green circles), chl b (green x) and total carotenoids (orange) contents (mg pigment g $^{-1}$ FW). B) Total absorption factor (AF $_{total}$, black) and photosynthetic absorption factor (AF $_{photo}$, purple). Dotted values are mean \pm SE ($n = 8-9$ shoots). Lines represent the fitted values from HGAM models with a 95% confidence interval.

Correcting electron transport rates for photosynthetic light absorption

Correction of the electron transport rates, by replacing the default AF value of 0.44 in the ETR equation with the measured AF $_{total}$ (see *Light absorption* in the *Materials and Methods* section), significantly affected the relationship between ETR $_{max}$ and light treatment by increasing its intercept rather than the overall trend ($p < 0.001$, **Figure 9**). Further correction of the photosynthetic rates with the AF $_{photo}$ led to a stronger change of the relationship ($p < 0.001$), yielding to ETR $_{max}$ values 67% lower than the rates calculated with the default AF (**Figure 9**). ETR $_{max}$ increased significantly with increasing irradiance, regardless of the method for absorbance estimation (HGAM model, **Table 1**, $p < 0.001$ with default AF, AF $_{total}$, and AF $_{photo}$).

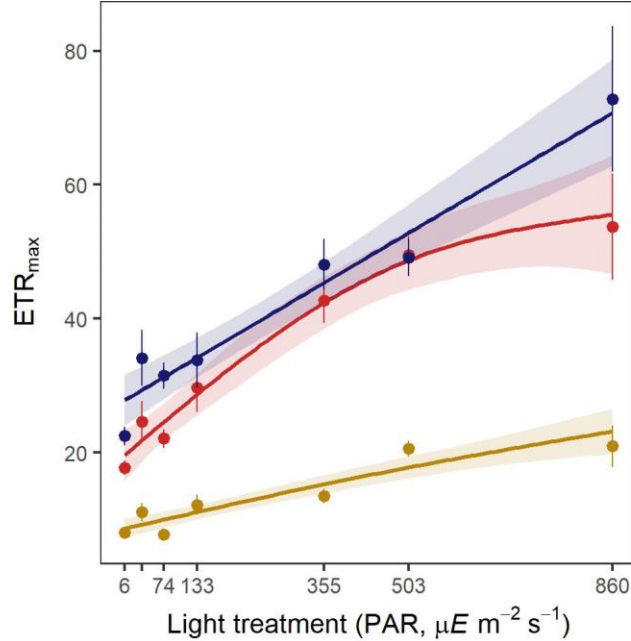


Figure 9. Maximum electron transport rates (ETR_{max} , $\mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) for each light treatment at the end of the experiment. Dotted values are mean \pm SE ($n = 5-9$ shoots) uncorrected ETR_{max} (red, with default AF of 0.44) and rates corrected with the measured AF_{total} and AF_{photo} (blue and yellow, respectively). Lines represent the fitted values from HGAM models with a 95% confidence interval.

Shoot-scale primary production

Gross primary production (GPP) rates increased from $0.56 \mu\text{mol O}_2 \text{cm}^{-2} \text{h}^{-1}$ in the lowest light treatment up to a peak of $2.04 \mu\text{mol O}_2 \text{cm}^{-2} \text{h}^{-1}$ at $355 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (**Figure 10**). Net primary production (NPP) rates increased from 0.29 to $1.0 \mu\text{mol O}_2 \text{cm}^{-2} \text{h}^{-1}$, from the 6 to the $74 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ treatments. Above that irradiance level, NPP reached a plateau (**Figure 10**). Dark respiration (R) rates in the 355 and $860 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ treatments averaged $-0.55 \pm 0.08 \text{ SE}$ and $-0.53 \pm 0.03 \text{ SE} \mu\text{mol O}_2 \text{cm}^{-2} \text{h}^{-1}$ respectively, whereas the other light treatments yielded an overall mean respiration rate of $-0.28 \pm 0.02 \text{ SE} \mu\text{mol O}_2 \text{cm}^{-2} \text{h}^{-1}$.

An MQR for our light acclimated eelgrass shoots was estimated from the NPP-irradiance HGAM model considering a mean respiration rate of 0.35 ± 0.02 SE $\mu\text{mol O}_2 \text{cm}^{-2} \text{h}^{-1}$ for a light intensity of $0 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. This MQR was estimated to occur at $13.7 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, the irradiance at which photosynthesis (GPP) would equal respiration (NPP=0).

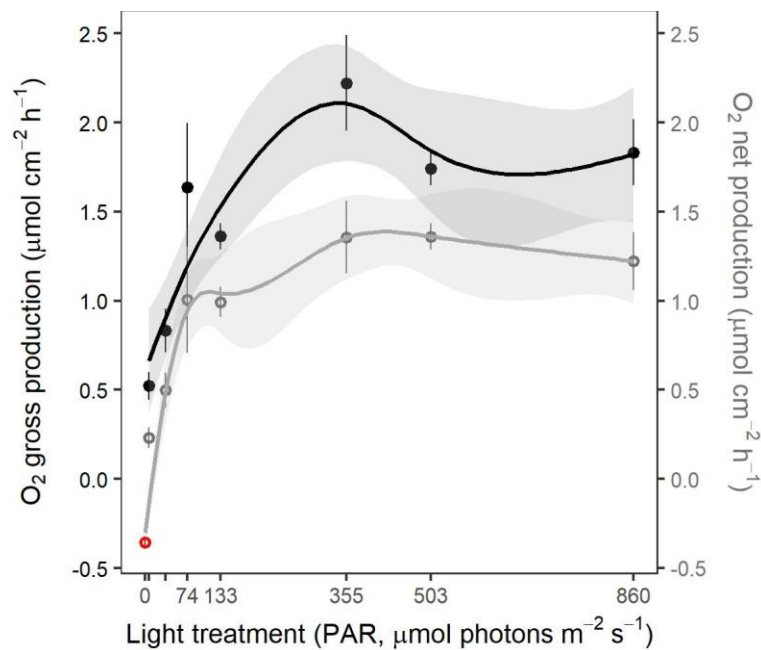


Figure 10. Net (NPP) and gross (GPP) primary production standardized by photosynthetic leaf surface ($\mu\text{mol O}_2 \text{h}^{-1} \text{cm}^{-2}$) of whole eelgrass shoots from each light treatment at the end of the experiment. Dotted values are mean \pm SE ($n = 5-6$ shoots). NPP at $0 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (red circle) is the mean respiration rate measured throughout the range of light treatments ($n = 41$). Lines represent the fitted values from HGAM models with a 95% confidence interval.

Tableau 2

Output of the HGAM analyses. Table shows the F statistics and p -values for each predictor, and adjusted R^2 , deviance explained and sample size (n) for each model. Smoothed variables are identified with $s()$. Statistical significance is identified with an asterisk (*).

		F	<i>p</i>-value	R² (adj.)	Dev. expl.	n
alpha	date	3.81	0.0002*			
	s(PAR) on day5	12.78	<0.001*			
	s(PAR) on day25	1.38	0.187	0.433	47.9%	113
	s(container)	0.21	0.300			
	s(id)	0.00	0.735			
ETR_{max}	date	-1.04	0.302			
	s(PAR) on day5	38.72	<0.001*			
	s(PAR) on day25	72.50	<0.001*	0.72	78%	113
	s(container)	0.00	0.4356			
	s(id)	0.49	0.0394*			
E_k	date	-4.14	7.29e-05*			
	s(PAR) on day5	60.51	<0.001*			
	s(PAR) on day25	33.61	<0.001*	0.62	65.3%	113
	s(container)	0.00	0.456			
	s(id)	0.11	0.307			
corrected ETR_{max}	0.44-AF	4.09	6.88e-05*			
	0.44-AP	-12.99	<0.001*			
	AF-AP	-17.08	<0.001*			
	s(PAR) with 0.44	42.73	<0.001*	0.781	79%	159
	s(PAR) with AF	116.15	<0.001*			
	s(PAR) with AP	14.18	0.0002*			
	s(container)	0.06	0.3494			
Chla	s(PAR)	31.53	<0.001*	0.551	56.5%	58
	s(container)	0.00	0.593			
Chlb	s(PAR)	19.73	2.24e-07*	0.45	47%	58
	s(container)	0.00	0.711			
Carotenoids	s(PAR)	8.76	0.0025*	0.153	17%	58
	s(container)	0.00	0.9018			
AF_{total}	s(PAR)	3.54	0.0324*	0.0868	11.2%	83
	s(container)	0.00	0.4054			
AF_{photo}	s(PAR)	1.14	0.413	0.0111	2.97%	83
	s(container)	0.00	0.996			
GPP	s(PAR)	13.19	1.8e-06*	0.568	61.7%	41
	s(container)	1.32	0.112			
NPP	s(PAR)	91.01	<0.001*	0.863	87.4%	82
	s(container)	3.50	0.0142*			

2.2.4 Discussion

This experimental study assessed the capacity of *Z. marina* shoots to adjust and acclimate to light through a broad range of irradiances from 6 to 860 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Short-term photosynthetic adjustments measured after five days of exposure and photoacclimation processes after 25 days were observed in response to light attenuation. Rapid adjustments of the photosynthetic apparatus after five days revealed a light intensity threshold between 133 and 355 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at which photosynthetic parameters started to change compared to the higher light treatments. Furthermore, photoacclimation revealed a second threshold around 74 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at which photoacclimation mechanisms were optimal (**Figure 11**) and below which photosynthesis and primary production was impeded.

2.2.4.1 Rapid photosynthetic adjustments

Rapid responses of the photosynthetic apparatus already occurred after five days of exposure to new light conditions, as previously demonstrated by other studies (Collier et al., 2012; Bertelli and Unsworth, 2018). Globally, the photosynthetic capacity (ETR_{max}) increased linearly with increasing light treatment, hence leading to the increase of the saturation irradiance (E_k), as reported in previous studies (Ralph and Gademann, 2005; Ochieng et al., 2010; Bertelli and Unsworth, 2018) and is a direct consequence of the light limitation of the electron transport chain (ETC). The peak of photosynthetic efficiency (α) reached under 74 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and its plateau above 355 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ suggest that electron transport was most efficient at 74 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. From 133 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and below, E_k had stabilized around 200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, which is higher than the treatment intensity. These changes illustrate the optimisation of electron input into the ETC when incident PAR intensity decreases. Above 355 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, α stabilized, implying that these light intensities did not necessitate any photosynthetic adjustments from the shoots, probably because they were closer to the natural PAR intensities

to which the shoots were acclimated *in situ* at the time of collection (mean irradiance of ca. 860 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ during daylight hours in July). Photosynthetic adjustments occurred below 355 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, as evidenced by the increased photosynthetic efficiency (α). The irradiance of their implementation is, therefore, somewhere between 133 and 355 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Despite adjustments of α , processes on the acceptor side of PSII caused a limitation of ETR_{max} in low-light treatments. Indeed, a rate-limiting step in the ETC or a slow Rubisco activity associated with low-light conditions can lower the maximum rate of electron transport by slowing down the turnover rate (or reoxidation) of PSII (Sukenik et al., 1987; Han, 2001; Behrenfeld et al., 2004). Our results suggest photosystem turnover was much slower in shoots from the 133 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ light treatment and beneath than the higher treatments. This is supported by the sharp increase of the fluorescence signal (F) in these lower irradiances (Ralph and Gademann, 2005), as revealed by the fluorescence kinetics obtained during RLCs (**Figure 12**). This increasingly limited capacity of the ETC, accompanied by an increase of α , leads to its quicker saturation (E_k). This dynamic between the three photosynthetic parameters amongst themselves and with light intensity is a characteristic response of the photosynthetic apparatus to highly fluctuating irradiances (Behrenfeld et al., 2004). This potential for such rapid photosynthetic adjustments enables eelgrass to achieve efficient photosynthesis in the highly variable light conditions of the intertidal zone (Anthony et al., 2004; Manassa et al., 2017; Bertelli and Unsworth, 2018).

2.2.4.2 Photoacclimation

After 25 days of light exposure, the photosynthetic responses differed partly from those observed after five days. In the three highest light treatments (355, 503 and 860 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), α increased between the beginning and the end of the experiment, leading the shoots to exhibit similar efficiencies regardless of the treatment. However, their ETR_{max} did not change between days 5 and 25. These shoots showed a decrease in their E_k , since an increase

of α unaccompanied by a change of ETR_{max} inevitably leads to a decrease of E_k . In the lower light treatments ($133 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and beneath), shoots exhibited little to no change of their photosynthetic parameters between the beginning and the end of the experiment. Accordingly, Bertelli and Unsworth (2018) reported a quick (after five days) and then stable photosynthetic response for similar low light intensities (from 3 to $155 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Photosynthetic responses shifted between 133 and $355 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, supporting the observations made on day 5. The change of the photosynthetic parameters with time in the three above-mentioned highest light treatments and the E_k plateau around $200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ suggest this specific irradiance level draws the line between limiting and non-limiting irradiances. It is indeed the lowest light intensity needed to saturate the ETC, even after acclimation of the shoots. It was used hereafter to distinguish low-light (i.e. limiting or non-saturating) from high-light (i.e. saturating) treatments. Schwarz (2004) reported a similar saturating light intensity for subtropical intertidal and subtidal shoots of *Z. capricorni*, with E_k ranging from 195 to $242 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Furthermore, I_k values (the equivalent of E_k , only obtained from PI curves instead of RLCs) ranging from 198 to $220 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ were reported by Goodman et al. (1995) for subtropical *Z. marina* regardless of their experimental light exposure.

In high-light treatments, as α increased between days 5 and 25, plants likely became better acclimated to low PAR intensities. In other words, these shoots developed a more efficient use of photons when light is scarce but not when it is saturating (i.e., their respective light treatments). Effective quantum yield (YII) at the light treatment intensity did not change either (**Figure 13**) while it increased from day 5 to day 25 in the low end of the PAR range of the RLCs. This enhanced efficiency under low PAR for high-light acclimated shoots is likely a secondary effect of a structural change in the ETC such as the size or redox state of the plastoquinone pool, PSII:PSI ratio or trans-thylakoid pH variations (Wilson and Huner, 2000; Yang et al., 2017). The E_k measured in plants from high-light treatments dropped by more than $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ between day 5 and day 25 which resulted in plants being exposed to irradiances higher than their saturating irradiances. In addition, these shoots

exhibited important non-photochemical quenching (NPQ, **Figure 14**) due to greater heat dissipation when the ETC is saturated (Falkowski and Raven, 2007). This important heat dissipation in shoots with a constantly supersaturated ETC may have prevented cellular damage related to oxygen build-up and reactive oxygen species (ROS) formation (Badger, 1985; Ralph et al., 2002).

As for low-light (6 to $133 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) acclimated shoots, photosynthetic parameters remained the same as on day 5, with high α and low ETR_{max} and E_k , compared to the high-light treatments. E_k remained similar after 25 days of low-light exposure implying that the ETC still would not saturate with less than $200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, which is well above the irradiances of the low-light treatments. These findings suggest that photoacclimatory mechanisms were already fully set as of day 5, probably underpinned by the rapid regulation of genes involved in photosynthesis a couple of days after exposure to severe light attenuation (Davey et al., 2018). The NPQ kinetics (**Figure 14**) suggest preservation of photoprotection mechanisms throughout the range of light tested. The NPQ of low-light acclimated shoots saturated more quickly than in the high-light acclimated shoots, indicating efficient dissipation of excess energy as soon as ETC saturates. Similar NPQ plateaus regardless of the light treatment suggest that maximal photoprotective ability was comparable among treatments, even though it was reached at lower light intensities for low-light acclimated shoots. This can be attributed to the naturally important xanthophyll pool found in plants from highly variable light environments (Demmig-Adams et al., 1999) such as intertidal meadows. These observations differ from those reported by Ralph and Gademann (2005), where low-light ($50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) acclimated eelgrass shoots had a reduced ability for excess energy dissipation compared to high-light ($300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) acclimated ones for a similar exposure duration.

Overall, pigment content decreased with increasing light intensity, *chl a* and *chl b* showing greater variations than carotenoids. This relationship between *chl a* and *b* content and light is consistent with previous studies (Cummings and Zimmerman, 2003; Silva et al., 2013; Bertelli and Unsworth, 2018). The subtle change in carotenoid contents with light

intensity can be related to the preservation of heat dissipation mechanisms, as mentioned above, and/or to an optimisation of light harvesting in low-light environments (Silva et al., 2013; Davey et al., 2018). Changes in pigment contents are often considered as photoacclimatory mechanisms enabling better light absorption (Ralph et al., 2007; Schubert et al., 2018). However, the adaptation of seagrasses to the aquatic life, consisting of concentrating the chloroplasts in the leaf epidermis to optimise inorganic carbon acquisition (Hemminga and Duarte, 2000; Enríquez, 2005), leads to a strong package effect (Cummings and Zimmerman, 2003; Enríquez, 2005; Durako, 2007). This phenomenon is caused by self-shading of overlapping pigments (Cummings and Zimmerman, 2003) and results in a non-linear relationship between pigment content and light absorption (or absorptance), overriding the influence of pigment content on leaf optical properties. The occurrence of a strong package effect was supported in our study by an almost three-fold increase in *chl a* content in low-light treatments without any significant increase in absorptance (**Figure 11**).

Leaf absorptance was influenced by the strong natural variability of its optical properties and therefore not considered as a relevant proxy of eelgrass photoacclimatory response. For instance, leaf absorptance can vary substantially within and among shoots and with the physiological state of the photosynthetic tissues (Vähätalo et al., 1998; Enríquez, 2005; Durako, 2007). As previously shown, the photosynthetic capacity increased with PAR intensity, regardless of the absorptance coefficient used. Thus, the choice of absorptance coefficient does not affect the observed functional response of photosynthetic tissues to light intensity. However, the use of absorptance coefficients that are not corrected for non-photosynthetic light absorption (default AF and AF_{total}) leads to an important overestimation of photosynthetic rates (Runcie and Durako, 2004). ETRs should always be estimated using photosynthetic absorptance (AF_{photo}), especially if those rates are to be compared or linked to other quantitative photosynthetic or physiological parameters. Furthermore, from the lack of relationship between pigment content and leaf absorptance, we can infer that a change in pigment content with time (as an acclimation mechanism) did not affect absorptance. Thus, leaf absorptance probably remained the same throughout the experiment, which makes the

comparison of photosynthetic parameters between day 5 and day 25 valid even though absorptance was only measured at the end.

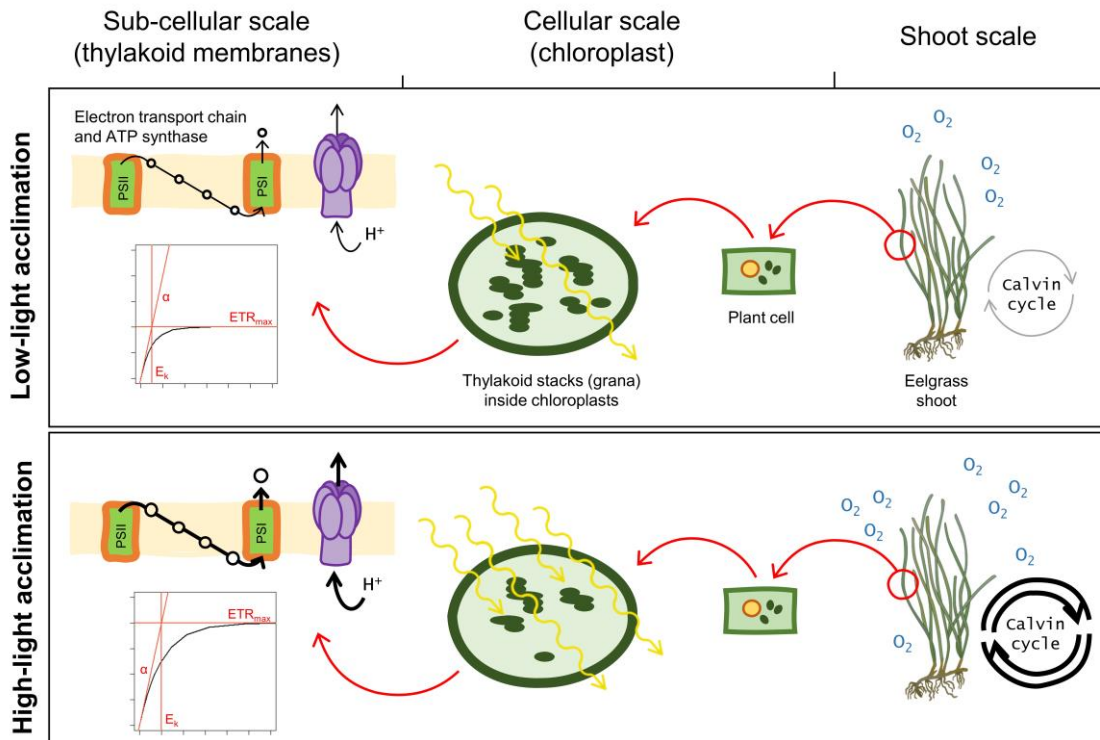


Figure 11. Photoacclimation responses of eelgrass shoots to low and high light, observed after 25 days of light exposure. The limit between low and high light was drawn at $200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, based on E_k measurements. The low-light acclimation response illustrated here only sums up the observations made for the 74 and the $133 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ treatments, which are irradiances for which photoacclimation was sufficient to prevent any shoot decay. The figure shows the highest photosynthetic capacity (ETR_{max}) and onset of light saturation (E_k) of the high-light acclimated shoots compared to the low-light acclimated ones, suggesting a more efficient electron transport chain. Photosynthetic efficiency (α) was similar in both light conditions. Higher pigment contents in low-light acclimated shoots are illustrated by an increased number of thylakoids inside the chloroplasts. Light absorption, represented by the wavy yellow arrows, was constant amongst light conditions. Low-light acclimated shoots had lower primary production (GPP), and presumably a lower Calvin cycle activity, than high-light acclimated ones.

Net (NPP) and gross primary production (GPP) rates measured at the shoot scale increased with irradiance up to 74 and 355 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectively. The peak of GPP at 355 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ suggests that this light intensity at which the highest rates of photosynthesis occur is the light optimum for acclimated eelgrass shoots. Beneath this irradiance (or most likely beneath 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), primary production is limited by light availability. On the other hand, the NPP plateau reached at 74 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, is well beneath the light optimum suggested by GPP, which can be attributed to higher dark respiration rates at 355 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ affecting the overall shape of the HGAM model. Rates of primary production were over twice higher than those reported by Beer et al. (1998) and Dennison and Alberte (1985, 1986) for acclimated shoots and similar light intensities. This discrepancy can be partly explained by the standardization of oxygen fluxes by leaf surface while the whole shoot (below-ground tissues included) was incubated. Standardization by total dry weight would have been more convenient but was precluded by the destructive nature of pigment and absorbance analyses. However, the NPP plateau is close to the light saturation point of 100 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for *Z. marina*, defined by Dennison and Alberte (1982, 1985), although this value was estimated through PI curves. The plateau of GPP above 355 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ while electron transport keeps increasing may be explained by an increase in photorespiration (Beer et al., 1998) to counteract oxygen build-up and prevent photodamage (Kozaki and Takeba, 1996). The different saturating intensities for NPP and GPP can be explained by the dark respiration rates, which were twice higher in the 355 and 860 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ treatments.

The *Minimum Quantum Requirements* of 13.7 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, derived from predicted values of the HGAM model, was inside the range of values for compensation points (10 - 25 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) found by Dennison and Alberte (1982, 1985), although these values were, again, obtained from classic PI curves. The MQR of 13.7 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (0.69 $\text{mol photons m}^{-2} \text{d}^{-1}$ according to our experimental setup) is much lower than the average light intensity (4.91 $\text{mol photons m}^{-2} \text{d}^{-1}$) measured by Bulmer et al. (2016) at the minimum depth limit for a New Zealand *Z. muelleri* population. This difference between the two studies may be related to species-specific responses to light changes (Touchette and

Burkholder, 2000). Our lowest light treatment, a light intensity of $6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, would be too low to support primary production. Hence, the impaired photosynthetic efficiency (α) and the poor photosynthetic capacity (ETR_{max}) measured at $6 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ support the hypothesis for deterioration of the photosynthetic apparatus. NPP, however, was positive at this irradiance, although close to zero. These shoots might have survived off their carbohydrate reserves (rhizomes) for the experiment duration (Olesen and Sand-Jensen, 1993; Ralph et al., 2007; Silva et al., 2013). A longer experiment would have confirmed if $6 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ were insufficient to support basic metabolism, in which case shoot mortality would have been observed once starch reserves depleted.

The findings brought up by this study could be helpful in the context of conservation and restoration of cold temperate *Z. marina* meadows. We identified multiple light thresholds with different ecological and physiological significance. For instance, the lowest PAR intensity at which eelgrass exhibited a positive NPP, identified as the MQR, was around $13.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. However, the maximum NPP was reached around $74 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ through the implementation of photoacclimation mechanisms. *Z. marina* should further thrive under irradiances around $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ since this PAR intensity was considered as saturating and thus did not limit photosynthesis and should allow the build-up of carbohydrate reserves. Similar conclusions were drawn by Thom et al. (2008), reporting minimum requirements of $3 \text{ mol photons m}^{-2} \text{d}^{-1}$ for long-term survival and of $7 \text{ mol photons m}^{-2} \text{d}^{-1}$ for light-saturated growth for a northeastern Pacific eelgrass population from similar latitude. These numbers draw near to our light thresholds of $74 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($3.7 \text{ mol photons m}^{-2} \text{d}^{-1}$) and $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($10.1 \text{ mol photons m}^{-2} \text{d}^{-1}$), respectively. The light thresholds identified in our study are, in our opinion, more accurate than the information usually obtained from classic PI curves. Furthermore, using production rates from acclimated shoots provides insights on the photoacclimatory potential of this species or population, whereas PI curves rather reflect acclimation to one specific light intensity. Therefore, the MQR of $13.7 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and the saturating irradiance of $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ are more useful in a context of conservation than the usual compensation (I_c) and saturation (I_{sat}) points derived from PI curves. However, the light intensities used in our study did not mimic natural light regimes, which are governed by photoperiod, tides, and

water column light attenuation variability. Thus, the thresholds identified here must be seen as averages instead of integrated light intensities ($\text{mol photons m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). An experimental setup with light treatments recreating natural photoperiods would have allowed calculating representative daily PAR intensities. Nonetheless, our results give valuable insights into the photoacclimatory ability of *Z. marina* and highlight key compensatory mechanisms encompassing different biological scales and allowing them to thrive in very fluctuating light environments.

2.2.4.3 Ecological implications and concluding remarks

Our study demonstrated the ability of *Zostera marina* to maintain its photosynthetic rates throughout an extensive range of irradiances through a quick response of its photosynthetic apparatus to changing light intensity. Under experimental conditions, these adjustments were only observed beneath $200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, which was here identified as the threshold between limiting and saturating irradiances. After five days of light exposure, shoots from light-limited treatments had already implemented photoacclimatory mechanisms through increased photosynthetic efficiency and lower photosynthetic capacity. Shoots exposed to non-limiting irradiances exhibited a slower acclimation. Primary production rates measured after 25 days of light exposure resulted from underlying changes at cellular and subcellular scales. In high-light acclimated shoots, light intensity exceeded what was needed for ETC saturation (E_k), which likely underpinned photoprotective mechanisms (photorespiration and heat dissipation through NPQ). Once light became limiting (as of $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and beneath), photoacclimation allowed shoots to maintain photosynthetic rates and carbon balance, as illustrated by the NPP plateau from $74 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and above. Beneath this light intensity, primary production was not maximal, because limited by light availability, but still positive. The apparent optimisation of photosynthetic efficiency regardless of the light treatment, as evidenced by α on day 25, supports the ability of eelgrass to acclimate to a wide range of light intensities. Severe light limitation, i.e. when

irradiance falls beneath the MQR of $13.7 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, possibly led to a deterioration of the photosynthetic apparatus and consumption of carbohydrate reserves. A reduction of underwater light intensity beneath $13.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for a prolonged period caused, for instance, by drastic eutrophication, intense sustained human activities (e.g. dredging) or by local sea-level rise could have an impact at meadow-scale through shoot density decline, narrower distribution area, or shoaling of the meadow.

The ability to quickly respond to changing light conditions is critical in cold temperate intertidal ecosystems, where underwater light intensity can change considerably and rapidly over a tidal cycle, with weather conditions, and depending on the season (Anthony et al., 2004). Shoots have demonstrated a quick response to sudden light limitation and high tolerance to high intensities. Photoacclimation ability is as important as quick adjustments to changing light in the long-term. Indeed, seagrass habitats are expected to change, especially with regard to underwater light conditions, with climate change and human-induced disturbances (Hauxwell et al., 2003; Short et al., 2011). Seagrasses with a high potential for photoacclimation would cope better with these changes.

2.2.5 Supplementary Figures

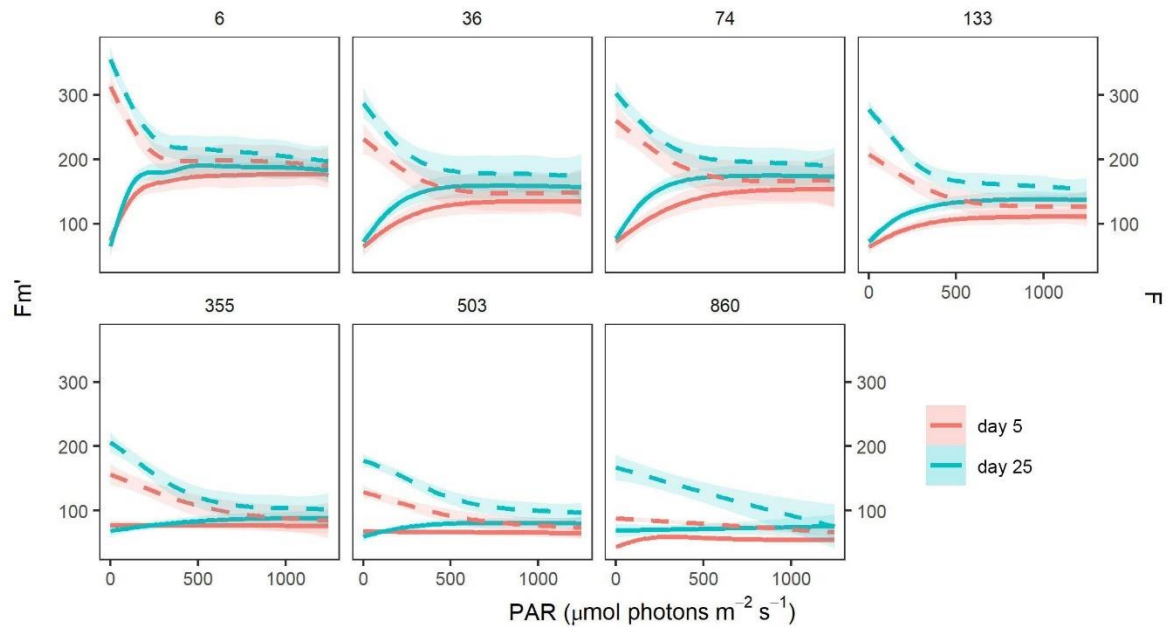


Figure 12. Maximum (F_m' , dashed lines) and steady-state fluorescence signals (F , solid lines) for each light treatment ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) during Rapid Light Curves in the beginning and the end of the experiment (day 5 in red and day 25 in blue). Lines are mean values ($n = 5-9$) with a 95% confidence interval.

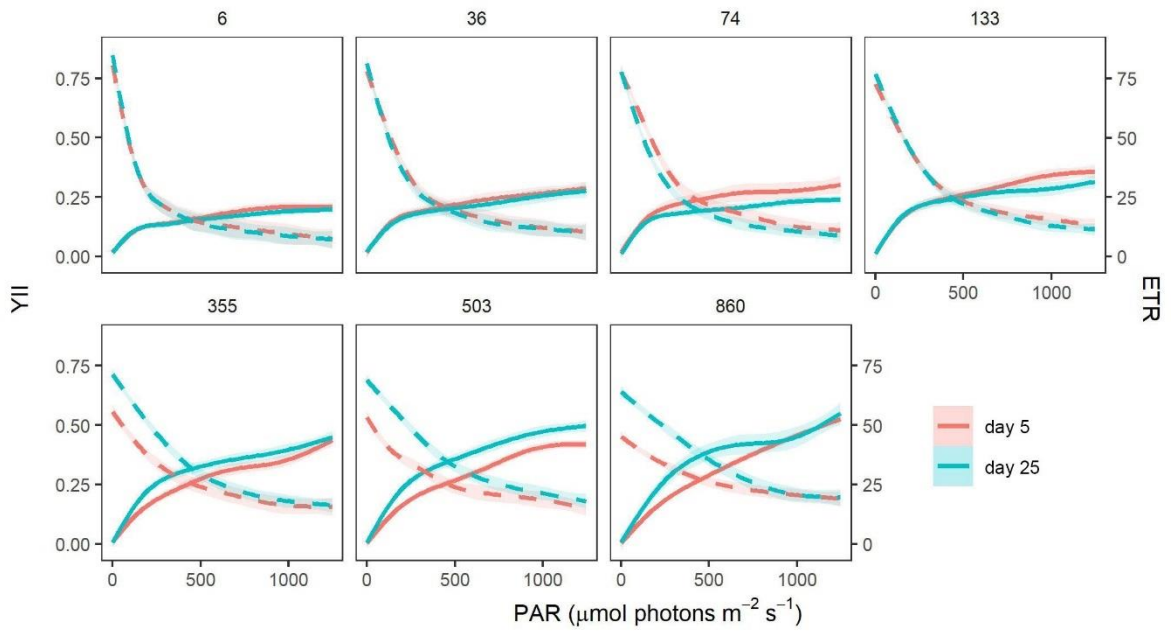


Figure 13. Effective quantum yield of PSII (YII, dashed lines) and electron transport rate (ETR, solid lines) for each light treatment ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) during Rapid Light Curves in the beginning and the end of the experiment (day 5 in red and day 25 in blue). Lines are mean values ($n = 5-9$) with a 95% confidence interval.

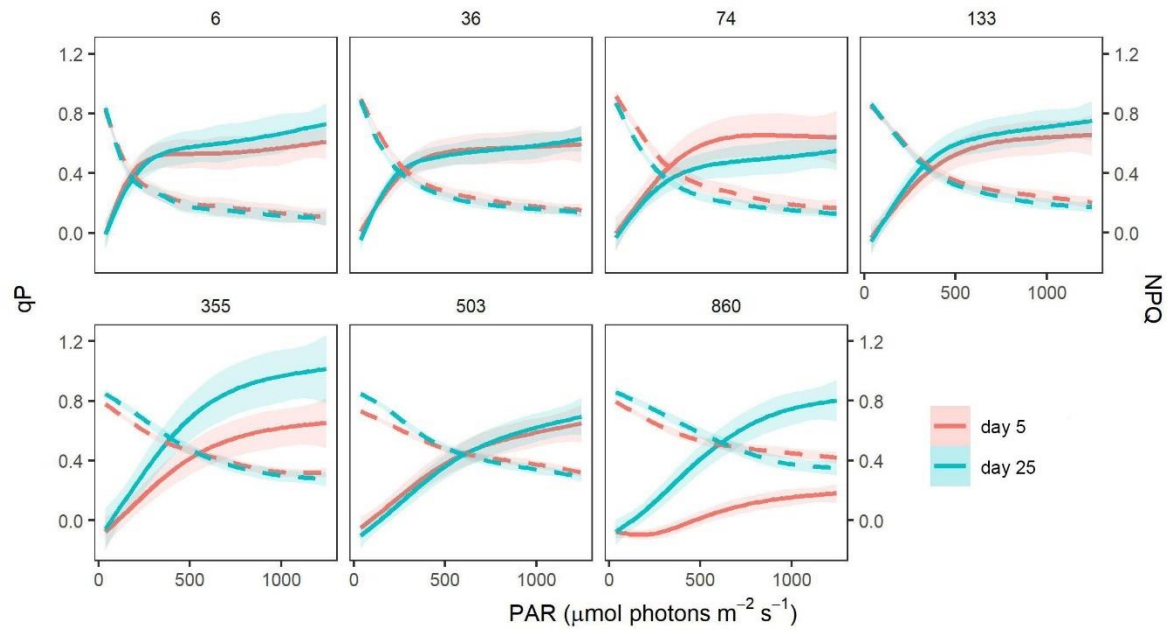


Figure 14. Photochemical (qP, dashed lines) and non-photochemical quenching coefficients (NPQ, solid lines) for each light treatment ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) during Rapid Light Curves in the beginning and the end of the experiment (day 5 in red and day 25 in blue). Lines are mean values ($n = 5-9$) with a 95% confidence interval.

CONCLUSION GÉNÉRALE

3.1 SEUILS LUMINEUX ET PRODUCTIVITE DE LA ZOSTERE MARINE EN CONDITIONS CONTROLEES

Cette recherche avait pour but d'étudier les capacités de réponse et d'acclimatation de *Zostera marina* à un changement d'intensité lumineuse, après 5 et 25 jours d'exposition respectivement. En effet, dans un contexte de détérioration de la qualité des eaux côtières, la zostère devrait subir, dans un futur rapproché, un changement des conditions lumineuses de son habitat. La réponse de *Z. marina* à un changement des conditions lumineuses aux échelles subcellulaires et individuelle fut étudiée en système contrôlé au travers de mesures photosynthétiques (capacité et efficacité photosynthétiques) et physiologiques (contenu en pigments, absorptance et production primaire) et selon un gradient naturel d'intensité lumineuse moyenne tel que rencontré au sein de l'herbier de Rimouski, dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Nous proposons également une méthode pour une détermination du *Minimum Quantum Requirement* (MQR) plus appropriée que les courbes Photosynthèse-Éclairement (courbes PE) classiques. Notre méthode, qui élabore des modèles à partir de plants acclimatés à leur intensité lumineuse respective, permet d'établir un MQR prenant en compte la capacité d'acclimatation des plants. Les courbes PE, étant construites à partir d'un seul individu, ne prennent en compte que les conditions lumineuses auxquelles cet individu est acclimaté. Notre méthode permettrait d'établir un MQR fiable et spécifique aux différentes populations de *Z. marina* et à une certaine période de leur phénologie. Cette recherche suggère trois seuils d'intensité lumineuse qui peuvent être utilisés pour les herbiers de l'estuaire maritime en période estivale et intégrés aux stratégies de préservation et de restauration des herbiers.

Une exposition de plants de zostères de l'estuaire du Saint-Laurent à des intensités lumineuses comprises entre 6 et 860 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durant 25 jours a révélé quelques intensités seuils. Un premier seuil a été identifié à 200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et établi comme la limite entre les intensités lumineuses limitantes et saturantes. Ce seuil de saturation implique que les plants percevant une intensité lumineuse moyenne supérieure ou égale à 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ devraient croître sans être limités par la lumière. En effet, il s'agit de l'intensité lumineuse minimale requise pour la saturation de la chaîne de transport des électrons (ETC), même après photo-acclimatation des tissus. Ceci a été démontré par la mise en place d'ajustements rapides uniquement dans les traitements lumineux situés sous 200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Ce fut également appuyé par le paramètre E_k , l'intensité lumineuse de saturation de la ETC, demeuré stable sous ce seuil, c'est-à-dire que les plants exposés aux traitements lumineux sous 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ présentaient les mêmes besoins en lumière pour saturer leur ETC, et ce, indépendamment du temps. Dans ces traitements lumineux limitants, les ajustements rapides se sont avérés une réponse de photoacclimatation. Effectivement, l'augmentation de l'efficacité (α) et la diminution de la capacité (ETR_{max}) et de la saturation (E_k) de l'appareil photosynthétique observées au jour 5 sont demeurées inchangées au jour 25. Cette stabilité de la réponse de l'appareil photosynthétique, comparativement aux traitements lumineux supérieurs, signifie qu'il s'agissait déjà d'une acclimatation dès le jour 5. L'acclimatation aux nouvelles conditions lumineuses a donc été plus rapide chez les plants exposés à des intensités lumineuses limitantes que chez ceux exposés aux intensités saturantes. Ainsi, la rapidité de la photoacclimatation de l'appareil photosynthétique dépendrait du degré d'atténuation de la lumière dans l'eau.

Un second seuil fut identifié à 74 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Il s'agit de l'intensité lumineuse minimale à laquelle les plants de zostère peuvent maintenir des taux de production primaire maximaux. En-dessous de cette intensité lumineuse, les mécanismes d'ajustements rapides et de photoacclimatation ne semblent plus pouvoir compenser pour la limitation en lumière et ne permettent plus au plant de zostère d'atteindre une performance maximale. Ceci est illustré par la production primaire, nette et brute, limitée par la disponibilité en photons sous les 74 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Au-delà de ce seuil, la production primaire était maximale tant chez les

plants limités que saturés en lumière. En deçà de $74 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, la production primaire était de plus en plus limitée par l'intensité lumineuse décroissante, jusqu'à l'atteinte du MQR. Ce troisième et dernier seuil, identifié à $13,7 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, correspond à l'intensité lumineuse à laquelle la production nette de plants acclimatés est nulle. Au sein des herbiers en milieu naturel, une telle limitation en lumière risque de compromettre la croissance et la survie des plants à long terme. À court terme, l'effet d'une telle limitation peut être atténué puisque les plants de zostère peuvent puiser dans leurs ressources d'amidon pour assurer leur survie jusqu'au retour de conditions lumineuses favorables (Eriander, 2017; Cimon et al., 2021), comme cela semble avoir été observé dans la présente étude dans le traitement lumineux le plus faible ($6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

3.2 PERTINENCE DE LA CORRECTION DU TAUX DE TRANSPORT D'ELECTRONS PAR L'ABSORPTANCE PHOTOSYNTHETIQUE

Cette étude a également permis d'aborder la question de la correction des taux de transport des électrons (ETR) par l'absorptance (ou facteur d'absorption, AF), soit la fraction des photons incidents véritablement captés par les tissus photosynthétiques (Kirk, 1994). Il était initialement attendu que l'absorptance augmente avec l'augmentation de la concentration en pigments en réponse à une atténuation de l'intensité lumineuse. Dans un tel cas, le calcul du ETR avec un AF constant, comme il est fréquemment rencontré dans la littérature, deviendrait inapproprié dans un contexte de photoacclimatation (Manassa et al., 2017). L'utilisation d'un AF non corrigé pour la composante non photosynthétique des tissus photosynthétiques était également remise en question étant donné qu'un tel AF mène à une surestimation du ETR (Runcie and Durako, 2004). Notre étude a démontré que l'absorptance totale des tissus photosynthétiques ne varie pas avec le contenu en pigments au sein de la réponse de photoacclimatation (**Figure 8**). En effet, chez les plantes aquatiques, le confinement des pigments dans les cellules épidermiques crée une compétition pour les photons entre les différentes molécules de pigment. Une augmentation de la concentration en

pigments, qui viserait normalement à maximiser la capture de photons, ne mène alors pas à une plus grande absorptance (*package effect*) (Cummings and Zimmerman, 2003; Enríquez, 2005; Durako, 2007). Dans le cadre d'études comme la nôtre, la quantification de l'absorptance photosynthétique (AF_{photo} , absorptance corrigée pour la composante non-photosynthétique) n'est pas primordiale, puisqu'elle revient à utiliser un facteur d'absorption constant ou même à ne pas en utiliser du tout. Effectivement, la réponse du ETR demeure la même si un facteur d'absorption constant est utilisé lors de son calcul. Toutefois, si la valeur absolue du ETR est d'intérêt ou s'il est mis en relation avec d'autres variables quantitatives (ex : production d'oxygène), il est important d'employer une méthode permettant d'estimer adéquatement l'absorptance photosynthétique afin d'obtenir un ETR représentatif de la réalité.

3.3 LIMITES DE L'ETUDE

Le plan expérimental de cette étude a consisté à exposer des plants de zostère intertidaux à une intensité lumineuse constante, selon une photopériode 14 : 10 (lumière : obscurité). Le régime d'intensité lumineuse imposé aux plants est donc peu représentatif du régime lumineux auquel ils sont exposés naturellement. Effectivement, dans les herbiers en milieu intertidal, l'intensité lumineuse peut varier naturellement de manière importante à l'intérieur d'un cycle journalier. Les cycles de marées, combinés à la photopériode naturelle, créent un patron d'intensité lumineuse qui diffère de jour en jour, altérant souvent la quantité totale de photons perçue quotidiennement (**Figure 15**). Les seuils d'intensité lumineuse issus de cette étude doivent donc être utilisés comme des intensités moyennes, ou autrement être convertis en quantité de photons par jour ($\text{mol photons m}^{-2} \text{j}^{-1}$) pour assurer leur applicabilité aux herbiers naturels. Ces seuils pourraient être validés en reproduisant l'expérience, mais cette fois en répliquant la photopériode naturelle, comme le permettent certaines minuteries automatisées avec gradateurs intégrés, tout en conservant la même quantité de photons perçue par jour que dans les traitements lumineux de notre étude.

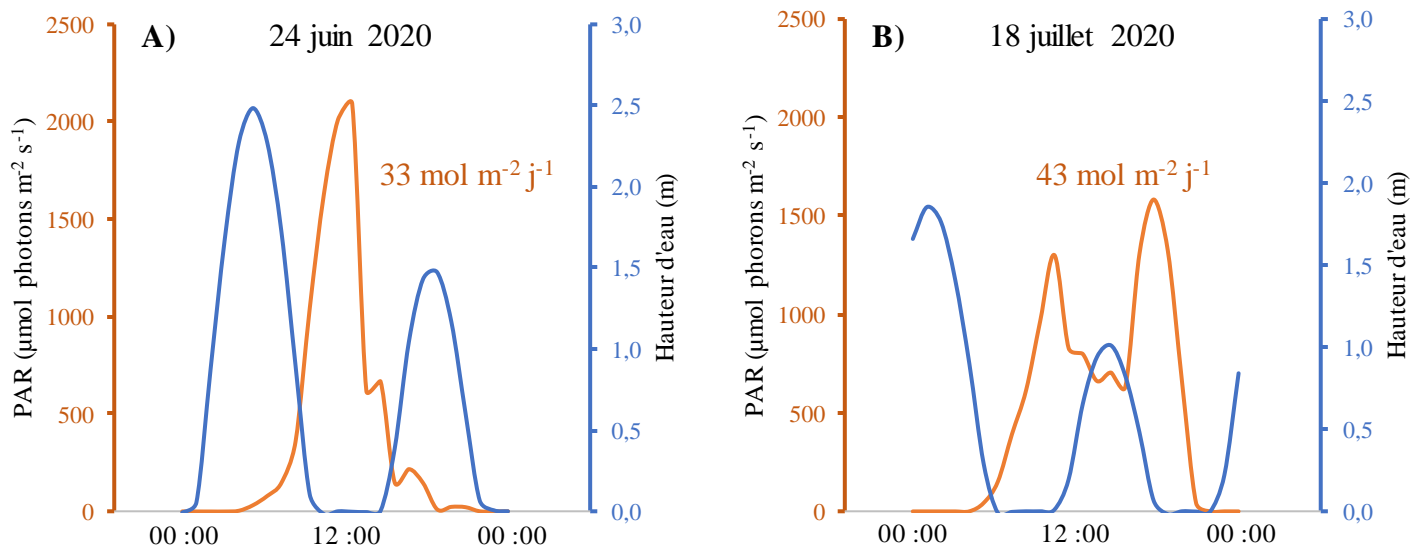


Figure 15. Variations de l'intensité lumineuse mesurées au niveau du substrat sur la batture de Point-au-Père, Rimouski, Qc, en fonction des marées, les 24 juin (A) et 18 juillet 2020 (B). Le chiffre en orange sur chaque graphique représente la quantité de photons intégrée sur la journée. Données obtenues à partir de mouillages munis de capteurs PAR RBRsolo³.

Par ailleurs, les seuils d'intensité lumineuse identifiés dans notre étude sont spécifiques aux herbiers intertidaux de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. À l'échelle globale, *Z. marina* est la phanérogame dominante dans plusieurs écosystèmes côtiers aux conditions environnementales contrastées (Green and Short, 2003). La zostère fait ainsi preuve d'un fort potentiel d'adaptation à une large gamme de conditions environnementales (salinité, température, saisonnalité, marées, lumière, etc.). Il est donc probable que le potentiel de photoacclimatation de *Z. marina* varie d'une population à l'autre, étant donné la variabilité génotypique occasionnée par la diversité d'habitats qu'elle occupe (Hämmerli and Reusch, 2002; Olsen et al., 2004; Kohlmeier et al., 2014). Il en va de même pour les populations subtidales et intertidales (Backman, 1991). Les seuils d'intensité lumineuse identifiés dans cette étude ne sont également appropriés que pour des plants de zostère en période de croissance (c.-à.-d. au cœur de la saison estivale). Au cours d'une année, la zostère, qui est généralement pérenne, ajuste son métabolisme au rythme des saisons (Dennison, 1987; Olesen and Sand-Jensen, 1993; Clausen et al., 2014). Ceci est particulièrement important à prendre en compte sous nos latitudes, où la saisonnalité est très prononcée. Ainsi,

dépendamment du moment de l'année, la zostère peut présenter des besoins en lumière bien différents (Beca-Carretero et al., 2021). Par exemple, les plants tolèrent une intensité lumineuse très faible l'hiver du fait de leur métabolisme ralenti, alors que l'été, une fois les réserves d'amidon diminuées, voire épuisées, leurs besoins en lumière sont plus élevés afin de soutenir une croissance optimale, de développer des structures de reproduction et de rebâtir des réserves.

3.4 PORTEE DE L'ETUDE ET PERSPECTIVES

Cette étude a examiné les stratégies de réponse de *Z. marina* à un changement d'intensité lumineuse. Ces réponses ont été étudiées à court et moyen termes (5 et 25 jours), de l'échelle subcellulaire à individuelle. Il importe toutefois d'élargir les échelles spatiales et temporelles étudiées si l'on veut obtenir une vision complète de la relation entre *Z. marina* et son environnement lumineux (Lefcheck et al., 2017). En effet, des changements à l'échelle de l'herbier sont généralement notés lorsque la limitation en lumière se fait trop sévère en intensité ou en durée (Collier et al., 2012). Ces réponses peuvent se manifester par une diminution de la densité de plants ou encore par une réduction de la surface foliaire par m² de substrat (*Leaf Area Index*; LAI) (**Figure 16**) (Duarte, 1991; McMahon et al., 2013; Schubert et al., 2018; Boyé et al., 2022). Ces stratégies de photoacclimatation visent à maximiser la pénétration de la lumière à l'intérieur de l'herbier et à diminuer la compétition entre les plants pour la lumière (Boyé et al., 2022).

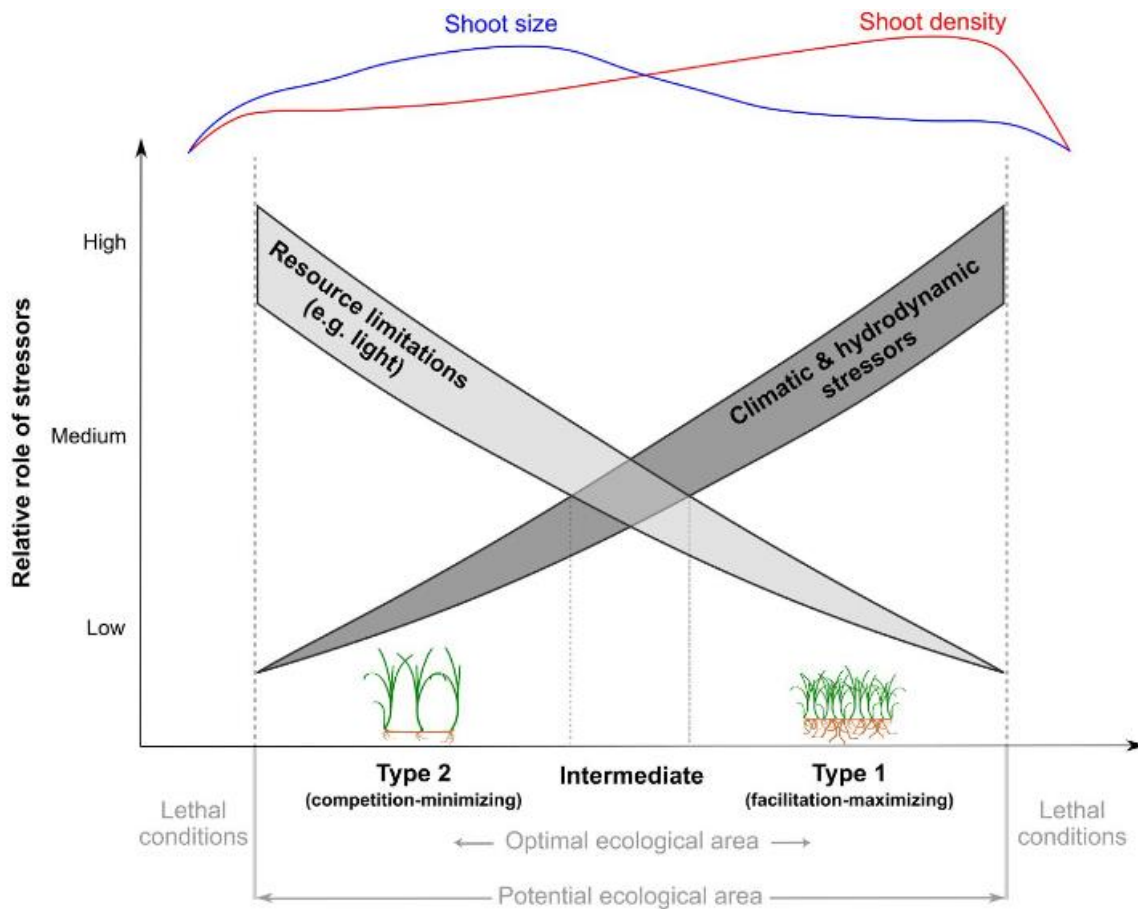


Figure 16. Réponses phénotypiques de *Zostera marina* à un gradient de perturbation. La limitation d'une ressource comme la lumière engendre une diminution de la densité de plants et une augmentation de la taille des plants individuels. Une perturbation de nature physique, telle qu'un changement des propriétés physicochimiques de l'eau, occasionne plutôt une augmentation de la densité de plants et une réduction des plants individuels. Figure de Boyé et al. (2022).

Un suivi mensuel de l'herbier de zostère de Rimouski a été réalisé à l'été 2020 dans le but d'étudier la relation *in situ* entre la zostère et son environnement lumineux à l'échelle de l'herbier. Ce suivi permettra également de caractériser la variabilité naturelle d'intensité lumineuse aux différentes échelles spatiales et temporelles au sein de l'herbier. Au lieu de contrôler l'intensité lumineuse comme en laboratoire, trois sites aux conditions lumineuses différentes ont été ciblés (**Figure 17**). La biomasse, la densité de plants, la réflectance, le LAI et le contenu des feuilles en pigments ont été suivis du printemps à l'automne pour les secteurs de l'embouchure de la rivière Rimouski, de l'est de la baie de Rimouski et de Pointe-

au-Père. L'efficacité (F_v/F_m) et la capacité (ETR) photosynthétiques des feuilles ont également été mesurées à chaque échantillonnage par fluorimétrie à l'aide d'un Diving-PAM-II. Ces données avaient également été acquises pour les plants expérimentaux et pourront servir de comparatif. Des capteurs autonomes d'intensité lumineuse (Onset HOBO Pendant, Cape Cod, MA, États-Unis, et RBRsolo³, Ottawa, Ont., Canada) installés sur la batture pour la durée du suivi permettront de dresser un portrait précis du régime estival d'intensité lumineuse en ces trois sites et d'y lier les traits de leurs herbiers respectifs. Ce jeu de données biologiques et physicochimiques permettra éventuellement de compléter notre compréhension des stratégies de photoacclimatation de la zostère de l'estuaire maritime du Saint-Laurent.

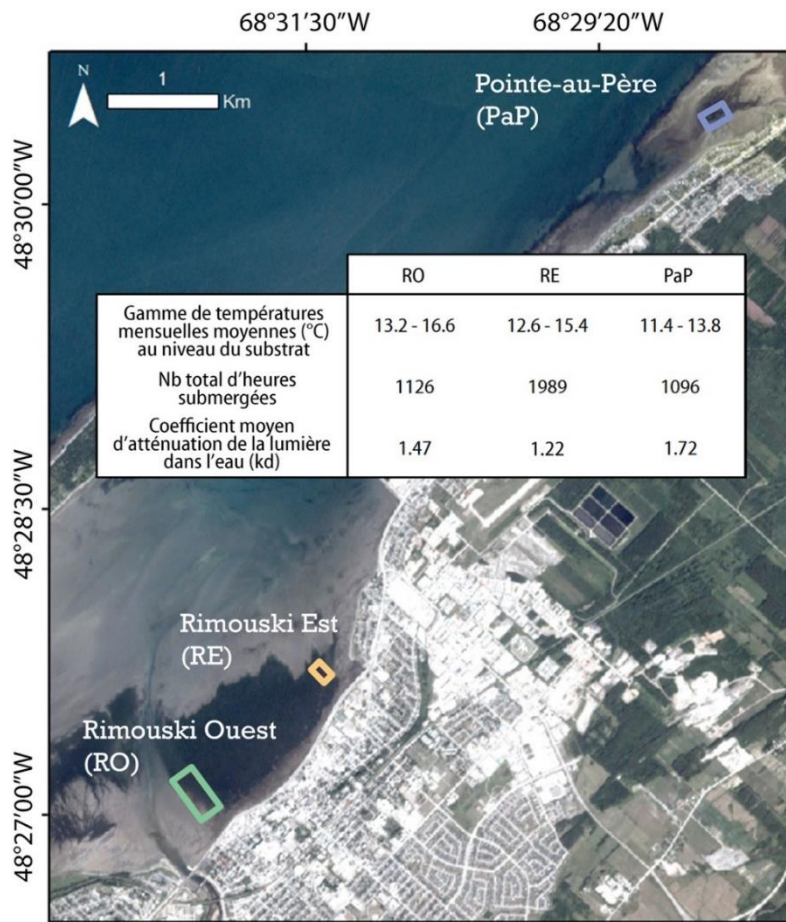


Figure 17. Carte des zones d'échantillonnage dans les herbiers de Rimouski et Pointe-au-Père et portrait des conditions environnementales du 19 juin au 14 septembre 2020.

Dans un contexte de détérioration générale de la qualité des eaux côtières menaçant les herbiers, ces valeurs de seuil d'intensité lumineuse, combinées à un suivi de la qualité des eaux et de l'étendue des herbiers, pourraient servir à cibler les herbiers sur lesquels concentrer les efforts de conservation. Une caractérisation régulière des conditions lumineuses *in situ*, qu'elle soit réalisée sur le terrain ou grâce à l'imagerie satellite, permettrait également de sélectionner des sites appropriés à la transplantation et même de mesurer les impacts des stratégies mises en place pour l'amélioration de la qualité des eaux côtières. Le suivi en continu des écosystèmes côtiers par des capteurs hyperspectraux tels que WISE devrait permettre un tel monitoring.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abal, E. G., Loneragan, N., Bowen, P., Perry, C. J., Udy, J. W., and Dennison, W. C. (1994). Physiological and morphological responses of the seagrass *Zostera capricorni* Aschers, to light intensity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 178, 113–129. doi: 10.1016/0022-0981(94)90228-3.
- Agusti, S., Enriquez, S., Frost-Christensen, H., Sand-Jensen, K., and Duarte, C. M. (1994). Light harvesting among photosynthetic organisms. *Funct. Ecol.* 8, 273. doi: 10.2307/2389911.
- Ameen, A. D., Kolker, A. S., and Taylor, C. M. (2017). Vegetation and Shear Strength in a Delta-splay Mouth Bar. *Wetlands* 37, 1159–1168. doi: 10.1007/s13157-017-0948-7.
- Anthony, K. R. N., Ridd, P. V., Orpin, A. R., Larcombe, P., and Lough, J. (2004). Temporal variation of light availability in coastal benthic habitats: Effects of clouds, turbidity, and tides. *Limnol. Oceanogr.* 49, 2201–2211. doi: 10.4319/lo.2004.49.6.2201.
- Backman, T. W. H. (1991). Genotypic and phenotypic variability of *Zostera marina* on the west coast of North America. *Can. J. Bot.* 69, 1361–1371. doi: 10.1139/b91-176.
- Badger, M. R. (1985). Photosynthetic oxygen exchange. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 36, 27–53. doi: 10.1146/annurev.pp.36.060185.000331.
- Banse, K. (2004). Should we continue to use the 1% light depth convention for estimating the compensation depth of phytoplankton for another 70 years? *Limnol. Oceanogr. Bull.* 13, 49–52. doi: 10.1002/lob.200413349.
- Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., and Silliman, B. R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecol. Monogr.* 81, 169–193. doi: 10.1890/10-1510.1.
- Barnhart, K. R., Overeem, I., and Anderson, R. S. (2014). The effect of changing sea ice on the physical vulnerability of Arctic coasts. *The Cryosphere* 8, 1777–1799. doi: 10.5194/tc-8-1777-2014.
- Beca-Carretero, P., Azcárate-García, T., Julia-Mirallas, M., Stanschewski, C. S., Guihéneuf, F., and Stengel, D. B. (2021). Seasonal Acclimation Modulates the Impacts of Simulated Warming and Light Reduction on Temperate Seagrass Productivity and

- Biochemical Composition. *Front. Mar. Sci.* 8, 731152. doi: 10.3389/fmars.2021.731152.
- Beer, S., Björk, M., and Beardall, J. (2014). *Photosynthesis in the Marine Environment*. Oxford, UK: John Wiley & Sons.
- Beer, S., Björk, M., Gademann, R., and Ralph, P. (2001). “Measurements of photosynthetic rates in seagrasses,” in *Global Seagrass Research Methods* (Elsevier), 183–198. doi: 10.1016/B978-044450891-1/50010-4.
- Beer, S., Vilenkin, B., Weil, A., Veste, M., Susel, L., and Eshel, A. (1998). Measuring photosynthetic rates in seagrasses by pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 174, 293–300. doi: 10.3354/meps174293.
- Behrenfeld, M. J., Prasil, O., Babin, M., and Bruyant, F. (2004). In search of a physiological basis for covariations in light-limited and light-saturated photosynthesis: Photosynthetic variability in algae. *J. Phycol.* 40, 4–25. doi: 10.1046/j.1529-8817.2004.03083.x.
- Bell, J. D., and Westoby, M. (1986). Abundance of macrofauna in dense seagrass is due to habitat preference, not predation. *Oecologia* 68, 205–209. doi: 10.1007/BF00384788.
- Bertelli, C. M., and Unsworth, R. K. F. (2018). Light stress responses by the eelgrass, *Zostera marina* (L.). *Front. Environ. Sci.* 6, 1–13. doi: 10.3389/fenvs.2018.00039.
- Borum, J. (1985). Development of epiphytic communities on eelgrass (*Zostera marina*) along a nutrient gradient in a Danish estuary. *Mar. Biol.* 87, 211–218. doi: 10.1007/BF00539431.
- Borum, J., Pedersen, M. F., Krause-Jensen, D., Christensen, P. B., and Nielsen, K. (2002). Biomass, photosynthesis and growth of *Laminaria saccharina* in a high-arctic fjord, NE Greenland. *Mar. Biol.* 141, 11–19. doi: 10.1007/s00227-002-0806-9.
- Boss, E., D’Sa, E. J., Freeman, S., Fry, E., Mueller, J. L., Pegau, S., et al. (2018). *Inherent Optical Property Measurements and Protocols: Absorption Coefficient.* , eds. A. R. Neeley and A. Mannino Dartmouth, NS, Canada: IOCCG Available at: <https://www.oceanbestpractices.net/handle/11329/547> [Accessed December 6, 2021].
- Boström, C., and Bonsdorff, E. (1997). Community structure and spatial variation of benthic invertebrates associated with *Zostera marina* (L.) beds in the northern Baltic Sea. *J. Sea Res.* 37, 153–166. doi: 10.1016/S1385-1101(96)00007-X.
- Boyé, A., Gauthier, O., Becheler, R., Le Garrec, V., Hily, C., Maguer, M., et al. (2022). Drivers and limits of phenotypic responses in vulnerable seagrass populations:

- Zostera marina* in the intertidal. *J. Ecol.* 110, 144–161. doi: 10.1111/1365-2745.13791.
- Brakel, J., Jakobsson-Thor, S., Bockelmann, A.-C., and Reusch, T. B. H. (2019). Modulation of the eelgrass – *Labyrinthula zosterae* interaction under predicted ocean warming, salinity change and light limitation. *Front. Mar. Sci.* 6. doi: 10.3389/fmars.2019.00268.
- Bulmer, R., Kelly, S., and Jeffs, A. (2016). Light requirements of the seagrass, *Zostera muelleri*, determined by observations at the maximum depth limit in a temperate estuary, New Zealand. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 50, 183–194. doi: 10.1080/00288330.2015.1120759.
- Carr, J., D’Odorico, P., McGlathery, K., and Wiberg, P. (2010). Stability and bistability of seagrass ecosystems in shallow coastal lagoons: Role of feedbacks with sediment resuspension and light attenuation. *J. Geophys. Res.* 115, G03011. doi: 10.1029/2009JG001103.
- Cimon, S., Deslauriers, A., and Cusson, M. (2021). Multiple stressors and disturbance effects on eelgrass and epifaunal macroinvertebrate assemblage structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 657, 93–108. doi: 10.3354/meps13546.
- Clausen, K. K., Krause-Jensen, D., Olesen, B., and Marbà, N. (2014). Seasonality of eelgrass biomass across gradients in temperature and latitude. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 506, 71–85. doi: 10.3354/meps10800.
- Cloern, J. (2001). Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 210, 223–253. doi: 10.3354/meps210223.
- Collier, C. J., Waycott, M., and Ospina, A. G. (2012). Responses of four Indo-West Pacific seagrass species to shading. *Mar. Pollut. Bull.* 65, 342–354. doi: 10.1016/j.marpolbul.2011.06.017.
- Connolly, R. M., and Hindell, J. S. (2006). Review of nekton patterns and ecological processes in seagrass landscapes. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 68, 433–444. doi: 10.1016/j.ecss.2006.01.023.
- Costanza, R., Limburg, K., Naeem, S., O’Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., et al. (1997). The value of the world’s ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260.
- Crawley, M. J. (2013). *The R book*. Second edition. Chichester, West Sussex, UK: John Wiley & Sons.

- Cummings, M. E., and Zimmerman, R. C. (2003). Light harvesting and the package effect in the seagrasses *Thalassia testudinum* Banks ex König and *Zostera marina* L.: optical constraints on photoacclimation. *Aquat. Bot.* 75, 261–274. doi: 10.1016/S0304-3770(02)00180-8.
- Davey, P. A., Pernice, M., Ashworth, J., Kuzhiumparambil, U., Szabó, M., Dolferus, R., et al. (2018). A new mechanistic understanding of light-limitation in the seagrass *Zostera muelleri*. *Mar. Environ. Res.* 134, 55–67. doi: 10.1016/j.marenvres.2017.12.012.
- Demmig-Adams, B., Adams, W. W., Ebbert, V., and Logan, B. A. (1999). “Ecophysiology of the Xanthophyll Cycle,” in *The Photochemistry of Carotenoids* Advances in photosynthesis. (Dordrecht: Kluwer Academic Publishers).
- Dennison, W. C. (1987). Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquat. Bot.* 27, 15–26. doi: 10.1016/0304-3770(87)90083-0.
- Dennison, W. C., and Alberte, R. S. (1982). Photosynthetic responses of *Zostera marina* L. (Eelgrass) to in situ manipulations of light intensity. *Oecologia* 55, 137–144. doi: 10.1007/BF00384478.
- Dennison, W. C., and Alberte, R. S. (1985). Role of daily light period in the depth distribution of *Zostera marina* (eelgrass). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25, 51–61. doi: 10.3354/meps025051.
- Dennison, W. C., and Alberte, R. S. (1986). Photoadaptation and growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) transplants along a depth gradient. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 98, 265–282. doi: 10.1016/0022-0981(86)90217-0.
- Dennison, W. C., Orth, R. J., Moore, K. A., Stevenson, J. C., Carter, V., Kollar, S., et al. (1993). Assessing Water Quality with Submersed Aquatic Vegetation. *BioScience* 43, 86–94. doi: 10.2307/1311969.
- DFO (2009a). Distribution et description des herbiers de zostère du Québec. Mont-Joli, Québec: Institut Maurice-Lamontagne, Pêches et Océans Canada.
- DFO (2009b). Does eelgrass (*Zostera marina*) meet the criteria as an ecologically significant species? Fisheries and Oceans Canada.
- Duarte, C. M. (1991). Seagrass depth limits. *Aquat. Bot.* 40, 363–377. doi: 10.1016/0304-3770(91)90081-F.
- Duarte, C. M. (1995). Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia* 41, 87–112. doi: 10.1080/00785236.1995.10422039.

- Duarte, C. M. (2000). Marine biodiversity and ecosystem services: an elusive link. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250, 117–131. doi: 10.1016/S0022-0981(00)00194-5.
- Duarte, C. M., Borum, J., Short, F. T., and Walker, D. I. (2008). “Seagrass ecosystems: their global status and prospects,” in *Aquatic Ecosystems*, ed. N. V. C. Polunin (Cambridge: Cambridge University Press), 281–294. doi: 10.1017/CBO9780511751790.025.
- Duffy, J. (2006). Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 311, 233–250. doi: 10.3354/meps311233.
- Dunic, J. C., Brown, C. J., Connolly, R. M., Turschwell, M. P., and Côté, I. M. (2021). Long-term declines and recovery of meadow area across the world’s seagrass bioregions. *Glob. Change Biol.* 27, 4096–4109. doi: 10.1111/gcb.15684.
- Durako, M. J. (2007). Leaf optical properties and photosynthetic leaf absorptances in several Australian seagrasses. *Aquat. Bot.* 87, 83–89. doi: 10.1016/j.aquabot.2007.03.005.
- Enríquez, S. (2005). Light absorption efficiency and the package effect in the leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 289, 141–150. doi: 10.3354/meps289141.
- Enríquez, S., and Pantoja-Reyes, N. I. (2005). Form-function analysis of the effect of canopy morphology on leaf self-shading in the seagrass *Thalassia testudinum*. *Oecologia* 145, 234–242. doi: 10.1007/s00442-005-0111-7.
- Eriander, L. (2017). Light requirements for successful restoration of eelgrass (*Zostera marina* L.) in a high latitude environment – Acclimatization, growth and carbohydrate storage. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 496, 37–48. doi: 10.1016/j.jembe.2017.07.010.
- Falkowski, P. G., and Raven, J. A. (2007). *Aquatic photosynthesis*. 2nd ed. Princeton: Princeton University Press.
- Filbee-Dexter, K., Wernberg, T., Fredriksen, S., Norderhaug, K. M., and Pedersen, M. F. (2019). Arctic kelp forests: Diversity, resilience and future. *Glob. Planet. Change* 172, 1–14. doi: 10.1016/j.gloplacha.2018.09.005.
- Fonseca, M., and Fisher, J. (1986). A comparison of canopy friction and sediment movement between four species of seagrass with reference to their ecology and restoration. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 29, 15–22. doi: 10.3354/meps029015.
- Galloway, J. N., Dentener, F. J., Capone, D. G., Boyer, E. W., Howarth, R. W., Seitzinger, S. P., et al. (2004). Nitrogen Cycles: Past, Present, and Future. *Biogeochemistry* 70, 153–226. doi: 10.1007/s10533-004-0370-0.

- Gattuso, J.-P., Gentili, B., Duarte, C. M., Kleypas, J. A., Middelburg, J. J., and Antoine, D. (2006). Light availability in the coastal ocean: impact on the distribution of benthic photosynthetic organisms and their contribution to primary production. *Biogeosciences* 3, 489–513. doi: 10.5194/bg-3-489-2006.
- Genty, B., Briantais, J.-M., and Baker, N. R. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta BBA - Gen. Subj.* 990, 87–92. doi: 10.1016/S0304-4165(89)80016-9.
- Goodman, J. L., Moore, K. A., and Dennison, W. C. (1995). Photosynthetic responses of eelgrass (*Zostera marina* L.) to light and sediment sulfide in a shallow barrier island lagoon. *Aquat. Bot.* 50, 37–47. doi: 10.1016/0304-3770(94)00444-Q.
- Goudie, A. (2013). *The human impact on the natural environment: past, present and future*. Seventh edition. Chichester, West Sussex [England]; Hoboken, NJ: Wiley-Blackwell.
- Green, E. P., and Short, F. T. (2003). *World Atlas of Seagrasses*. Berkeley, USA: UNEP World Conservation Monitoring Centre.
- Grice, A. M., Loneragan, N. R., and Dennison, W. C. (1996). Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrass. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 195, 91–110. doi: 10.1016/0022-0981(95)00096-8.
- Hämmerli, A., and Reusch, T. (2002). Local adaptation and transplant dominance in genets of the marine clonal plant *Zostera marina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 242, 111–118. doi: 10.3354/meps242111.
- Han, B. (2001). Photosynthesis–irradiance response at physiological level: a mechanistic model. *J. Theor. Biol.* 213, 121–127. doi: 10.1006/jtbi.2001.2413.
- Hansen, J. C. R., and Reidenbach, M. A. (2013). Seasonal growth and Senescence of a *Zostera marina* Seagrass meadow alters wave-dominated flow and sediment suspension within a coastal Bay. *Estuaries Coasts* 36, 1099–1114. doi: 10.1007/s12237-013-9620-5.
- Hauxwell, J., Cebrián, J., Furlong, C., and Valiela, I. (2001). Macroalgal canopies contribute to eelgrass (*Zostera marina*) decline in temperate estuarine ecosystems. *Ecology* 82, 1007–1022. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[1007:MCCTEZ]2.0.CO;2.
- Hauxwell, J., Cebrián, J., and Valiela, I. (2003). Eelgrass *Zostera marina* loss in temperate estuaries: relationship to land-derived nitrogen loads and effect of light limitation imposed by algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 247, 59–73. doi: 10.3354/meps247059.

- Heck, K. L., Able, K. W., Roman, C. T., and Fahay, M. P. (1995). Composition, abundance, biomass, and production of macrofauna in a New England estuary: Comparisons among eelgrass meadows and other nursery habitats. *Estuaries* 18, 379. doi: 10.2307/1352320.
- Hemminga, M. A., and Duarte, C. M. (2000). *Seagrass Ecology*. 1st ed. Cambridge, UK: Cambridge University Press doi: 10.1017/CBO9780511525551.
- Henley, W. J. (1993). Measurement and interpretation of photosynthetic light-response curves in algae in the context of photoinhibition and diel changes. *J. Phycol.* 29, 729–739. doi: 10.1111/j.1529-8817.1995.tb02565.x.
- Heuvel, M. R., Hitchcock, J. K., Coffin, M. R. S., Pater, C. C., and Courtenay, S. C. (2019). Inorganic nitrogen has a dominant impact on estuarine eelgrass distribution in the Southern Gulf of St. Lawrence, Canada. *Limnol. Oceanogr.* 64, 2313–2327. doi: 10.1002/lno.11185.
- Horner, R., and Schrader, G. C. (1982). Relative contributions of ice algae, phytoplankton, and benthic microalgae to primary production in nearshore regions of the Beaufort Sea. *ARCTIC* 35, 485–503. doi: 10.14430/arctic2356.
- Houliiez, E., Lefebvre, S., Lizon, F., and Schmitt, F. G. (2017). Rapid light curves (RLC) or non-sequential steady-state light curves (N-SSLC): which fluorescence-based light response curve methodology robustly characterizes phytoplankton photosynthetic activity and acclimation status? *Mar. Biol.* 164, 175. doi: 10.1007/s00227-017-3208-8.
- IPCC (2014). “Coastal Systems and Low-Lying Areas,” in *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, eds. C. B. Field, V. R. Barros, D. J. Dokken, K. J. Mach, M. D. Mastrandrea, T. E. Bilir, et al. (Cambridge, UK and New York, NY, USA: Cambridge University Press), 49.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., and Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *OIKOS* 69, 373–386.
- Kemp, W. M., Twilley, R. R., Stevenson, J. C., Boynton, W. R., and Means, J. C. (1983). The decline of submerged vascular plants in upper Chesapeake Bay: Summary of results concerning possible causes. *Mar. Technol. Soc. J.* 17, 78–89.
- Kirk, J. T. O. (1994). *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. 2nd ed. Cambridge, UK: Cambridge University Press doi: 10.1017/CBO9780511623370.

- Kohlmeier, D., Pilditch, C. A., Bornman, J. F., and Bischof, K. (2014). Site specific differences in morphometry and photophysiology in intertidal *Zostera muelleri* meadows. *Aquat. Bot.* 116, 104–109. doi: 10.1016/j.aquabot.2014.02.011.
- Kozaki, A., and Takeba, G. (1996). Photorespiration protects C3 plants from photooxidation. *Nature* 384, 557–560.
- Lambers, H., Chapin, F. S., and Pons, T. L. (2008). *Plant Physiological Ecology*. New York, NY: Springer New York doi: 10.1007/978-0-387-78341-3.
- Lee, K.-S., Park, S. R., and Kim, Y. K. (2007). Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: A review. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 350, 144–175. doi: 10.1016/j.jembe.2007.06.016.
- Lefcheck, J. S., Wilcox, D. J., Murphy, R. R., Marion, S. R., and Orth, R. J. (2017). Multiple stressors threaten the imperiled coastal foundation species eelgrass (*Zostera marina*) in Chesapeake Bay, USA. *Glob. Change Biol.* 23, 3474–3483. doi: 10.1111/gcb.13623.
- Lichtenthaler, H. K. (1987). Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods Enzymol.* 148, 350–382. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1.
- Lloret, J., Marín, A., and Marín-Guirao, L. (2008). Is coastal lagoon eutrophication likely to be aggravated by global climate change? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 78, 403–412. doi: 10.1016/j.ecss.2008.01.003.
- Longstaff, B. J., and Dennison, W. C. (1999). Seagrass survival during pulsed turbidity events: the effects of light deprivation on the seagrasses *Halodule pinifolia* and *Halophila ovalis*. *Aquat. Bot.* 65, 105–121. doi: 10.1016/S0304-3770(99)00035-2.
- Mackenzie, F. T., Ver, L. M., and Lerman, A. (2002). Century-scale nitrogen and phosphorus controls of the carbon cycle. *Chem. Geol.* 190, 13–32. doi: 10.1016/S0009-2541(02)00108-0.
- Manassa, R. P., Smith, T. M., Beardall, J., Keough, M. J., and Cook, P. L. M. (2017). Capacity of a temperate intertidal seagrass species to tolerate changing environmental conditions: Significance of light and tidal exposure. *Ecol. Indic.* 81, 578–586. doi: 10.1016/j.ecolind.2017.04.056.
- Marbà, N., Holmer, M., Gacia, E., and Barrón, Christina (2006). “Seagrass Beds and Coastal Biogeochemistry,” in *Seagrasses: biology, ecology and conservation* (Dordrecht, Netherlands: Springer).

- Martínez, M. L., Intralawan, A., Vázquez, G., Pérez-Maqueo, O., Sutton, P., and Landgrave, R. (2007). The coasts of our world: Ecological, economic and social importance. *Ecol. Econ.* 63, 254–272. doi: 10.1016/j.ecolecon.2006.10.022.
- Maxwell, P. S., Eklöf, J. S., van Katwijk, M. M., O'Brien, K. R., de la Torre-Castro, M., Boström, C., et al. (2017). The fundamental role of ecological feedback mechanisms for the adaptive management of seagrass ecosystems - a review: Review of feedbacks in seagrass. *Biol. Rev.* 92, 1521–1538. doi: 10.1111/brv.12294.
- McCarthy, J. C., Pyle, T. E., and Griffin, G. M. (1974). Light transmissivity, suspended sediments and the legal definition of turbidity. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 2, 291–299. doi: 10.1016/0302-3524(74)90019-X.
- McMahon, K., Collier, C., and Lavery, P. S. (2013). Identifying robust bioindicators of light stress in seagrasses: A meta-analysis. *Ecol. Indic.* 30, 7–15. doi: 10.1016/j.ecolind.2013.01.030.
- Moksnes, P.-O., Eriander, L., Infantes, E., and Holmer, M. (2018). Local regime shifts prevent natural recovery and restoration of lost eelgrass beds along the Swedish west coast. *Estuaries Coasts* 41, 1712–1731. doi: 10.1007/s12237-018-0382-y.
- Moss, R. A., and Loomis, W. E. (1952). Absorption spectra of leaves. I. The visible spectrum. *Plant Physiol.* 27, 370–391.
- Murphy, G. E. P., Dunic, J. C., Adamczyk, E. M., Bittick, S. J., Côté, I. M., Cristiani, J., et al. (2021). From coast to coast to coast: ecology and management of seagrass ecosystems across Canada. *FACETS* 6, 139–179. doi: 10.1139/facets-2020-0020.
- Nelson, T. A., and Waaland, J. R. (1997). Seasonality of eelgrass, epiphyte, and grazer biomass and productivity in subtidal eelgrass meadows subjected to moderate tidal amplitude. *Aquat. Bot.* 56, 51–74. doi: 10.1016/S0304-3770(96)01094-7.
- Nielsen, S. L., Sand-Jensen, K., Borum, J., and Geertz-Hansen, O. (2002). Depth colonization of eelgrass (*Zostera marina*) and macroalgae as determined by water transparency in Danish coastal waters. *Estuaries* 25, 1025–1032. doi: 10.1007/BF02691349.
- Noisette, F., Egilsdottir, H., Davoult, D., and Martin, S. (2013). Physiological responses of three temperate coralline algae from contrasting habitats to near-future ocean acidification. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 448, 179–187. doi: 10.1016/j.jembe.2013.07.006.
- Ochieng, C., Short, F., and Walker, D. (2010). Photosynthetic and morphological responses of eelgrass (*Zostera marina* L.) to a gradient of light conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - J EXP MAR BIOL ECOL* 382, 117–124. doi: 10.1016/j.jembe.2009.11.007.

- Olesen, B., and Sand-Jensen, K. (1993). Seasonal acclimatization of eelgrass *Zostera marina* growth to light. *Mar Ecol Prog Ser* 94, 91–99.
- Olsen, J. L., Stam, W. T., Coyer, J. A., Reusch, T. B. H., Billingham, M., Boström, C., et al. (2004). North Atlantic phylogeography and large-scale population differentiation of the seagrass *Zostera marina* L. *Mol. Ecol.* 13, 1923–1941. doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02205.x.
- Orth, R. J., Carruthers, T. J. B., Dennison, W. C., Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Heck, K. L., et al. (2006). A Global Crisis for Seagrass Ecosystems. *BioScience* 56, 987. doi: 10.1641/0006-3568(2006)56[987:AGCFSE]2.0.CO;2.
- Pedersen, E., Miller, D., Simpson, G., and Ross, N. (2019). Hierarchical generalized additive models in ecology: an introduction with mgcv. *Peerj* 7, e6876. doi: 10.7717/peerj.6876.
- Platt, T., Gallegos, C., and Harrison, W. G. (1980). Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J. Mar. Res.* 38, 103–111.
- Rabalais, N. N., Turner, R. E., Díaz, R. J., and Justić, D. (2009). Global change and eutrophication of coastal waters. *ICES J. Mar. Sci.* 66, 1528–1537. doi: 10.1093/icesjms/fsp047.
- Rabouille, C., Mackenzie, F. T., and Ver, L. M. (2001). Influence of the human perturbation on carbon, nitrogen, and oxygen biogeochemical cycles in the global coastal ocean. *Geochim. Cosmochim. Acta* 65, 3615–3641. doi: 10.1016/S0016-7037(01)00760-8.
- Ralph, P. J., Durako, M. J., Enríquez, S., Collier, C. J., and Doblin, M. A. (2007). Impact of light limitation on seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 350, 176–193. doi: 10.1016/j.jembe.2007.06.017.
- Ralph, P. J., and Gademann, R. (2005). Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquat. Bot.* 82, 222–237. doi: 10.1016/j.aquabot.2005.02.006.
- Ralph, P. J., Polk, S. M., Moore, K. A., Orth, R. J., and Smith, W. O. (2002). Operation of the xanthophyll cycle in the seagrass *Zostera marina* in response to variable irradiance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 271, 189–207. doi: 10.1016/S0022-0981(02)00047-3.
- Rasband, W. (2019). *ImageJ*. USA: National Institutes of Health.
- Röhr, M. E., Holmer, M., Baum, J. K., Björk, M., Boyer, K., Chin, D., et al. (2018). Blue Carbon Storage Capacity of Temperate Eelgrass (*Zostera marina*) Meadows. *Glob. Biogeochem. Cycles* 32, 1457–1475. doi: 10.1029/2018GB005941.

- Rühle, W., and Wild, A. (1979). The intensification of absorbance changes in leaves by light-dispersion: Differences between high-light and low-light leaves. *Planta* 146, 551–557. doi: 10.1007/BF00388831.
- Runcie, J. W., and Durako, M. J. (2004). Among-shoot variability and leaf-specific absorbance characteristics affect diel estimates of in situ electron transport of *Posidonia australis*. *Aquat. Bot.* 80, 209–220. doi: 10.1016/j.aquabot.2004.08.001.
- Sand-Jensen, K., and Borum, J. (1991). Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquat. Bot.* 41, 137–175. doi: 10.1016/0304-3770(91)90042-4.
- Schreiber, U. (2004). “Pulse-Amplitude-Modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: An overview,” in *Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis*. Advances in photosynthesis and respiration. (Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers), 279–319.
- Schubert, N., Freitas, C., Silva, A., Costa, M. M., Barrote, I., Horta, P. A., et al. (2018). Photoacclimation strategies in northeastern Atlantic seagrasses: Integrating responses across plant organizational levels. *Sci. Rep.* 8, 14825. doi: 10.1038/s41598-018-33259-4.
- Schwarz, A. (2004). Contribution of photosynthetic gains during tidal emersion to production of *Zostera capricorni* in a North Island, New Zealand estuary. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 38, 809–818. doi: 10.1080/00288330.2004.9517280.
- SEDAC (2007). Percentage of total population living in coastal areas. Available at: https://sedac.ciesin.columbia.edu/es/papers/Coastal_Zone_Pop_Method.pdf [Accessed February 5, 2022].
- Seitzinger, S. P., Mayorga, E., Bouwman, A. F., Kroeze, C., Beusen, A. H. W., Billen, G., et al. (2010). Global river nutrient export: A scenario analysis of past and future trends: GLOBAL RIVER EXPORT SCENARIOS. *Glob. Biogeochem. Cycles* 24, GB0A08. doi: 10.1029/2009GB003587.
- Short, F. T., Muehlstein, L. K., and Porter, D. (1987). Eelgrass wasting disease: cause and recurrence of a marine epidemic. *Biol. Bull.* 173, 557–562. doi: 10.2307/1541701.
- Short, F. T., and Neckles, H. A. (1999). The effects of global climate change on seagrasses. *Aquat. Bot.* 63, 169–196. doi: 10.1016/S0304-3770(98)00117-X.
- Short, F. T., Polidoro, B., Livingstone, S. R., Carpenter, K. E., Bandeira, S., Bujang, J. S., et al. (2011). Extinction risk assessment of the world’s seagrass species. *Biol. Conserv.* 144, 1961–1971. doi: 10.1016/j.biocon.2011.04.010.

- Silsbe, G. M., and Malkin, S. Y. (2015). Phytoplankton Production Tools. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=phytotools>.
- Silva, J., Barrote, I., Costa, M. M., Albano, S., and Santos, R. (2013). Physiological responses of *Zostera marina* and *Cymodocea nodosa* to light-limitation stress. *PLOS ONE* 8, e81058. doi: 10.1371/journal.pone.0081058.
- Sommaruga, R. (2015). When glaciers and ice sheets melt: consequences for planktonic organisms. *J. Plankton Res.* 37, 509–518. doi: 10.1093/plankt/fbv027.
- Sukenik, A., Bennett, J., and Falkowski, P. (1987). Light-saturated photosynthesis — Limitation by electron transport or carbon fixation? *Biochim. Biophys. Acta BBA - Bioenerg.* 891, 205–215. doi: 10.1016/0005-2728(87)90216-7.
- Syvitski, J. P. M., and Kettner, A. (2011). Sediment flux and the Anthropocene. *Philos. Trans. R. Soc. Math. Phys. Eng. Sci.* 369, 957–975. doi: 10.1098/rsta.2010.0329.
- Thayer, G. W., Wolfe, D. A., and Williams, R. B. (1975). The impact of man on seagrass systems. *Am. Sci.* 63, 288–296.
- Thom, R. M., Southard, S. L., Borde, A. B., and Stoltz, P. (2008). Light Requirements for Growth and Survival of Eelgrass (*Zostera marina* L.) in Pacific Northwest (USA) Estuaries. *Estuaries Coasts* 31, 969–980. doi: 10.1007/s12237-008-9082-3.
- Touchette, B. W., and Burkholder, J. M. (2000). Overview of the physiological ecology of carbon metabolism in seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250, 169–205. doi: 10.1016/S0022-0981(00)00196-9.
- Turschwell, M. P., Connolly, R. M., Dunic, J. C., Sievers, M., Buelow, C. A., Pearson, R. M., et al. (2021). Anthropogenic pressures and life history predict trajectories of seagrass meadow extent at a global scale. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 118, e2110802118. doi: 10.1073/pnas.2110802118.
- United Nations Environment Programme (2020). *Out of the blue - The value of seagrasses to the environment and to people*. Nairobi, Kenya: UNEP.
- Unsworth, R. K. F., Ambo-Rappe, R., Jones, B. L., La Nafie, Y. A., Irawan, A., Hernawan, U. E., et al. (2018). Indonesia's globally significant seagrass meadows are under widespread threat. *Sci. Total Environ.* 634, 279–286. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.03.315.
- Vähätalo, A., Søndergaard, M., Schlüter, L., and Markager, S. (1998). Impact of solar radiation on the decomposition of detrital leaves of eelgrass *Zostera marina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 170, 107–117. doi: 10.3354/meps170107.

- Vitousek, P. M., Aber, J. D., Howarth, R. W., Likens, G. E., Matson, P. A., Schindler, D. W., et al. (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecol. Appl.* 7, 737–750.
- Walling, D. (2008). The changing sediment loads of the world's rivers. *Ann. Wars. Univ. Life Sci. - SGGW Land Reclam.* 39, 3–20. doi: 10.2478/v10060-008-0001-x.
- Walling, D. E. (2006). Human impact on land–ocean sediment transfer by the world's rivers. *Geomorphology* 79, 192–216. doi: 10.1016/j.geomorph.2006.06.019.
- Waycott, M., Duarte, C. M., Carruthers, T. J. B., Orth, R. J., Dennison, W. C., Olyarnik, S., et al. (2009). Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 12377–12381. doi: 10.1073/pnas.0905620106.
- White, A. J., and Critchley, C. (1999). Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. *Photosynth. Res.* 59, 63–72.
- Wilson, K. E., and Huner, N. P. A. (2000). The role of growth rate, redox-state of the plastoquinone pool and the trans-thylakoid DpH in photoacclimation of *Chlorella vulgaris* to growth irradiance and temperature. *Planta* 212, 93–102.
- Wilson, K. L., and Lotze, H. K. (2019). Climate change projections reveal range shifts of eelgrass *Zostera marina* in the Northwest Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 620, 47–62. doi: 10.3354/meps12973.
- Wong, M. C., Bravo, M. A., and Dowd, M. (2013). Ecological dynamics of *Zostera marina* (eelgrass) in three adjacent bays in Atlantic Canada. *Bot. Mar.* 56, 413–424. doi: 10.1515/bot-2013-0068.
- Wong, M. C., Vercaemer, B. M., and Griffiths, G. (2021). Response and Recovery of Eelgrass (*Zostera marina*) to Chronic and Episodic Light Disturbance. *Estuaries Coasts* 44, 312–324. doi: 10.1007/s12237-020-00803-3.
- Yang, X. Q., Zhang, Q. S., Zhang, D., and Sheng, Z. T. (2017). Light intensity dependent photosynthetic electron transport in eelgrass (*Zostera marina* L.). *Plant Physiol. Biochem.* 113, 168–176. doi: 10.1016/j.plaphy.2017.02.011.
- Zimmerman, R. C. (2003). A biooptical model of irradiance distribution and photosynthesis in seagrass canopies. *Limnol. Oceanogr.* 48, 568–585. doi: 10.4319/lo.2003.48.1_part_2.0568.
- Zimmerman, R. C., Reguzzoni, J. L., and Alberte, R. S. (1995). Eelgrass (*Zostera marina* L.) transplants in San Francisco Bay: Role of light availability on metabolism, growth and survival. *Aquat. Bot.* 51, 67–86. doi: 10.1016/0304-3770(95)00472-C.

Zimmerman, R. C., Reguzzoni, J. L., Wyllie-Echeverria, S., Josselyn, M., and Alberte, R. S. (1991). Assessment of environmental suitability for growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) in San Francisco Bay. *Aquat. Bot.* 39, 353–366. doi: 10.1016/0304-3770(91)90009-T.

