



HAL
open science

Caractérisation et facteurs structurants des fonctions microbiennes des sédiments de la zone intertidale en Guyane française : des vasières estuariennes aux mangroves matures

Mathieu Luglia

► To cite this version:

Mathieu Luglia. Caractérisation et facteurs structurants des fonctions microbiennes des sédiments de la zone intertidale en Guyane française : des vasières estuariennes aux mangroves matures. Biodiversité et Ecologie. Aix-Marseille Université (AMU), 2014. Français. NNT : . tel-01451685

HAL Id: tel-01451685

<https://amu.hal.science/tel-01451685>

Submitted on 1 Feb 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Copyright

AIX-MARSEILLE UNIVERSITÉ

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

INSTITUT MÉDITERRANÉEN DE BIODIVERSITÉ ET D'ÉCOLOGIE MARINE ET CONTINENTALE

THÈSE DE DOCTORAT

Discipline : Biologie des Populations et Écologie

Spécialité : Écologie Microbienne

Mathieu LUGLIA

**Caractérisation et facteurs structurants des fonctions microbiennes
des sédiments de la zone intertidale en Guyane française :
des vasières estuariennes aux mangroves matures**

Soutenue à la Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme à Marseille le 1^{er} octobre 2014

– JURY –

M. François FROMARD	Directeur de Recherches, CNRS	Rapporteur
M. Steven BOUILLON	Professeur, Université Catholique de Louvain	Rapporteur
M. Florian MERMILLOD-BLONDIN	Chargé de Recherches, CNRS	Examineur
M. Daniel GUIRAL	Directeur de Recherches, IRD	Directeur
M. Stéven CRIQUET	Maître de Conférences, Aix-Marseille Université	Directeur

AIX-MARSEILLE UNIVERSITÉ

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

INSTITUT MÉDITERRANÉEN DE BIODIVERSITÉ ET D'ÉCOLOGIE MARINE ET CONTINENTALE

THÈSE DE DOCTORAT

Discipline : Biologie des Populations et Écologie

Spécialité : Écologie Microbienne

Mathieu LUGLIA

**Caractérisation et facteurs structurants des fonctions microbiennes
des sédiments de la zone intertidale en Guyane française :
des vasières estuariennes aux mangroves matures**

Soutenue à la Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme à Marseille le 1^{er} octobre 2014

– JURY –

M. François FROMARD	Directeur de Recherches, CNRS	Rapporteur
M. Steven BOUILLON	Professeur, Université Catholique de Louvain	Rapporteur
M. Florian MERMILLOD-BLONDIN	Chargé de Recherches, CNRS	Examineur
M. Daniel GUIRAL	Directeur de Recherches, IRD	Directeur
M. Stéven CRIQUET	Maître de Conférences, Aix-Marseille Université	Directeur

*« Point n'est besoin d'espérer pour entreprendre, ni
de réussir pour persévérer. »*

Guillaume I^{er} d'Orange-Nassau

Remerciements

Cette thèse s'est déroulée à Aix-Marseille Université au sein de l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale. Je tiens à remercier son directeur T. Tatoni (IMBE) ainsi que P. Rochette et I. Hammad (École Doctorale des Sciences de l'Environnement) pour leur aide et leur soutien dans sa finalisation.

Je voudrais adresser ma profonde reconnaissance à mes directeurs D. Guiral et S. Criquet pour la confiance et la liberté de travail qu'ils m'ont accordées et pour leur soutien total tout au long de ces années.

Je souhaite vivement remercier les membres du jury F. Fromard, S. Bouillon et F. Mermillod-Blondin pour avoir bien voulu accepter d'évaluer ces travaux de recherche et pour l'intérêt qu'ils y ont porté.

Je tiens particulièrement à remercier les ingénieurs et techniciens qui ont largement participé à ce travail à Marseille ou à Cayenne et qui ont toujours répondu à mes nombreuses sollicitations : M. Sarrazin, G. Poitevin et A. Litampha (LAMA) ainsi que F. Ruaudel, V. Calvert et I. Giffard (IMBE).

J'adresse mes remerciements à T. Luglia, B. Villette et A. Guiral, L. Riera et S. Linares (DEAL) ainsi que C. Caristan et A. Sadikalay (CQEL) pour leur aide précieuse lors de mes nombreuses missions en Guyane.

Je souhaite remercier les chercheurs qui ont contribué à l'aboutissement de ces travaux : F. Ziarelli (spectropole AMU), J.-L. Gonzalez (IFREMER), J.-P. Ambrosi (CEREGE) ainsi que G. Mille, S. Lebarillier, L. Malleret et P. Doumenq (LCAE).

Mes remerciements vont également à mes collègues, amis et doctorants de l'IMBE de l'Arbois et de St-Jérôme pour leur soutien et l'agréable ambiance de travail : A. Pailler, J. Migliore, W. David, P.-J. Dumas, B. Govetto, F. Arène, A. Gasmi, L. Qasemian, A.-C. Chèvremont, M. Alvitre, N. Duong, M. Juin, M. Djamali, L. Berville, O. Blight, A. Cochemé, F. Torre, É. Vidal, J. Le Petit, C. Perissol et H. Macarie.

Je voudrais remercier Christine, ma fiancée, pour tout ce qu'elle m'apporte depuis bientôt dix ans. Merci pour son soutien constant et sans limite, ses encouragements et pour m'avoir appris à développer un regard plus critique sur les choses. Je sais que cette thèse a été dure à vivre pour elle parfois, je la remercie profondément d'avoir été patiente et compréhensive.

Un grand merci également à mes beaux-parents, toujours présents, à l'écoute et plein d'affection.

Enfin, je remercie profondément mes parents pour tout ce qu'ils m'ont donné et transmis et pour leur soutien total et constant depuis toujours.

Table des matières

Remerciements	iv
Table des matières	v
Table des illustrations	x
Table des tableaux	xiv
Table des annexes	xvi
Introduction générale	1
A. Contexte général de recherche	1
B. Objectifs et questionnements	3
C. Cadre institutionnel des travaux de thèse	5
D. Cheminement du manuscrit	5
Chapitre 1 – Éléments bibliographiques	7
1.1. Les mangroves	8
1.1.1. Services écosystémiques, socio-économiques et culturels	8
1.1.2. Biogéographie, répartition et richesse spécifique	9
1.1.3. Potentialités adaptatives	9
1.1.3.1. Système racinaire	9
1.1.3.2. Nutrition vs salinité	11
1.1.3.3. Modalités reproductives	12
1.1.4. Typologie et dynamique successionnelle des formations de mangrove en Guyane française	14
1.2. La dynamique hydro-sédimentaire	15
1.2.1. Circulation océanique et transits sédimentaires régionaux	15
1.2.2. Évolution des écosystèmes littoraux de Guyane française	16
1.3. Les sources, dynamiques et processus de décomposition de la matière organique	18
1.3.1. Vasières	18

1.3.2. Mangroves	19
1.4. Les enzymes dans les sols et les sédiments	22
1.4.1. Origines, types et localisations	22
1.4.2. Stabilité et persistance	25
1.4.3. Variabilités et facteurs de contrôle des activités enzymatiques	26
Chapitre 2 – Matériels et méthodes	30
2.1. Zone d'étude	31
2.1.1. Situation géographique	31
2.1.2. Climat	31
2.1.3. Zone intertidale.....	34
2.2. Végétation de mangrove	35
2.2.1. Structure de la végétation	35
2.2.2. Teneurs en polyphénols totaux et hydro-solubles des feuilles de palétuviers.....	35
2.3. Analyses physico-chimiques des sédiments	36
2.3.1. Analyse granulométrique par sédimentation	36
2.3.2. Masse volumique (ρ), teneur en eau <i>in situ</i> et capacité au champ (H_2O_{WHC}).....	36
2.3.3. pH H_2O , pH $_{KCl}$, conductivité et salinité.....	36
2.3.4. Analyses élémentaires du C, N, P et S	37
2.3.5. Teneurs en ammonium (NH_4^+), en phosphore assimilable (P_{Olsen}) et en sulfures acido-volatils (S^{2-}).....	37
2.3.6. Spectroscopie de résonance magnétique nucléaire CP-MAS du ^{13}C à l'état solide.....	38
2.4. Analyses des contaminants des sédiments	40
2.4.1. Teneurs en éléments traces métalliques (ETM)	40
2.4.2. Teneurs en hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP)	40
2.5. Caractérisation des peuplements diatomiques phytobenthiques.....	42
2.6. Analyses des activités microbiennes	42
2.6.1. Respiration microbienne (<i>RM</i>) aérobie (OxiTop®)	42
2.6.2. Activités enzymatiques relatives aux cycles biogéochimiques du C, N, P et S.....	44
2.6.2.1. Phosphomonoestérases basiques (Pmb).....	44
2.6.2.2. Phosphomonoestérases acides (Pma)	44
2.6.2.3. Arylsulfatases (ArylS).....	45
2.6.2.4. β -glucosidases (β -glu)	45
2.6.2.5. Uréases (Ure)	45
2.6.2.6. Hydrolases (FDA)	46

2.6.2.7. Lipases (Lip)	46
2.6.3. Diversités métaboliques potentielles des communautés microbiennes	46
2.6.3.1. Aérobic (Biolog EcoPlates™)	46
2.6.3.2. Anaérobic (Biolog AnPlates™)	47

Chapitre 3 – Facteurs environnementaux structurant les fonctions microbiennes

de sédiments intertidaux estuariens de Guyane française	49
3.1. Introduction.....	50
3.2. Matériels et méthodes	51
3.2.1. Zone et sites d'étude	51
3.2.2. Échantillonnage des sédiments.....	53
3.2.3. Diversités métaboliques potentielles des communautés microbiennes aérobies (CLPPs).....	53
3.2.4. Analyses statistiques.....	54
3.3. Résultats.....	55
3.3.1. Caractéristiques environnementales des sédiments.....	55
3.3.1.1. Physico-chimie.....	55
3.3.1.2. Contaminants	62
3.3.1.2.1. ETM	62
3.3.1.2.2. HAP.....	65
3.3.1.3. Peuplements diatomiques	67
3.3.2. Activités microbiennes des sédiments.....	71
3.3.2.1. Respiration microbienne (RM) aérobic.....	71
3.3.2.2. Activités enzymatiques.....	71
3.3.2.2.1. Activités des phosphomonoestérases basiques (Pmb).....	71
3.3.2.2.2. Activités des arylsulfatases (ArylS)	71
3.3.2.2.3. Activités des β -glucosidases (β -glu)	72
3.3.2.2.4. Activités des uréases (Ure).....	72
3.3.2.3. Diversités métaboliques potentielles des communautés microbiennes aérobies (CLPPs)	78
3.3.3. Activités enzymatiques vs variables environnementales.....	83
3.4. Discussion.....	85
3.5. Conclusion	92

Chapitre 4 – Functional patterns of microbial communities of rhizospheric soils across the development stages of a young mangrove in French Guiana	94
4.1. Introduction.....	95
4.2. Materials and methods	96
4.2.1. Study site	96
4.2.2. Vegetation structure of mangrove	97
4.2.3. Soil sampling	97
4.2.4. Community level physiological profile (<i>CLPP</i> , Biolog EcoPlates™) assessment	98
4.2.5. Statistical analysis	98
4.3. Results.....	99
4.3.1. Vegetation structure of mangrove	99
4.3.2. Physico-chemical properties of soils	100
4.3.3. Soil TOC content and quality	102
4.3.4. Microbial respiration	104
4.3.5. Enzyme activities.....	104
4.3.6. <i>CLPPs</i> and PCA of microbial functions.....	105
4.4. Discussion.....	107
4.4.1. Mangrove and soil characteristics	107
4.4.2. Microbial metabolism <i>vs</i> environmental factors	109
4.4.2.1. Microbial respiration	109
4.4.2.2. Enzyme activity.....	110
4.4.2.3. Functional diversity.....	111
4.5. Conclusion	112
 Chapitre 5 – Profils fonctionnels microbiens de sols rhizosphériques de mangroves matures de Guyane française	 113
5.1. Introduction.....	114
5.2. Matériels et méthodes	116
5.2.1. Localisations de la zone, des sites et des stations d'étude.....	116
5.2.2. Description des sites et des stations d'étude.....	118
5.2.2.1. Site de Sinnamary (Si, a) ; Station à <i>Avicennia</i> (1).....	118
5.2.2.2. Site de Montsinéry (M, b) ; Station à <i>Conocarpus</i> (2).....	119
5.2.2.3. Site de la Chaumière (C, c) ; Stations à <i>Avicennia</i> (3) et <i>Rhizophora</i> (4)	120
5.2.2.4. Site des Salines (Sa, d) ; Stations à <i>Laguncularia</i> (5) et <i>Rhizophora</i> (6)	121

5.2.3. Échantillonnage des sols rhizosphériques	125
5.2.4. Diversités métaboliques potentielles des communautés microbiennes aérobies (CLPPs).....	125
5.2.5. Analyses statistiques.....	126
5.3. Résultats.....	127
5.3.1. Concentrations en polyphénols des feuilles des principales espèces de palétuviers de Guyane.....	127
5.3.2. Caractérisation physico-chimique des sols rhizosphériques	128
5.3.3. Caractérisation qualitative de la matière organique des sols rhizosphériques.....	131
5.3.4. Les activités microbiennes des sols rhizosphériques.....	135
5.4. Discussion.....	148
5.5. Conclusion	153
Conclusion générale et perspectives	155
Références bibliographiques.....	163
Annexes	181
Résumé	188

Table des illustrations

Figure 1.1. Aire de répartition et richesse spécifique des mangroves à l'échelle mondiale (Borrell, 2010).....	9
Figure 1.2. Racines échasses de <i>Rhizophora</i>	10
Figure 1.3. a Pneumatophores autour d'un tronc d' <i>Avicennia germinans</i> . b Extension très importante d'un tapis de pneumatophores d' <i>A. germinans</i> dans un peuplement quasi mono-spécifique.....	11
Figure 1.4. Excrétion foliaire de sel chez <i>Avicennia germinans</i>	12
Figure 1.5. a Germination massive de <i>Laguncularia racemosa</i> en faciès pionnier d'une mangrove de front d'océan. b Colonisation et densité importantes (jusqu'à 10^6 individus.ha ⁻¹) de plantules d' <i>Avicennia germinans</i> de 1,2 m de hauteur et âgées de moins de 1 an dont certaines sont déjà en floraison (néoténie).....	14
Figure 1.6. a Migration des charges particulaires amazoniennes en suspension (source : IRD Cayenne). b Circulation océanique côtière (source : C. Chevalier).....	16
Figure 1.7. Dynamiques successionnelle et hydro-sédimentaire de l'écosystème de mangrove de Guyane française (inspiré de F. Fromard).....	17
Figure 1.8. Origine et localisation des enzymes microbiennes dans les sols et les sédiments (source : S. Criquet).....	24
Figure 1.9. Importance des activités enzymatiques extracellulaires (EEA) dans l'initiation de la boucle microbienne en milieu marin (source : Hoppe et al., 2002).....	25
Figure 1.10. Schéma conceptuel des facteurs pertinents pour les activités enzymatiques extracellulaires qui permettent de distinguer différents environnements (source : Arnosti et al., 2014).....	27
Figure 1.11. Activité protéase (leucine aminopeptidase) le long d'un profil de sédiment. a Imagerie <i>in situ</i> de l'activité par fluorescence. b Valeurs d'activité en $\mu\text{mol.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ (source : Cao et al., 2011).....	28
Figure 1.12. Changements induits par les racines dans la rhizosphère. Profils a d'O ₂ et b de pH autour d'une racine. c Réseau racinaire dans un rhizotron et d la distribution de l'activité protéase dans ce sol. Gradients de couleur : a de bleu à rouge, concentration d'O ₂ faible à forte ; b de bleu à rouge puis jaune, diminution du pH ; d de bleu à rouge, diminution d'activité enzymatique (sources : Blossfeld et al., 2011 ; 2013 ; Spohn et al., 2013).....	29
Figure 2.1. Localisation de la zone et des sites d'étude (sources : www.geoportail.gouv.fr ; www.google.fr).....	31
Figure 2.2. Précipitations moyennes annuelles en Guyane française, période 1961-1990. Isohyètes en mm (sources : Cadamuro, 1999 ; Météo France, service régional de Guyane/climatologie).....	32
Figure 2.3. Relevés mensuels des cumuls de précipitations de 2009 à 2011 des différents secteurs étudiés (source : Météo France, service régional de Guyane/climatologie).....	33
Figure 2.4. Succession écologique en zone intertidale : des écosystèmes de vasières aux mangroves matures. Zone de balancement des marées : HM, haute mer ; BM, basse mer. Les chiffres font référence aux différents travaux menés et aux chapitres qui leurs sont respectivement consacrés	34
Figure 3.1. Localisation de la zone d'étude et des sept estuaires considérés (source : www.geoportail.gouv.fr ; www.google.fr).....	52

- Figure 3.2.** Vues aériennes des sept estuaires et localisation des douze stations de prélèvement (source : www.geoportail.gouv.fr) 52
- Figure 3.3.** ACP (Pearson) des caractéristiques physico-chimiques des sédiments comptant pour 57,3 % de la variance totale. **a** Carte factorielle des variables ; les flèches en pointillés représentent les variables qui contribuent le moins aux axes. **b** Carte factorielle des stations ($n = 38$) ; les petits symboles représentent les stations contribuant faiblement aux axes ; cercle : 2009 ; losange : 2010 ; symbole blanc : saison des pluies ; symbole gris : saison sèche 60
- Figure 3.4.** ACP (Pearson) des ETM des sédiments comptant pour 68,9 % de la variance totale. **a** Carte factorielle des variables ; la flèche en pointillés représente la variable qui contribue le moins aux axes. **b** Carte factorielle des stations ($n = 37$) ; les petits symboles représentent les stations contribuant faiblement aux axes ; cercle : 2009 ; losange : 2010 ; symbole blanc : saison des pluies ; symbole gris : saison sèche 64
- Figure 3.5.** Représentations **a** des teneurs en HAP_{total} ($n = 38$), **b** des rapports Ph/An et Fl/Py ($n = 35$) et **c-e** des rapports Ph/An ($n = 19$), BzA/Ch ($n = 19$) et BzPy/BzP ($n = 10$) des sédiments d'origine pyrogénique ; losange noir : origine pétrogénique ($n = 2$) ; losange rouge : origine pyrogénique ($n = 19$) ; losange bleu : origine mixte ($n = 14$) 66
- Figure 3.6.** ACP (covariance) des peuplements diatomiques des sédiments comptant pour 39,8 % de la variance totale. **a** Carte factorielle des variables ; les flèches en pointillés représentent les variables qui contribuent le moins aux axes. **b** Carte factorielle des stations ($n = 38$) ; les petits symboles représentent les stations contribuant faiblement aux axes ; cercle : 2009 ; losange : 2010 ; symbole blanc : saison des pluies ; symbole gris : saison sèche 70
- Figure 3.7.** Respiration microbienne aérobie des sédiments prélevés en 2009 et 2010. Les barres représentent les valeurs moyennes de respiration ($n = 3$; pseudo-réplicats) ; barre sans motif : 2009 ; barre avec motif hachuré : 2010 ; barre blanche : saison des pluies ; barre grise : saison sèche 71
- Figure 3.8a-d.** Activités enzymatiques des sédiments prélevés en 2009 et 2010. Les barres représentent les valeurs moyennes d'activités ($n = 3$; pseudo-réplicats) ; barre sans motif : 2009 ; barre avec motif hachuré : 2010 ; barre blanche : saison des pluies ; barre grise : saison sèche 73
- Figure 3.9.** ACP (Pearson) des activités microbiennes des sédiments comptant pour 63,0 % de la variance totale. **a** Cartes factorielles des variables sur les axes F1-2 et F1-3 (insert) ; les flèches en pointillés représentent les variables qui contribuent le moins aux axes. **b** Carte factorielle des stations ($n = 37$) ; les petits symboles représentent les stations contribuant faiblement aux axes ; cercle : 2009 ; losange : 2010 ; symbole blanc : saison des pluies ; symbole gris : saison sèche 77
- Figure 3.10.** ACP (covariance) des CLPPs à 96 h des communautés microbiennes des sédiments prélevés en 2010 comptant pour 46,0 % de la variance totale. **a** Carte factorielle des variables ; les flèches en pointillés représentent les variables qui contribuent le moins aux axes. **b** Carte factorielle des stations ($n = 21$) ; les petits symboles représentent les stations contribuant faiblement aux axes ; symbole blanc : saison des pluies ; symbole gris : saison sèche 82
- Figure 3.11.** Graphique des corrélations de la RDA des activités enzymatiques et des variables physico-chimiques et estimatrices des niveaux de contamination des sédiments, comptant pour 50,8 % de la variance totale ; insert : scores des corrélations des variables avec les deux axes canoniques (AC1-2) ; $n = 38$ 84
- Figure 4.1.** PCA of environmental and microbial characteristics of mangrove soils. **a** Biplot of PCA (Pearson) of physico-chemical properties accounting for 81.53 % of total variance. **b** Biplot of PCA (covariance) of TOC contents derived from SS ¹³C NMR spectroscopy accounting for 94.86 % of total variance. **c** Biplot of PCA (Pearson) of microbial respiration, enzyme activities, and functional diversity accounting for 82.39 % of total variance; vector scale, x3. Symbols depict means ($n = 5$) with standard deviations (in brackets) on PC1 and PC2, except for **b** (composite samples); white symbols: wet season, grey symbols: dry season; circle: P NRZ, diamond: P RZA, triangle: P RZL, cross: C RZ, square: F RZ soils 101

- Figure 4.2.** Microbial respiration of mangrove soils. Bars depict means ($n = 5$) with standard deviations (in brackets). For each season, bars followed by the same letters or numbers do not differ significantly from each other at $P < 0.05$. White bars: wet season, grey bars: dry season 104
- Figure 4.3.** Enzyme activities of mangrove soils. Bars depict means ($n = 5$) with standard deviations (in brackets). For each season, bars within a graph followed by the same letters or numbers do not differ significantly from each other at $P < 0.05$. White bars: wet season, grey bars: dry season..... 105
- Figure 4.4. a** Metabolic richness (S) and **b** functional diversity (H') derived from Biolog EcoPlates™ analyses of mangrove soils. Markers and bars depict means ($n = 5$) with standard deviations (in brackets). For each season, means within a graph followed by the same letters or numbers do not differ significantly from each other at $P < 0.05$. White markers and bars: wet season, grey markers and bars: dry season..... 106
- Figure 4.5.** PCA (covariance) of potential metabolic profiles of mangrove soil; biplot of PCA on 27 substrates accounting for 31.46 % of total variance; vector scale: x3; only the most driving variables are represented. B3: *D*-galacturonic acid, C1: tween 40, D1: tween 80, E1: α -cyclodextrin, E4: *L*-threonine, F1: glycogen, H4: putrescine. Symbols depict means ($n = 5$) with standard deviations (in brackets) on PC1 and PC2. White symbols: wet season, grey symbols: dry season; circle: P NRZ, diamond: P RZA, triangle: P RZL, cross: C RZ, square: F RZ soils..... 107
- Figure 5.1.** Localisation de la zone d'étude et des quatre sites considérés (sources : www.geoportail.gouv.fr ; www.google.fr) 117
- Figure 5.2.** Vue aérienne des quatre sites et localisation des six stations de prélèvement (source : www.geoportail.gouv.fr) 117
- Figure 5.3.** Faciès d'arrière mangrove mature à *Avicennia* du site de Sinnamary. **a** Vue d'ensemble de la station et des houppiers abrutés. **b** Vue d'ensemble d'une parcelle inondée et de l'importante couverture de pneumatophores..... 119
- Figure 5.4.** Faciès de mangrove mature de ripisylve à *Conocarpus* du site de Montsinéry..... 120
- Figure 5.5.** Faciès de mangrove mature mixte de ripisylve à *Avicennia* et à *Rhizophora* du site de la Chaumière. **a** Vue d'ensemble d'une parcelle à *Avicennia*, station 3. **b** Vue d'ensemble d'une parcelle à *Rhizophora*, station 4 120
- Figure 5.6.** Site d'étude de la lagune des Salines de Montjoly (source : www.geoportail.gouv.fr) 121
- Figure 5.7.** Faciès de mangrove mature à *Laguncularia* du site des Salines. **a** Vue d'ensemble d'une parcelle et de l'accumulation importante de litière. **b** Zone de prélèvement de sol rhizosphérique.... 123
- Figure 5.8.** Faciès de mangrove mature à *Rhizophora* du site des Salines. **a** Vue panoramique de la station et de l'enchevêtrement des racines échasses. **b** Vue d'ensemble d'une parcelle et de l'accumulation importante de litière. **c-e** Zone de prélèvement de sol rhizosphérique 124
- Figure 5.9.** Teneurs en polyphénols totaux et hydro-solubles de feuilles vertes des trois espèces de mangrove (*Avicennia*, *Rhizophora*, *Laguncularia*) de divers sites de Guyane française. Sites : Mo, Montabo ; Si, Sinnamary ; Sa, Salines ; C, Chaumière. Les barres représentent les moyennes d'échantillons composites avec leurs écarts types (barres d'erreurs)..... 127
- Figure 5.10.** Triangle des textures des sols rhizosphériques des six stations (source : www.nrcs.usda.gov)..... 130
- Figure 5.11.** ACP (covariance) des teneurs en COT issues de la spectroscopie de RMN CP-MAS du ^{13}C SS des sols rhizosphériques de mangrove comptant pour 98 % de la variance totale. **a** Carte factorielle des variables. **b** Carte factorielle des sols ($n = 9$, échantillons composites) ; symbole blanc : saison des pluies ; symbole gris : saison sèche 134
- Figure 5.12.** ACP (covariance) des *CLPPs* aérobies à 96 h des communautés microbiennes des sols rhizosphériques de divers faciès de mangrove comptant pour 65,7 % de la variance totale. **a** Carte factorielle des substrats ; les flèches en pointillés représentent les substrats qui contribuent le moins aux axes. **b** Carte factorielle des sols ($n = 51$) ; les symboles représentent les moyennes ($n = 5$, sauf SaSrZr et rZl $n = 3$) avec leurs écarts types (barres d'erreurs) sur F1 et

- F2 ; symbole blanc : saison des pluies ; symbole gris : saison sèche ; les symboles suivis de la même lettre rouge ne diffèrent pas significativement les uns des autres à un niveau de significativité de $P < 0,05$ 138
- Figure 5.13.** Cinétiques des activités métaboliques moyennes (AWCD) anaérobies en microplaques (AnPlates™ Biolog) des communautés microbiennes des sols rhizosphériques des trois espèces de palétuviers. Les symboles représentent les moyennes ($n = 5$) avec leurs écarts types (barres d'erreurs)..... 139
- Figure 5.14.** PCoA des CLPPs anaérobies après 672 h (28 j) d'incubation des communautés microbiennes des sols rhizosphériques des trois espèces de palétuviers comptant pour 50,9 % de la variance totale. Carte factorielle des sols ($n = 15$) ; les symboles de plus grande taille représentent les moyennes ($n = 5$) avec leurs écarts types (barres d'erreurs) sur F1 et F2 ; les petits symboles et leurs chiffres représentent les réplicats ($n = 5$) ; les symboles suivis de la même lettre rouge ne diffèrent pas significativement les uns des autres à un niveau de significativité de $P < 0,05$ 140
- Figure 5.15.** CoIA des caractéristiques physico-chimiques et des activités **aérobies** des communautés microbiennes des sols rhizosphériques de mangrove comptant pour 93,1 % de la co-inertie totale. Projections des sols dans le plan des axes canoniques 1 et 2 ($n = 49$) : **a** codage par station, **b** codage par type de sol rhizosphérique ; base des flèches : coordonnées des sols définies par l'ACP des caractéristiques physico-chimiques ; tête des flèches : coordonnées des sols définies par l'ACP des activités microbiennes aérobies. Projections des variables **c** physico-chimiques et **d** d'activités microbiennes aérobies dans le plan de la co-inertie 142
- Figure 5.16.** CoIA des caractéristiques physico-chimiques et des activités **anaérobies** des communautés microbiennes des sols rhizosphériques des trois espèces de palétuviers comptant pour 98,5 % de la co-inertie totale. **a** Projections des sols dans le plan des axes canoniques 1 et 2 ($n = 15$) ; les chiffres correspondent aux réplicats ; base des flèches : coordonnées des sols définies par l'ACP des caractéristiques physico-chimiques ; tête des flèches : coordonnées des sols définies par l'ACP des activités microbiennes anaérobies. Projections des variables **b** physico-chimiques et **c** d'activités microbiennes anaérobies dans le plan de la co-inertie 147
- Figure Co.1.** Perspectives d'étude i) des modalités sélectives et de contrôles des fonctions microbiennes des sols par les différentes MO issues des diverses espèces de mangrove et ii) des incidences de ces expressions fonctionnelles microbiennes sur les dynamiques successionales des peuplements de mangrove..... 161
- Figure Co.2.** Schéma synthétique des facteurs de structuration des fonctions microbiennes des sédiments et des sols au sein du continuum écologique des vasières estuariennes aux mangroves matures de Guyane française..... 162

Table des tableaux

Tableau 1.1. Liste non exhaustive des enzymes impliquées dans les cycles biogéochimiques.....	23
Tableau 2.1. Principales propriétés physico-chimiques des 15 HAP.....	41
Tableau 2.2. Liste et codification des espèces de diatomées utilisées dans les analyses multivariées	42
Tableau 3.1. Caractéristiques hydrologiques des principaux fleuves de Guyane française et de l'Amazonie dont l'estuaire est distant d'environ 400 km de la frontière Est de la Guyane	51
Tableau 3.2. Inventaire des échantillons de sédiment prélevés.....	53
Tableau 3.3a. Propriétés physico-chimiques des sédiments prélevés en 2009.....	57
Tableau 3.3b. Propriétés physico-chimiques des sédiments prélevés en 2010	58
Tableau 3.4. Résultats des PERMANOVA à 3 facteurs (station, saison, année) sur les caractéristiques environnementales et microbiennes des sédiments prélevés en 2009 et 2010	61
Tableau 3.5a. Teneurs en ETM des sédiments prélevés en 2009.....	62
Tableau 3.5b. Teneurs en ETM des sédiments prélevés en 2010	62
Tableau 3.6. Indices de diversité des peuplements diatomiques* des sédiments prélevés en 2009 et 2010	68
Tableau 3.7. Matrice de corrélation entre les activités microbiennes et les paramètres physico-chimiques des sédiments prélevés en 2009 et 2010.....	74
Tableau 3.8. Résultats des ANOVA à 3 facteurs (station, saison, année) sur les activités microbiennes des sédiments prélevés en 2009 et 2010.....	75
Tableau 3.9. CLPPs (Biolog EcoPlates™) des communautés microbiennes des sédiments prélevés en saisons des pluies et sèche de 2010	78
Tableau 3.10. Matrice de corrélation entre les variables de diversité métabolique et les paramètres physico-chimiques des sédiments prélevés en saisons des pluies et sèche de 2010.....	79
Tableau 3.11. Statistiques descriptives des substrats utilisés à 96 h par les communautés microbiennes des sédiments prélevés en saisons des pluies et sèche de 2010 (Biolog EcoPlates™).....	80
Tableau 3.12. Résultats de la décomposition de la variance des activités enzymatiques expliquée par les variables physico-chimiques et estimatrices des niveaux de contamination.....	84
Tableau 3.13. Résultats des régressions linéaires multiples (RLM) entre chaque activité enzymatique et les variables physico-chimiques et estimatrices des niveaux de contamination.....	84
Table 4.1. Vegetation structure of mangrove stand.....	99
Table 4.2. Physico-chemical properties of mangrove soils	101
Table 4.3. Characterization of mangrove soils after HF treatment.....	103
Table 4.4. TOC content, humification, and aromaticity indexes derived from SS ¹³ C CP-MAS NMR spectra of mangrove soils.....	103
Tableau 5.1. Structure de la végétation du site de Sinnamary	118
Tableau 5.2. Structure de la végétation de la station à <i>Rhizophora</i> du site des Salines	124

Tableau 5.3. Inventaire des échantillons de sols rhizosphériques prélevés.....	125
Tableau 5.4. Caractéristiques physico-chimiques des sols rhizosphériques de mangrove	129
Tableau 5.5. Caractérisation des sols rhizosphériques de mangrove après traitement à l'HF	133
Tableau 5.6. Teneurs en COT et indices d'humification et d'aromaticité issus de la spectroscopie de RMN CP-MAS du ¹³ C SS des sols rhizosphériques de mangrove.....	133
Tableau 5.7. Activités des communautés microbiennes des sols rhizosphériques de mangrove.....	136
Tableau 5.8. Résultats des ANOVA à 2 facteurs (site, saison) sur chacun des paramètres descriptifs des activités microbiennes aérobies des sols rhizosphériques d' <i>Avicennia</i> et de <i>Rhizophora</i>	143
Tableau 5.9. Résultats des régressions linéaires multiples (RLM) entre chaque activité microbienne des sols rhizosphériques d' <i>Avicennia</i> , de <i>Rhizophora</i> , de <i>Laguncularia</i> et les variables physico-chimiques	145

Table des annexes

Annexe A – Hydrocarbures aromatiques polycycliques

Tableau An.1. Teneurs détaillées des 15 HAP des sédiments prélevés en 2009 et 2010	182
---	-----

Annexe B – Peuplements diatomiques phytobenthiques

Tableau An.2. Liste et codification des espèces de diatomées des sédiments	183
---	-----

Tableau An.3. Fréquences relatives (%) des espèces de diatomées des sédiments prélevés en 2009 et 2010	184
---	-----

Annexe C – Diversités métaboliques potentielles des communautés microbiennes

Tableau An.4. Statistiques descriptives des substrats utilisés à 96 h par les communautés microbiennes des sols rhizosphériques (aérobie, Biolog EcoPlates™).....	186
--	-----

Tableau An.5. Statistiques descriptives des substrats utilisés à 672 h (28 j) par les communautés microbiennes des sols rhizosphériques (anaérobie, Biolog AnPlates™)	187
--	-----

Introduction générale

A. Contexte général de recherche

Les côtes de Guyane française, soumises au transit Sud-Est/Nord-Ouest des sédiments de l'Amazone, sont périodiquement affectées par des phases d'extension et de recul. La sédimentation et la stabilisation temporaires des bancs de vase sont le point de départ de colonisations biologiques dont les évolutions et les stades ultimes dépendront d'un ensemble de facteurs hautement variables. Parmi ceux-ci, on peut distinguer : 1) l'intensité et l'orientation des houles ; premiers acteurs des processus érosifs ; 2) la géomorphologie ; facteur de différenciation locale modulant l'impact des houles ; 3) l'intensité et la dynamique des courants littoraux ; moteurs du transport et de l'exportation des sédiments. Ces dynamiques aux échelles locales et régionales s'intègrent dans des variabilités spatio-temporelles plus étendues correspondant : 1) au flux total des sédiments exportés par l'Amazone dont les quantités sont issues principalement des conditions climatiques affectant le bassin amazonien et, plus en amont, des processus érosifs de la Cordillère des Andes ; 2) au niveau moyen des océans dont les variations sont déterminées par les conditions climatiques générales mais aussi par les cycles de variation à longue période des positions respectives de la Lune et de la Terre.

En zone intertidale, l'exondation périodique des sédiments de surface des vasières, en fonction des cycles des marées, permet leur colonisation par des communautés phytobenthiques mobiles. Cette nouvelle biomasse contribue, par la production de substances polymériques extracellulaires, à la stabilisation de l'interface eau-sédiment et est à la base d'une chaîne alimentaire reposant sur la faune interstitielle des sédiments. L'ensemble de ces micro-, méio- et macrofaunes benthiques est activement exploité par l'avifaune en période d'exondation et par les poissons et les juvéniles de crevettes en phase de submersion.

Cette maturation biologique des sédiments de surface et les modifications structurales et biogéochimiques progressives, qui en découlent, permettent l'enracinement des propagules issues des mangroves matures environnantes par le jeu des marées. Un stade de mangrove pionnière paucispécifique se développe alors en

front d'océan et le long des rives des estuaires. Dans un premier temps, le développement des arbres favorise la rétention de nouvelles propagules et donc, à terme, le succès colonisateur de ces nouvelles plantules. Ce processus qui, globalement, se traduit par une croissance et une densification graduelle de la végétation, conduit alors à l'interception de l'énergie lumineuse indispensable à la productivité des communautés phytobenthiques à la base des réseaux trophiques des vasières. Ainsi, d'un système dominé par la productivité des diatomées, on observe une bascule vers un écosystème reposant de plus en plus sur la productivité des palétuviers.

L'essentiel de la production arborée alimente une litière dont l'exportation directe par les courants de marée est limitée par l'enchevêtrement des troncs et des racines. Ce piégeage mécanique assure une rétention de la biomasse produite par les palétuviers au sein de la mangrove. Les éléments nutritifs, initialement présents dans les couches sédimentaires plus profondes des bancs de vase, sont ainsi remis à disposition des chaînes trophiques après 1) leur assimilation racinaire via les communautés microbiennes rhizosphériques et leur immobilisation au sein des biomasses aériennes et racinaires des palétuviers et 2) la minéralisation microbienne de la litière à l'interface eau-sédiment. Ainsi, ce double processus d'immobilisation et de minéralisation contribue progressivement à enrichir les niveaux supérieurs des sols.

L'arrivée et l'implantation des palétuviers modifient aussi radicalement l'environnement sédimentaire en particulier par les adaptations morphologiques et physiologiques qu'ils développent pour coloniser ces espaces meubles et instables, anoxiques, potentiellement riches en sulfures, salés et sujets à des submersions et des sédimentations fréquentes et périodiques. L'existence de systèmes racinaires adaptés, tels que les pneumatophores (*Avicennia*, *Laguncularia*) et les racines échasses dotées de lenticelles (*Rhizophora*), permet la création de micro-environnements aérobies. Ces derniers se développent au sein de sédiments globalement anoxiques où les processus de minéralisation sont couplés à la réduction de composés minéraux oxydés (NO_3^- , oxy-hydroxydes de Fe et de Mn, SO_4^{2-}).

En outre, les litières de mangrove sont issues d'une végétation caractérisée par des teneurs importantes en métabolites secondaires (polyphénols). Ces composés, plus ou moins complexes, sont peu biodégradables. De plus, ils sont susceptibles de générer des effets allélopathiques ; facteurs de sélection et de limitation de la croissance des communautés microbiennes. Ils agissent également sur la méiofaune qui réalise une fragmentation de la matière organique facilitant sa minéralisation ultérieure. Ainsi, ces propriétés peuvent induire globalement une biodégradation lente de la litière. Enfin, les palétuviers produisent et libèrent dans

les sols des exsudats et des lysats racinaires essentiels aux communautés microbiennes rhizosphériques. Ces dernières, de plus en plus perçues comme des partenaires pré-symbiotiques, accroissent la bio-disponibilité et l'assimilation des éléments nutritifs et favorisent ainsi la croissance et la productivité des palétuviers. La production de ces molécules est spécifique aux diverses espèces et les quantités générées sont dépendantes de la productivité des arbres mais aussi de leurs états sanitaire et physiologique. Il en résulte des modifications qualitative et quantitative de la production et de la disponibilité de ces métabolites au cours du cycle de vie des palétuviers mais aussi dans l'espace en fonction de la dynamique successionnelle des mangroves de Guyane française. En effet, les trois genres de palétuviers (*Avicennia*, *Rhizophora*, *Laguncularia*) présents en Guyane se structurent spatialement en fonction de la distance à l'océan ; une notion qui regroupe divers facteurs de structuration interreliés tels que la salinité des eaux de submersion et interstitielles, la fréquence et la durée des phases d'exondation et de submersion, la compaction des sédiments et l'importance des métabolismes aérobies et anaérobies. Ainsi, les contextes rhizosphériques diffèrent pour les divers stades de développement 1) des populations au sein d'un même faciès et au cours de la croissance des arbres et 2) des peuplements au sein d'une même zone et en fonction de leur histoire, de leur localisation et de leur positionnement topographique.

B. Objectifs et questionnements

L'instabilité des conditions hydro-sédimentaires, qui structure et gouverne les écosystèmes littoraux de Guyane française, constitue un contexte exceptionnel de recherche pour étudier l'ensemble des liens fonctionnels et des interactions biotiques régulant les fonctions des communautés microbiennes 1) au sein des vasières dont l'interface sédiment/eau ou air en fonction des cycles de marée est colonisée par des biofilms algaux et 2) au sein des divers faciès et stades de développement des mangroves ; sources d'apports au sol d'une matière organique riche en métabolites secondaires et plus ou moins abondante en fonction de la productivité des palétuviers et des contextes d'exportation hydrodynamique de la litière.

Cette thèse a pour principal objectif de contribuer à la connaissance d'aspects non étudiés en Guyane française et très peu documentés au plan international ; comme par exemple :

- 1) l'étude des communautés microbiennes et de leurs activités enzymatiques pour des écosystèmes littoraux tropicaux à substrat meuble et instable ;
- 2) la caractérisation fonctionnelle des communautés microbiennes rhizosphériques associées aux formations de mangrove et aux diverses espèces constitutives de ces peuplements.

Pour cette recherche, différentes étapes d'étude et de questionnement ont été dégagées ; en l'occurrence :

- 1) caractériser et étudier les potentiels enzymatiques des vasières estuariennes et des mangroves et déterminer leurs facteurs de structuration ;
- 2) étudier les incidences de la colonisation des vasières par la mangrove pionnière sur leurs fonctions microbiennes : sont-elles spécifiques à l'espèce de palétuvier (*Avicennia* vs *Laguncularia*) ?
- 3) étudier les relations et les interactions entre les fonctions microbiennes des sols rhizosphériques et la dynamique successionnelle des mangroves : diffèrent-elles en fonction des saisons, des faciès de développement de la mangrove et des espèces qui la composent ?

Il est cependant nécessaire de dissocier, pour les communautés microbiennes et leurs activités, les variabilités potentiellement liées à l'origine et à la nature des sources de carbone et d'énergie de celles susceptibles d'être induites par les variations spatio-temporelles des paramètres abiotiques majeurs de structuration physique des écosystèmes de vasières et de mangroves.

Ainsi, il sera pris en compte :

- 1) la qualité chimique de la matière organique des sols en fonction des formations végétales présentes, de leur composition et de leur stade de développement ;
- 2) les caractéristiques physico-chimiques des sols et des eaux interstitielles en fonction de la localisation des divers faciès de mangrove. En particulier, il sera pris en compte leur positionnement topographique par rapport au niveau moyen des marées et leur éloignement au trait de côte et au réseau hydrographique qui les traverse. En effet, ces paramètres déterminent les fréquences et les durées respectives des phases d'exondation et de submersion par les marées ainsi que la composition chimique de ces eaux.

C. Cadre institutionnel des travaux de thèse

Cette thèse s'est déroulée à Marseille au sein de l'équipe *Vulnérabilité des Écosystèmes à l'échelle Microbienne* du département *Vulnérabilité des Systèmes Écologiques* de l'*Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale* (IMBE – Aix-Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université). Les travaux de recherche ont été effectués sous la direction de Daniel Guiral (DR - IRD) et de Stéven Criquet (MC HDR - AMU).

En Guyane française, ces travaux ont bénéficié notamment de l'appui du Centre IRD de Cayenne et du Laboratoire des Moyens Analytiques (LAMA - US IRD 191 IMAGO).

Cette recherche s'est intégrée dans le cadre de trois programmes nationaux :

- 1) deux programmes consécutifs (2009/2010 - 2010/2011) : *Définition et mise en œuvre de la Directive Cadre Eau (DCE) européenne, en vue de l'évaluation de la qualité écologique et chimique des eaux de Guyane française*, financés par la DEAL de Guyane et l'IRD, pour lesquels nous avons réalisé les études sur les masses d'eaux côtières et de transition ;
- 2) un programme (2010/2012) : *Biodiversité Marine en Guyane française*, financé par la DEAL de Guyane et l'IRD, pour lequel nous avons étudié les relations fonctionnelles et les interactions biotiques entre les communautés végétales des vasières (phytobenthos) et constitutives des mangroves (palétuviers) et leurs communautés microbiennes associées.

D. Cheminement du manuscrit

Le chapitre 1 est consacré à une revue bibliographique 1) sur les écosystèmes de mangrove au plan international et leurs spécificités propres à la Guyane française, 2) sur la dynamique hydro-sédimentaire régionale et ses conséquences à l'échelle du littoral guyanais, 3) sur les origines et les dynamiques de la matière organique en zone intertidale et relatives à un gradient écosystémique des vasières aux mangroves matures de Guyane et 4) sur les sources et les dynamiques des enzymes dans les sols.

Le chapitre 2 correspond à la présentation de la zone d'étude et des méthodologies employées pour les analyses de la végétation de mangrove, des sédiments et des sols.

Le chapitre 3 est consacré à la détermination des fonctions microbiennes des sédiments de surface des vasières estuariennes colonisées par les communautés phytobenthiques et s'intéresse, en particulier, aux facteurs environnementaux susceptibles d'être responsables de leurs structurations spatio-temporelles.

Le chapitre 4 concerne l'étude de l'expression des patrons fonctionnels des communautés microbiennes 1) des vasières consécutives à leur colonisation par la mangrove pionnière et 2) en relation avec la dynamique successionale d'une mangrove jeune. Ce chapitre correspond à une publication dans *Microbial Ecology* 67(2): 302-317 (2014), [doi: 10.1007/s00248-013-0298-9](https://doi.org/10.1007/s00248-013-0298-9).

Le chapitre 5 s'intéresse à l'étude des patrons fonctionnels microbiens des rhizosphères des différentes espèces constitutives des peuplements de divers faciès de mangroves matures.

Enfin, la dernière partie correspond à une conclusion générale qui s'appuie sur les chapitres précédents et ouvre sur des perspectives de recherche.

Éléments bibliographiques

1.1. Les mangroves

Les mangroves correspondent à des formations végétales se développant dans la zone intertidale de toute la ceinture intertropicale. Les palétuviers en constituent les principales espèces végétales et sont parfaitement adaptés à ce milieu contraignant.

1.1.1. Services écosystémiques, socio-économiques et culturels

Les mangroves occupent une place importante et originale dans le monde tant d'un point de vue écosystémique, socio-économique que culturel (Nagelkerken et al., 2008 ; Walters et al., 2008 ; Vo et al., 2012) ; en particulier :

- elles assurent un rôle de « nurserie » et de protection pour de nombreux organismes marins et estuariens (*e.g.* crevettes, poissons) (Baran et Hambrey, 1998 ; Rönnbäck, 1999 ; Mumby, 2004 ; Nagelkerken et al., 2008) et sont ainsi fondamentales au maintien et au développement des activités halieutiques côtières : les pêches industrielle et traditionnelle et l'aquaculture (Costanza et al., 1997 ; Barbier, 2000 ; Diele et al., 2005 ; Nagelkerken et al., 2008) ;
- elles constituent un habitat majeur pour la reproduction et l'alimentation de l'avifaune aquatique (*e.g.* Limicoles, Ciconiiformes) (Nagelkerken et al., 2008) ;
- elles jouent un rôle de « barrière physique » aux phénomènes d'érosion du littoral (*e.g.* houles, ouragans, tsunamis) dans la perspective d'une exacerbation des contraintes hydro-sédimentaires liée aux changements climatiques globaux (Field, 1995 ; Vermaat et Thampanya, 2006 ; Tanaka et al., 2007) ;
- elles participent au filtrage des nutriments et des pollutions entre les domaines terrestre et océanique ; contribuant ainsi à la qualité des eaux littorales (Robertson et Phillips, 1995 ; Rivera-Monroy et al., 1999 ; Schaffelke et al., 2005) ;
- elles représentent des écosystèmes parmi les plus productifs au monde (Bouillon et al., 2008) et contribuent de manière importante au cycle biogéochimique du carbone (puits de carbone) des écosystèmes côtiers (Twilley et al., 1992 ; Bouillon et al., 2008) ;
- elles sont utilisées en sylviculture à des fins diverses (*e.g.* reboisement, restauration écologique, protection) et pour différents usages (*e.g.* bois d'œuvre pour la construction, d'énergie sous la forme de charbon de bois, production de tannin et de miel) (Walters et al., 2008).

1.1.2. Biogéographie, répartition et richesse spécifique

À l'échelle mondiale, les mangroves sont largement distribuées et représentent une superficie totale de 152 000 km² (Spalding et al., 2010). Elles se développent dans la zone intertidale de toute la ceinture intertropicale ($\pm 30^\circ$ de latitude). Au sein de cette aire de répartition, la diversité des espèces arborées de mangrove est marquée par une opposition Est/Ouest très importante (Fig. 1.1). Les côtes Est et Ouest de l'océan Atlantique comptent moins de 10 espèces alors que l'on recense jusqu'à 50 espèces sur les côtes des océans Indien et Pacifique (Tomlinson, 1986).

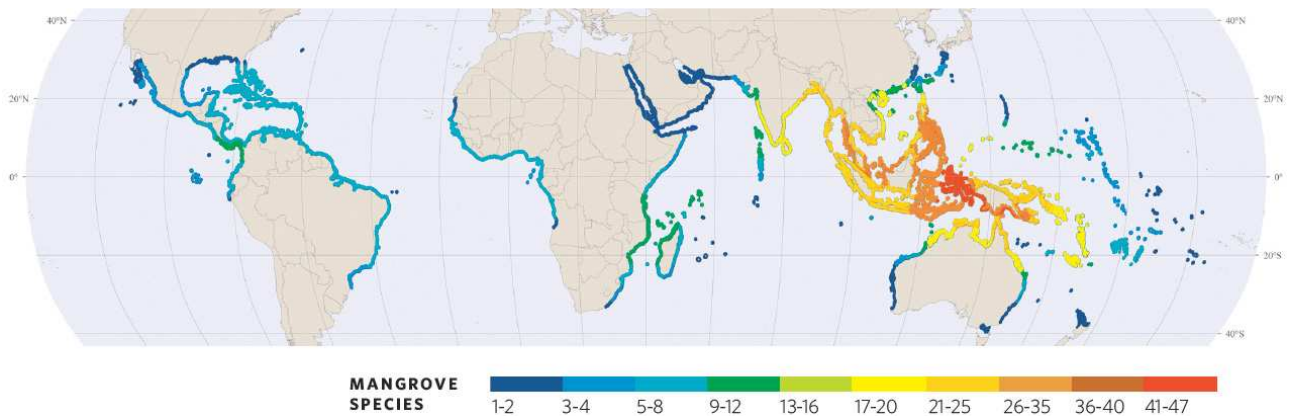


Figure 1.1. Aire de répartition et richesse spécifique des mangroves à l'échelle mondiale (Borrell, 2010)

En Guyane française, les mangroves colonisent toute la frange côtière et occupent environ 70 000 ha de littoral. Elles sont également présentes en ripisylve le long des fleuves, de leur estuaire et jusqu'en amont à la limite supérieure des influences chimiques des intrusions d'eau océanique (masse d'eau de transition). Elles forment divers peuplements paucispécifiques constitués des espèces de palétuviers *Avicennia germinans* (espèce dominante), *Rhizophora racemosa* et *R. mangle*, et *Laguncularia racemosa* (espèce pionnière) (Fromard et al., 1998). Une cinquième espèce, *Conocarpus erectus*, non considérée par Tomlinson (1986) comme un « vrai palétuvier », est beaucoup plus rare avec des effectifs très restreints et limités à quelques sites.

1.1.3. Potentialités adaptatives

1.1.3.1. Système racinaire

Dans le contexte de sols essentiellement argileux meubles et instables, anoxiques, potentiellement riches en sulfures et soumis à des phases de submersion et de sédimentation fréquentes, d'intensité et de durée variables, les palétuviers ont développé de remarquables adaptations au niveau de leur système racinaire.

Le genre *Rhizophora* a développé des racines échasses (racines aériennes émises à partir des branches et de la base du tronc) qui lui assurent un ancrage et une stabilité dans un sédiment périodiquement soumis à l'action érosive des houles, des marées et des crues (Fig. 1.2).



Figure 1.2. Racines échasses de *Rhizophora*

Ces racines sont pourvues de très nombreux lenticelles assurant les échanges gazeux et, notamment, un transport de l' O_2 de l'air jusqu'aux chevelus racinaires. Partiellement exondées, quelles que soient les phases de marée, elles demeurent ainsi toujours fonctionnelles (Tomlinson, 1986). Ces flux permettent ainsi aux *Rhizophora* de coloniser plus profondément la partie anoxique du sédiment à teneur en composés réduits élevée et en particulier en sulfures (Lacerda et al., 1995).

Les genres *Laguncularia*, et surtout *Avicennia*, ont développé des pneumatophores (excroissances émergeant à la surface du sédiment et émises verticalement à partir du réseau racinaire horizontal) (Fig. 1.3). Ces pneumatophores sont pourvus de très nombreuses lacunes aérifères en communication avec les lenticelles qui assurent l'oxygénation des racines ; en particulier au cours des phases de marées basses (Andersen et Kristensen, 1988).



Figure 1.3. a) Pneumatophores autour d'un tronc d'*Avicennia germinans*. b) Extension très importante d'un tapis de pneumatophores d'*A. germinans* dans un peuplement quasi mono-spécifique

Les *Rhizophora* sont ainsi moins sensibles aux instabilités hydro-sédimentaires et, notamment, aux apports sédimentaires massifs qui, chez *Avicennia* et *Laguncularia*, seraient susceptibles d'entraîner un engorgement des pneumatophores et, donc, une asphyxie des racines. Du fait de cette forte capacité d'adaptation aux inondation/submersion et sur-sédimentation, les *Rhizophora* se retrouvent majoritairement présents le long des fleuves et dans les secteurs amonts des estuaires ; constituant l'espèce principale des mangroves de ripisylve.

1.1.3.2. Nutrition vs salinité

Dans des sédiments soumis à des submersions périodiques par des eaux plus ou moins salées, les palétuviers ont développé des stratégies permettant d'assurer leur alimentation en eau et en substances nutritives malgré des variations temporelles très importantes de la composition ionique des eaux interstitielles.

Afin d'éviter des concentrations en sels trop élevées au sein de la sève brute et élaborée des cellules, les palétuviers ont développé diverses adaptations et stratégies qui correspondent :

- à des mécanismes d'exclusion du sel au niveau racinaire ;
- à des processus d'excrétion et/ou d'accumulation du sel au niveau foliaire (Kathiresan et Bingham, 2001) ;
- à la synthèse de molécules organiques de substitution au NaCl afin de maintenir et d'ajuster leur pression hydraulique aux concentrations salines des eaux interstitielles (Popp et al., 1993).

L'exclusion du sel au niveau des racines (système d'ultrafiltration) a été adoptée par *Rhizophora* (Smith et Snedaker, 1995). Cette stratégie engendre, après filtration et absorption de l'eau, des accumulations de sel au sein de la rhizosphère (Passioura et al., 1992), voire des augmentations de la salinité des eaux interstitielles (Ridd et Sam, 1996). Ce processus de « feedback » négatif contribue alors à réduire la qualité des eaux d'alimentation de l'arbre.

L'absence de système de filtration racinaire chez *Avicennia* et *Laguncularia* permet d'éviter ces sur-salures locales mais aussi les carences nutritives. Chez *Rhizophora*, en contexte de sur-salure, cela entraîne nécessairement une augmentation des coûts énergétiques dédiés à son alimentation en eau. Il adopte alors des stratégies de limitation de ses flux hydriques mais aussi, et par voie de conséquence, de son alimentation nutritive et de sa photosynthèse (Scholander et al., 1966). Cette stratégie de non évitement d'entrée du sel, adoptée par *Avicennia* et *Laguncularia*, a été rendue possible par l'existence de glandes spécialisées au niveau foliaire (glandes à sel) permettant l'excrétion (*Avicennia*) ou le stockage (*Laguncularia*) du sel excédentaire (Boon et Allaway, 1986 ; Koyro et al., 1997) (Fig. 1.4).



Figure 1.4. Excrétion foliaire de sel chez *Avicennia germinans*

1.1.3.3. Modalités reproductives

Colonisant des environnements instables et contraignants, les palétuviers investissent une part d'énergie importante dans leur reproduction. Les graines et les fruits représentent 25 % de la chute de litière chez *Avicennia germinans* et *Rhizophora mangle* en Martinique (Imbert et Ménard, 1997) et 10 % environ en Guyane française (Betouille, 1998). Les différentes modalités de reproduction mises en œuvre par les

palétuviers sont parfaitement adaptées à leur environnement ; ce qui leur confère de grandes capacités de colonisation (Fig. 1.5).

Les graines de palétuviers, dispersées par l'eau (hydrochore), sont adaptées à la flottaison. Chez *Rhizophora*, ces graines sont vivipares : la germination et la croissance des plantules se réalisant alors que les graines sont encore liées à l'arbre parent. Cette stratégie constitue une adaptation caractéristique des espèces colonisant des habitats marins peu profonds (Thomas et Paul, 1996). L'hypocotyle des propagules de *Rhizophora* se développe à partir de ressources initialement stockées dans le fruit mais elles sont aussi complétées et modifiées par l'activité photosynthétique propre de la propagule. À maturité, elle se détache et, en fonction du cycle de marée et de la localisation de l'arbre parent au sein de la zone intertidale, soit se fiche dans le sédiment (colonisation de proximité), soit tombe à l'eau où elle peut être transportée sur de grandes distances (e.g. plus de 350 km ; Saenger et Bellan, 1995) (Smith et Snedaker, 2000).

La dispersion des graines et des propagules dépend de leur flottabilité, de leur longévité et de l'intensité des marées et des courants. Elles peuvent conserver leur flottabilité et survivre en dormance des semaines (35 jours, *Laguncularia*), des mois (110 jours, *Avicennia*), voire une année (*Rhizophora*) (Rabinowitz, 1978), jusqu'au moment où elles rencontreront des conditions favorables à leur échouage et à leur enracinement dans un substrat adapté (Kathiresan et Bingham, 2001). En outre, les propagules ont la capacité de modifier la répartition de leur masse interne. Ainsi, d'une position de flottaison horizontale et d'exposition maximale à la lumière, elles vont pouvoir s'orienter verticalement afin de faciliter leur germination et leur ancrage dans les sédiments.

Face à l'imprévisibilité et à la rapidité des changements des conditions environnementales, les palétuviers présentent des capacités de floraison et de fructification à des stades de développement très jeunes (néoténie) (Betouille, 1998) leur permettant de coloniser très rapidement de nouveaux espaces mais en limitant, en contrepartie, leur croissance.

Dans le contexte d'aléas multiples auxquels les mangroves sont confrontées, notamment sur la frange côtière de Guyane française, une maturité précoce et une importante allocation d'énergie dans la reproduction constituent des stratégies adaptatives supplémentaires et efficaces pour assurer la pérennité des écosystèmes de mangrove.



Figure 1.5. a Germination massive de *Laguncularia racemosa* en faciès pionnier d'une mangrove de front d'océan. b Colonisation et densité importantes (jusqu'à 10^6 individus.ha⁻¹) de plantules d'*Avicennia germinans* de 1,2 m de hauteur et âgées de moins de 1 an dont certaines sont déjà en floraison (néoténie)

1.1.4. Typologie et dynamique successione des formations de mangrove en Guyane française

En Guyane française, les peuplements de mangrove sont quasiment mono-spécifiques. Ils se succèdent au cours du temps et en fonction de leur localisation par rapport aux régimes d'exondation/submersion des sols définis par les cycles des marées.

Globalement, on distingue divers types de mangrove (Lugo et Snedaker, 1974) :

- les mangroves littorales en front d'océan colonisant les vasières intertidales et dont l'hydrodynamique et l'hydrochimie sont dépendantes des cycles des marées ;
- les mangroves de ripisylve colonisant les berges estuariennes des fleuves soumises au balancement des marées et aux crues saisonnières ;
- les mangroves d'inondation par submersion marine lors des plus hautes-mers de vive-eau et non soumises aux cycles journaliers des marées car localisées en arrière d'épis et/ou de cordons sableux (type lido ou chenier) ;
- Les arrières mangroves, distantes du trait de côte, peu ou pas influencées par les courants littoraux et de marée et soumises saisonnièrement au drainage des eaux de pluies.

Sur la frange littorale, la dynamique de la mangrove forestière aboutit au développement successional de divers faciès : pionnier, mature puis sénéscent (Baltzer et al., 2004). Chacun de ces stades est caractérisé par une organisation spatiale des diverses populations constitutives de la mangrove, reflet des optima

écologiques propres à chacune des espèces en situation de compétition pour la lumière et l'exploitation des ressources nutritives. Cependant, en Guyane, la mangrove n'a pas un rôle de protection du trait de côte. Le point de départ de cette succession écologique et son stade ultime sont ainsi déterminés et contraints par la dynamique hydro-sédimentaire littorale qui affecte la stabilité des dépôts sédimentaires.

1.2. La dynamique hydro-sédimentaire

La dynamique hydro-sédimentaire concerne l'ensemble des côtes du plateau continental des Guyanes (Nord-Est du Brésil, Guyane française, Suriname, Guyana, Nord-Est du Venezuela) (Froidefond et al., 2004 ; Plaziat et Augustinus, 2004).

1.2.1. Circulation océanique et transits sédimentaires régionaux

Le fleuve Amazone est responsable d'une décharge considérable de sédiments dans l'océan Atlantique (12×10^8 t/an, soit 10 % des apports en sédiment aux océans mondiaux). Une fraction importante (20 %) de ces sédiments maintenus en suspension est entraînée vers le Nord-Ouest sous les influences du Courant Nord Brésil (CNB) puis du Courant des Guyanes (CG) et du régime des alizés. La conjonction de ces forces de transport aboutit à une migration spectaculaire sur 1 600 km des sédiments amazoniens le long des côtes des Guyanes jusqu'au delta de l'Orénoque (Allison et Lee, 2004 ; Baltzer et al., 2004 ; Anthony et al., 2010 ; 2013) (Fig. 1.6).

Les quantités de sédiment exportées depuis l'estuaire de l'Amazone et leur vitesse de transport varient saisonnièrement à l'échelle inter-annuelle en fonction :

- du débit de l'Amazone et de sa capacité de stockage et de transport dans sa basse vallée des sédiments issus de l'érosion de la Cordillère des Andes ;
- de la position de la Zone Inter-Tropicale de Convergence (ZITC). Son balancement saisonnier Nord-Sud entraîne une variation du régime des précipitations (alternance saison des pluies/sèche) mais aussi une modification du régime des alizés et donc de la circulation océanique de surface. Lors de l'établissement des alizés de Sud-Est, un phénomène de rétroflexion du CNB se crée, aboutissant à la déviation vers le large du flux côtier et ainsi à l'exportation hors de la zone littorale d'une fraction de la charge sédimentaire. À l'opposé, quand la ZITC est localisée au Sud de la Guyane, les alizés du Nord-Est tendent à repousser à la côte les vases en suspension et en transit.

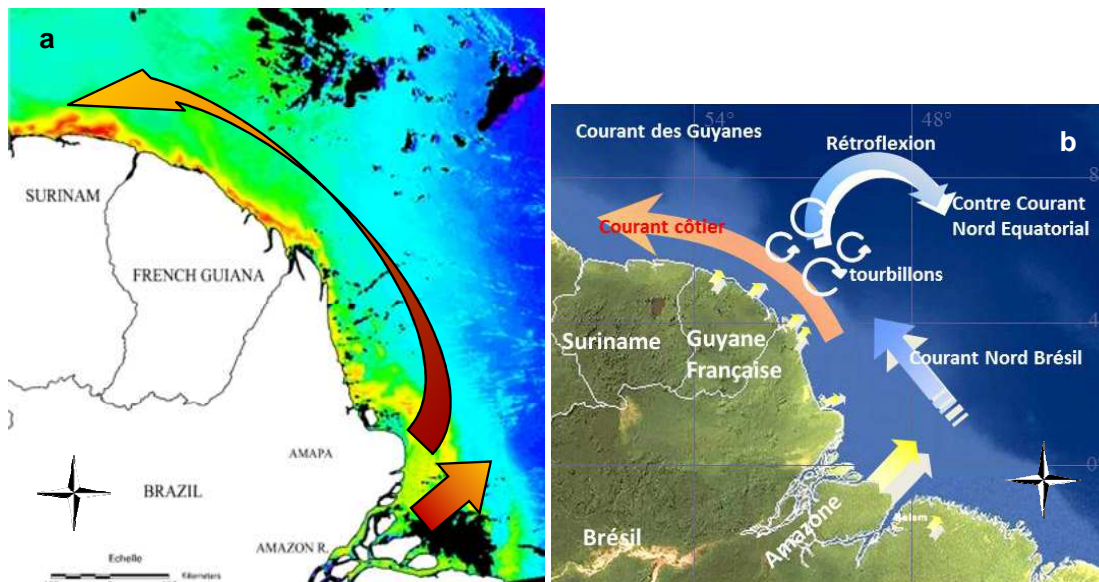


Figure 1.6. a Migration des charges particulaires amazoniennes en suspension (source : IRD Cayenne).
b Circulation océanique côtière (source : C. Chevalier)

1.2.2. Évolution des écosystèmes littoraux de Guyane française

La frange côtière de Guyane française, de part sa proximité de l'équateur (4°N de latitude) et de l'embouchure de l'Amazonie (400 km), est fortement contrainte par cette dynamique hydro-sédimentaire très évolutive et intense qui génère :

- l'alternance de phases de transit et de dépôt de sédiments à l'origine d'importantes variations latitudinale et longitudinale du trait de côte au cours du temps ;
- la modification périodique de la géomorphologie des estuaires, de l'hydrologie et de l'hydrochimie du cours aval des fleuves en fonction de la localisation des bancs de vase amazoniens en transit le long de la côte ;
- des processus érosifs modulés par la variation du régime des vents à l'origine d'une modification de l'angle d'incidence des houles à la côte ;
- un contraste saisonnier de l'hydrochimie des eaux côtières, en particulier de la salinité, des concentrations en éléments nutritifs et de la turbidité des eaux, en lien avec le phénomène de rétroflexion et les variations du régime des précipitations et des débits des fleuves locaux.

Le long des 350 km de côte de la Guyane, on observe, à partir des apports sédimentaires en suspension et depuis le Cap Orange (frontalier entre la Guyane française et le Brésil), la formation de bancs de vase de 10-60 km de long et 20-30 km de large qui migrent le long des côtes à des vitesses allant de 1 à 5 km.an⁻¹

(Anthony et al., 2008). Ils sont séparés par des zones d'interbancs de 15-25 km de long où les instabilités hydro-dynamiques s'opposent au processus de sédimentation et de consolidation des vases. Soumises à une érosion intensive par les houles et les courants de marée, les parties proximales des bancs de vase sont fluidifiées et remises en suspension. Repris par les courants littoraux, les sédiments de ces dépôts transitoires sont redistribués au sein de la zone intertidale et rejoignent le flot de particules en migration (Allison et Lee, 2004 ; Anthony et al., 2010). Néanmoins, ces bancs de vase forment dans leur partie centrale des vasières étendues protégées des impacts directs des houles ; un processus qui, momentanément et localement, se solde par une accrétion/progradation du trait de côte. L'exondation périodique de ces dépôts, due au cycle des marées et leur colonisation par des biofilms micro-phytobenthiques (Sylvestre et al., 2004), entraînent progressivement une consolidation et une stabilisation de la partie intertidale supérieure des vasières. Cette maturation génère d'importantes fissures (« mud cracks ») (Gardel et al., 2009) qui favorisent l'extension de l'écosystème de mangrove par le piégeage de graines de *Laguncularia* et d'*Avicennia* issues des mangroves environnantes (Proisy et al., 2009). En Guyane française, ce mécanisme est considéré comme responsable de 95 % des modalités de colonisation des vasières par les palétuviers (Fiot et Gratiot, 2006).

Ainsi, le développement et la pérennité de la mangrove dépendent étroitement de la dynamique hydro-sédimentaire littorale qui contrôle les évolutions de leurs environnements édaphique, hydrochimique et micro-climatique (Gratiot et al., 2008 ; Anthony et al., 2010) (Fig. 1.7). Afin d'accompagner ces évolutions, les palétuviers mobilisent les diverses stratégies adaptatives qu'ils ont développées.

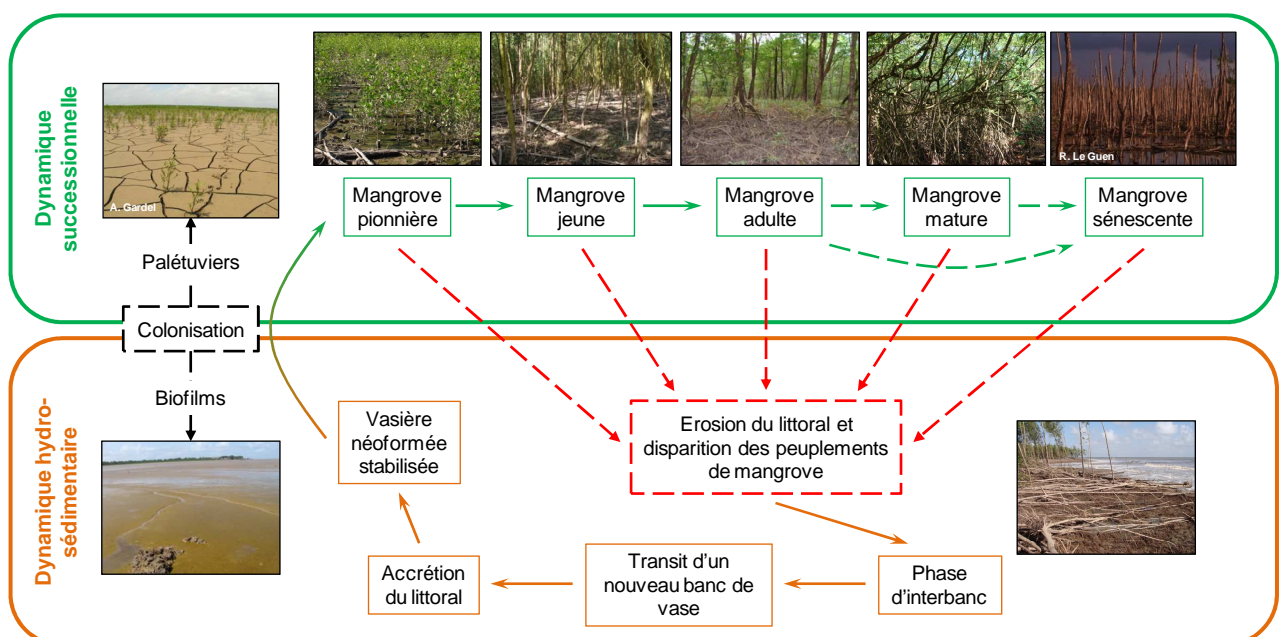


Figure 1.7. Dynamiques successionnelle et hydro-sédimentaire de l'écosystème de mangrove de Guyane française (inspiré de F. Fromard)

1.3. Les sources, dynamiques et processus de décomposition de la matière organique

1.3.1. Vasières

La matière organique sédimentaire (MOS) des vasières est constituée d'un mélange de matériel particulaire et dissous issu des productions primaires et secondaires réalisées *in situ* (autochtone) et provenant des milieux terrestre et côtier adjacents (allochtone) (Tyson, 1995 ; Tenore, 1988). L'identification et la distinction des sources de MO sont complexes en raison principalement des variabilités spatio-temporelles importantes des quantités et des qualités des apports organiques. Elles le sont également car ces composés organiques labiles sont mélangés, fixés et dilués au sein d'une fraction de MO récalcitrante (acides humiques et fulviques) et de particules inorganiques issues du milieu terrestre. En Guyane française, les vasières estuariennes, sous le contrôle du transit littoral des vases amazoniennes, sont le siège d'importants échanges entre les fleuves, l'océan et les mangroves environnantes (Aller et al., 2004 ; Allison et Lee, 2004 ; Anthony et al., 2013). L'origine de la MOS de ces vasières est principalement marine avec des rapports C/N faibles (compris entre 6 et 7) proches de ceux des bactéries, diatomées, dinoflagellés et, plus globalement, du plancton (Martens et al., 1992). Le phytoplancton, les micro-algues benthiques et les invertébrés marins constituent en effet des sources de MO proportionnellement plus riches en protéines que la MO détritique d'origine terrestre. Le phytobenthos diatomique produit également des quantités importantes de substances polymériques extracellulaires (EPS ; polysaccharides et glycoprotéines) (Smith et Underwood, 1998 ; Underwood et Smith, 1998 ; Taylor et al., 1999 ; Haynes et al., 2007) qui sont une source majeure de MO pour les écosystèmes de vasières intertidales (Decho, 1990 ; Underwood et al., 1995 ; Decho, 2000 ; Goto et al., 2001).

Associée aux exportations des mangroves adjacentes et, plus globalement, de la végétation terrestre colonisant les secteurs amonts des estuaires, la forte productivité des biofilms algaux (Sylvestre et al., 2004 ; Debenay et al., 2007), du zoobenthos et du zooplancton alimente les communautés microbiennes qui réalisent une minéralisation et une immobilisation de la majeure partie de la MOS labile (Alongi, 1989 ; 1991 ; 1998 ; Kemp, 1990).

Les hétérogénéités spatio-temporelles, tant quantitatives que qualitatives, des apports organiques ont des incidences sur les communautés microbiennes sédimentaires et les processus biogéochimiques qu'elles réalisent. En retour, elles affectent les productivités auto- et hétérotrophes des communautés benthiques et pélagiques et, ainsi, les cycles biogéochimiques des nutriments. En outre, les marées et la houle, mais aussi

les précipitations directes à marée basse, entraînent périodiquement des remobilisations des sédiments de surface et une érosion des biofilms. Ainsi, ces dynamiques hydro-sédimentaires (e.g. marées, houle, hydrologie des fleuves, précipitations) affectent fortement la physico-chimie des sédiments et celle des eaux interstitielles (Alongi, 1998). En particulier, les alternances des phases d'exondation et de submersion des sédiments, liées aux cycles des marées, induisent une oscillation des potentiels d'oxydo-réduction entraînant des réorientations des voies métaboliques impliquées dans la minéralisation de la MOS qui affectent la bio-disponibilité des nutriments (Aller et al., 1996 ; 2004 ; Aller, 1998 ; Alongi, 1998). Ces cycles d'oxydation/réduction, sources de variations des contextes physico-chimiques, de modifications des processus fonctionnels et d'importation/exportation de MO, régulent les communautés microbiennes hétérotrophes impliquées dans les processus de décomposition de la MOS (Aller et al., 1996).

Cette diagenèse précoce est influencée par une grande diversité de facteurs tant physiques que biologiques. En particulier, la vitesse et la qualité des apports organiques, le taux de sédimentation et la granulométrie des sédiments, la température, le degré de dessiccation et la salinité des dépôts de surface, l'intensité des bioturbations, etc (Blackburn, 1987 ; Henrichs, 1993), sont de nature à influencer les cinétiques et/ou à altérer les processus et les voies métaboliques impliqués dans la décomposition de la MOS (Aller, 1994 ; Alongi, 1995).

Ainsi, les écosystèmes de vasières et leur rôle fonctionnel dans les processus de minéralisation de la MOS résultent de dynamiques et de processus complexes. En effet, ils fonctionnent en interrelation avec les milieux marins et terrestres et sont contrôlés à différentes échelles spatio-temporelles par une grande diversité de facteurs environnementaux (Postma, 1988 ; Alongi, 1998). En Guyane française, ces principaux facteurs de contrôle correspondent, à méso-échelle, aux dynamiques d'instabilité hydro-sédimentaires liées au mode de transport des vases amazoniennes et, aux échelles locales, aux phases d'exondation/submersion liées aux cycles des marées résultant des forces gravitationnelles exercées sur la Terre par la Lune et le Soleil (Guiral et Le Guen, 2012).

1.3.2. Mangroves

Dans les zones supra- et intertidales des vasières, l'implantation et le développement des plantules de palétuviers vont profondément modifier l'environnement sédimentaire. La productivité primaire des biofilms

et des mattes algales, base des réseaux trophiques au sein des vasières, va progressivement laisser place à celle réalisée par les palétuviers.

La MOS des premiers stades de développement de la mangrove est composée d'une fraction allochtone récalcitrante, associée aux apports sédimentaires amazoniens, et d'une fraction autochtone provenant principalement des communautés algales et microbiennes colonisant (origine benthique) et/ou déposées (origine planctonique) à la surface du sédiment. Dans une moindre mesure, elle est constituée des exportations issues des formations adjacentes de mangrove (Marchand et al., 2003). À ce stade, on n'observe généralement pas de litière en décomposition du fait de la faible production de biomasse aérienne par les jeunes plantules et de son exportation par les marées. Dans le contexte de mangrove ouverte aux influences marines, ces exportations tidales représentent l'un des principaux mécanismes d'exportation du carbone particulaire produit au sein des mangroves vers les écosystèmes littoraux (Boto et Bunt, 1981 ; Boto et Wellington, 1988 ; Nielsen et Andersen, 2003). Ainsi, l'apport de MO par les palétuviers se réalise essentiellement via la productivité de leur système racinaire ; ce qui se vérifie par une légère augmentation des teneurs en MO et des rapports C/N observée autour de 5-10 cm de profondeur (Marchand et al., 2003).

La diffusion d'O₂ par les racines des palétuviers associée à une intense bioturbation par les crabes terricoles consommateurs d'épistrate (qui sont nombreux à ce stade d'évolution de la mangrove où les biofilms algaux sont encore très productifs dans les secteurs non colonisés par les palétuviers) favorisent le développement de processus de minéralisation oxygène à suboxygène (potentiels redox compris entre 200 et 400 mV) (Marchand et al., 2003 ; 2004). Dans ces mangroves pionnières, la respiration aérobie peut alors représenter jusqu'à 80 % de l'oxydation totale de la MOS (Alongi et al., 2000).

L'empreinte du développement de la végétation de mangrove sur la nature de la MOS n'est observable qu'à partir du stade de mangrove jeune (Marchand et al., 2003). À ce stade, les sols de mangrove des différents faciès sont principalement alimentés par les biomasses végétales provenant de la chute de feuilles, de tiges, d'organes foliaires et de troncs. Cette dernière résulte du processus d'éclaircissement naturel très intense propre aux formations forestières pionnières. Les contributions respectives de ces diverses composantes sont différentes selon les espèces de palétuvier et varient saisonnièrement en fonction de la phénologie des espèces (Betouille, 1998 ; Cadamuro, 1999). Néanmoins, la MO des racines représente toujours une part importante de la MOS de mangrove (Chen et Twilley, 1999 ; Perrussel et al., 1999). L'essentiel de l'apport de carbone par les palétuviers provient donc de l'accumulation des biomasses aérienne et racinaire mais,

aussi, de la libération de MO labile par les racines (rhizodéposition comprenant des exsudats et des lysats racinaires) (Fogel et al., 1989 ; Alongi, 1998).

La richesse en MOS dépend de divers facteurs tels que l'amplitude des marées, l'âge et la productivité du peuplement en relation avec les contraintes édaphiques et hydro-climatiques locales, sa composition et ses incidences sur le potentiel de rétention de la litière (racine échasse vs pneumatophore) et l'abondance des détritivores (Robertson et al., 1992 ; Nielsen et Andersen, 2003). Sous leur action, en particulier des crabes épigées et/ou consommateurs de litière ou de feuilles fraîches, une portion importante de la phytomasse peut être fragmentée puis consommée sur place ou après enfouissement (Robertson et al., 1992 ; Micheli, 1993 ; Vernberg, 1993). Les crabes fouisseurs permettent donc de réduire la quantité de litière sujette à l'exportation par les marées (Alongi, 1998). Ainsi, les sols des stades matures ont généralement un contenu en MO plus important que les faciès jeunes moins productifs et pour lesquels les processus d'exportation prédominent (Alongi et al., 2001 ; Marchand et al., 2004 ; 2006).

Les communautés microbiennes sont particulièrement importantes dans le contrôle de l'environnement chimique des sols (*e.g.* dynamiques du Fe, du P, du S) (Alongi, 2005) et sont essentielles aux cycles des nutriments dans les mangroves (Alongi et al., 1993 ; Hyde et Lee, 1995 ; Alongi, 1998). La MOS subit une première étape de décomposition par lixiviation, précédée ou non d'un choc osmotique résultant des possibles écarts de salinité existants entre le matériel végétal et les sols et/ou les eaux de submersion. Il en résulte des pertes en masse de 30 à 50 % sous la forme de composés solubles (*e.g.* hydrates de carbones, polyphénols hydro-solubles). Cette MO dissoute stimule la croissance de guildes microbiennes ; en particulier celles impliquées dans la minéralisation de la lignocellulose (Lee et al., 1990). Néanmoins, les tannins à forte concentration peuvent ralentir voire, parfois, inhiber la colonisation et la décomposition microbiennes (Alongi, 1987 ; 1998 ; 2005 ; Raghukumar et al., 1995). *In fine*, la succession de différents cortèges microbiens aboutit à une augmentation progressive d'azote et, de fait, à une diminution des rapports C/N (Marinucci et al., 1983 ; Zieman et al., 1984). En outre, les déterminismes d'établissement et de structuration des cortèges microbiens peuvent être influencés par la nature du couvert végétal. Au sein des mangroves à *Avicennia*, la MOS est principalement décomposée via des processus suboxiques (Marchand, 2003) avec une rhizosphère où les concentrations en O₂ sont, en général, non limitantes (Scholander et al., 1955 ; Nickerson et Thibodeau, 1985 ; Thibodeau et Nickerson, 1986 ; McKee et al., 1988 ; Nedwell et al., 1994 ; Alongi, 2005). Dans les mangroves à *Rhizophora*, la sulfato-réduction domine les processus de

décomposition de la MOS (Lallier-Vergès et al., 1998 ; Alongi et al., 2000) avec des teneurs en sulfures parfois importantes. D'une manière générale, on considère que, dans les mangroves adultes et matures, la respiration aérobie représente moins de 50 % des activités cataboliques impliquées dans la minéralisation de la MOS (Alongi et al., 2000 ; Marchand, 2003).

Dans tous ces processus microbiens, la disponibilité en nutriments est un facteur essentiel contrôlant leur mise en place, leur maintien et leur niveau d'activité. Cette disponibilité peut être affectée par une grande diversité de facteurs environnementaux qui interagissent entre eux. Parmi les plus importants : les caractéristiques édaphiques (texture, MOS, teneur en eau, potentiel redox et concentration en O₂, pH, salinité, sulfures), le climat, l'amplitude et la fréquence d'inondation par les marées et les eaux de pluies, l'importance de la bioturbation (Alongi, 1998 ; Marchand et al., 2004).

Comme pour les écosystèmes terrestres, l'azote et le phosphore sont considérés comme les principaux éléments nutritifs contrôlant la productivité des écosystèmes de mangrove (Boto et Wellington, 1983 ; Alongi et al., 1989 ; Wiebe, 1989 ; Boto, 1992 ; Alongi, 1994 ; Feller et al., 1999). Outre leur présence sous forme soluble au sein des eaux interstitielles, donc directement assimilables, ils sont adsorbés au sein des complexes argilo-humiques et des chélates organométalliques (Boto, 1992 ; Holguin et al., 2001 ; Alongi, 2005 ; 2011), limitant ainsi leur bio-disponibilité (Mackin et Aller, 1984).

1.4. Les enzymes dans les sols et les sédiments

1.4.1. Origines, types et localisations

Les enzymes sont des protéines qui jouent un rôle majeur dans les cycles biogéochimiques de la matière. Elles catalysent des réactions biochimiques spécifiques et participent ainsi aux processus de décomposition, de minéralisation et d'humification de la MO (Sinsabaugh et al., 1991 ; Criquet et al., 1999). Elles sont également impliquées dans toutes les fonctions métaboliques des organismes (Tab. 1.1).

Les cellules microbiennes, végétales et animales sont à l'origine de la libération d'enzymes, soit de manière active, soit lors de mort et/ou de lyse cellulaire (Fig. 1.8). Elles contribuent quantitativement et qualitativement au « pool » total d'enzymes et aux activités enzymatiques globales des sols et des sédiments (Burns, 1978 ; 1982).

Tableau 1.1. Liste non exhaustive des enzymes impliquées dans les cycles biogéochimiques

Processus	Enzymes	N° E.C.	Substrat
Dégradation de la cellulose	Exocellulase	3.2.1.91	Cellulose
	Endocellulase	3.2.1.4	Cellulose
	β -glucosidase	3.2.1.21	Cellobiose
Dégradation de l'hémicellulose	β -galactosidase	3.2.1.23	Saccharides
	Endoxylanase	3.2.1.8	Xylane
	Exoxylanase		Xylane
	β -xylosidase	3.2.1.37	Xylose
	Exomannanase		Mannane
	Endomannanase	3.2.1.78	Mannane
	β -mannosidase	3.2.1.25	Mannose
Dégradation de la pectine	Pectinase	2.2.1.15	Pectine
	Pectine lyase	4.2.2.3	Pectine
Dégradation de la lignine et enzymes de stress	Phénoloxydase	1.10.3.1 et 2	Lignine, phénols, aromatiques
	Peroxydase	1.11.1.7	Lignine, phénols
Dégradation de la cutine, cires, lipides	Lipase	3.1.1.x	Cutine, cires, lipides
Minéralisation du phosphore	Phosphatase acide	3.1.3.2	Monoesters de phosphate
	Phosphatase basique	3.1.3.1	Monoesters de phosphate
	Phytase	3.1.3.26	Inositol phosphate
	Phosphodiesterase	3.1.4.1	Diesters de phosphate
	Phosphotriesterase	3.1.8.1	Triesters de phosphate
Minéralisation de l'azote	Protéase		Protéines
	Amidase	3.5.1.4	Amides
	Chitinase	3.2.1.14	Chitine
	Chitobiase	3.2.1.30	Chitobiose
	Uréase	3.5.1.5	Urée
Minéralisation du soufre	Arylsulfatase	3.1.6.1	Esters de sulfate
Autres	FDA hydrolases		Activité métabolique globale
	Déshydrogénase		Activité respiratoire

E.C. (Enzyme Commission) : nomenclature des enzymes de l'Union Internationale de Biochimie et de Biologie Moléculaire

Les enzymes peuvent être (Fig. 1.8) :

- intracellulaires : localisées soit dans la cellule (enzyme cytoplasmique), soit à sa surface extérieure (ectoenzyme) ou dans le périplasma des bactéries Gram⁻ (enzyme périplasmique) ;
- extracellulaires : libérées activement à l'extérieur de la cellule (Burns, 1982 ; Nannipieri, 1994 ; 2006 ; Gobat et al., 1998).

On distingue également deux types d'enzymes selon leur mode d'action biochimique : les exoenzymes et les endoenzymes qui hydrolysent, respectivement, les liaisons chimiques à partir des extrémités ou au cœur des polymères (*e.g.* cellulose, chitine).

Ces enzymes, notamment les extracellulaires, constituent un acteur central des processus de minéralisation de la MO et, en particulier, des divers composés carbonés et éléments nutritifs présents dans l'environnement. En effet, libérées par les micro-organismes, elles permettent d'hydrolyser les macropolymères du sol (polysaccharides, lignine, lipides, protéines, acides nucléiques, ...) en oligomères ou monomères qui constituent des ressources de carbone et d'énergie pour les organismes hétérotrophes et

chimio-organotrophes. Les substrats carbonés issus de ces activités hydrolytiques peuvent être extrêmement diversifiés et à l'origine d'une diversité fonctionnelle métabolique secondaire plus ou moins importante en fonction des caractéristiques pédobiologiques et hydrochimiques locales (Luglia et al., 2014).

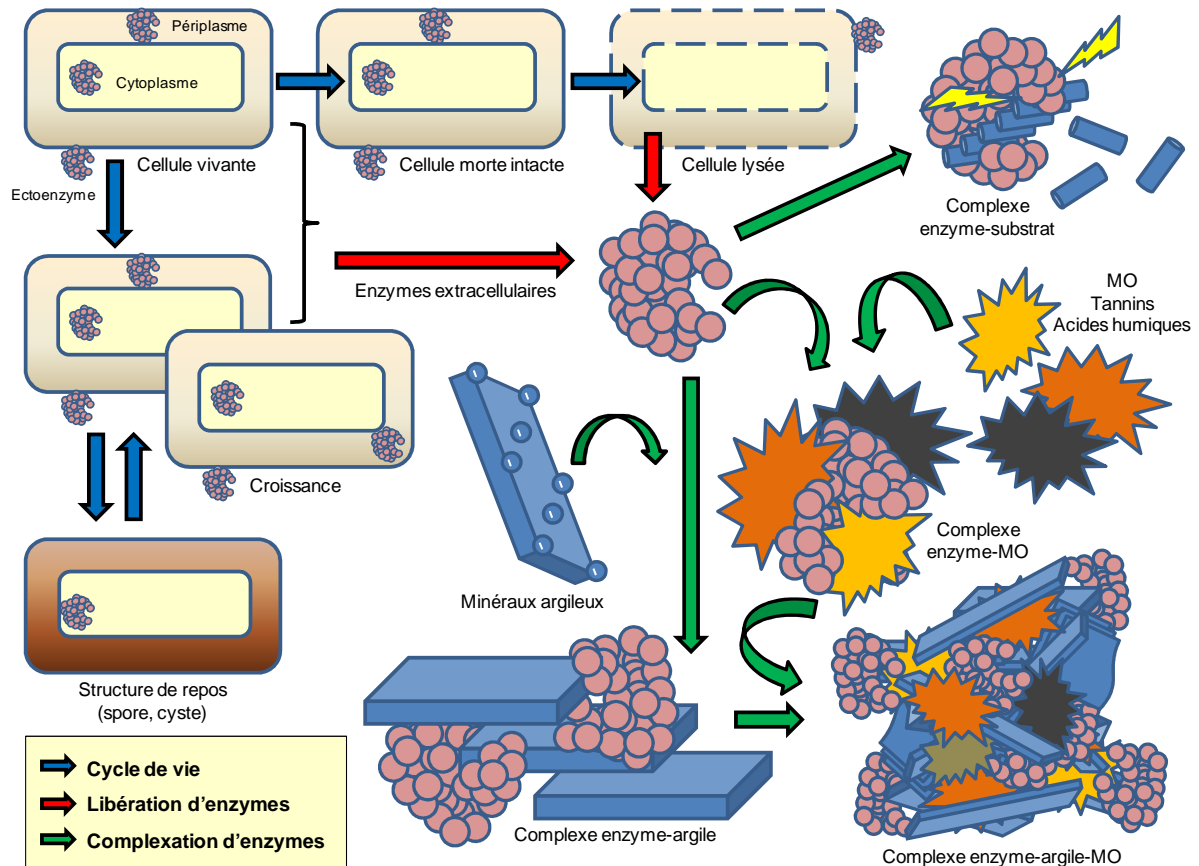


Figure 1.8. Origine et localisation des enzymes microbiennes dans les sols et les sédiments (source : S. Criquet)

Les enzymes impliquées dans les cycles biogéochimiques sont essentiellement d'origine bactérienne ou fongique mais elles peuvent provenir aussi des systèmes racinaires des végétaux. Libérées au sein de la rhizosphère (Gianfreda et Ruggiero, 2006), elles assurent la minéralisation des composés organiques en éléments minéraux directement assimilables par les racines et les micro-organismes rhizosphériques (Gramss et al., 1999 ; Chroma et al., 2002 ; Harvey et al., 2002).

Les synthèses des enzymes extracellulaires d'origine microbienne peuvent être effectuées de façon continue (enzymes constitutives) ou être induites ou réprimées par la présence ou l'absence du substrat à dégrader ou à assimiler (enzymes inductibles vs répressibles). Ces dernières jouent ainsi un rôle majeur dans le fonctionnement des sols et des sédiments en y assurant la régulation de la bio-disponibilité de nombreux nutriments (Olander et Vitousek, 2000 ; Hoppe et al., 2002).

Les multiples systèmes enzymatiques sont ainsi collectivement impliqués dans des interactions syntrophiques liant la qualité des ressources énergétiques aux métabolismes des communautés microbiennes. Les mécanismes de décomposition peuvent être appréhendés comme constituant un « processus successional » où la disponibilité d'un substrat sélectionne une guilda microbienne. Cette dernière produit des enzymes extracellulaires spécifiques dégradant et modifiant le substrat qui, en retour, oriente la sélection des autres acteurs constitutifs de la communauté microbienne (Gianfreda et Ruggiero, 2006). En outre, la prolifération des micro-organismes saprotrophes à partir de MO particulaire ou dissoute détermine la mise en place d'une chaîne alimentaire, basée sur les microbes (picoplancton), mieux connue sous le terme de « boucle microbienne ». Cette chaîne possède un plus grand nombre de niveaux trophiques, comme l'illustre la figure 1.9, et son implication dans les réseaux trophiques est particulièrement importante dans les milieux pauvres en nutriments tels que les océans, les sédiments marins, les lacs d'eau douce et les cours d'eau (Fenchel, 1988 ; Ricklefs et Miller, 2005).

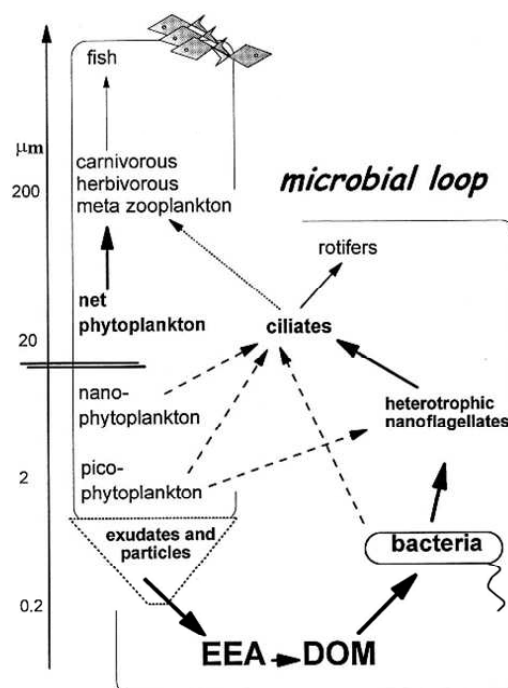


Figure 1.9. Importance des activités enzymatiques extracellulaires (EEA) dans l'initiation de la boucle microbienne en milieu marin (source : Hoppe et al., 2002)

1.4.2. Stabilité et persistance

Les enzymes libérées dans l'environnement peuvent rester sous forme libre en phase aqueuse ou interagir avec les colloïdes minéraux et organiques qui jouent alors un rôle important dans leur immobilisation et leur

préservation (Kiss et al., 1975 ; Ladd et Butler, 1975 ; Theng, 1979 ; Burns, 1982 ; Boyd et Mortland, 1990 ; Nannipieri, 1994). Sous une forme libre, les enzymes présentent une assez forte vulnérabilité aux contraintes environnementales. De ce fait, elles sont caractérisées par des durées de vie courtes. En revanche, leurs associations avec les argiles et la MO sous formes de complexes (Fig. 1.8) entraînent leur persistance et leur stabilité au sein des sols et des sédiments (Boyd et Mortland, 1990 ; Gianfreda et Bollag, 1996 ; Gianfreda et Ruggiero, 2006). Sous ces formes stabilisées, les enzymes peuvent, en particulier, demeurer actives alors que les conditions environnementales sont de nature à limiter la croissance des communautés microbiennes. Leurs concentrations se trouvent être alors indépendantes des facteurs réprimant ou stimulant leur synthèse. Ces enzymes intégrées au sein de complexes argilo-humiques sont, en particulier, préservées de dénaturation thermique ou chimique lorsque les conditions de température, de pH ou d'humidité sont trop excessives (Lähdesmäki et Piispanen, 1992). Elles se trouvent ainsi préservées de l'hydrolyse par les protéases (Burns, 1982 ; Nannipieri et al., 1996 ; 2002 ; Nannipieri, 2006). Néanmoins, dans cet état de complexation, l'activité enzymatique peut être réduite voire impossible (Nannipieri et al., 1996). En effet, cette immobilisation peut, soit entraîner une modification provisoire (Ding et Henrichs, 2002) de la configuration structurale de l'enzyme et/ou de son site actif, soit réduire l'accessibilité du substrat au site actif. Ainsi, les activités enzymatiques et leurs spécificités s'en trouvent directement affectées (Fusi et al., 1989 ; Quiquampoix et al., 2002 ; Huang et al., 2005 ; Quiquampoix et Burns, 2007). Les mécanismes d'immobilisation des enzymes peuvent être, entre autres, des phénomènes d'adsorption par des liaisons hydrogène, des échanges d'ions, des forces de van der Waal et des effets hydrophobes. Ces diverses modalités sont dépendantes du pH et des propriétés des argiles telles que leur surface spécifique et leur capacité d'échange cationique (CEC) (Burns, 1978 ; Stotzky, 1986 ; Boyd et Mortland, 1990 ; Quiquampoix et al., 2002 ; Huang et al., 2005). Globalement, dans les environnements à dominante minérale, le « pool » total d'enzymes est essentiellement représenté par des enzymes immobilisées. Cela entraîne, comparativement à des milieux à dominante organique, un ralentissement des cycles biogéochimiques et, en particulier, ceux relatifs à la minéralisation et la libération des nutriments (Allison, 2006).

1.4.3. Variabilités et facteurs de contrôle des activités enzymatiques

L'expression et la conservation des activités enzymatiques dans les sols et les sédiments varient dans l'espace et le temps (Burns, 1978). Elles sont, en effet, potentiellement affectées par une multitude de

paramètres dont il est difficile d'établir une liste exhaustive. Parmi les facteurs de contrôle reconnus pour influencer significativement les activités enzymatiques, on peut citer notamment : la texture, la disponibilité en eau, la température et les rythmes saisonniers ; la salinité, le pH, la présence de surfaces d'adsorption et la CEC ; la concentration en O₂ et le potentiel redox ; la richesse et la qualité de la MO ainsi que l'abondance des substrats naturels de chaque enzyme ; la disponibilité en éléments minéraux appartenant, notamment, aux cycles du N, P et S ; la nature du couvert végétal et son stade de développement, la structure des communautés microbiennes édaphiques et les relations de type « aboveground-belowground » liant ces deux compartiments, la présence d'inhibiteurs d'origine naturelle (*e.g.* tannins, composés allélopathiques, sulfures) ou anthropique (*e.g.* polluants organiques, éléments traces métalliques et métalloïdes) (Bonmati et al., 1991 ; Pagliai et De Nobili, 1993 ; Nannipieri, 1994 ; Gianfreda et Bollag, 1996 ; Ladd et al., 1996 ; Ruggiero et al., 1996 ; Deng et Tabatabai, 1997 ; Stemmer et al., 1998 ; Acosta-Martinez et Tabatabai, 2000 ; Criquet et al., 2000 ; Aon et al., 2001 ; Criquet et al., 2002 ; Li et al., 2002 ; Ekenler et Tabatabai, 2003a ; b ; Poll et al., 2003 ; Sardans et Peñuelas, 2005 ; Gianfreda et Ruggiero, 2006 ; Alarcón-Gutiérrez, 2007).

La hiérarchisation de ces facteurs de contrôle va, en outre, dépendre de l'échelle d'observation et du milieu environnant dans lequel les enzymes microbiennes sont produites. Sur ce point, une étude récente d'Arnosti et al. (2014) souligne que les paramètres environnementaux qui contrôlent le mieux les patrons d'activités enzymatiques des écosystèmes terrestres et d'eau douce n'ont qu'un faible pouvoir explicatif de ces mêmes patrons concernant les environnements marins et océaniques. La figure 1.10 illustre ce constat au travers de l'importance relative et versatile de quatre variables sur l'expression des activités enzymatiques dans des contextes pédologiques, limniques, sédimentaires et marins.

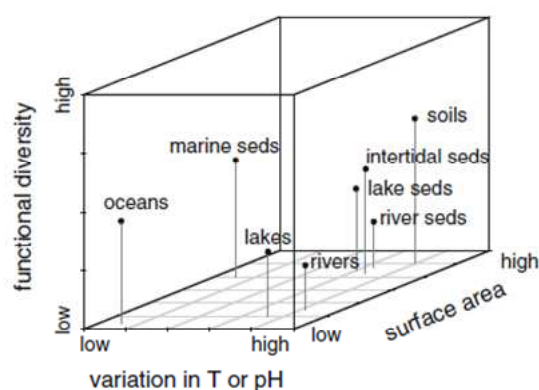


Figure 1.10. Schéma conceptuel des facteurs pertinents pour les activités enzymatiques extracellulaires qui permettent de distinguer différents environnements (source : Arnosti et al., 2014)

Par ailleurs, ces auteurs soulignent l'importance croissante donnée à la prise en compte de la diversité fonctionnelle microbienne (*e.g.* Biolog) dans le déterminisme d'expression des activités enzymatiques. En effet, les relations liant ces variables sont encore peu connues ; un constat d'autant plus vrai pour les sédiments marins car ils restent très peu étudiés quant à leur fonctionnement enzymatique.

En termes d'habitats (*i.e.* micro-habitats), les sols et les sédiments présentent des combinaisons de propriétés physiques et chimiques et de ressources énergétiques et nutritives très variées à l'origine d'une multitude de niches écologiques. Cette micro-hétérogénéité d'habitats est ainsi le support de la forte hétérogénéité spatiale des communautés microbiennes et, par voie de conséquence, de la grande diversité des enzymes produites par ces diverses communautés (Beare et al., 1995 ; Nannipieri et al., 2003).

Liées à des diminutions des teneurs en MO, de la biomasse, de la diversité et de l'activité biosynthétique des communautés microbiennes (Taylor et al., 2002 ; Dick et Kandeler, 2005), les activités enzymatiques des sols et des sédiments présentent, en général, un gradient décroissant en fonction de la profondeur (Fig. 1.11) (Deng et Tabatabai, 1996a ; b ; 1997 ; Ekenler et Tabatabai, 2003a ; b).

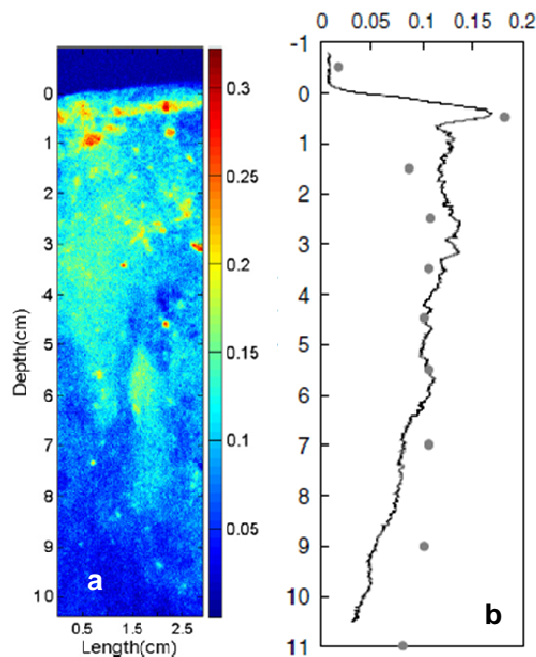


Figure 1.11. Activité protéase (leucine aminopeptidase) le long d'un profil de sédiment. **a** Imagerie *in situ* de l'activité par fluorescence. **b** Valeurs d'activité en $\mu\text{mol.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ (source : Cao et al., 2011)

Cette diminution des activités avec la profondeur peut néanmoins présenter des ruptures spatiales dues à la rhizosphère. En effet, cette dernière permet d'enrichir le sol ou le sédiment en O_2 et en exsudats/lysats organiques permettant de favoriser le développement des micro-organismes et ainsi l'expression de certaines enzymes (Fig. 1.12) (Speir et Ross, 1978).

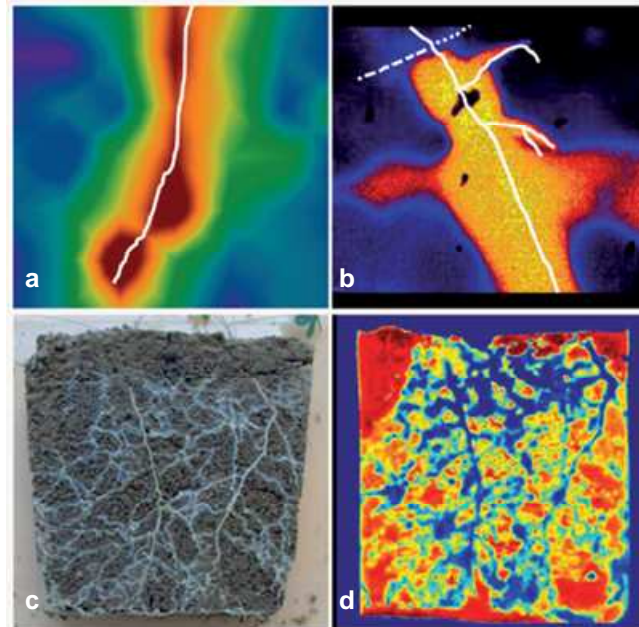


Figure 1.12. Changements induits par les racines dans la rhizosphère. Profils **a** d' O_2 et **b** de pH autour d'une racine. **c** Réseau racinaire dans un rhizotron et **d** la distribution de l'activité protéase dans ce sol. Gradients de couleur : **a** de bleu à rouge, concentration d' O_2 faible à forte ; **b** de bleu à rouge puis jaune, diminution du pH ; **d** de bleu à rouge, diminution d'activité enzymatique (sources : Blossfeld et al., 2011 ; 2013 ; Spohn et al., 2013)

Matériels et méthodes

2.1. Zone d'étude

2.1.1. Situation géographique

Les études ont été menées sur l'ensemble de la frange côtière (350 km) de la Guyane française, localisée près de l'équateur (4°N de latitude) au Nord-Est du continent sud-américain sur le plateau continental des Guyanes (Fig. 2.1). La zone d'étude s'étend d'Ouest en Est entre les frontières du Suriname et du Brésil et concerne les secteurs avals (masses d'eau de transition) des fleuves Maroni, Mana, Sinnamary, Kourou, Cayenne et son affluent Montsinéry, Mahury et Oyapock.

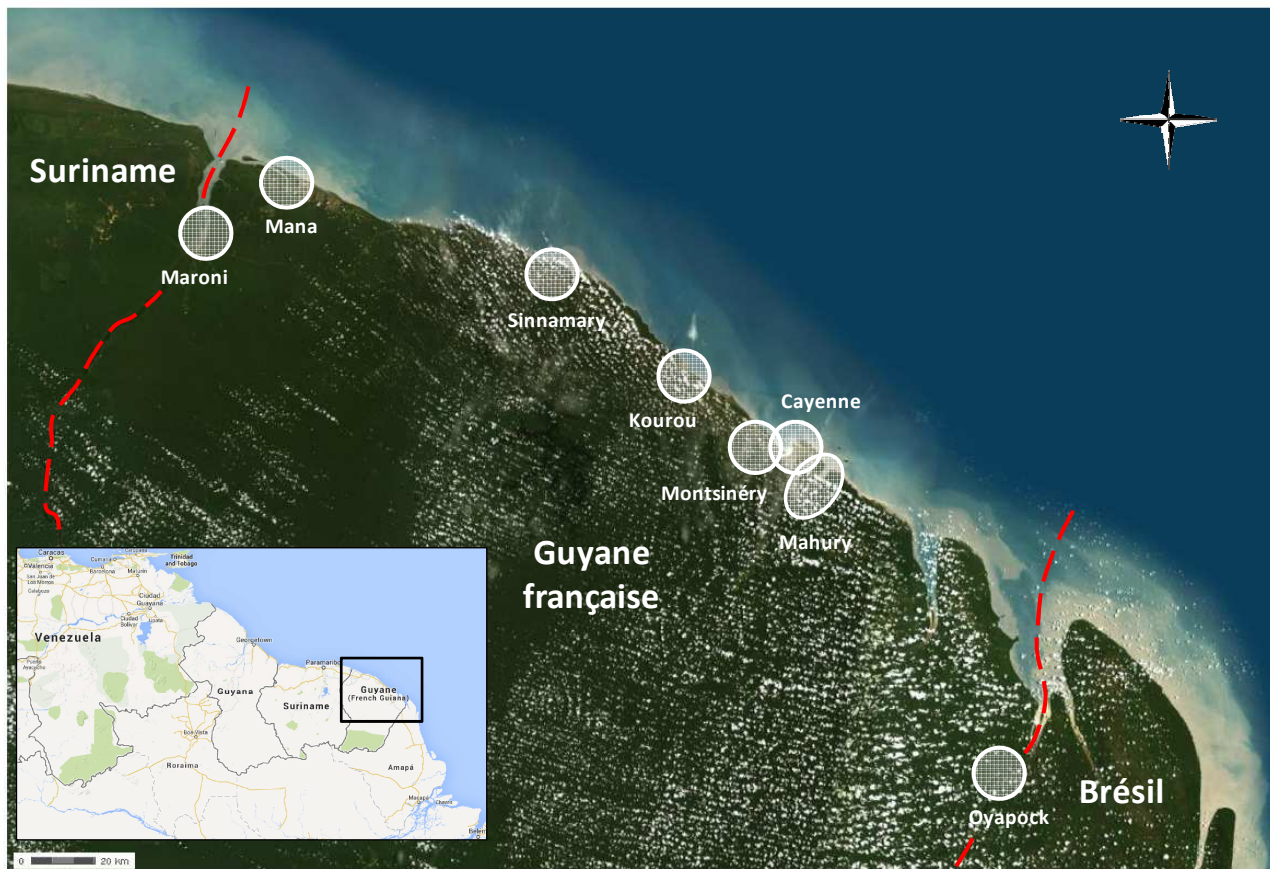


Figure 2.1. Localisation de la zone et des sites d'étude (sources : www.geoportail.gouv.fr ; www.google.fr)

2.1.2. Climat

La Guyane française présente un climat équatorial humide caractérisé par l'alternance de deux saisons hydro-climatiques contrastées : une saison des pluies de novembre/décembre à juillet/août et une saison sèche le reste de l'année. On distingue également une petite saison sèche très courte (15 jours), appelée « petit été de mars », en février/mars. Ces variations saisonnières du régime des précipitations sont liées au balancement Nord-Sud de la Zone Inter-Tropicale de Convergence (ZITC). Les précipitations moyennes

annuelles sur l'ensemble de la Guyane sont importantes (comprises entre 2 000 et 4 000 mm/an) et variables spatialement. On observe un double gradient décroissant de pluviosité d'Est en Ouest et du Nord au Sud (Fig. 2.2). Les relevés mensuels des cumuls de précipitations de 2009 à 2011 des différents secteurs étudiés sont présentés figure 2.3.

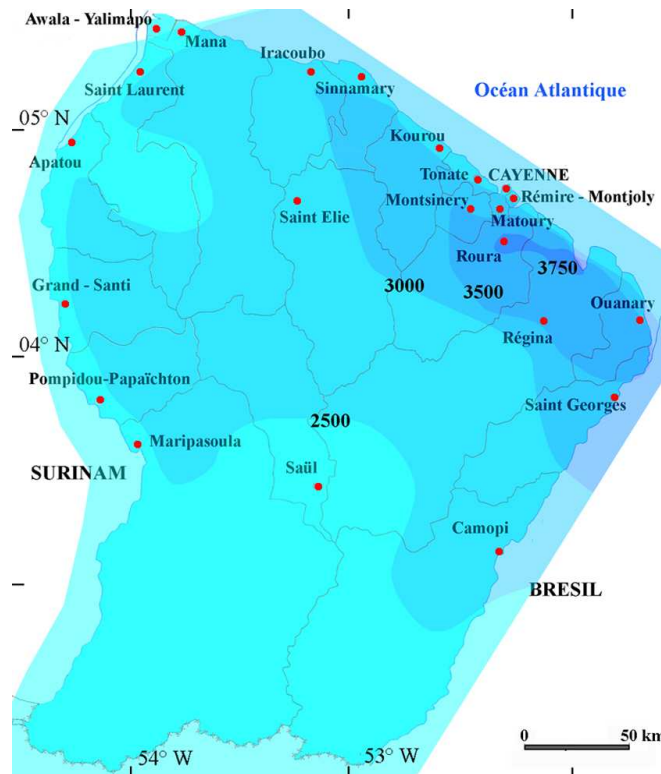


Figure 2.2. Précipitations moyennes annuelles en Guyane française, période 1961-1990. Isohyètes en mm (sources : Cadamuro, 1999 ; Météo France, service régional de Guyane/climatologie)

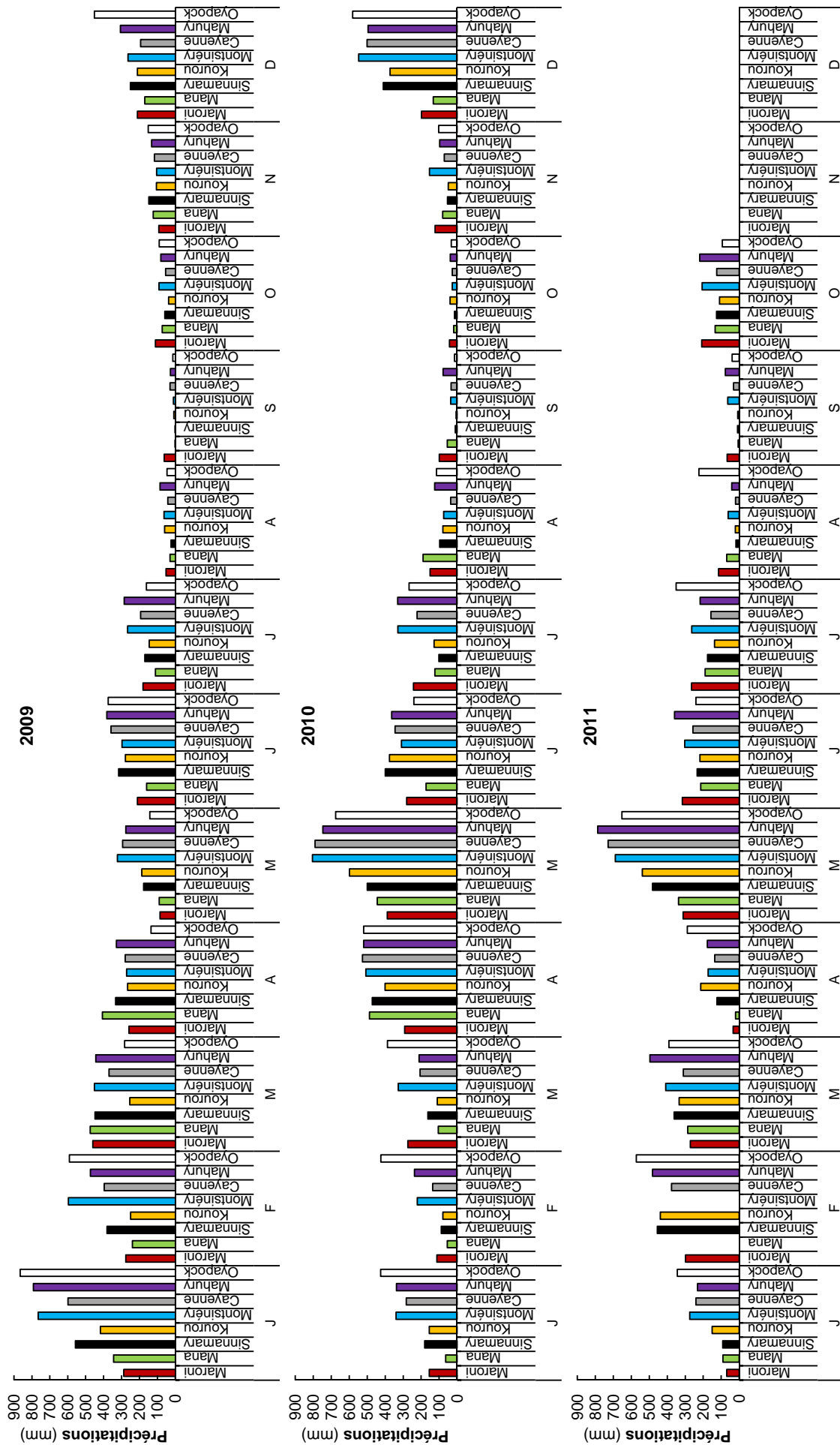


Figure 2.3. Relevés mensuels des cumuls de précipitations de 2009 à 2011 des différents secteurs étudiés (source : Météo France, service régional de Guyane/climatologie)

2.1.3. Zone intertidale

Les études menées concernent les écosystèmes de vasières et de mangroves en zone intertidale dans le cadre d’approches de type successional et au cours de deux saisons hydro-climatiques contrastées (saison sèche et d’étéage vs saison des pluies et de crue) (Fig. 2.4).

Le chapitre 3 concerne l’étude, au cours de deux années consécutives, des vasières estuariennes des principaux fleuves de Guyane française.

Le chapitre 4, relatif à un site de la presqu’île de Cayenne (Montabo), est consacré à l’étude de la mise en place d’une mangrove pionnière au sein d’une vasière et de son développement jusqu’au stade de mangrove jeune.

Enfin, le chapitre 5 concerne l’étude de mangroves matures en considérant trois faciès distincts : la mangrove de ripisylve (sites de la Chaumière et de Montsinéry), la mangrove lagunaire (site des Salines) et l’arrière mangrove (site de Sinnamary) en prenant en compte les diverses espèces arborées constitutives de ces peuplements.

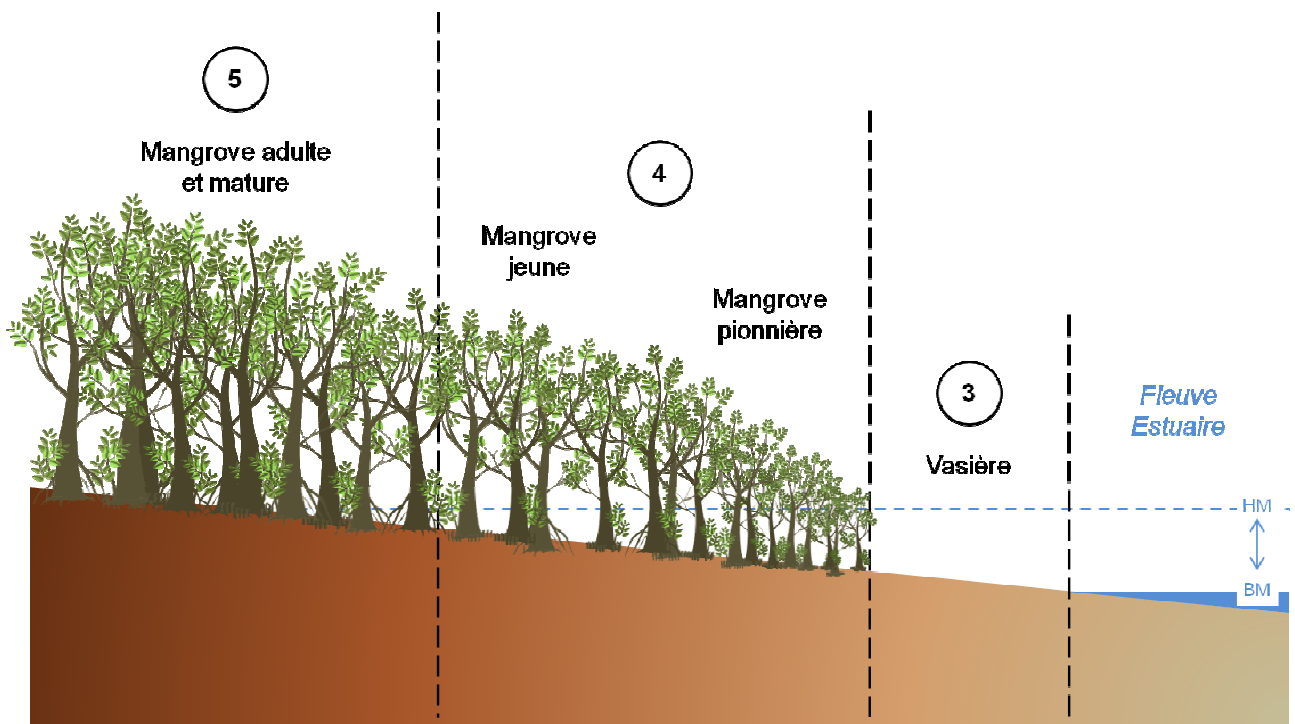


Figure 2.4. Succession écologique en zone intertidale : des écosystèmes de vasières aux mangroves matures. Zone de balancement des marées : HM, haute mer ; BM, basse mer. Les chiffres font référence aux différents travaux menés et aux chapitres qui leurs sont respectivement consacrés

2.2. Végétation de mangrove

2.2.1. Structure de la végétation

Pour chaque station, trois parcelles représentatives ont été étudiées dans le but de décrire la structure de la végétation de mangrove. La surface des parcelles a été définie en fonction de la densité des tiges/arbres des stations. Au sein des parcelles, les individus morts et vivants ont été dénombrés et les espèces ont été identifiées. Les diamètres des tiges/arbres vivant(e)s ont été mesurés à une hauteur de 130 cm au-dessus du sol (DBH). Pour chaque station, une estimation de la surface terrière (BA) a été calculée. Les arbres morts et les tiges inférieures à 2 m de hauteur n'ont pas été pris en compte. Les résultats ont été exprimés pour une surface de parcelle standard de 1 ha. À partir des données de densité et de BA de chaque espèce, un indice de valeur d'importance (IVI) a été calculé (Éq. 1) selon Curtis et McIntosh (1950) :

$$\text{(Équation 1) } IVI_i = D_i + BA_i ; \quad \text{où } i = \text{espèce}, \quad D_i = 100 \times \frac{n_i}{N}, \quad BA_i = 100 \times \frac{\sum_{j=1}^{n_i} BA_j}{BA_{\text{totale}}}, \quad j = \text{individu}$$

2.2.2. Teneurs en polyphénols totaux et hydro-solubles des feuilles de palétuviers

Les feuilles vertes de trois espèces de palétuviers (*i.e.* *Avicennia germinans*, *Rhizophora racemosa* et *Laguncularia racemosa*) ont été recueillies dans différents sites de Guyane française (Montabo, Mo ; Sinnamary, Si ; Salines, Sa ; Chaumière, C). Pour chaque site et espèce, plusieurs lots de feuilles ont été échantillonnés et chaque lot a été constitué de 50 à 100 feuilles collectées de manière aléatoire sur l'ensemble du houppier. Les lots ont été séchés à 50 °C dans une étuve ventilée jusqu'à l'obtention d'une masse sèche (MS) constante. Après broyage et homogénéisation, 0,5 g MS a été utilisé pour l'extraction des polyphénols. Pour les polyphénols totaux, une double extraction a été effectuée par des mélanges acétone/eau distillée 70/30 % puis 50/50 %. Pour les polyphénols hydro-solubles, une extraction à l'eau distillée a été réalisée. Les teneurs en polyphénols totaux et hydro-solubles de chaque lot ont été déterminées en triplicat par dosage colorimétrique au réactif de Folin-Ciocalteu en condition basique (Na_2CO_3) selon la méthode de Box (1983). Les absorbances des extraits ont été mesurées à 765 nm avec un spectrophotomètre UVmini-1240 Shimadzu. Les concentrations ont été déterminées à partir de droites d'étalonnage avec de l'acide gallique et réalisées dans les mêmes conditions expérimentales.

Les résultats sont exprimés en $\text{mg}_{\text{éq. acide gallique}} \cdot \text{g}^{-1} \text{MS}$.

2.3. Analyses physico-chimiques des sédiments

2.3.1. Analyse granulométrique par sédimentation

La granulométrie des sols a été déterminée sur certains échantillons par la méthode à la pipette Robinson selon la norme AFNOR NF X 31-107. Une MS de sol correspondant à 100 mL de sol frais a été utilisée après destruction de la MO avec une solution de H₂O₂ 30 % (v/v) et dispersion avec une solution de pyrophosphate de sodium. Cinq classes granulométriques ont été considérées : les argiles, A : 0-2 µm ; les limons fins, LF : 2-20 µm ; les limons grossiers, LG : 20-50 µm ; les sables fins, SF : 50-200 µm ; les sables grossiers, SG : 200-2 000 µm.

2.3.2. Masse volumique (ρ), teneur en eau *in situ* et capacité au champ (H₂O_{WHC})

La masse volumique (ρ) et la teneur en eau ont été déterminées après séchage de 100 mL de sédiment à 50 °C dans une étuve ventilée jusqu'à l'obtention d'une MS constante. Les sédiments secs ont ensuite été broyés à 200 µm et conservés à basse température en attente de leurs analyses physico-chimiques.

La ρ est exprimée en g MS.cm⁻³ de sédiment volume frais (VF).

Pour les mesures de respiration microbienne (chapitres 4 et 5), les échantillons de sols ont été standardisés à une teneur en eau correspondant à la capacité au champ (H₂O_{WHC}) selon Chamayou et Legros (1989). Les échantillons, préalablement saturés en eau, ont été placés dans des cylindres en PVC (5 cm de diamètre, 4 cm de hauteur). Ils ont alors été disposés sur une plaque poreuse en céramique (26,7 cm de diamètre, 0,95 cm d'épaisseur, 2,5 µm de porosité), préalablement saturée d'eau distillée pendant 24 h. L'ensemble plaque et cylindres a été placé dans une enceinte fermée sous atmosphère de N₂/O₂ (80/20 %) à 1 bar (pF 3) pendant 48 h. À la suite de cet ajustement des teneurs en eau, fonction des caractéristiques texturales propres à chacun des sols, les échantillons ont été stockés à 25 °C. La H₂O_{WHC} des sols a été déterminée de la même façon que pour les teneurs en eau *in situ* en considérant un échantillon de sol de l'ordre de 30 g.

Les résultats sont exprimés en g.kg⁻¹ de sol masse fraîche (MF).

2.3.3. pH H₂O, pH_{KCl}, conductivité et salinité

20 mL de sédiment frais ont été mis en suspension dans 50 mL d'eau distillée. Après 1,5 min d'agitation, la conductivité et le pH H₂O ont été mesurés (inoLab[®] Cond et pH Level 2 WTW). Du chlorure de potassium a

ensuite été ajouté pour obtenir une concentration finale d'environ 1 M. Après 1,5 min d'agitation, le pH_{KCl} a été mesuré.

Des régressions linéaires entre les concentrations en chlorures (chlorinité) et les conductivités ont préalablement été établies. À cette fin, les concentrations en chlorures ont été mesurées par dosage colorimétrique automatisé (réactif de thiocyanate mercurique) avec un auto-analyseur à flux continu Technicon II. Au final, afin d'estimer la salinité des eaux interstitielles, la chlorinité/salinité de la suspension a été ramenée à la teneur en eau *in situ*.

2.3.4. Analyses élémentaires du C, N, P et S

5 à 15 mg MS de sédiment broyé à 200 μm ont été utilisés pour la détermination des teneurs totales en C, N et S. La mesure a été réalisée avec un analyseur élémentaire CHNS AS2100 ThermoQuest. Du fait de l'absence quasi totale de carbonates dans les sédiments côtiers de Guyane française, le C total a été attribué au C organique total (COT) (Marchand et al., 2004).

La mesure de P_{total} a été réalisée après attaque à l' H_2O_2 et à l'eau régale d'une MS de sédiment broyé à 200 μm selon la méthode standardisée AFNOR NF EN 13346 (X33-010). Les phosphates libérés par cette minéralisation ont été quantifiés par dosage colorimétrique automatisé avec un auto-analyseur à flux continu Technicon II.

Les résultats sont exprimés en g.kg^{-1} MS (COT et N_{total}) et en mg.kg^{-1} MS (P_{total} et S_{total}). Les rapports molaires C/N et C/S ont été calculés à partir de ces concentrations.

2.3.5. Teneurs en ammonium (NH_4^+), en phosphore assimilable (P_{Olsen}) et en sulfures acido-volatils (S^{2-})

Les teneurs en NH_4^+ ont été mesurées selon la méthode de Koroleff (1969) modifiée par Grasshoff et Johannsen (1972). 2 mL de sédiment ont été mis en suspension dans 10 mL d'une solution de KCl 1 M acidifiée (HCl 1 M), puis agités pendant 30 min à 230 rpm pour extraire les ions NH_4^+ . Les suspensions ont été ensuite centrifugées pendant 20 min à 4 000 rpm. Le dosage a été réalisé sur 2,5 mL de surnageant avec 1 mL de réactif de phénol-nitroprussiate et 1 mL de réactif de dichloroisocyanurate alcalinisé ($\text{Na}_3\text{C}_6\text{H}_5\text{O}_7, 2\text{H}_2\text{O}$; NaOH). Après 6 h à l'obscurité, l'absorbance du mélange a été mesurée à 660 nm avec un

spectrophotomètre Specord® 205 Analytik Jena. Les concentrations ont été déterminées à partir d'une droite d'étalonnage avec du sulfate d'ammonium et réalisée dans les mêmes conditions expérimentales.

Les teneurs en P_{Olsen} , considérées comme représentatives de la fraction de P bio-disponible du sol, ont été mesurées par dosage colorimétrique automatisé avec un auto-analyseur à flux continu Technicon II selon la méthode de Olsen et al. (1954) modifiée par Dabin (1967).

Les concentrations en S^{2-} acido-volatils ont été mesurées selon la méthode de Chaudhry et Cornfield (1966). 20 mL de sédiment congelé (-20 °C) et 100 mL d'eau distillée dégazée ont été placés dans un ballon sous un flux d'hélium pendant 5 min. 2 mL d'HCl 4 M ont alors été ajoutés et l'ensemble chauffé à 60 °C pendant 1,5 h. Les S^{2-} acido-volatils, déplacés sous forme de sulfures d'hydrogène (H_2S) par un courant d'hélium, ont été piégés dans une solution d'acétate de zinc et de sodium 2 M et dosés par iodométrie (Rodier et al., 1978). Après réaction des sulfures de zinc avec 10 mL d'une solution d'iode 0,025 M, l'excès d'iode a été titré par une solution de thiosulfate de sodium 0,025 M à l'aide d'un potentiomètre E 536 Metrohm couplé à un dosimètre 665 Metrohm.

Les résultats sont exprimés en $mg.kg^{-1}$ MS (NH_4^+ , P_{Olsen} et S^{2-}).

2.3.6. Spectroscopie de résonance magnétique nucléaire CP-MAS du ^{13}C à l'état solide

Préalablement aux analyses de spectroscopie de résonance magnétique nucléaire (RMN) du ^{13}C à l'état solide (SS), les sols ont été traités avec une solution d'acide fluorhydrique (HF) 10 % (v/v) (Schmidt et al., 1997) dans le but de retirer les composés paramagnétiques, de concentrer la MO et d'améliorer la résolution des spectres RMN (Mathers et al., 2003). Pour ce faire, 2 g MS de sol (< 200 μm) de chaque répétition ($n = 5$) d'une même parcelle ont été regroupés. Cet échantillon composite a été mis en suspension dans 40 mL de HF 10 %, agité à 50 rpm pendant 24 h puis centrifugé à 4 500 rpm pendant 10 min. Cette opération a été répétée deux fois. Chaque culot a été rincé deux fois avec 40 mL d'eau distillée puis centrifugé à 6 000 rpm pendant 5 min. Le culot final a été séché à 50 °C dans une étuve ventilée jusqu'à l'obtention d'une MS constante. Après estimation de la perte de masse, le culot résiduel a été broyé à 200 μm .

Les spectres RMN du ^{13}C en phase solide ont été obtenus sur un spectromètre Avance 400 MHz Bruker opérant à une fréquence de résonance du ^{13}C de 106 MHz et en utilisant une sonde à double roulement Bruker. 80 mg MS de sol ont été placés dans un rotor en dioxyde de zirconium (4 mm de diamètre extérieur) tournant à l'angle magique (Magic Angle Spinning, MAS) à une fréquence de 10 kHz. La technique de

polarisation croisée (CP) (Schaefer et Stejskal, 1976) a été appliquée avec une rampe d'impulsion à ^1H commençant à 100 % de puissance puis diminuant à 50 % pendant le temps de contact (2 ms) afin d'éviter les inadéquations de Hartmann-Hahn (Peersen et al., 1993 ; Cook et al., 1996). Pour améliorer la résolution, un découplage dipolaire GT8 de la séquence d'impulsion (Gerbaud et al., 2003) a été appliqué pendant le temps d'acquisition. Pour obtenir de bons signaux, 12 000 spectres ont été accumulés en utilisant un délai de 2,5 s. Les déplacements chimiques du ^{13}C ont été calibrés avec le tétraméthylsilane (0 ppm) et la glycine carbonyle (176,5 ppm).

Les spectres RMN CP-MAS du ^{13}C SS ont été divisés en quatre régions de déplacement chimique (Mathers et al., 2003) : C Alkyle (0-45 ppm), C O-Alkyle (45-112 ppm), C Aromatique (112-160 ppm) et C Carbonyle (160-210 ppm). La région des C O-Alkyles a été subdivisée en C Méthoxyle (45-60 ppm), C Hydrate de carbone (60-92 ppm) et C Di-O-Alkyle (92-112 ppm), et celle des C Aromatiques en C Aryle (112-142 ppm) et C Phénolique (142-160 ppm). Les intensités relatives de chaque région ont été déterminées par déconvolution en utilisant le logiciel Dmfit version 20111221 (Massiot et al., 2002). Des indices d'humification (Éq. 2) et d'aromaticité (Éq. 3) ont alors été calculés, respectivement, selon Baldock et Preston (1995) et Hatcher et al. (1981) :

$$\text{(Équation 2)} \quad \text{Indice d'humification} = \frac{\text{C Alkyle}}{\text{C O-Alkyle}}$$

$$\text{(Équation 3)} \quad \text{Indice d'aromaticité} = \frac{\text{C Aromatique}}{(\text{C Alkyle} + \text{C O-Alkyle} + \text{C Aromatique})} \times 100$$

Enfin, les données ont été exprimées en concentration par rapport au COT en multipliant les pourcentages de chaque région RMN par la concentration en COT du résidu et par un facteur d'enrichissement (correspondant au rapport entre les masses sèches du résidu et de l'échantillon initial de sol) (Mathers et al., 2003). Enfin, les concentrations en C et en N acido-solubles ont été estimées par différence entre les concentrations de l'échantillon initial et celles du résidu en prenant en compte le facteur d'enrichissement.

Les signaux de la région C Alkyle sont caractéristiques des structures méthyléniques de macromolécules aliphatiques telles que les lipides, les cires, les cutines, les subérines et les résines de plantes (Quideau et al., 2000 ; Dignac et al., 2002 ; Alarcón-Gutiérrez et al., 2009) ainsi que des acides aminés (Kögel-Knabner,

2002). Les signaux de la région C *O*-Alkyle sont principalement liés à la présence d'hydrates de carbones tels que les celluloses, les hémicelluloses, la chitine et, plus globalement, les fonctions alcools (Preston et al., 1997 ; Kögel-Knabner, 2002). Une partie de ces composés peut aussi se retrouver au sein de la fraction acido-soluble. Les signaux de la région C Aromatique sont caractéristiques de composés peu dégradables tels que la lignine (C protonés, C substitués des C aromatiques, C phénoliques), les tannins, les acides aminés aromatiques des protéines et les acides phénoliques des cutines (Preston et al., 1997 ; Kögel-Knabner, 2002). Enfin, les signaux de la région C Carbonyle sont caractéristiques des C carboxyles, des amides et des esters (Preston et al., 1997 ; Kögel-Knabner, 2002).

2.4. Analyses des contaminants des sédiments

2.4.1. Teneurs en éléments traces métalliques (ETM)

Pour l'analyse des ETM, 200 à 250 mg MS de sédiment broyé à 200 μm ont été minéralisés par attaque triacide (HCl, HNO₃, HF) assistée par micro-ondes (Mars 5, CEM). Les minéralisats obtenus ont été récupérés par dissolution des résidus préalablement amenés à sec. Pour le dosage des concentrations en Cd, Cu, Hg, Ni et Pb, les solutions ont été analysées par spectrométrie d'émission atomique dont la source est un plasma généré par couplage inductif (ICP-AES, Ultima-C, Jobin-Yvon Horiba). Les teneurs sont exprimées en mg.kg^{-1} MS.

2.4.2. Teneurs en hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP)

Environ 250 ml de sédiment frais ont été placés dans des bocaux en verre disposant d'un joint d'étanchéité. En outre, pour éviter toute contamination, un film d'aluminium a été placé entre le sédiment et le joint du couvercle. Les bocaux ont ensuite été stockés au congélateur (-20 °C) jusqu'à analyse. Les échantillons ont été séchés à l'étuve à 40 °C puis broyés à 200 μm . 5 g d'alumine ont été placés dans le fond d'une cellule de 60 mL et 10 g MS de sédiment mélangé à du sable de Fontainebleau ont été ajoutés. L'extraction a été effectuée dans un système d'extraction accélérée par solvant (ASE[®] 200, Dionex) (deux cycles, préchauffage : 1 min, chauffage : 7 min, statique : 5 min, flush : 60 %, purge : 60 s, 150 °C, 10,34 MPa) avec un mélange dichlorométhane/*n*-hexane (50/50). Après extraction, le solvant a été évaporé au TurboVap[®] sous flux d'air et les extraits repris dans 1 mL d'acétonitrile (ACN). Les extraits ont été analysés par

chromatographie liquide haute performance (CLHP, Prostar 230, Varian) couplée à un détecteur fluorimétrique programmable (Prostar 363, Varian). Pour une détection optimale des HAP, six couples distincts de longueurs d'ondes d'excitation/émission ont été programmés au cours du temps (0-19 min : $\lambda_{Ex}/\lambda_{Em} = 270/324$ nm ; 19-24 min : 248/375 nm ; 24-27 min : 280/462 nm ; 27-40 min : 270/385 nm ; 40-51 min : 290/430 nm ; 51-55 min : 274/507 nm). Un passeur d'échantillons, réfrigéré à 10 °C (Prostar 410, Varian), a été utilisé (volume d'injection : 20 μ L). La phase mobile (flux : 1,2 mL.min⁻¹) est un mélange d'ACN et d'H₂O (v/v) utilisé avec un gradient d'élution au cours du temps. La CLHP est équipée de deux colonnes distinctes spécifiques à l'analyse des HAP : une pré-colonne de 10 x 3 mm en phase inverse (silice greffée par des C₁₈, taille des grains : 5 μ m) et une colonne analytique de 250 x 4,6 mm (ChromSpher 5 PAH, Varian) placée dans un four à 35 °C. Les 15 HAP retenus dans le cadre de la Directive Cadre Eau (DCE) européenne ont été quantifiés ; il s'agit du : naphthalène (Na), acénaphène (Ac), fluorène (Flu), phénanthrène (Ph), anthracène (An), fluoranthène (Fl), pyrène (Py), chrysène (Ch), benzo[a]anthracène (BzA), benzo[a]pyrène (BzPy), benzo[b]fluoranthène (BzbFl), benzo[k]fluoranthène (BzkFl), dibenzo[ah]anthracène (DBzA), indéno[1,2,3-cd]pyrène (IndPy) et benzo[ghi]pérylène (BzP). Les teneurs sont exprimées en μ g.kg⁻¹ MS (Annexe A Tab. An.1).

Les principales propriétés physico-chimiques des 15 HAP sont données dans le tableau 2.1.

Tableau 2.1. Principales propriétés physico-chimiques des 15 HAP

HAP	Abréviation	Nombre de cycles	Formule chimique	MM g.mol ⁻¹	S _w mg.L ⁻¹	K _{ow} log	K _{oc} log
Naphtalène	Na	2	C ₁₀ H ₈	128,2	32	3,30	3,15
Acénaphène	Ac	3	C ₁₂ H ₁₀	154,2	3,42	3,98	3,66
Fluorène	Flu		C ₁₃ H ₁₀	166,2	1,90	6,58	6,20
Phénanthrène	Ph		C ₁₄ H ₁₀	178,2	1,00	4,45	4,15
Anthracène	An	4	C ₁₆ H ₁₀	202,3	0,07	4,45	4,15
Fluoranthène	Fl				0,27	4,90	4,58
Pyrène	Py				0,16	4,88	4,58
Chrysène	Ch	5	C ₁₈ H ₁₂	228,3	0,06	5,16	5,30
Benzo[a]anthracène	BzA				0,0057	5,61	5,30
Benzo[a]pyrène	BzPy				0,0038	6,06	6,74
Benzo[b]fluoranthène	BzbFl	6	C ₂₀ H ₁₂	252,3	0,0010	6,04	5,74
Benzo[k]fluoranthène	BzkFl				0,0008	6,06	5,74
Dibenzo[ah]anthracène	DBzA				C ₂₂ H ₁₄	278,3	0,0005
Indéno[1,2,3-cd]pyrène	IndPy	6	C ₂₂ H ₁₂	276,3	0,0008	6,58	6,20
Benzo[ghi]pérylène	BzP				insoluble	6,50	6,20

MM : masse molaire moléculaire ; S_w : solubilité dans l'eau à 25 °C ; K_{ow} : coefficient de partage n-octanol/eau ; K_{oc} : coefficient de partage carbone organique/eau

Certains rapports d'HAP ont été calculés afin de déterminer l'origine de ces contaminants selon Daisey et al. (1979), Gschwend et Hites (1981), Masclet et al. (1987), Mille et al. (2007), Rogge et al. (1993), Smith et Harrison (1996) et Westerholm et al. (1991).

2.5. Caractérisation des peuplements diatomiques phytobenthiques

Environ 50 mL de sédiment frais ont été fixés dans du formol boraté à 10 %. Les cellules algales de diatomées ont été séparées par tamisage à 40 µm puis observées au microscope. Un traitement à l'H₂O₂ a été réalisé afin de détruire la MO et ainsi faciliter l'observation des frustules pour l'identification des espèces (Annexe B Tab. An.2). Un minimum de 400 cellules individuelles par échantillon a été considéré. Les diverses espèces de diatomées constitutives du peuplement ont été dénombrées et leurs proportions relatives estimées (Annexe B Tab. An.3). En outre, les indices de richesse (*S*), de diversité de Shannon (*H'*) et d'équitabilité de Piélou (*J'*) ont été calculés. La liste et la codification des 19 espèces de diatomées retenues (sur le critère de contribution à plus de 10 % des effectifs diatomiques pour au moins l'un des sédiments) dans les analyses multivariées sont données dans le tableau 2.2.

Tableau 2.2. Liste et codification des espèces de diatomées utilisées dans les analyses multivariées

Genre	Espèce	Code	Genre	Espèce	Code
<i>Actinocyclus</i>	<i>brasiliensis</i>	actbra	<i>Frickea</i>	sp.1	frisp1
<i>Caloneis</i>	<i>permagna</i>	calper		sp.2	frisp2
	<i>westii</i>	calwes	<i>Gyrosigma</i>	<i>balticum</i>	gyrbal
<i>Chaetoceros</i>	sp.	chasp	<i>Lithodesmium</i>	sp.	litsp
	<i>asteromphalus</i>	cosast	<i>Nitzschia</i>	<i>fasciculata</i>	nitfas
<i>Coscinodiscus</i>	<i>curvatulus</i>	coscur		<i>sigma</i>	nitsig
	<i>kurzii</i>	coskur	<i>Odontella</i>	<i>mobiliensis</i>	odomob
	<i>perforatus</i>	cosper	<i>Pleurosigma</i>	<i>elongatum</i>	pleelo
	<i>rothii</i>	cosrot	<i>Skeletonema</i>	<i>tropicum</i>	sketro
			<i>Thalassiosira</i>	<i>nodulineaata</i>	thanod

2.6. Analyses des activités microbiennes

2.6.1. Respiration microbienne (RM) aérobie (OxiTop[®])

La respiration microbienne (RM, respiration basale) a été mesurée avec un système automatique OxiTop[®] WTW. La mesure en continu de la pression dans une enceinte fermée contenant le sédiment permet, après piégeage du CO₂ dégagé, de suivre la quantité d'O₂ consommée par la communauté microbienne hétérochimio-organotrophe aérobie (Alarcón-Gutiérrez et al., 2008a). À cet effet, 20 mL de sédiment ou 20 g de sol

à la WHC ont été introduits dans un flacon de 600 mL. Afin de piéger le CO₂ produit, quatre pastilles de NaOH ont été introduites dans un réceptacle en caoutchouc sans contact direct avec l'échantillon. Le flacon hermétiquement clos, équipé d'une tête de mesure manométrique OxiTop[®], a été mis en incubation à 30 °C à l'obscurité (inhibition d'une possible activité photosynthétique des communautés phytobenthiques) dans une armoire thermorégulatrice ($\delta = 0,1$ °C) Liebherr. La dépression d'O₂ au sein des divers flacons a été enregistrée toutes les 8 min pendant deux jours. À la fin de l'expérience, les données ont été téléchargées de la tête OxiTop[®] à l'aide d'un contrôleur IR OxiTop[®] OC 110 WTW.

La RM a été calculée (Éq. 4) à partir de la courbe de dépression en mBar et est exprimée en mg O₂.j⁻¹.kg⁻¹ MS :

$$(Équation 4) \quad RM = \frac{MM_{O_2} \cdot V_l \cdot \delta P}{R \cdot T \cdot M_S \cdot n_j}$$

où,

RM : respiration microbienne basale du sédiment ;

MM_{O_2} : masse molaire de l'O₂ en mg.mol⁻¹ ;

V_l : volume libre du flacon en L ;

δP : différence de pression en mBar ;

R : constante générale des gaz parfaits en L.mBar.mol⁻¹.K⁻¹ ;

T : température en °K ;

M_S : masse sèche de sédiment en kg ;

n_j : nombre de jours.

Concernant le chapitre 5, la mesure de la RM , appelée consommation d'O₂ (O_{2c}), a été réalisée suivant le même protocole avec cette fois-ci, en parallèle, une mesure de la quantité totale de CO₂ dégagé (CO_{2d}) au cours de l'incubation. À cet effet, les pastilles de NaOH ont été remplacées par 10 mL d'une solution de NaOH 0,2 N. Deux témoins sans sol dans les mêmes conditions expérimentales ont permis l'estimation des quantités de CO₂ présentes au sein des flacons hors activité respiratoire. À la fin de l'expérimentation, 5 mL de NaOH de chacun des témoins et des essais ont été titrés par une solution de HCl 0,1 N à l'aide d'un potentiomètre E 536 Metrohm couplé à un dosimètre 665 Metrohm. La quantité totale de CO₂ dégagé au

cours de l'incubation a été calculée par différence entre les témoins et les essais et est exprimée en $\text{mg CO}_2 \cdot \text{j}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1} \text{MS}$.

2.6.2. Activités enzymatiques relatives aux cycles biogéochimiques du C, N, P et S

Les activités des phosphomonoestérases basiques (Pmb) et acides (Pma), des arylsulfatases (ArylS), des β -glucosidases (β -glu), des uréases (Ure), des hydrolases (FDA) et des lipases (Lip) ont été mesurées sur trois réplicats et un témoin (substrat ajouté après l'incubation et immédiatement suivi de l'apport de solutions stoppant les activités enzymatiques) de chaque échantillon, à la teneur en eau et à la salinité *in situ*. Une unité (U) d'activité enzymatique correspond à la quantité (μmole) de substrat hydrolysé par minute et par gramme (MS) de sédiment ($\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \text{MS}$). Pour les cinq premières activités, les résultats ont été obtenus à partir de droites d'étalonnage réalisées dans les mêmes conditions expérimentales que pour les incubations. Concernant les activités FDA et Lip, les résultats ont été obtenus sur la base de la vitesse d'hydrolyse optimale détectée au cours de l'incubation.

2.6.2.1. Phosphomonoestérases basiques (Pmb)

L'activité des Pmb a été déterminée en mesurant l'hydrolyse du *p*-nitrophényl phosphate (*p*-NPP) en *p*-nitrophénol (*p*-NP) selon la méthode de Tabatabai et Bremner (1969). 2 mL de sédiment ont été mis en suspension dans 4 mL de tampon « Modified Universal Buffer » (MUB) pH 11,0 et 1 mL d'une solution de *p*-NPP 5 mM puis incubés pendant 30 min à 37 °C. La réaction a été stoppée par l'ajout d'1 mL d'une solution de CaCl_2 0,5 M et 4 mL d'une solution de NaOH 0,5 M suivie d'une centrifugation pendant 10 min à 4 000 rpm. La quantité de *p*-NP a été mesurée dans le surnageant à 412 nm avec un spectrophotomètre Specord® 205 Analytik Jena.

2.6.2.2. Phosphomonoestérases acides (Pma)

L'activité des Pma a été déterminée en mesurant l'hydrolyse du *p*-nitrophényl phosphate (*p*-NPP) en *p*-NP selon la méthode de Tabatabai et Bremner (1969). 2 mL de sédiment ont été mis en suspension dans 4 mL de MUB pH 6,5 et 1 mL d'une solution de *p*-NPP 5 mM puis incubés pendant 30 min à 37 °C. La réaction a été stoppée par l'ajout d'1 mL d'une solution de CaCl_2 0,5 M et 4 mL d'une solution de NaOH 0,5 M suivie

d'une centrifugation pendant 10 min à 4 000 rpm. La quantité de *p*-NP a été mesurée dans le surnageant à 412 nm avec un spectrophotomètre Specord® 205 Analytik Jena.

2.6.2.3. Arylsulfatases (ArylS)

L'activité des ArylS a été déterminée en mesurant l'hydrolyse du *p*-nitrophényl sulfate (*p*-NPS) en *p*-NP selon la méthode de Tabatabai et Bremner (1970). 2 mL de sédiment ont été mis en suspension dans 4 mL de tampon acétate de sodium 0,5 M pH 5,8 et 1 mL d'une solution de *p*-NPS 5 mM puis incubés pendant 1 h à 37 °C. La réaction a été stoppée par l'ajout d'1 mL d'une solution de CaCl₂ 0,5 M et 4 mL d'une solution de NaOH 0,5 M suivie d'une centrifugation pendant 10 min à 4 000 rpm. La quantité de *p*-NP a été mesurée dans le surnageant à 412 nm avec un spectrophotomètre Specord® 205 Analytik Jena.

2.6.2.4. β -glucosidases (β -glu)

L'activité des β -glu a été déterminée en mesurant l'hydrolyse du *p*-nitrophényl β -D-glucopyranoside (*p*-NGlu) en *p*-NP selon la méthode d'Eivazi et Tabatabai (1988). 2 mL de sédiment ont été mis en suspension dans 4 mL de tampon MUB pH 6,0 et 1 mL d'une solution de *p*-NGlu 5 mM puis incubés pendant 1 h à 37 °C. La réaction a été stoppée par l'ajout d'1 mL d'une solution de CaCl₂ 0,5 M et 4 mL d'une solution de tris-hydroxy-amino-méthane (THAM) 0,1 M pH 12,0 suivie d'une centrifugation pendant 10 min à 4 000 rpm. La quantité de *p*-NP a été mesurée dans le surnageant à 412 nm avec un spectrophotomètre Specord® 205 Analytik Jena.

2.6.2.5. Uréases (Ure)

L'activité des Ure a été déterminée en mesurant l'hydrolyse de l'urée (CO(NH₂)₂) en NH₄⁺ selon la méthode de Kandeler et Gerber (1988). 2 mL de sédiment ont été mélangés avec 0,5 mL d'une solution d'urée à 4,8 g.L⁻¹ puis incubés pendant 4 h à 37 °C. La méthode d'extraction et la mesure des teneurs en NH₄⁺ sont identiques à celles décrites § 2.3.5. Les concentrations en NH₄⁺ résultant de la minéralisation de l'urée ont été déterminées par différence entre les concentrations totales en fin d'incubation et les concentrations initiales (témoins).

2.6.2.6. Hydrolases (FDA)

L'activité des FDA a été estimée par l'hydrolyse du diacétate de fluorescéine. L'activité est suivie en microplaque et la fluorescéine libérée est quantifiée par fluorescence selon la méthode modifiée de Green et al. (2006). Tel que recommandé par Alarcón-Gutiérrez et al. (2008b), un tampon de pH 7,0 au lieu de 7,6 a été utilisé pour éviter de potentielles interférences non enzymatiques. 2 mL de sédiment ont été mis en suspension dans 9 mL de tampon phosphate 0,1 M pH 7,0. Puis, 180 µL de cette suspension ont été incubés pendant 3 h à 30 °C avec 20 µL d'une solution de diacétate de fluorescéine 20 mM (en solution dans l'acétone). La quantité de fluorescéine a été mesurée toutes les 5 min à une longueur d'onde d'excitation de 490 nm et d'émission de 514 nm avec un lecteur de microplaques Infinite® M200 Tecan.

2.6.2.7. Lipases (Lip)

L'activité des Lip a été déterminée par fluorescence en microplaque en mesurant l'hydrolyse du dilaurate de fluorescéine (FDL) en fluorescéine selon la méthode modifiée de Gupta et al. (2002). 2 mL de sédiment ont été mis en suspension dans 8 mL de tampon phosphate 0,1 M pH 7,0 avec 1 % (v/v) de Triton X-100. Puis, 180 µL de cette suspension ont été incubés pendant 3 h à 30 °C avec 20 µL d'une solution de FDL 20 mM (en solution dans l'isopropanol). La quantité de fluorescéine a été mesurée toutes les 5 min à une longueur d'onde d'excitation de 490 nm et d'émission de 514 nm avec un lecteur de microplaques Infinite® M200 Tecan.

2.6.3. Diversités métaboliques potentielles des communautés microbiennes

2.6.3.1. Aérobie (Biolog EcoPlates™)

La technique Biolog EcoPlates™ a été utilisée pour déterminer les profils physiologiques aérobies des communautés microbiennes (CLPPs) des sédiments vis-à-vis de 31 substrats différents. Un volume frais de sédiment, équivalent à 1 g MS, a été mis en suspension dans 10 mL d'une solution stérile de pyrophosphate de sodium 0,1 % (m/v). Pour permettre la désorption et la dispersion des cellules constitutives de la communauté microbienne hétéro-chimio-organotrophe aérobie, cette suspension a été agitée pendant 30 min à 230 rpm. Après dilution (1/100) avec une solution stérile de NaCl 0,85 % (m/v), tous les puits d'une microplaque ont été inoculés à raison de 125 µL par puits. Ensuite, la microplaque a été immédiatement agitée pendant 5 min à 1 300 rpm avec un agitateur vibrant de microplaques Titramax 1000 Heidolph®.

L'absorbance des puits au temps t_0 a alors été mesurée à 590 nm avec un lecteur de microplaques Infinite® M200 Tecan. Enfin, la microplaque a été incubée à 25 °C dans une chambre humide à l'obscurité pendant cinq jours. Au cours de cette incubation, les mesures d'absorbance des puits ont été effectuées deux à trois fois par jour.

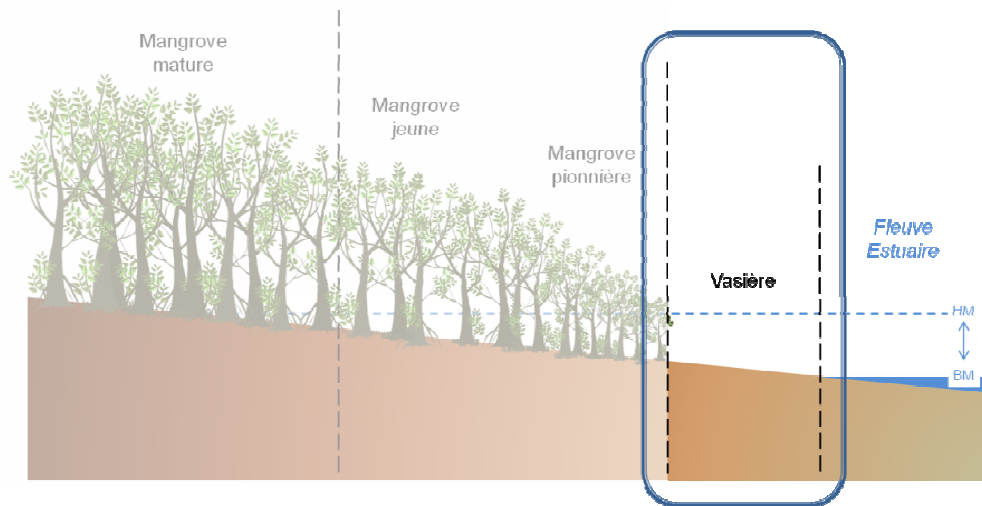
Les définitions des paramètres utilisés pour l'exploitation et les comparaisons des *CLPPs* sont abordées au sein des divers chapitres.

2.6.3.2. Anaérobie (Biolog AnPlates™)

La technique Biolog AnPlates™ a été utilisée pour déterminer les profils physiologiques anaérobies des communautés microbiennes (*CLPPs*) des sols rhizosphériques vis-à-vis de 95 substrats différents. Des masses fraîches de sols, équivalentes à 1 g MS, ont été introduites dans des tubes en verre préalablement stérilisés puis fermés hermétiquement. L'air initialement présent au sein des tubes a été remplacé par un mélange gazeux de N₂/CO₂ (70/30 %). 10 mL d'une solution de pyrophosphate de sodium 0,1 % (*m/v*) stérile et désoxygénée ont été introduits dans les tubes à l'aide d'une seringue stérile. Après homogénéisation et agitation (30 min à 230 rpm), 150 µL de la suspension ont été prélevés et introduits à l'aide de seringues stériles dans des tubes contenant une solution de NaCl 0,85 % (*m/v*) stérile et désoxygénée. Après homogénéisation, cette nouvelle suspension a été utilisée pour l'ensemencement des microplaques à raison de 125 µL par puits. Cette opération a été effectuée dans une boîte à gants Captair® pyramid 2200ANM Erlab sous atmosphère de N₂/CO₂ (70/30 %). L'absorbance des puits au temps t_0 a immédiatement été mesurée à 590 nm avec un lecteur de microplaques Infinite® M200 Tecan. Les microplaques ont ensuite été stockées dans une jarre rectangulaire de 7 L (GENbox bioMérieux®) avec deux sachets générateurs d'anaérobiose (GENbox anaer bioMérieux®) et une bandelette indicatrice d'anaérobiose (Anaer indicator bioMérieux®). Enfin, la jarre a été incubée à 25 °C à l'obscurité pendant 28 jours. Les mesures d'absorbance des puits ont été effectuées une fois par jour en limitant au minimum (environ 1 min) la durée d'exposition à l'air libre de chacune des microplaques. Systématiquement, après chaque lecture quotidienne, deux sachets générateurs et une bandelette indicatrice d'anaérobiose ont été placés dans la jarre afin de recréer et de contrôler les conditions d'anaérobiose pour la suite de l'expérimentation. À 672 h (t_{672h}), les nombres de substrats métabolisés (richesse métabolique, S_{672h}) ont été déterminés en utilisant un seuil de positivité fixé pour une absorbance supérieure à 0,1 après déduction de l'absorbance du puits à t_0 . L'activité métabolique

moyenne ($AWCD_{672h}$), les indices de diversité de Shannon (H'_{672h}) et d'équitabilité de Pielou (J'_{672h}) ont également été calculés à ce temps. Une représentation de la croissance microbienne sur 28 jours a été effectuée pour chacun des sols en considérant les $AWCD$ des substrats effectivement métabolisés à t_{672h} . Enfin, à t_{672h} , l'absorbance de chaque puits a été utilisée pour une analyse en coordonnées principales des $CLPPs$ anaérobies des sols rhizosphériques.

Facteurs environnementaux structurant les fonctions microbiennes de sédiments intertidaux estuariens de Guyane française



Mathieu Luglia^{1*}, Stéven Criquet¹, Max Sarrazin², Daniel Guiral¹

¹ Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE) – Aix-Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université – Faculté de St-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 20, France

² Laboratoire des Moyens Analytiques (LAMA, US IRD 191 IMAGO) – Centre IRD Guyane, Route de Montabo BP 165, 97323 Cayenne Cedex, France

* E-mail : mathieu.luglia@imbe.fr, Tél. : 33491288530, Fax : 33491288668

3.1. Introduction

En Guyane, dans la partie haute de la zone intertidale (niveau supra-tidal), les dépôts et les maturations successives des sédiments exportés par l'Amazone aboutissent à la formation de bancs de vase consolidés (Froidefond et al., 1988 ; Allison et Lee, 2004 ; Lefebvre et al., 2004 ; Anthony et al., 2010). Ils représentent une étape importante car, constituant un environnement sédimentaire stable propice à l'enracinement des propagules de palétuviers issues des mangroves matures environnantes, ils favorisent ainsi leur extension (Baltzer et al., 2004 ; Fiot et Gratiot, 2006 ; Gardel et al., 2009 ; Proisy et al., 2009). Les caractéristiques physico-chimiques des eaux interstitielles, de même que la compaction et les potentiels d'oxydo-réduction des sédiments, présentent de fortes variations spatio-temporelles. Elles sont dues aux alternances des phases d'exondation/immersion liées aux cycles semi-diurne (basse/haute-mer), diurne et synodique (morte/vive-eau) des marées. À l'échelle annuelle, elles varient aussi en fonction des saisons qui définissent les régimes des précipitations (Allison and Lee, 2001) et, ainsi, l'hydrologie fluviale et estuarienne. En outre, ce cycle saisonnier module aussi l'orientation de l'angle d'incidence et l'intensité du déferlement des houles à la côte (Guiral, 2012) et, donc, la stabilité des sédiments et, plus globalement, des vasières intertidales. L'environnement estuarien guyanais présente de plus des spécificités additionnelles car il est le siège d'importants échanges, sous le contrôle du transit littoral des vases amazoniennes, de matériel inorganique, organique, dissous et particulaires entre les fleuves, l'océan et les mangroves adjacentes (Aller et al., 2004 ; Allison et Lee, 2004 ; Anthony et al., 2013). Les processus biogéochimiques au sein des vasières des divers estuaires des fleuves de la Guyane sont ainsi fortement soumis à ces forçages résultant du bilan de ces divers flux et dynamiques hydro-sédimentaires. Les communautés microbiennes, en tant qu'actrices centrales des processus biogéochimiques (Alongi, 1996 ; Dinesh et al., 1998 ; Holguin et al., 2001 ; Sjöling et al., 2005 ; Liu et al., 2008), constituent ainsi un compartiment clé pour la compréhension des fonctions écologiques et des services écosystémiques joués par les vasières intertidales en contexte estuarien. À l'heure actuelle, très peu d'études ont été consacrées à l'écologie fonctionnelle microbienne au sein des sédiments intertidaux (*e.g.*, Mayer, 1989 ; Hiroki et al., 2007) ; ces dernières s'avèrent encore plus rares lorsque l'on s'intéresse aux vasières attenantes aux mangroves (Liu et al., 2008 ; Luglia et al., 2014).

Dans ce contexte original de fortes instabilités environnementales, le principal objectif de cette étude, réalisée de 2009 à 2010 au cours de quatre saisons hydro-climatiques consécutives, a été de déterminer les potentialités fonctionnelles des communautés microbiennes des vasières et de dégager les principaux facteurs

environnementaux structurant ces fonctions dans le temps et l'espace. Pour ce faire, les caractérisations des peuplements diatomiques, des propriétés physico-chimiques et des niveaux de contaminations anthropiques (éléments traces métalliques, hydrocarbures aromatiques polycycliques) des sédiments de surface ont été réalisées. Ces données ont ensuite été confrontées aux patrons fonctionnels microbiens (respirométrie en condition standardisée - profils métaboliques potentiels - activités enzymatiques relatives aux cycles biogéochimiques du C, N, P et S).

3.2. Matériels et méthodes

3.2.1. Zone et sites d'étude

Les sites d'études correspondent à sept des neuf estuaires des plus grands fleuves de Guyane française. Les caractéristiques hydrologiques des quatre principaux fleuves guyanais et de l'Amazone sont données dans le tableau 3.1.

Tableau 3.1. Caractéristiques hydrologiques des principaux fleuves de Guyane française et de l'Amazone dont l'estuaire est distant d'environ 400 km de la frontière Est de la Guyane

Fleuve	Station	Débit			Spécifique	Superficie du bassin versant*	Longueur*	Nombre d'années de mesures
		Moyen	Mensuel					
			Min	Max				
		m ³ /s	L/s/km ²		km ²	km		
Maroni	Langa Tabiki	1 672	376	3 296	27,4	60 930	612	53
Mana	Saut Sabbat	315	113	568	30,7	10 225	430	37
Sinnamary	Petit-Saut	237	103	439	40,3	5 880	290	11
Oyapock	Saut Maripa	832	199	1 687	33,1	25 120	403	50
Amazone	Embouchure	209 000	124 000	277 000	34,2	6 112 000	6 500	69

* en Guyane française ; d'après Barret (2001) et Monfort et Ruf (2005)

Ils se répartissent d'Ouest en Est sur l'ensemble de la façade océanique (soit sur une distance d'environ 350 km) de la frontière du Suriname à celle du Brésil ; à savoir : le Maroni (MR, a), la rivière de Mana (MN, b), le Sinnamary (S, c), le Kourou (K, d), la rivière de Cayenne (C, e), le Mahury (MH, g-h) et l'Oyapock (O, f) (Fig. 3.1).

Douze stations ont été choisies, en situation proche littorale, au sein de ces sept estuaires. Elles correspondent à des vasières (slikkes) attenantes aux formations de mangrove à des stades variables de développement (Fig. 3.2). D'ouest en Est et par estuaire, ces stations sont : MR (1, a), MN1 et 2 (2-3, b), S (4, c), K1 et 2 (5-6, d), C2 et 3 (7-8, e), MH1, 2 et 3 (9-11, g-h), O (12, f).

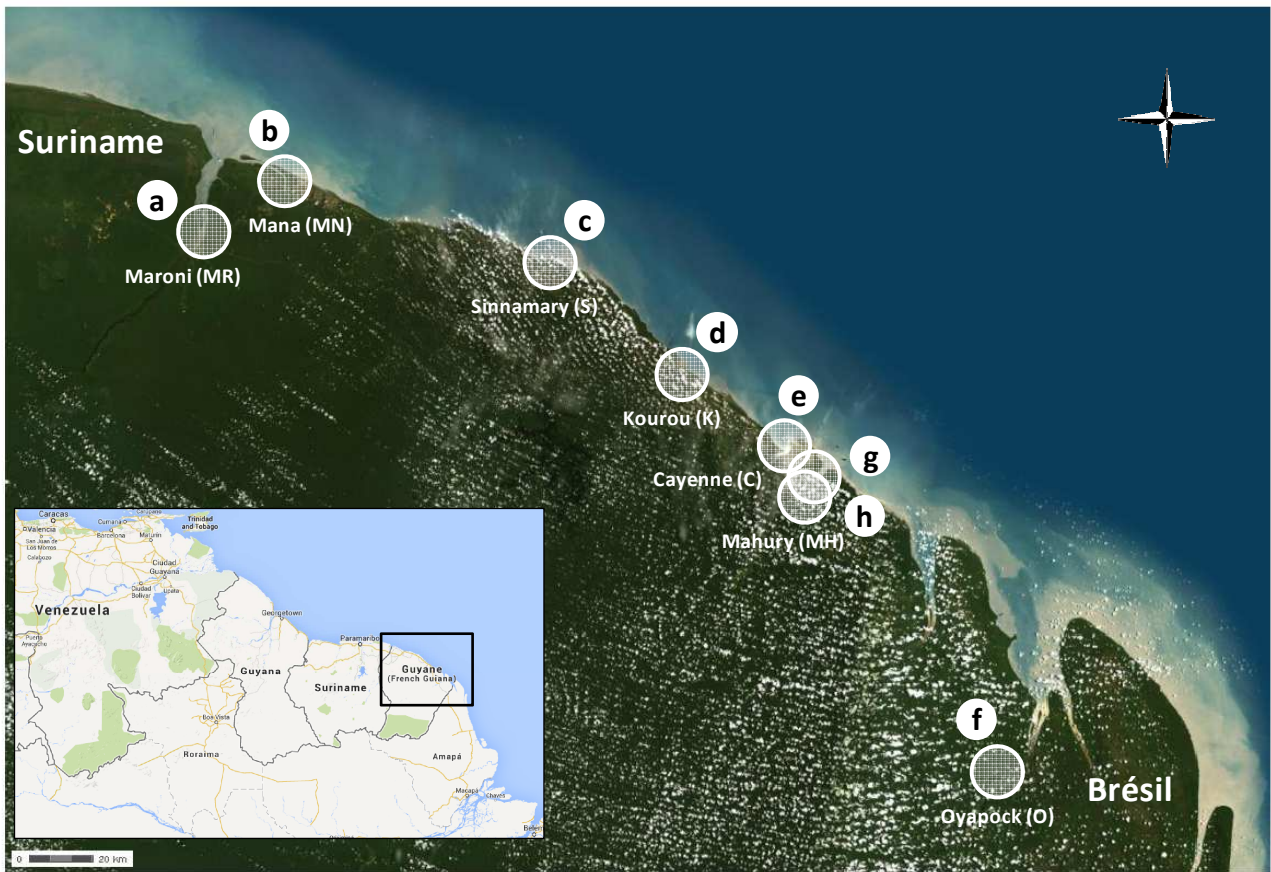


Figure 3.1. Localisation de la zone d'étude et des sept estuaires considérés (source : www.geoportail.gouv.fr ; www.google.fr)

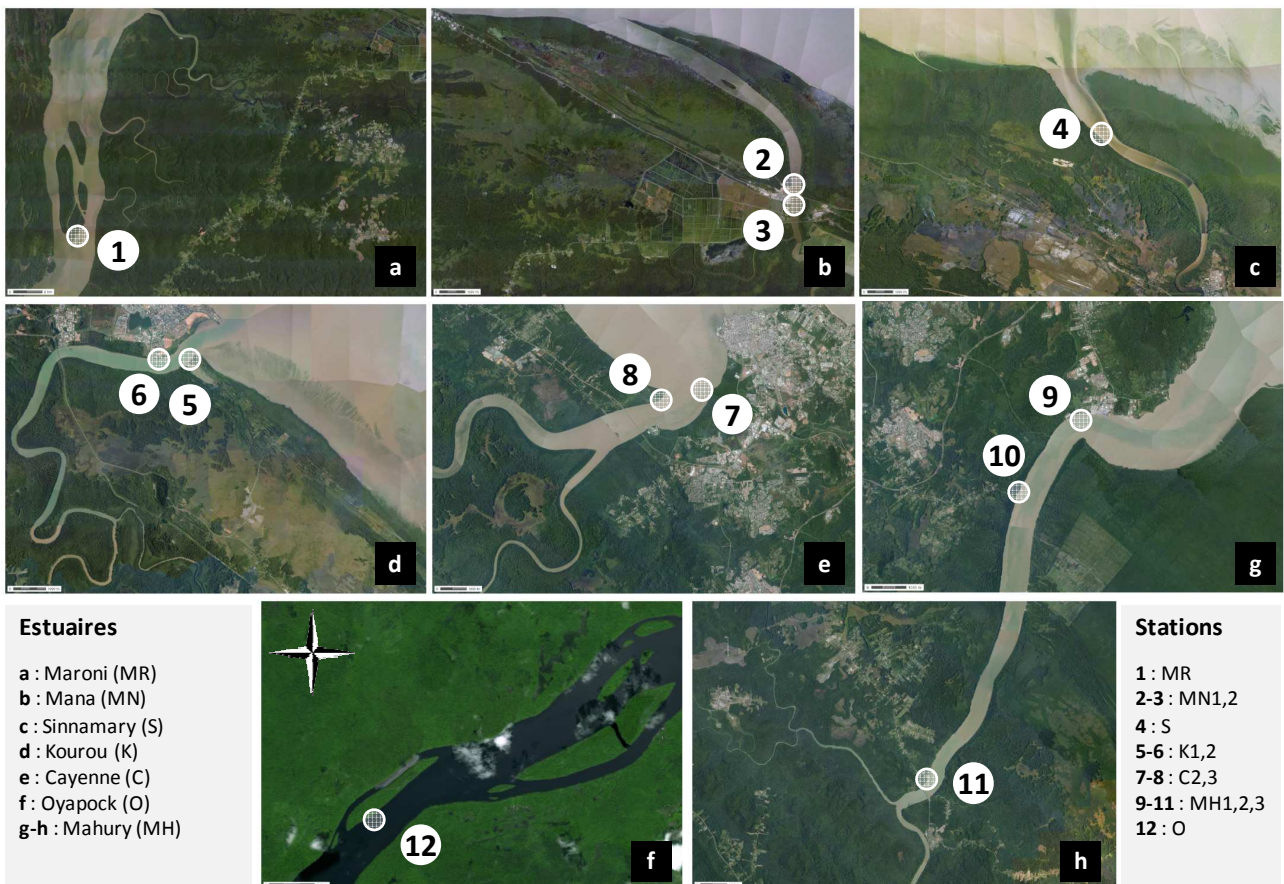


Figure 3.2. Vues aériennes des sept estuaires et localisation des douze stations de prélèvement (source : www.geoportail.gouv.fr)

3.2.2. Échantillonnage des sédiments

Les sédiments des douze vasières ont été échantillonnés durant quatre campagnes de prélèvements effectuées en 2009 et 2010 au cours des deux saisons hydro-climatiques contrastées qui caractérisent le climat en contexte équatorial : saison des pluies (H) et sèche (S). Un total de 38 échantillons a ainsi été recueilli (Tab. 3.2).

Chaque échantillon est constitué de cinq sous-échantillons collectés de manière aléatoire sur une parcelle de 100 m² et regroupés pour constituer un échantillon composite. Chaque sous-échantillon correspond au prélèvement d'1 m² de sédiment sur une profondeur de 0,5 cm. Après homogénéisation, les échantillons composites ont été stockés à 25 °C à l'obscurité sauf pour les mesures d'activités enzymatiques (4 °C) et pour les dosages des sulfures acido-volatils et d'hydrocarbures aromatiques polycycliques (-20 °C). Du fait de la texture des sédiments, caractérisée par une granulométrie fine et une teneur en eau élevée, les prises d'essai de quasiment toutes les analyses ont correspondu à un volume de sédiment frais prélevé à l'aide d'une seringue tronquée immédiatement après homogénéisation de l'échantillon.

Tableau 3.2. Inventaire des échantillons de sédiment prélevés

Site	Station	Numéro	2009		2010		<i>n</i>
			H	S	H	S	
MARONI	MR	1			x	x	2
MANA	MN1	2	x	x	x	x	4
	MN2	3	x	x	x	x	4
SINNAMARY	S	4			x	x	2
KOUROU	K1	5	x	x	x	x	4
	K2	6	x	x	x	x	4
CAYENNE	C2	7	x	x			2
	C3	8	x	x	x	x	4
MAHURY	MH1	9	x	x	x	x	4
	MH2	10	x	x	x	x	4
	MH3	11			x	x	2
OYAPOCK	O	12			x	x	2
<i>n</i>			8	8	11	11	38

3.2.3. Diversités métaboliques potentielles des communautés microbiennes aérobies (CLPPs)

À 48 (t_{48h}) et 96 h (t_{96h}), les nombres de substrats métabolisés (richesse métabolique, *S*) ont été déterminés en utilisant un seuil de positivité fixé pour une absorbance supérieure à 0,1 après déduction de l'absorbance du puits au temps t_0 . Les indices de diversité de Shannon (H') et d'équitabilité de Pielou (J') ont également été

calculés à ces deux temps. Enfin, à t_{96h} , l'absorbance de chaque puits a été utilisée pour une analyse en composantes principales des *CLPPs* aérobies des sédiments.

3.2.4. Analyses statistiques

Au préalable, et si nécessaire après transformation, les hypothèses de normalité des données (test de Shapiro-Wilk) et d'homogénéité des variances (homoscédasticité) (test de Bartlett) ont été vérifiées.

Des analyses de variance (ANOVA), avec une sélection descendante des variables explicatives, ont été effectuées pour tester les effets des facteurs station, saison, année (ANOVA à 3 facteurs) et leurs interactions sur chacune des activités microbiennes à un niveau de significativité de $P < 0,05$.

Afin d'évaluer les degrés de relation entre deux variables quantitatives, les tests de corrélation de Pearson et de Spearman ont été effectués à un niveau de significativité de $P < 0,05$.

Des analyses en composantes principales (ACP) ont été effectuées pour comparer les différents sédiments vis-à-vis de leurs propriétés physico-chimiques, leurs teneurs en ETM, leurs peuplements diatomiques et leurs activités microbiennes. Pour le calcul des matrices de similarité, le coefficient de corrélation de Pearson ou la covariance a été utilisé. Des analyses multivariées de variance par permutation (PERMANOVA) (Pesarin, 2001) ont été effectuées pour tester les effets des facteurs station, saison, année (PERMANOVA à 3 facteurs) et leurs interactions sur les caractéristiques environnementales (physico-chimie, ETM, diatomées) et microbiennes (activités, *CLPPs*) des sédiments. Après standardisation des données, les PERMANOVA ont été réalisées sur des matrices de distances euclidiennes avec un test de permutation (999) de Monte Carlo à un niveau de significativité de $P < 0,05$.

Toutes les analyses ci-dessus ont été conduites sous le logiciel XLSTAT version 2009.3.02 (AddinsoftTM, France) sauf les PERMANOVA conduites sous le logiciel PRIMER-E version 6.1.12 (Primer-E Ltd, UK) avec le package PERMANOVA+ version 1.0.2 (Anderson et al., 2008).

Les types de relations entre les activités enzymatiques (transformation log) et les caractéristiques environnementales des sédiments ont été étudiés au travers d'une analyse des correspondances redressées (DCA) par segments. Cette analyse a permis de montrer que les longueurs des gradients étaient inférieures à 4 (Lepš et Šmilauer, 2003). Ainsi, des réponses linéaires étaient attendues le long de ces gradients. L'analyse canonique de redondance (RDA) a été choisie comme méthode d'ordination contrainte pour étudier ces relations. Au préalable, les variables d'activités enzymatiques ont été standardisées et une sélection

ascendante pas à pas des variables explicatives des trois compartiments physico-chimie, ETM et HAP a été effectuée avec un test de permutation (999) de Monte Carlo. Ainsi, les variables fortement colinéaires (variance inflation factor > 20, VIF) ou dont les effets conditionnels n'étaient pas significatifs ont été retirées du modèle. Une RDA a été effectuée puis une décomposition de la variance a été réalisée afin de déterminer la contribution relative de chaque compartiment de variables explicatives à la variance totale des activités enzymatiques. Ainsi, des RDA partielles (pRDA) ont été effectuées avec, alternativement, un compartiment en tant que variables explicatives contraignantes et les deux autres en tant que covariables. Le degré de significativité des RDA a été évalué par un test de permutation (999) de Monte Carlo à un seuil de $P < 0,05$. Ces analyses ont été conduites sous le logiciel R version 2.13.2 (R Development Core Team, 2013) avec les packages ade4 version 1.4-17 (Dray et Dufour, 2007) et vegan version 2.0-2 (Oksanen et al., 2011) et le logiciel Canoco version 5.03 (ter Braak et Šmilauer, 2012).

Enfin, pour chaque activité enzymatique, des régressions linéaires multiples (RLM) ont été effectuées. Comme pour la RDA, des sélections ascendantes pas à pas des variables explicatives des trois compartiments ont été effectuées avec un test de permutation (999) de Monte Carlo. Ces analyses ont été conduites sous les logiciels XLSTAT version 2009.3.02 (Addinsoft™, France) et Canoco version 5.03 (ter Braak et Šmilauer, 2012).

3.3. Résultats

3.3.1. Caractéristiques environnementales des sédiments

3.3.1.1. Physico-chimie

Les masses volumiques (ρ) des sédiments frais sont comprises entre 2,16 et 3,14 g MS.cm⁻³ VF avec, globalement, des valeurs plus élevées en 2010 qu'en 2009 (Tab. 3.3a et b). En 2009, les plus faibles densités sont observées pour les sédiments des estuaires de la rivière de Cayenne et du Mahury au cours de la saison sèche (de l'ordre de 2,3 g MS.cm⁻³ VF) (Tab. 3.3a). En 2010, d'une manière générale, les densités sont similaires pour les deux saisons ; les valeurs les plus faibles étant observées pour les sédiments des estuaires du Maroni et de l'Oyapock (Tab. 3.3b).

Les pH H₂O des sédiments présentent une gamme importante de variations (comprises entre 5,3 et 8,0) même s'ils sont majoritairement alcalins ou proches de la neutralité (Tab. 3.3a et b). L'amplitude de variations de la salinité des eaux interstitielles est très importante ; s'inscrivant dans une gamme allant d'une

eau purement continentale (salinité nulle) à des eaux océaniques faiblement concentrées par évaporation (salinité de 37) (Tab. 3.3a et b). Si la majorité des sédiments sont méso- voire ultrahalins, les eaux interstitielles des sédiments des estuaires de la rivière de Mana en 2009 et 2010 et du Sinnamary en 2010 sont oligohalines (0-6) et exclusivement d'origine continentale pour les sédiments du Maroni et de l'Oyapock en 2010. Dans l'ensemble (à l'exception des sédiments des estuaires du Maroni et de la rivière de Mana prélevés en 2010), les pH H₂O et les salinités sont plus élevés au cours de la saison sèche, reflétant ainsi la réduction des apports d'eau douce à l'estuaire 1) par les fleuves alors en période d'étiage et 2) par les précipitations directes qui contribuent aussi à une intensification de l'évaporation lors des phases d'exondation des vases intertidales à marée basse.

Pour la plupart des sédiments prélevés en 2009, les teneurs en N_{total} et en COT varient, respectivement, entre 1,1 et 1,7 g.kg⁻¹ MS et entre 8,3 et 14,8 g.kg⁻¹ MS (Tab. 3.3a). Néanmoins, certaines valeurs extrêmes en N_{total} (0,5 vs 2,2 g.kg⁻¹ MS) et en COT (4,9 vs 23,0 g.kg⁻¹ MS) ont été relevées pour les stations des estuaires de la rivière de Mana et du Kourou en saison des pluies. En 2010, les teneurs en N_{total} et en COT varient, respectivement, entre 0,9 et 1,9 g.kg⁻¹ MS et entre 7,8 et 24,1 g.kg⁻¹ MS (Tab. 3.3b). Les stations K1 en saison sèche et MH1 aux deux saisons présentent des valeurs particulièrement faibles en N_{total} (0,7-0,9 g.kg⁻¹ MS) et en COT (6,2-6,9 g.kg⁻¹ MS). À l'opposé, les sédiments du Maroni présentent des teneurs très élevées aux deux saisons (N_{total} : 2,3 et 3,2 g.kg⁻¹ MS ; COT : 40,6 et 53,8 g.kg⁻¹ MS). Enfin, les fractions minérales réduites de l'azote (N-NH₄⁺) varient en 2009 entre 38 et 305 mg.kg⁻¹ MS et en 2010 entre 31 et 129 mg.kg⁻¹ MS (Tab. 3.3a et b).

Durant les quatre campagnes de prélèvements, les teneurs en S_{total} varient le plus souvent entre 800 et 1 600 mg.kg⁻¹ MS (Tab. 3.3a et b). Cependant des pics de S_{total}, compris entre 2 000 et 8 900 mg.kg⁻¹ MS, ont été observés pour les stations MN1, K2 et MH2 en saison des pluies. À l'inverse, les teneurs les plus faibles ont été mesurées au sein des vasières intra-estuariennes de l'Oyapock au cours des deux saisons hydro-climatiques : 300 et 400 mg.kg⁻¹ MS (Tab. 3.3b). Les teneurs en S²⁻ acido-volatils sont, dans l'ensemble, faibles (Tab. 3.3a et b) à l'exception des stations K2 et C3 (respectivement 98 et 202 mg.kg⁻¹ MS au cours de la saison des pluies de 2010). Elles varient entre 5 et 46 mg.kg⁻¹ MS et entre 1 et 27 mg.kg⁻¹ MS, respectivement, en 2009 et 2010. Enfin, les teneurs en S²⁻ sont, dans l'ensemble, plus élevées au cours de la saison des pluies.

En fonction des saisons, on observe des différences entre les teneurs en N_{total} , COT et S_{total} (Tab. 3.3a et b). En effet, au cours de la saison des pluies, les teneurs en COT et S_{total} sont plus élevées qu'en saison sèche. En revanche au cours de la saison des pluies de 2009, les teneurs en N_{total} sont plus faibles.

Les rapports stœchiométriques C/N des sédiments sont généralement faibles (voisins de 10) (Tab. 3.3a et b) et caractérisent une MO détritique essentiellement d'origine marine et enrichie en matériel protéique. En effet, cette MO résulte de la sédimentation et du piégeage du plancton pélagique et de la présence de biofilms à l'interface eau-sédiment des vasières. Ils varient entre 7,0 et 16,0 (moyenne de 9,5) et entre 7,1 et 20,6 (moyenne de 9,4) respectivement en 2009 et 2010. Globalement, ces rapports sont plus élevés au cours de la saison des pluies ; traduisant l'apport par les fleuves de MO d'origine continentale et enrichie en hydrates de carbones. Les rapports stœchiométriques C/S varient entre 6,6 et 43,8 (moyenne de 23,3) en 2009 (Tab. 3.3a). À l'exception du Maroni et de l'Oyapock, ces rapports varient en 2010 entre 12,8 et 62,4 (moyenne de 31,9) avec globalement des valeurs plus élevées au cours de la saison sèche (Tab. 3.3b). Pour les sédiments prélevés dans les deux plus importants fleuves de Guyane, le Maroni et l'Oyapock, malgré une localisation des stations au sein des slikkes très en aval de leurs estuaires, les rapports C/S supérieurs à 110 attestent de la faible intrusion des eaux marines (constituant la principale source de soufre sous la forme de SO_4^{2-} au système estuarien) et cela tant en saison de crue (saison des pluies) qu'en saison d'étiage (saison sèche).

Tableau 3.3a. Propriétés physico-chimiques des sédiments prélevés en 2009

Site	Station	Numéro	Saison	ρ g MS.cm ⁻³ VF	pH H ₂ O	Salinité	N_{total} g.kg ⁻¹ MS	COT g.kg ⁻¹ MS	S_{total} mg.kg ⁻¹ MS	C/N Molaire	C/S	NH_4^+ mg.kg ⁻¹ MS	S^{2-} MS
MANA	MN1	2	H	2,73	6,7	0	1,6	21,9	8900	16,0	6,6	65	16
			S	2,66	7,2	4	1,6	11,7	800	8,5	39,0	100	26
	MN2	3	H	2,84	6,9	0	2,2	23,0	1500	12,2	40,9	102	46
			S	2,97	7,5	2	1,6	11,5	700	8,4	43,8	108	5
KOUROU	K1	5	H	2,78	7,1	14	0,5	4,9	700	11,4	18,7	40	21
			S	3,03	7,6	32	1,1	8,3	1000	8,8	22,1	38	15
	K2	6	H	2,55	7,2	12	1,5	12,4	2400	9,6	13,8	105	38
			S	2,86	7,5	31	1,4	11,3	1300	9,4	23,2	75	25
CAYENNE	C2	7	H	2,64	7,4	12	1,3	9,7	1000	8,7	25,9	133	24
			S	2,16	7,8	36	1,6	9,6	1500	7,0	17,1	201	23
	C3	8	H	2,60	7,6	24	1,4	10,9	1600	9,1	18,2	226	20
			S	2,32	7,7	33	1,6	9,8	1400	7,1	18,7	201	19
MAHURY	MH1	9	H	2,89	7,6	19	1,4	11,1	1600	9,3	18,5	159	20
			S	2,30	7,6	29	1,7	14,8	1500	10,2	26,3	305	23
	MH2	10	H	2,61	7,1	12	1,5	12,2	2000	9,5	16,3	286	45
			S	2,26	7,4	27	1,7	10,9	1200	7,5	24,2	163	30

Tableau 3.3b. Propriétés physico-chimiques des sédiments prélevés en 2010

Site	Station	Numéro	Saison	ρ g MS.cm ⁻³ VF	pH H ₂ O	Salinité	N _{total} g.kg ⁻¹ MS	COT MS	S _{total} mg.kg ⁻¹ MS	C/N Molaire	C/S	NH ₄ ⁺ mg.kg ⁻¹ MS	S ²⁻
MARONI	MR	1	H	2,52	6,5	0	3,2	53,8	1200	19,6	119,9	88	1
			S	2,42	5,7	0	2,3	40,6	800	20,6	135,8	58	4
MANA	MN1	2	H	2,59	6,8	1	1,1	11,5	2400	12,2	12,8	31	3
			S	2,75	6,9	1	1,9	19,5	1200	12,0	43,5	129	9
	MN2	3	H	2,69	7,4	0	1,6	18,0	1000	13,1	48,2	103	10
			S	2,59	7,0	1	1,8	11,0	1500	7,1	19,6	124	8
SINNAMARY	S	4	H	2,96	6,9	3	1,6	17,2	1200	12,5	38,3	82	1
			S	2,70	7,0	6	1,6	13,7	800	10,0	45,8	102	9
KOUROU	K1	5	H	3,14	7,6	21	1,0	8,9	1000	10,4	23,8	36	9
			S	2,67	7,7	30	0,9	6,2	700	8,0	23,7	41	27
	K2	6	H	2,84	7,3	16	1,4	13,5	1100	11,3	32,8	66	98
			S	2,66	7,9	37	1,4	11,3	800	9,4	37,8	58	10
CAYENNE	C3	8	H	2,57	7,6	21	1,0	7,8	1000	9,1	20,9	42	202
			S	2,85	7,9	31	1,2	11,1	1200	10,8	24,7	53	6
MAHURY	MH1	9	H	2,69	7,5	10	0,7	6,7	900	11,2	19,9	37	18
			S	2,71	8,0	22	0,7	6,9	900	11,5	20,5	24	18
	MH2	10	H	2,88	7,0	9	1,9	24,1	4100	14,8	15,7	84	10
			S	2,88	7,8	21	1,6	12,7	900	9,3	37,7	45	5
	MH3	11	H	2,75	6,6	4	1,8	22,3	1300	14,5	45,9	78	17
			S	2,60	7,5	12	1,8	14,0	600	9,1	62,4	75	9
OYAPOCK	O	12	H	2,30	5,3	0	1,4	22,6	400	18,8	151,1	33	3
			S	2,77	6,6	0	1,4	12,8	300	10,7	114,1	74	20

L'ACP des caractéristiques physico-chimiques des sédiments met en évidence deux patrons de structuration (Fig. 3.3a). Une première différenciation s'opère en fonction de l'axe 1 représentant 36,8 % de la variance totale. Il oppose la matière organique des sédiments (MOS), représentée par ses teneurs en N et C, au pH H₂O et à la salinité des eaux interstitielles. Le COT correspond à la variable la plus contributive à cet axe (28,0 %) et également la plus fortement anti-corrélée au pH H₂O ($r = -0,662$; $P < 0,001$) et à la salinité ($r = -0,508$; $P < 0,01$). On observe globalement de fortes corrélations entre le N_{total} et le COT ($r = 0,846$; $P < 0,001$) et entre la salinité et le pH H₂O ($r = 0,732$; $P < 0,001$). Ainsi, l'axe 1 correspond à une opposition des sédiments des vasières en fonction de l'importance relative des influences océaniques. Des influences faibles du milieu marin se traduisent par des eaux interstitielles oligohalines et des sédiments plus acides dont les teneurs en MO sont relativement plus élevées. À l'inverse, des influences marines plus fortes conduisent à des salinités élevées avec des sédiments à pH H₂O plus alcalins présentant de plus faibles teneurs en MO. L'axe 2 (20,6 % de la variance totale) oppose les teneurs en N minéral réduit (44,4 % de contribution à l'axe) à la densité des sédiments. Il discrimine les échantillons selon la texture des sédiments qui conduit à des gradients de confinement des eaux interstitielles et de leurs solutés. Des densités faibles,

caractérisant des sédiments à granulométrie essentiellement argileuse, conduisent à des conditions plus anoxiques où les produits de minéralisation de $N_{\text{organique}}$ (NO) sont majoritairement réduits et protégés car piégés par adsorption sur les argiles. À l'inverse, les sédiments à densité plus élevée, dont la fraction sableuse est plus importante, sont plus percolants et moins anoxiques avec des teneurs plus faibles en NH_4^+ qui ne constitue qu'une étape intermédiaire dans le processus de transformation du N minéral issu de la minéralisation de la MO azotée détritique. Cette structuration des sédiments intertidaux estuariens selon ces deux axes indique que la texture des sédiments est indépendante de leur situation au sein du continuum amont-aval. Ainsi, les sédiments les plus marins ne sont pas systématiquement ceux à matrice texturale plus sableuse et, inversement, les sédiments plus argileux ne sont pas les plus intra-estuariens.

En ce qui concerne la variabilité spatio-temporelle des caractéristiques physico-chimiques des sédiments, l'analyse multivariée de variance (PERMANOVA) a seulement mis en évidence un effet de la localisation des stations ($F = 2,6$; $P < 0,05$) (Tab. 3.4). Les degrés d'influence des apports marins ne présentent donc pas de caractères saisonniers significatifs. En effet, ils sont avant tout déterminés par l'importance des débits des fleuves et la géomorphologie de leurs estuaires. Ainsi, on retrouve la station de l'estuaire du Maroni, en permanence sous influence continentale, opposée aux stations des estuaires de la rivière de Cayenne (C3) et du Kourou (K1) (Fig. 3.3b) ; deux petits fleuves aux estuaires larges, sous influence marine et dont l'importance varie en fonction de la localisation des bancs de vase amazoniens en transit le long de la côte de Guyane.

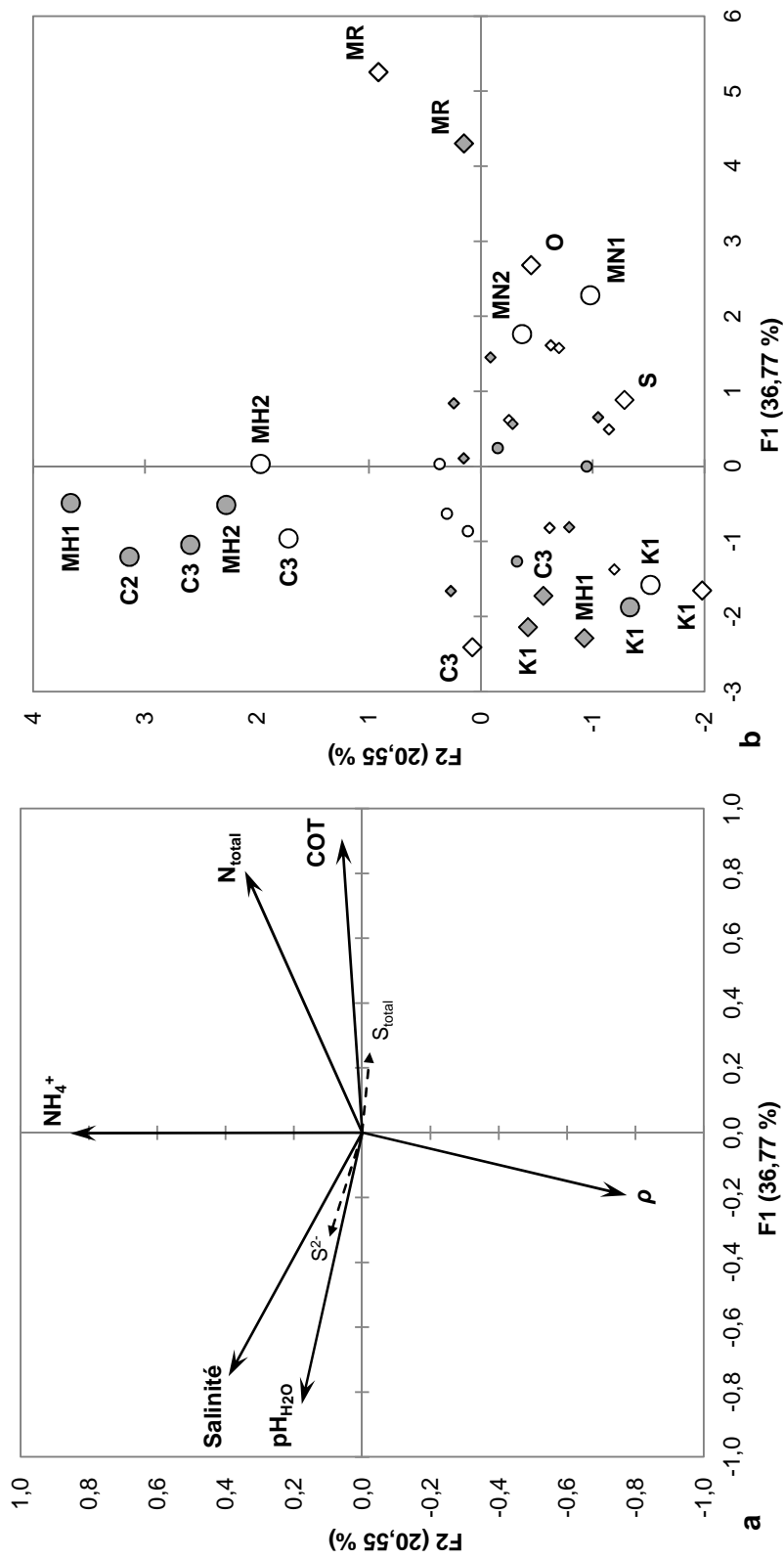


Figure 3.3. ACP (Pearson) des caractéristiques physico-chimiques des sédiments comptant pour 57,3 % de la variance totale. **a** Carte factorielle des variables ; les flèches en pointillés représentent les variables qui contribuent le moins aux axes. **b** Carte factorielle des stations ($n = 38$) ; les petits symboles représentent les stations contribuant faiblement aux axes ; cercle : 2009 ; losange : 2010 ; symbole blanc : saison des pluies ; symbole gris : saison sèche

Tableau 3.4. Résultats des PERMANOVA à 3 facteurs (station, saison, année) sur les caractéristiques environnementales et microbiennes des sédiments prélevés en 2009 et 2010

Caractéristiques	Source	SS ^{III}	df	MS	F	
Physico-chimie n = 38	Station	146,8	11	13,3	2,6	*
	Saison	13,2	1	13,2	2,6	ns
	Année	12,9	1	12,9	2,5	ns
	Station*Saison	43,2	11	3,9	0,8	ns
	Station*Année	34,5	6	5,8	1,1	ns
	Saison*Année	2,2	1	2,2	0,4	ns
	Résidus	30,9	6	5,1		
ETM n = 37	Station	24,3	11	2,2	0,9	ns
	Saison	55,4	1	55,4	22,2	**
	Année	13,4	1	13,4	5,4	*
	Station*Saison	28,5	11	2,6	1,0	ns
	Station*Année	18,7	6	3,1	1,2	ns
	Saison*Année	11,4	1	11,4	4,6	*
	Résidus	12,5	5	2,5		
Diatomées n = 38	Station	268,7	11	24,4	1,6	*
	Saison	34,2	1	34,2	2,2	ns
	Année	63,3	1	63,3	4,1	*
	Station*Saison	150,2	11	13,7	0,9	ns
	Station*Année	83,0	6	13,8	0,9	ns
	Saison*Année	23,2	1	23,2	1,5	ns
	Résidus	92,6	6	15,4		
Activités microbiennes n = 37	Station	84,2	11	7,7	3,9	**
	Saison	10,0	1	10,0	5,0	*
	Année	6,6	1	6,6	3,4	*
	Station*Saison	35,8	11	3,3	1,6	ns
	Station*Année	14,7	6	2,5	1,2	ns
	Saison*Année	7,6	1	7,6	3,9	*
	Résidus	9,9	5	2,0		
CLPPs n = 21	Station	263,9	10	26,4	1,1	ns
	Saison	24,8	1	24,8	1,1	ns
	Résidus	207,8	9	23,1		

SS^{III} : somme des carrés des erreurs de type III ; df : degré de liberté ; MS : moyenne des carrés des erreurs ; F : pseudo-F ; *, ** : significatif à P < 0,05, P < 0,01 ; ns : non significatif

3.3.1.2. Contaminants

3.3.1.2.1. ETM

Les teneurs des cinq ETM mesurés dans les sédiments de surface des divers estuaires de Guyane, échantillonnés en 2009 et 2010, sont présentées dans les tableaux 3.5a et b.

Tableau 3.5a. Teneurs en ETM des sédiments prélevés en 2009

Site	Station	Numéro	Saison	Cd	Cu	Hg	Ni	Pb
				mg.kg ⁻¹ MS				
MANA	MN1	2	H	12,1	17,4	0,77	25,8	84,7
			S	1,2	41,4	0,00	41,2	17,3
	MN2	3	H	4,9	24,4	1,02	36,5	46,5
			S	0,0	40,1	0,00	39,7	17,9
KOUROU	K1	5	H	3,5	14,5	0,40	13,8	27,9
			S	1,0	37,2	0,00	42,0	15,3
	K2	6	H	5,1	22,9	0,88	30,1	43,9
			S	1,1	48,0	0,00	28,4	14,3
CAYENNE	C2	7	H	5,5	22,4	0,90	38,6	46,6
			S	0,0	59,5	0,00	30,5	16,8
	C3	8	H	4,7	21,8	0,00	47,3	40,8
			S	0,0	36,3	0,00	34,6	16,4
MAHURY	MH1	9	H	7,8	22,7	0,00	42,7	48,1
			S	1,7	84,0	0,00	52,3	20,5
	MH2	10	H	4,6	23,9	0,00	31,7	46,5
			S	0,0	33,1	0,00	32,9	14,7

Tableau 3.5b. Teneurs en ETM des sédiments prélevés en 2010

Site	Station	Numéro	Saison	Cd	Cu	Hg	Ni	Pb
				mg.kg ⁻¹ MS				
MARONI	MR	1	H	2,2	89,9	0,04	36,8	32,7
			S	1,0	103,7	0,00	31,2	19,5
MANA	MN1	2	H	2,9	106,1	0,00	39,7	45,6
			S	0,0	108,1	0,00	27,4	13,7
	MN2	3	H	2,5	32,4	0,00	33,1	38,0
			S	0,0	39,6	0,00	26,3	17,4
SINNAMARY	S	4	H	2,6	32,0	0,00	33,4	37,2
			S	1,4	154,2	0,00	22,9	17,4
KOUROU	K1	5	H	1,9	31,6	0,00	38,4	27,9
			S	0,0	169,9	0,86	40,7	25,7
	K2	6	H	2,5	80,6	0,00	50,5	38,0
			S	0,0	38,4	0,00	23,9	15,7
CAYENNE	C3	8	H	2,2	27,9	0,00	35,2	34,7
			S	1,3	100,8	0,00	26,0	28,0
MAHURY	MH1	9	H	1,6	109,9	0,00	31,8	26,3
			S	0,0	132,3	0,00	40,7	17,3
	MH2	10	H	2,5	46,2	0,04	31,8	46,9
			S	0,9	37,6	0,00	23,2	14,3
	MH3	11	H	2,2	50,2	0,00	34,7	30,1
			S	0,0	69,5	0,00	23,3	17,0
OYAPOCK	O	12	H	2,1	24,3	0,00	33,5	37,1
			S	0,0	71,4	0,00	17,6	18,9

L'analyse multivariée de variance (PERMANOVA) des ETM montrent une forte structuration temporelle de leurs teneurs dans les sédiments estuariens se traduisant à la fois par des effets significatifs saisonnier ($F = 22,2$; $P < 0,01$), inter-annuel ($F = 5,4$; $P < 0,05$) et d'interaction Saison*Année ($F = 4,6$; $P < 0,05$) (Tab. 3.4). Les variables Cd et Pb se projettent du côté positif de l'axe 1 (48,2 % de la variance totale) et sont significativement et fortement corrélées entre elles ($r = 0,861$; $P < 0,001$) (Fig. 3.4a). Ces variables sont principalement à l'origine de l'ordination temporelle des sédiments selon l'axe 1 avec des projections des stations lors de la saison des pluies (moyenne $1,28 \pm 1,27$) nettement discriminées de celles de la saison sèche (moyenne $-1,21 \pm 0,50$) (Fig. 3.4b). Le Ni et le Cu se projettent du côté positif de l'axe 2 (20,7 % de la variance totale). Les teneurs en Ni (61,0 % de contribution à l'axe) sont comparables pour les deux années et les deux saisons (environ $35 \text{ mg.kg}^{-1} \text{ MS}$). À l'opposé, les teneurs en Cu (38,2 % de contribution à l'axe) présentent des valeurs moyennes nettement plus importantes en 2010 (moyenne de $76 \text{ mg.kg}^{-1} \text{ MS}$) qu'en 2009 (moyenne de $33 \text{ mg.kg}^{-1} \text{ MS}$) avec des coefficients de variations (CV) similaires (respectivement, 0,6 et 0,5). Les teneurs en Cd et Hg sont en moyenne plus importantes en 2009 qu'en 2010 (respectivement facteurs 2,5 et 5,8) (Tab. 3.5a et b). En ce qui concerne le Hg, cette différence inter-annuelle est essentiellement due à des teneurs moyennes plus importantes lors de la saison des pluies de 2009 (moyenne de $0,5 \text{ mg.kg}^{-1} \text{ MS}$).

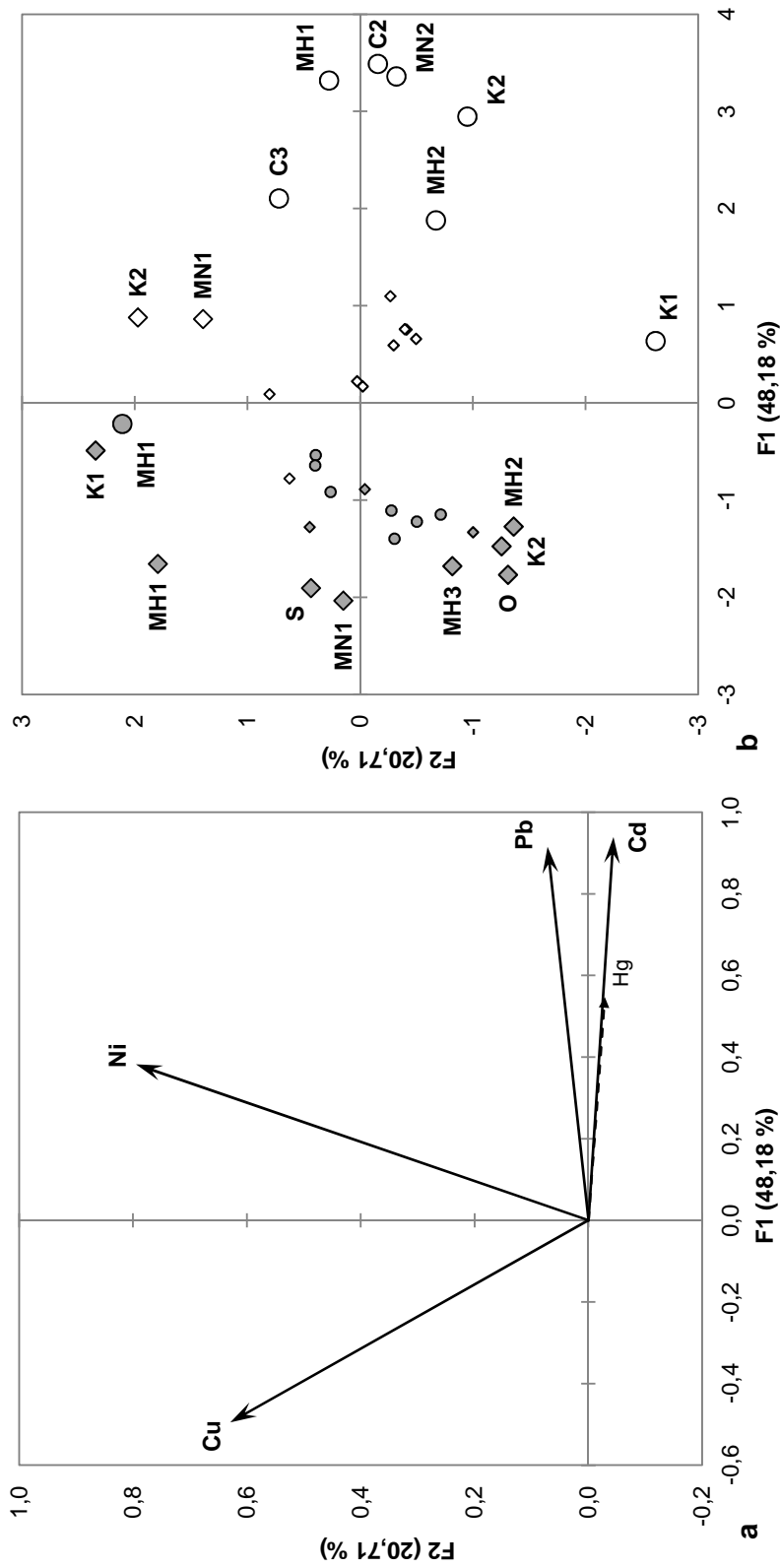


Figure 3.4. ACP (Pearson) des sédiments comptant pour 68,9 % de la variance totale. **a** Carte factorielle des variables ; la flèche en pointillés représente la variable qui contribue le moins aux axes. **b** Carte factorielle des stations ($n = 37$) ; les petits symboles représentent les stations contribuant faiblement aux axes ; losange : 2009 ; losange : 2010 ; cercle : 2010 ; symbole blanc : saison des pluies ; symbole gris : saison sèche

3.3.1.2.2. HAP

Les teneurs détaillées relatives au dosage des 15 HAP des sédiments prélevés en 2009 et 2010 sont présentées en annexe A tableau An.1.

Dans l'ensemble, la contamination des sédiments par les 15 HAP (HAP_{totaux}) est faible. Seules quatre stations présentent des teneurs supérieures à $280 \mu\text{g.kg}^{-1}$ MS et correspondent à des sédiments prélevés lors de la saison des pluies de 2010 (Fig. 3.5a). Les valeurs de la médiane et de l'écart interquartile sont respectivement de 76 et $94 \mu\text{g.kg}^{-1}$ MS avec une moyenne et un écart-type respectivement de 128 et $164 \mu\text{g.kg}^{-1}$ MS.

Il est possible d'identifier l'origine de ces contaminations anthropiques sur la base de rapports calculés entre certains de ces hydrocarbures. Les valeurs des rapports Phénanthrène/Anthracène (Ph/An) > 10 et Fluorène/Pyrène (Fl/Py) < 1 traduisent une origine pétrogénique résultant de rejets de combustibles fossiles dans l'environnement. À l'opposé, des rapports $Ph/An < 10$ et $Fl/Py > 1$ sont indicateurs d'une origine pyrogénique résultant de pyrolyses incomplètes de MO et de pyrosynthèses de sous-produits de combustion (Fig. 3.5b). En fonction de ces rapports, deux sédiments prélevés au cours de la saison des pluies de 2010 (stations K1 et MN2) sont contaminés par des HAP d'origine pétrogénique et 19 d'origine pyrogénique. Les 14 autres, regroupant majoritairement des sédiments prélevés au cours de la saison des pluies de 2010, présentent des teneurs en HAP d'origine mixte ($Ph/An < 10$ et $Fl/Py < 1$).

Pour les sédiments présentant des contaminations en HAP d'origine pyrogénique, trois rapports spécifiques permettent de préciser l'origine des combustibles et sont présentés figure 3.5c-e. Dans l'ensemble et en fonction de ces rapports, les HAP pyrogéniques résulteraient, essentiellement, de pollutions atmosphériques liées à des émissions produites par les véhicules à moteur avec, notamment, des signatures indicatrices de résidus de combustion d'essence et de diesel.

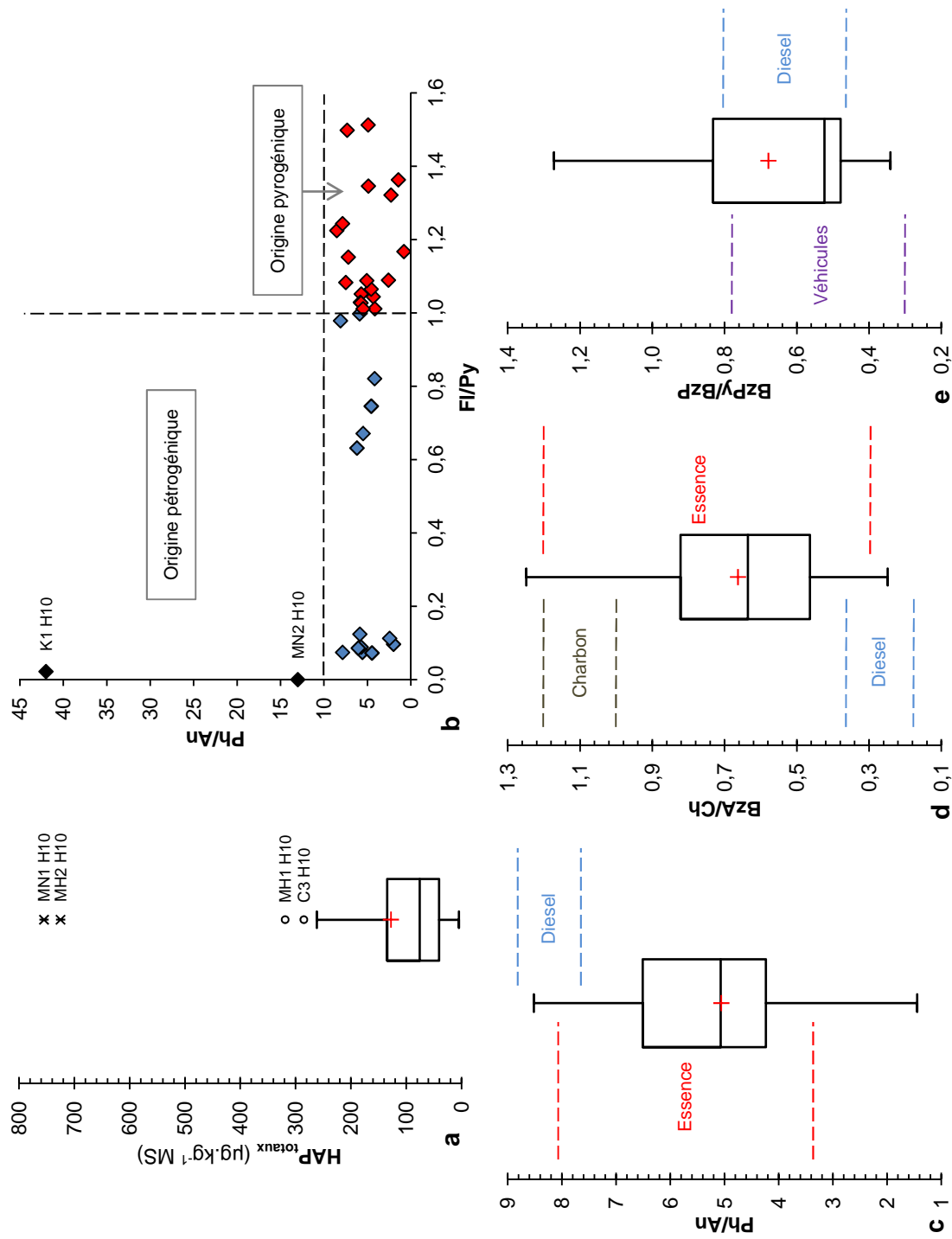


Figure 3.5. Représentations **a** des teneurs en HAP_{total} ($n = 38$), **b** des rapports Ph/An et FI/Py ($n = 35$) et **c-e** des rapports Ph/An ($n = 19$), BzA/Ch ($n = 19$) et BzPy/BzP ($n = 10$) des sédiments d'origine pyrogénique ; losange noir : origine pétrogénique ($n = 2$) ; losange rouge : origine pyrogénique ($n = 19$) ; losange bleu : origine mixte ($n = 14$)

3.3.1.3. Peuplements diatomiques

L'étude des communautés de diatomées micro-phytobenthiques de l'ensemble des prélèvements a permis d'identifier 50 espèces (Annexe B Tab. An.2) correspondant toutes à des formes estuariennes ou proches côtières à affinité marine. Elles correspondent à des espèces pélagiques ou benthiques et, pour les diatomées non centriques, à des espèces tychopélagiques dont certaines sont épipéliques et ainsi parfaitement adaptées à la colonisation des vases très instables de la côte de Guyane soumise à des forçages hydro-sédimentaires importants. La richesse spécifique (S) des divers sédiments estuariens varie en 2009 de 12 à 18 et en 2010 de 18 à 29 (Tab. 3.6). Les indices de diversité (H') et d'équitabilité (J') associés sont compris, respectivement, entre 1,93 et 3,25 et entre 0,47 et 0,78 en 2009. Une gamme de variations similaires est observée en 2010 ($1,76 < H' < 3,32$; $0,41 < J' < 0,74$). Pour chaque station, on observe entre 2009 et 2010 une augmentation du nombre d'espèces associée à un accroissement de H' . En revanche, cette richesse supérieure ne se traduit pas par une meilleure équitabilité des effectifs des diverses espèces constitutives de la communauté diatomique. Enfin, les peuplements des stations MR, MN1-2, S, K1-2 et MH3 à certaines saisons, bien que présentant des richesses spécifiques sensiblement équivalentes, sont caractérisés par la dominance de certaines espèces qui se traduit par des indices de diversité et d'équitabilité plus faibles ($H' < 2,5$; $J' < 0,6$).

Tableau 3.6. Indices de diversité des peuplements diatomiques* des sédiments prélevés en 2009 et 2010

Site	Station	Numéro	Saison	2009			2010		
				S	H'	J'	S	H'	J'
MARONI	MR	1	H				22	2,65	0,60
			S				20	2,05	0,47
MANA	MN1	2	H	14	1,93	0,51	18	1,96	0,47
			S	17	1,94	0,47	21	2,90	0,66
	MN2	3	H	18	2,92	0,70	23	3,00	0,66
			S	17	2,12	0,52	21	3,11	0,71
SINNAMARY	S	4	H				20	1,76	0,41
			S				24	3,06	0,67
KOUROU	K1	5	H	17	2,27	0,56	21	2,45	0,56
			S	12	2,47	0,69	23	3,24	0,72
	K2	6	H	13	2,02	0,55	20	2,41	0,56
			S	14	2,36	0,62	24	3,19	0,69
CAYENNE	C2	7	H	18	3,25	0,78			
			S	17	3,07	0,75			
	C3	8	H	17	2,90	0,71	22	2,86	0,64
			S	12	2,58	0,72	21	3,23	0,74
MAHURY	MH1	9	H	16	2,73	0,68	29	3,00	0,62
			S	16	2,65	0,66	23	2,98	0,66
	MH2	10	H	15	3,05	0,78	26	3,25	0,69
			S	12	2,41	0,67	21	3,09	0,70
	MH3	11	H				23	3,32	0,73
			S				19	2,36	0,55
OYAPOCK	O	12	H				24	3,08	0,67
			S				21	3,05	0,69

* les déterminations et les fréquences relatives des espèces de diatomées sont données en annexe B tableau An.3

L'analyse multivariée de variance (PERMANOVA) met en évidence une structuration spatio-temporelle des communautés diatomiques présentes au sein des sédiments des divers estuaires de Guyane. Il existe en effet globalement des structurations différentes au cours des deux années ($F = 4,1$; $P < 0,05$) mais aussi en fonction des stations ($F = 1,6$; $P < 0,05$) (Tab. 3.4). Les deux espèces de diatomées centriques pélagiques ($> 100 \mu\text{m}$) *Coscinodiscus asteromphalus* (*cosast*) et *C. perforatus* (*cosper*) (espèces halophiles ou marines des milieux estuariens et côtiers) se projettent du côté positif de l'axe 1 (25,7 % de la variance totale) et expliquent, respectivement, 55,9 et 13,6 % de la variance de cet axe (Fig. 3.6a). Elles sont principalement à l'origine de la différenciation inter-annuelle des peuplements diatomiques des sédiments. En effet, les sédiments prélevés en 2009 sont majoritairement concentrés du côté positif de l'axe 1 alors que ceux de 2010 se répartissent le long de l'axe (Fig. 3.6b). D'un point de vue spatial, ces deux espèces discriminent la majorité des stations de l'estuaire du Kourou (coordonnées positives sur l'axe 1) et celles des estuaires du Maroni et du Sinnamary (coordonnées négatives). Les projections des autres stations sont nettement plus hétérogènes. Les deux espèces de diatomées benthopélagique *Caloneis westii* (*calwes*) et pélagique *Odontella mobiliensis* (*odomob*) s'opposent, en fonction de l'axe 2 (14,0 % de la variance totale), aux deux espèces pélagiques ($< 100 \mu\text{m}$) des eaux marines tropicales *Skeletonema tropicum* (*sketro*) et *Actinocyclus brasiliensis* (*actbra*). *C. westii* (pennée euryhaline) et *S. tropicum* (coloniale pélagique) sont les espèces les plus contributives à cet axe (respectivement, 43,4 et 27,7 %) (Fig. 3.6a). Cet axe sépare principalement les sédiments de 2010 non dominés par *C. asteromphalus* et *C. perforatus* en fonction des saisons hydro-climatiques (positif : saison sèche, négatif : saison des pluies).

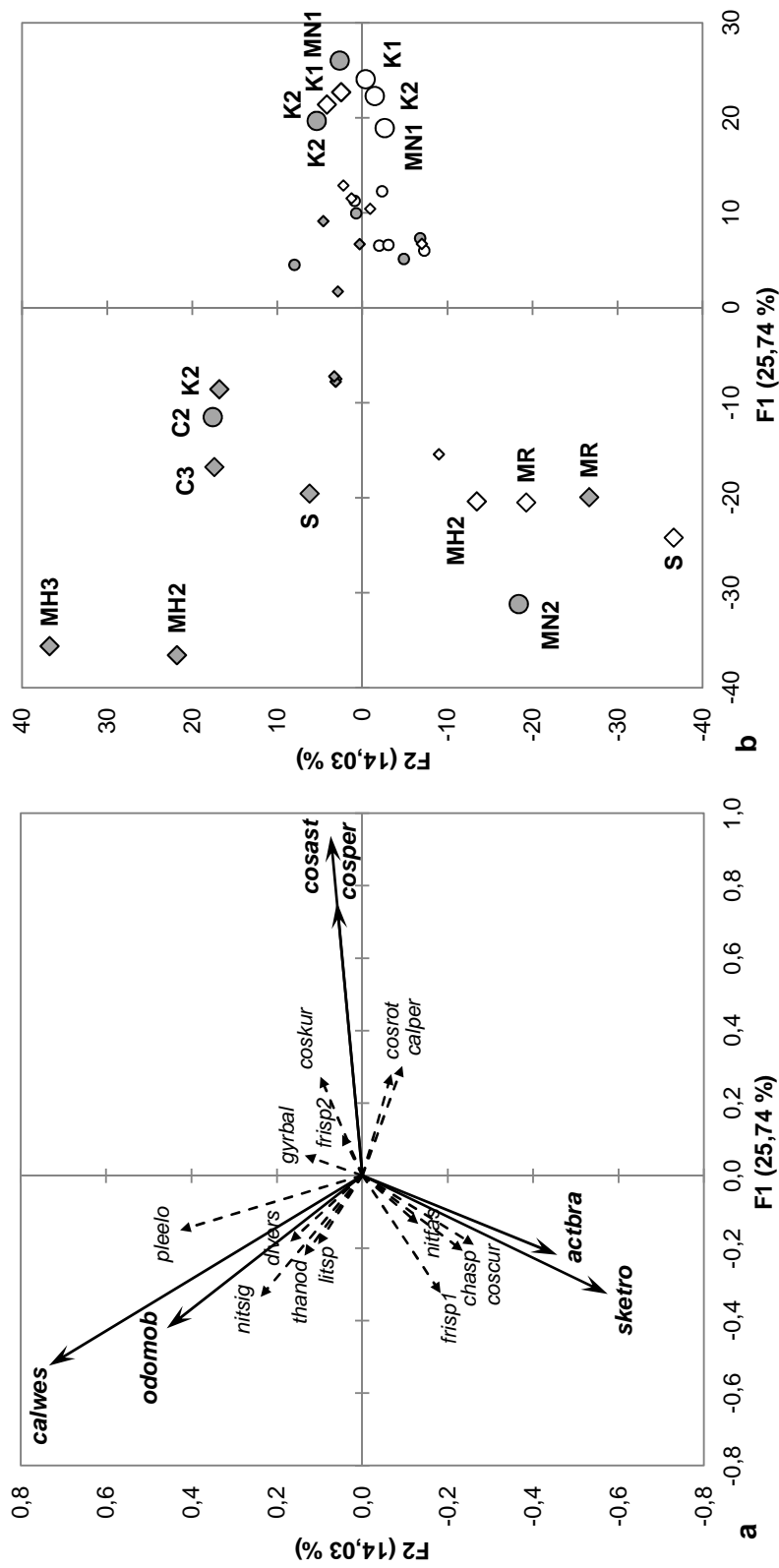


Figure 3.6. ACP (covariance) des peuplements diatomiques des sédiments comptant pour 39,8 % de la variance totale. **a** Carte factorielle des variables ; les flèches en pointillés représentent les variables qui contribuent le moins aux axes. **b** Carte factorielle des stations ($n = 38$) ; les petits symboles représentent les stations contribuant faiblement aux axes ; cercle : 2009 ; losange : 2010 ; symbole blanc : saison des pluies ; symbole gris : saison sèche

3.3.2. Activités microbiennes des sédiments

3.3.2.1. Respiration microbienne (RM) aérobie

Les RM présentent d'importantes variations (facteur 10 entre les valeurs minimale et maximale, respectivement, 216 et 1 964 mg O₂.j⁻¹.kg⁻¹ MS) avec une valeur médiane de 621 mg O₂.j⁻¹.kg⁻¹ MS (Fig. 3.7).

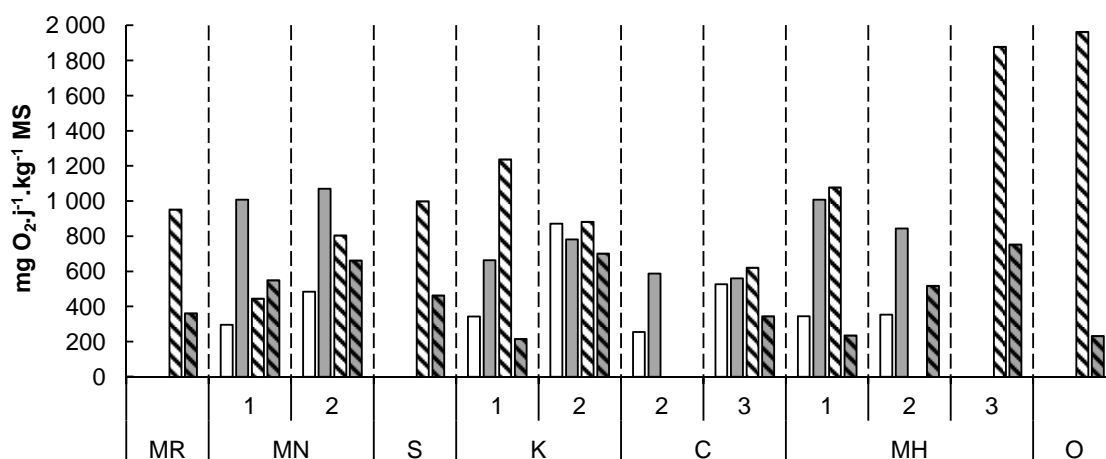


Figure 3.7. Respiration microbienne aérobie des sédiments prélevés en 2009 et 2010. Les barres représentent les valeurs moyennes de respiration ($n = 3$; pseudo-réplicats) ; barre sans motif : 2009 ; barre avec motif hachuré : 2010 ; barre blanche : saison des pluies ; barre grise : saison sèche

3.3.2.2. Activités enzymatiques

3.3.2.2.1. Activités des phosphomonoestérases basiques (Pmb)

Les activités Pmb des sédiments varient de manière importante et sont comprises entre 3,9 et 35,5 mU.g⁻¹ MS avec une valeur médiane de 17,0 mU.g⁻¹ MS (Fig. 3.8a). Les plus faibles niveaux d'activité sont observés, en moyenne, pour les stations MN1 et K1 (respectivement, 9,6 et 11,0 mU.g⁻¹ MS) et le plus fort pour la station MN2 (24,0 mU.g⁻¹ MS).

3.3.2.2.2. Activités des arylsulfatases (ArylS)

Les activités ArylS des sédiments varient fortement selon les stations (entre 1,1 et 20,0 mU.g⁻¹ MS) avec une valeur médiane de 5,1 mU.g⁻¹ MS (Fig. 3.8b). En 2010, la station de l'estuaire du Maroni se différencie nettement avec des niveaux d'activité très élevés à la fois en saison des pluies et en saison sèche (respectivement 20,0 et 11,2 mU.g⁻¹ MS).

3.3.2.2.3. Activités des β -glucosidases (β -glu)

Les activités β -glu des sédiments sont celles qui présentent le moins de variations spatiales (entre 1,2 et 8,5 mU.g⁻¹ MS) et temporelles et dont la valeur médiane est la plus faible (3,7 mU.g⁻¹ MS) (Fig. 3.8c). Les sédiments de la station K1 de l'estuaire du Kourou présentent, en moyenne, le niveau d'activité le plus faible (1,6 mU.g⁻¹ MS) et ceux de la station de l'estuaire du Maroni le plus fort (8,5 mU.g⁻¹ MS).

3.3.2.2.4. Activités des uréases (Ure)

Les activités Ure des sédiments sont celles montrant les valeurs les plus élevées. Elles présentent une amplitude de variations très importante comprise entre 2,6 et 99,0 mU.g⁻¹ MS avec une valeur médiane de 20,5 mU.g⁻¹ MS (Fig. 3.8d). Pour une même station, on observe des niveaux d'activité très variables en fonction de la saison et de l'année. Il en est de même entre les stations d'un même estuaire comme celui du Kourou qui présente, en moyenne, à la fois le niveau d'activité le plus faible (K1, 11,6 mU.g⁻¹ MS) et celui le plus fort (K2, 46,0 mU.g⁻¹ MS).

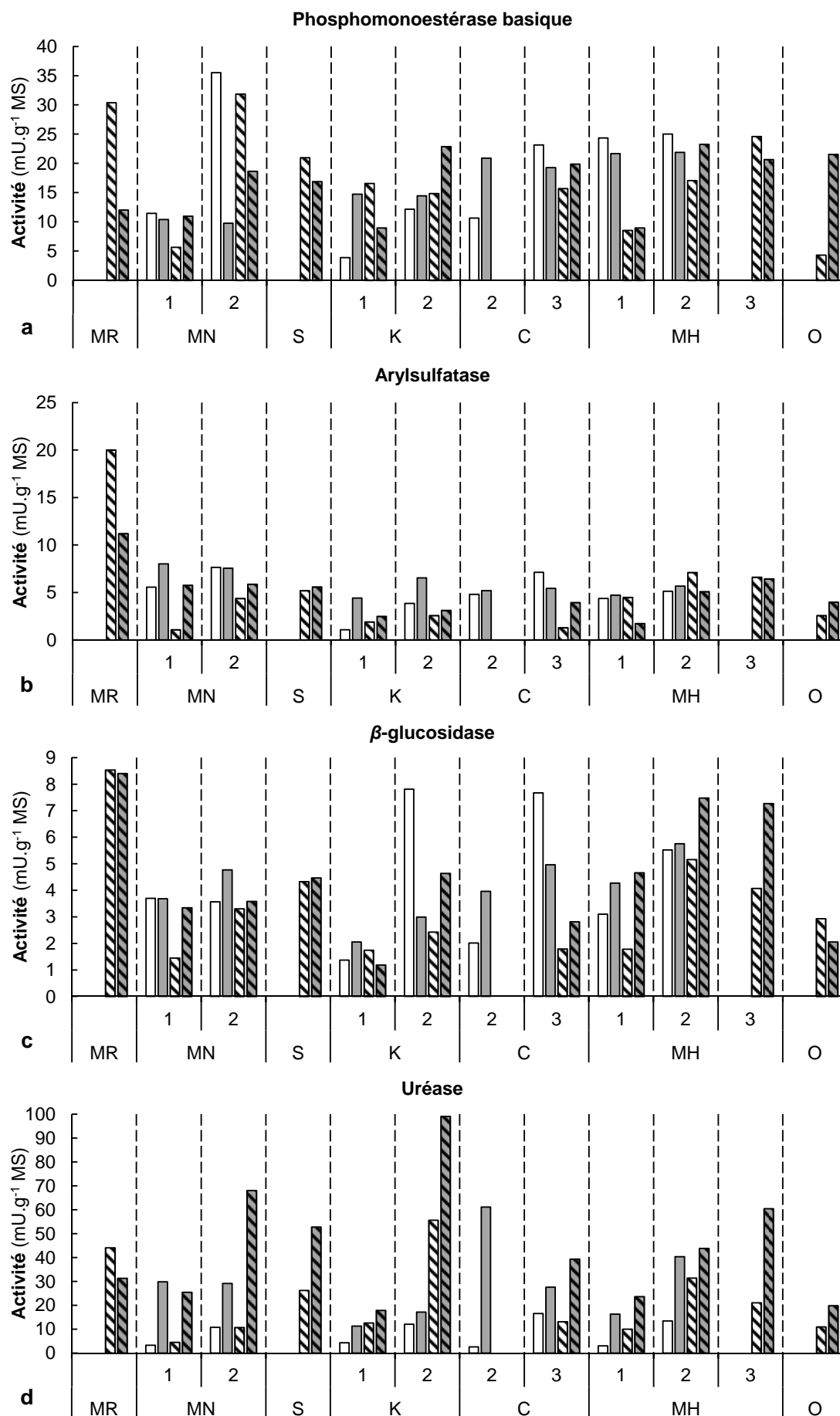


Figure 3.8a-d. Activités enzymatiques des sédiments prélevés en 2009 et 2010. Les barres représentent les valeurs moyennes d'activités ($n = 3$; pseudo-réplicats) ; barre sans motif : 2009 ; barre avec motif hachuré : 2010 ; barre blanche : saison des pluies ; barre grise : saison sèche

Les *RM* ne sont corrélées significativement à aucun des paramètres physico-chimiques mesurés (Tab. 3.7). En revanche, les quatre activités enzymatiques sont fortement corrélées aux teneurs en N_{total} , en particulier l'ArylS ($r_P = 0,823$; $P < 0,001$) et la β -glu ($r_P = 0,688$; $P < 0,001$). Dans une moindre mesure, la Pmb, l'ArylS et la β -glu sont également corrélées avec les teneurs en COT et en NH_4^+ . En outre, on observe des relations non linéaires faibles de la Pmb ($r_S = 0,327$; $P < 0,05$) et de l'ArylS ($r_S = -0,346$; $P < 0,05$) avec, respectivement, les teneurs en S_{total} et le pH H_2O .

Tableau 3.7. Matrice de corrélation entre les activités microbiennes et les paramètres physico-chimiques des sédiments prélevés en 2009 et 2010

Variables	Pmb		ArylS		β -glu		Ure		RM	
	r_S	r_P	r_S	r_P	r_S	r_P	r_S	r_P	r_S	r_P
ρ	-0,008	0,005	-0,047	-0,105	-0,297	-0,292	-0,151	-0,168	-0,065	-0,061
Salinité	0,043	0,084	-0,314	-0,272	-0,046	-0,050	0,206	0,185	-0,077	-0,190
pH H_2O	0,080	0,049	-0,346 *	-0,238	-0,054	-0,079	0,145	0,192	-0,112	-0,119
N_{total}	0,468 **	0,568 ***	0,783 ***	0,823 ***	0,649 ***	0,688 ***	0,472 **	0,392 *	0,262	0,255
COT	0,337 *	0,401 *	0,521 ***	0,658 ***	0,447 **	0,565 ***	0,172	0,193	0,239	0,281
S_{total}	0,327 *	0,123	0,183	0,143	0,203	0,201	-0,174	-0,256	-0,051	-0,094
NH_4^+	0,500 **	0,489 **	0,518 **	0,534 ***	0,464 **	0,458 **	0,153	0,114	0,039	0,037
S^{2-}	0,051	0,024	-0,163	-0,277	-0,185	-0,256	-0,235	-0,169	-0,159	-0,191

r_S : coefficient de corrélation de Spearman ; r_P : coefficient de corrélation de Pearson (variables transformées) ; les valeurs en gras sont significatives ; *, **, *** : significatif à $P < 0,05$, $P < 0,01$, $P < 0,001$; $n = 38$, sauf *RM* $n = 37$

Les analyses de variance (ANOVA) des activités enzymatiques des sédiments montrent des différenciations spatio-temporelles significatives (Tab. 3.8). Pour les activités ArylS, β -glu et Ure, il existe des différences significatives entre les deux années de suivi avec une diminution des activités ArylS et β -glu (Fig. 3.8b et c) et une augmentation des activités Ure (Fig. 3.8d) entre 2009 et 2010. Pour les quatre activités enzymatiques considérées, il existe aussi un effet saisonnier qui, pour les activités Ure, prédomine sur l'effet de la variabilité inter-annuelle (niveaux d'activité supérieurs en saison sèche). Enfin, il existe des différences entre les stations des divers estuaires qui constituent le premier facteur de structuration pour les activités Pmb, ArylS et β -glu.

À l'opposé, les *RM* des sédiments ne présentent pas de différenciation en fonction des saisons et des années (Tab. 3.8). Cependant, il existe un effet d'interaction Saison*Année significatif résultant d'un niveau de respiration supérieur au cours de la saison des pluies de 2010 (Fig. 3.7).

Tableau 3.8. Résultats des ANOVA à 3 facteurs (station, saison, année) sur les activités microbiennes des sédiments prélevés en 2009 et 2010

Activités microbiennes	Source	SS ^{///}	df	MS	F	
Pmb^a	Saison	10,1	1	10,1	18,2	**
	Station	840,3	11	76,4	137,4	***
	Saison*Année	25,5	1	25,5	45,9	***
	Saison*Station	816,5	11	74,2	133,5	***
	Année*Station	262,0	6	43,7	78,6	***
	Saison*Année*Station	157,7	6	26,3	47,3	***
	Résidus	6,7	12	0,6		
AryIS^b	Saison	0,4	1	0,4	31,3	***
	Année	1,6	1	1,6	127,1	***
	Station	7,9	11	0,7	57,4	***
	Saison*Année	0,0	1	0,0	0,0	ns
	Saison*Station	2,0	11	0,2	14,6	***
	Année*Station	1,1	6	0,2	15,0	***
	Saison*Année*Station	1,6	6	0,3	21,2	***
Résidus	0,1	11	0,0			
β-glu^b	Saison	0,2	1	0,2	10,6	**
	Année	0,8	1	0,8	39,9	***
	Station	7,1	11	0,6	32,6	***
	Saison*Année	0,4	1	0,4	19,6	**
	Saison*Station	1,1	11	0,1	4,9	*
	Année*Station	0,7	6	0,1	6,3	**
	Saison*Année*Station	0,9	6	0,2	7,8	**
Résidus	0,2	9	0,0			
Ure^b	Saison	10,3	1	10,3	1682,9	***
	Année	2,5	1	2,5	415,2	***
	Station	7,9	11	0,7	116,6	***
	Saison*Année	0,0	1	0,0	6,1	*
	Saison*Station	4,4	11	0,4	64,7	***
	Année*Station	1,8	6	0,3	47,6	***
	Saison*Année*Station	0,7	6	0,1	19,5	***
Résidus	0,0	7	0,0			
RM^b	Année	0,0	1	0,0	0,2	ns
	Station	2,1	11	0,2	2,5	*
	Saison*Année	2,5	1	2,5	33,1	***
	Saison*Station	2,0	11	0,2	2,4	*
	Année*Station	0,1	6	0,0	0,1	ns
	Saison*Année*Station	1,2	5	0,2	3,2	*
	Résidus	1,5	20	0,1		

SS^{///} : somme des carrés des erreurs de type III ; df : degré de liberté ; MS : moyenne des carrés des erreurs ; F : F de Fisher-Snédecov ; ^a : suit une loi Normale ; ^b : suit une loi Log-Normale ; les modèles sont homoscedastiques ; *, **, *** : significatif à $P < 0,05$, $P < 0,01$, $P < 0,001$; ns : non significatif ; $n = 38$, sauf RM $n = 37$

L'analyse multivariée de variance (PERMANOVA) des activités microbiennes des sédiments montre une structuration spatio-temporelle résultant d'effets significatifs de nature stationnelle ($F = 3,9$; $P < 0,01$), saisonnière ($F = 5,0$; $P < 0,05$) et inter-annuelle ($F = 3,4$; $P < 0,05$) (Tab. 3.4). En outre, on observe également un effet d'interaction Saison*Année ($F = 3,9$; $P < 0,05$) principalement lié à des différences entre les deux saisons de l'année 2010.

L'ACP réalisée sur ces variables est présentée figure 3.9. Les variables β -glu, ArylS et Pmb se projettent du côté positif de l'axe 1 (42,9 % de la variance totale) et représentent, respectivement, 32,8, 30,9 et 21,7 % de la variance exprimée par cet axe (Fig. 3.9a). Par ailleurs, les variables β -glu et ArylS ont la corrélation significative la plus forte ($r = 0,632$; $P < 0,001$). Ces trois activités sont ainsi principalement à l'origine des projections des sédiments sur le plan factoriel avec, en particulier, la station K1 de l'estuaire du Kourou à faibles activités qui s'oppose à la station de l'estuaire du Maroni à niveau d'activité plus important notamment au cours de la saison des pluies (Fig. 3.9b). La respiration apparaît totalement déconnectée des quatre activités enzymatiques ; elle se projette sur l'axe 2 (20,2 % de la variance totale) dont elle représente 95,0 % de la variance (Fig. 3.9a). Elle permet principalement de discriminer certains sédiments de la saison des pluies de 2010. La variable Ure est également disjointe des autres variables car elle se projette seule sur l'axe 3 (16,7 % de la variance totale) dont elle représente 80,2 % de la variance (Fig. 3.9a insert).

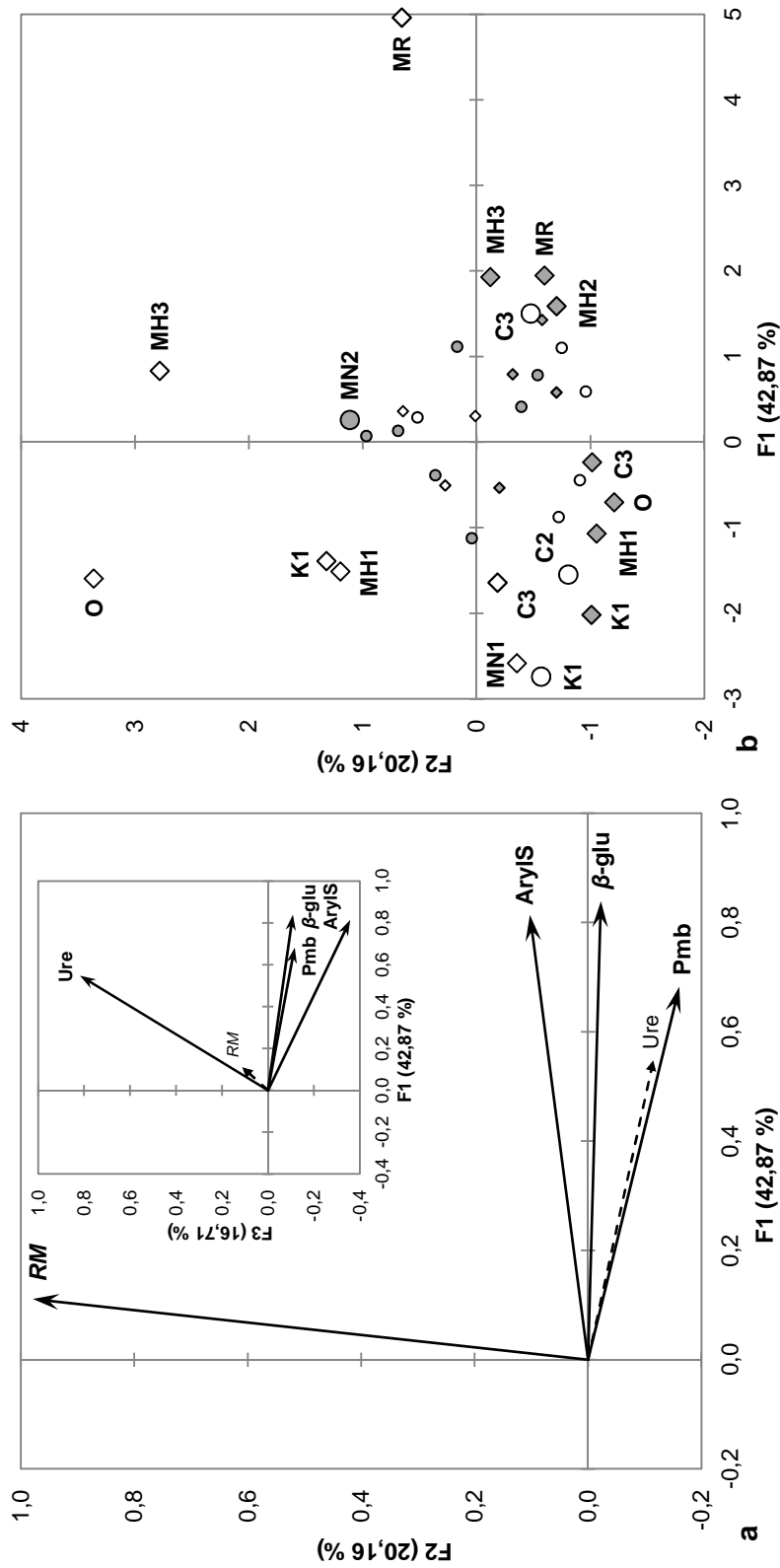


Figure 3.9. ACP (Pearson) des activités microbiennes des sédiments comptant pour 63,0 % de la variance totale. **a** Cartes factorielles des variables sur les axes F1-2 et F1-3 (insert) ; les flèches en pointillés représentent les variables qui contribuent le moins aux axes. **b** Carte factorielle des stations ($n = 37$) ; les petits symboles représentent les stations contribuant faiblement aux axes ; cercle : 2009 ; losange : 2010 ; symbole blanc : saison des pluies ; symbole gris : saison sèche

3.3.2.3. Diversités métaboliques potentielles des communautés microbiennes aérobies (CLPPs)

Les diversités des fonctions métaboliques (microplaques Biolog) des communautés microbiennes hétérochimio-organotrophes aérobies des sédiments recueillis en saison des pluies et sèche de 2010 sont présentées tableau 3.9.

Tableau 3.9. CLPPs (Biolog EcoPlates™) des communautés microbiennes des sédiments prélevés en saisons des pluies et sèche de 2010

Site	Station	Numéro	Saison	<i>t</i> _{48h}			<i>t</i> _{96h}		
				<i>S</i> _{48h}	<i>H'</i> _{48h}	<i>J'</i> _{48h}	<i>S</i> _{96h}	<i>H'</i> _{96h}	<i>J'</i> _{96h}
MARONI	MR	1	H	22	3,92	0,88	27	4,25	0,89
			S	13	3,29	0,89	24	4,04	0,88
MANA	MN1	2	H	28	4,51	0,94	30	4,77	0,97
			S	15	3,28	0,84	25	4,11	0,88
	MN2	3	H	21	4,28	0,97	25	4,47	0,96
			S	18	3,83	0,92	25	4,39	0,95
SINNAMARY	S	4	H	15	3,05	0,78	18	3,32	0,80
			S	20	3,90	0,90	23	4,20	0,93
KOUROU	K1	5	S	13	3,06	0,83	18	3,42	0,82
			H	27	4,49	0,94	27	4,52	0,95
	K2	6	S	14	3,36	0,88	15	3,70	0,95
			H	4	1,86	0,93	9	2,82	0,89
CAYENNE	C3	8	S	16	3,51	0,88	20	3,73	0,86
			H	14	3,58	0,94	16	3,84	0,96
MAHURY	MH1	9	S	6	2,07	0,80	9	2,35	0,74
			H	18	3,95	0,95	21	4,15	0,94
	MH2	10	S	14	3,11	0,82	17	3,39	0,83
			H	12	3,18	0,89	21	4,01	0,91
MH3	11	S	7	2,07	0,74	12	3,10	0,87	
		H	14	3,37	0,89	20	3,87	0,89	
OYAPOCK	O	12	S	15	3,50	0,90	22	4,08	0,92
			H	14	3,37	0,89	20	3,87	0,89

Après 48 h d'incubation, on observe des écarts très importants entre les sédiments en termes de nombre de substrats métabolisés (de 4 à 28) et d'indices de diversité (de 1,86 à 4,51). L'amplitude de ces écarts diminue à 96 h mais restent néanmoins importante (respectivement de 9 à 30 et de 2,35 à 4,77). En revanche, tant à 48 qu'à 96 h, les indices d'équitabilité sont uniformément élevés et varient assez peu (de 0,74 à 0,97). Ce constat traduit, pour un même sédiment, des utilisations relativement homogènes des divers substrats métabolisés et cela indépendamment de l'augmentation entre 48 et 96 h du nombre de substrats métabolisés et de l'indice de diversité (*H'*). Entre les diverses stations, on observe des différences de richesses importantes selon la saison. En particulier, le nombre de substrats métabolisés est plus élevé au cours de la saison des pluies pour les stations des estuaires du Maroni, de la rivière de Mana, du Kourou et du Mahury.

La richesse en substrats métabolisés augmente systématiquement avec la durée d’incubation des sédiments dans les microplaques Biolog. À 48 h, on n’observe aucune corrélation significative entre cette richesse et les variables environnementales (Tab. 3.10). À 96 h, elle apparaît inversement corrélée à la salinité ($r = -0,630$; $P < 0,01$) et au pH H₂O ($r = -0,622$; $P < 0,01$). Dans une moindre mesure, elle est également positivement corrélée aux teneurs en COT ($r = 0,534$; $P < 0,05$), en N_{total} ($r = 0,503$; $P < 0,05$) et en NH₄⁺ ($r = 0,453$; $P < 0,05$). En ce qui concerne l’indice d’équitabilité, celui-ci n’est reliable à aucun paramètre physico-chimique descriptif des sédiments.

Tableau 3.10. Matrice de corrélation entre les variables de diversité métabolique et les paramètres physico-chimiques des sédiments prélevés en saisons des pluies et sèche de 2010

Variables	S _{48h}	S _{96h}	J _{96h}
ρ	0,124	-0,058	-0,161
pH H ₂ O	-0,355	-0,622 **	-0,373
Salinité	-0,366	-0,630 **	-0,320
N _{total}	0,278	0,503 *	0,169
COT	0,308	0,534 *	0,179
S _{total}	0,378	0,293	0,233
NH ₄ ⁺	0,278	0,453 *	0,338
S ²⁻	-0,301	-0,380	0,101

Les valeurs correspondent aux coefficients de corrélation de Pearson (r) ; les valeurs en gras sont significatives ; *, ** : significatif à $P < 0,05$, $P < 0,01$; $n = 21$

Parmi les 31 substrats des microplaques Biolog, 25 sont utilisés par les communautés microbiennes de plus de 50 % des sédiments (Tab. 3.11). Il s’agit essentiellement d’hydrates de carbones (12) et d’acides aminés (6) constituant à la fois des sources de C et de N mais aussi d’énergie pour les micro-organismes. Parmi ces 25 substrats, le tween 80 (D1) est le seul substrat utilisé par les communautés microbiennes de tous les sédiments intensivement (moyenne des DO de 1,541) et de manière homogène (CV de 24 %). Cinq autres substrats : la *N*-acétyl-*D*-glucosamine (E2), la *L*-arginine (A4), l’acide pyruvique méthyl ester (B1), le tween 40 (C1) et la *L*-asparagine (B4) sont également bien utilisés (moyennes des DO entre 1,180 et 1,444) par les communautés microbiennes de plus de 75 % des sédiments avec, cependant, une plus grande hétérogénéité dans l’intensité de leur utilisation (CV entre 55 et 82 %).

Tableau 3.11. Statistiques descriptives des substrats utilisés à 96 h par les communautés microbiennes des sédiments prélevés en saisons des pluies et sèche de 2010 (Biolog EcoPlates™)

Code	Substrat	Classe	Utilisation		
			Occurrence %	Moyenne DO	CV %
D1	Tween 80	Structure aliphatique	100	1,541	24
E2	<i>N</i> -acétyl- <i>D</i> -glucosamine	Monosaccharide aminé	95	1,444	59
H3	Acide <i>D</i> -malique	Acide dicarboxylique	95	0,915	83
G1	<i>D</i> -cellobiose	Disaccharide	86	1,025	88
E4	<i>L</i> -thréonine	Acide aminé	86	0,561	125
A4	<i>L</i> -arginine	Acide aminé	81	1,435	65
B1	Acide pyruvique méthyl ester	Acide carboxylique estérifié	81	1,180	55
F1	Glycogène	Polymère de polysaccharides	81	0,763	105
F4	Acide glycyll- <i>L</i> -glutamique	Acide aminé	81	0,725	113
C1	Tween 40	Structure aliphatique	76	1,323	71
B4	<i>L</i> -asparagine	Acide aminé	76	1,183	82
A2	β -méthyl- <i>D</i> -glucoside	Monosaccharide	76	1,003	85
C4	<i>L</i> -phénylalanine	Acide aminé	76	0,814	86
B3	Acide <i>D</i> -galacturonique	Acide carboxylique	76	0,772	106
D2	<i>D</i> -mannitol	Hydrate de carbone	67	1,125	92
D4	<i>L</i> -sérine	Acide aminé	67	1,106	85
D3	Acide 4-hydroxybenzoïque	Acide carboxylique phénolique	67	1,084	88
H1	α - <i>D</i> -lactose	Disaccharide	67	0,485	152
B2	<i>D</i> -xylose	Monosaccharide	67	0,463	178
A3	Acide <i>D</i> -galactonique γ -lactone	Acide carboxylique	62	0,594	146
H2	<i>D,L</i> - α -glycérol phosphate	Hydrate de carbone phosphorylé	62	0,425	118
H4	Putrescine	Hydrate de carbone diaminé	57	0,990	102
F2	Acide <i>D</i> -glucosaminique	Acide carboxylique aminé	57	0,352	192
F3	Acide itaconique	Acide dicarboxylique	52	0,495	175
G2	Glucose-1-phosphate	Monosaccharide phosphorylé	52	0,446	174

Occurrence : % des échantillons de sédiment métabolisant un substrat donné ; DO : densité optique à 590 nm ; CV : coefficient de variation ; $n = 21$

L'analyse multivariée de variance (PERMANOVA) des *CLPPs* n'a pas révélé de structuration particulière ni d'un point de vue spatial ni en fonction de la saison hydro-climatique (Tab. 3.4).

L'ACP réalisée sur les *CLPPs*, en ne considérant que les 25 substrats utilisés par plus de la moitié des sédiments, est présentée figure 3.10. Tous les substrats se projettent du côté positif de l'axe 1 (34,5 % de la variance totale). Les plus contributifs à cet axe sont, par ordre décroissant, le *D*-mannitol (D2), l'acide itaconique (F3), le tween 40 (C1) et la *L*-sérine (D4) pour un total de 31,8 % de la variance exprimée par cet axe (Fig. 3.10a). Cinq sédiments se distinguent en se projetant à l'extrémité négative de l'axe 1 et présentent une utilisation limitée de substrats (*S* entre 8 et 16) ; de surcroît avec des intensités faibles et hétérogènes (moyennes des DO entre 0,238 et 0,405) (Fig. 3.10b). Inversement, les sédiments localisés à l'extrémité positive de l'axe 1 présentent une forte richesse métabolique (*S* entre 24 et 25) et une utilisation élevée de ces substrats (moyennes des DO entre 1,544 et 1,928). L'axe 2 ne représente que 11,6 % de la variance totale. Les substrats les plus contributifs à cet axe sont, par ordre décroissant, la putrescine (H4), l'acide 4-hydroxybenzoïque (D3) et la *N*-acétyl-*D*-glucosamine (E2) pour un total de 49,6 % de la variance exprimée par cet axe (Fig. 3.10a). La station de l'estuaire de l'Oyapock en saison des pluies se distingue particulièrement des autres le long de cet axe 2 en raison de son absence d'utilisation de la putrescine (H4) et de l'acide 4-hydroxybenzoïque (D3) (Fig. 3.10b).

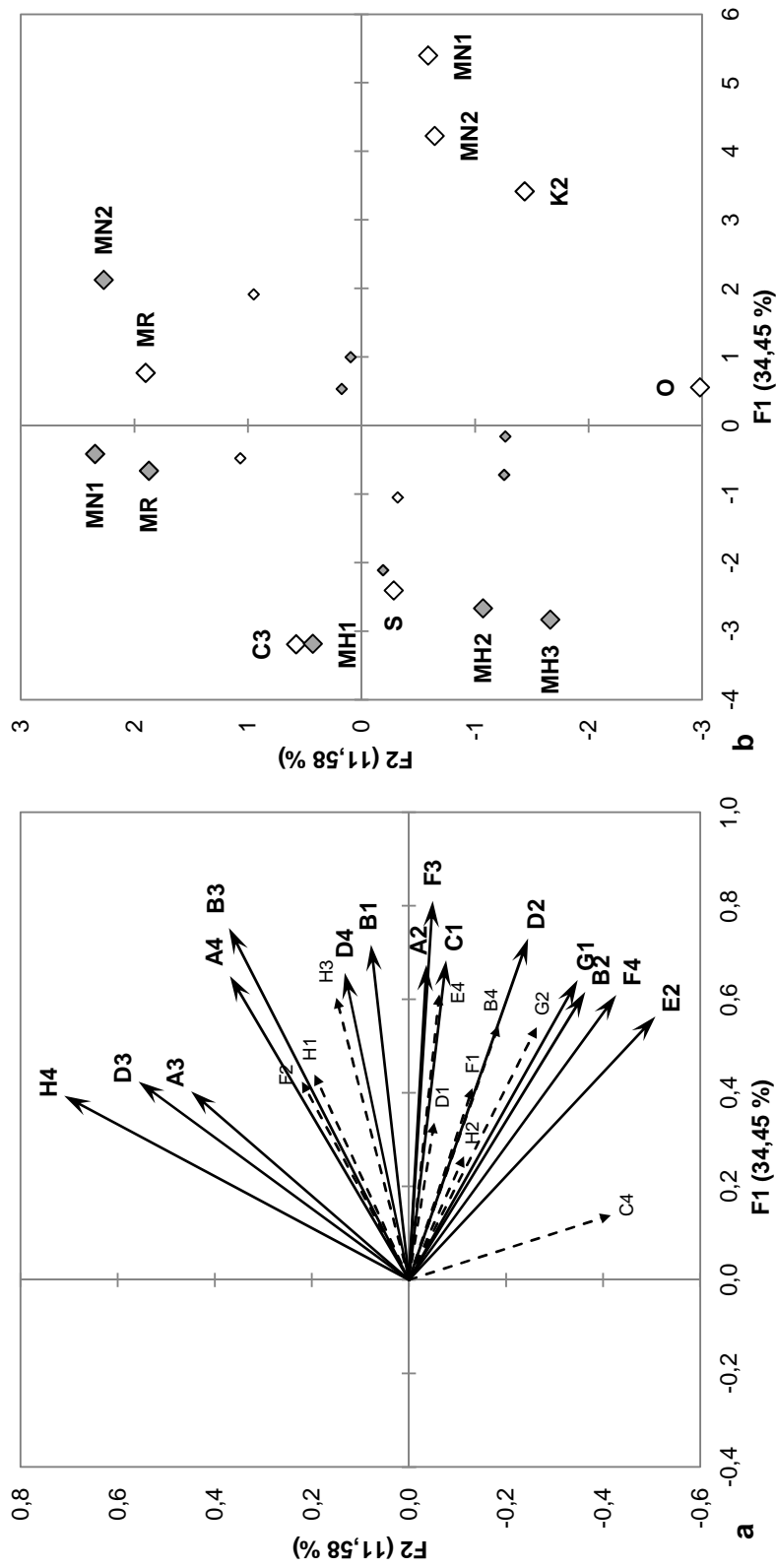


Figure 3.10. ACP (covariance) des CLPPs à 96 h des communautés microbiennes des sédiments prélevés en 2010 comptant pour 46,0 % de la variance totale. **a** Carte factorielle des variables ; les flèches en pointillés représentent les variables qui contribuent le moins aux axes. **b** Carte factorielle des stations ($n = 21$) ; les petits symboles représentent les stations contribuant faiblement aux axes ; symbole blanc : saison des pluies ; symbole gris : saison sèche

3.3.3. Activités enzymatiques vs variables environnementales

Suite à une procédure de sélection de variables, les variables N_{total} et pH H₂O du compartiment physico-chimie (PC) et la variable Cd du compartiment ETM ont été retenues. En revanche, aucune variable du compartiment HAP n'a été retenue lors de cette sélection. Le graphique des corrélations entre les variables réponses (ArylS, β -glu, Pmb, Ure) et explicatives (N_{total} , pH H₂O, Cd) issu de la RDA est présenté figure 3.11. Le test global de significativité de Monte Carlo montre que les relations canoniques entre ces variables explicatives et réponses sont fortement significatives ($P < 0,001$) (Tab. 3.12). Les deux premiers axes canoniques expliquent respectivement 44,1 et 6,8 % de la variance totale des activités enzymatiques (Fig. 3.11) pour un R^2 total de 0,538 et un $R^2_{\text{ajusté}} (R^2_a)$ total de 0,497 (Tab. 3.12). Les deux axes canoniques (AC) sont fortement significatifs ($P < 0,001$) et affichent de bonnes corrélations avec les variables réponses et explicatives (AC1 : $r = 0,912$; AC2 : $r = 0,569$). Sur l'axe 1, les activités ArylS (score : 0,82), β -glu (score : 0,66) et Pmb (score : 0,65) sont principalement reliées au N_{total} (score : 0,94) (Fig. 3.11). En revanche, l'activité Ure est principalement et négativement reliée sur l'axe 2 (score : -0,48) au Cd (score : 0,91) et, secondairement, sur l'axe 1 (score : 0,44) au N_{total} . Les analyses de régressions linéaires multiples (RLM), enzyme par enzyme, confirment l'implication des teneurs en N_{total} et en Cd comme facteurs environnementaux explicatifs de la variabilité des activités Pmb, ArylS, β -glu et Ure (Tab. 3.13). Les trois premières enzymes sont fortement corrélées au N_{total} et leur expression est fortement structurée par la richesse des sédiments en COT (le N_{total} et le COT étant très corrélés). Dans le cas de l'Ure, cette dernière est très peu contrôlée par la disponibilité en MO et ses niveaux d'expression paraissent inhibés par la disponibilité en ETM en particulier le Cd. Enfin, une relation significative entre les activités Pmb et le pH H₂O est observable.

Les résultats de la décomposition de la variance des activités enzymatiques, réalisée à partir des deux matrices explicatives (PC et ETM), sont présentés dans le tableau 3.12. Les deux matrices environnementales expliquent conjointement 49,7 % ($P < 0,001$) de la variance totale des activités enzymatiques. On observe qu'il n'y a aucune part de la variance partagée (effet d'interaction 2 facteurs) entre les deux matrices explicatives (fraction c : $R^2_a = -0,004$). Ainsi, l'essentiel de la variance est expliqué par la matrice PC (représentée par les variables N_{total} et pH H₂O) seule (fraction a : $R^2_a = 0,455$; $P < 0,001$) et seulement une petite part par la matrice ETM (représentée par la variable Cd) seule (fraction b : $R^2_a = 0,047$; $P < 0,01$) (effets conditionnels).

Tableau 3.12. Résultats de la décomposition de la variance des activités enzymatiques expliquée par les variables physico-chimiques et estimatrices des niveaux de contamination

Type d'effet	Source	Fraction	df	R ²	R ² ajusté	
Modèle	abc	3	0,538	0,497	***	
	d		0,462	0,503	nt	
Individuel	PC	ac	2	0,480	0,450	***
	ETM	bc	1	0,068	0,042	.
Conditionnel	PC	a	2	0,455	***	
	ETM	b	1	0,047	**	
Interaction 2 facteurs	PC*ETM	c	0	-0,004	nt	

PC : physico-chimie (N_{total}, pH H₂O) ; ETM : élément trace métallique (Cd) ; df : degré de liberté ; ., **, *** : significatif à P < 0,1, P < 0,01, P < 0,001 ; ns : non significatif ; nt : significativité non testable ; n = 38

Tableau 3.13. Résultats des régressions linéaires multiples (RLM) entre chaque activité enzymatique et les variables physico-chimiques et estimatrices des niveaux de contamination

Modèle	Coefficients normalisés		R ² ajusté
	N _{total}	pH H ₂ O	
Pmb ^a	0,767 ***	0,488 ***	0,471 ***
AryIS ^b	0,819 ***		0,662 ***
β-glu ^b	0,675 ***		0,440 ***
Ure ^b	0,385 ***	-0,710 ***	0,628 ***

^a : suit une loi Normale ; ^b : suit une loi Log-Normale ; *** : significatif à P < 0,001 ; n = 38

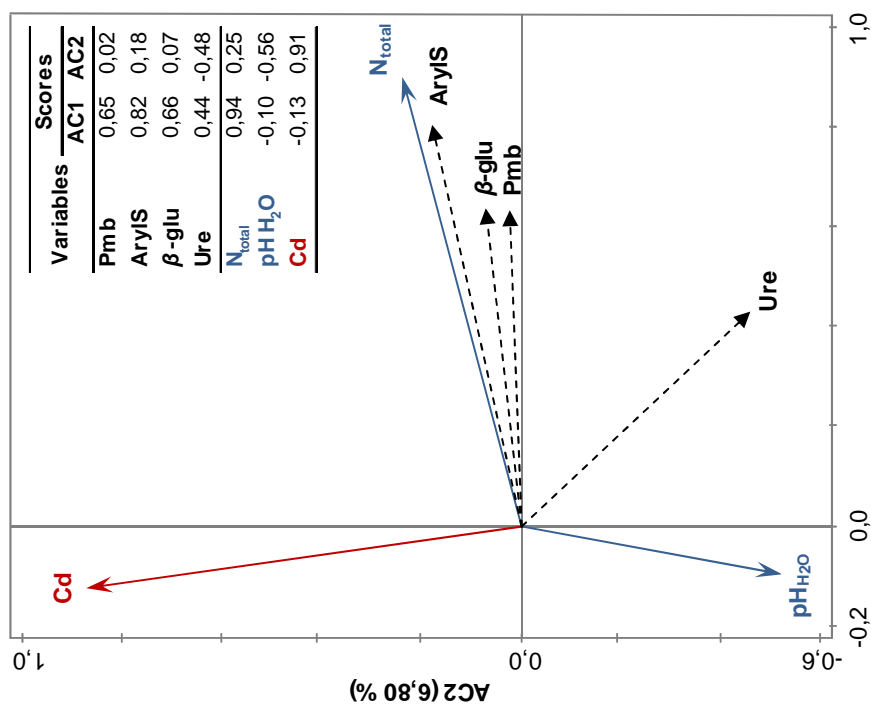


Figure 3.11. Graphique des corrélations de la RDA des activités enzymatiques et des variables physico-chimiques et estimatrices des niveaux de contamination des sédiments comptant pour 50,8 % de la variance totale ; insert : scores des corrélations des variables avec les deux axes canoniques (AC1-2) ; n = 38

3.4. Discussion

Les courants océaniques littoraux sont à l'origine, sur l'ensemble des 1 600 km de côtes s'étendant du plateau des Guyanes au delta de l'Orénoque, d'apports très importants de sédiments ($1,5 \times 10^8$ t/an ; Eisma et al., 1991) charriés par l'Amazone puis expulsés dans l'océan Atlantique où ils se structurent en bancs de vase mobiles (Froidefond et al., 1988 ; Allison et al., 2000). Dans ce contexte général de transport sédimentaire d'orientation Sud-Est/Nord-Ouest, les houles et les cycles des marées à la côte sont responsables d'intenses remobilisations de ces dépôts ; générant une grande instabilité hydro-sédimentaire (Aller, 1998 ; Lefebvre et al., 2004). L'alternance des saisons hydro-climatiques et les différences géomorphologiques des divers estuaires des fleuves de la Guyane française sont autant de facteurs de différenciation à l'échelle locale de cette dynamique hydro-sédimentaire régionale. Au niveau des slikkes intra-estuariennes, les cycles des marées génèrent des phases plus ou moins durables d'anoxie et de ré-oxydation des vases (Aller et Blair, 2006). Elles sont sources d'importantes variations temporelles des profils verticaux des caractéristiques physico-chimiques et des proportions entre les formes réduites et oxydées des composés minéraux des sédiments et des eaux interstitielles (Kerner, 1993). En particulier, les dépôts de surface (0-1 cm) correspondent alternativement à une interface eau-sédiment et air-sédiment avec, dans ce dernier cas, de profondes modifications de leur structure par évaporation et déshydratation (Fiot et Gratiot, 2006). En outre, les cycles hydrologiques des fleuves et des marées modulent les bilans d'importation par sédimentation et d'exportation par re-suspension et érosion de la MO particulaire présente à la surface des dépôts sédimentaires.

Les teneurs en COT, dont les amplitudes de variations sont très importantes, sont en moyenne supérieures à celles observées pour les vases amazoniennes en transit le long des côtes de Guyane (Aller et Blair, 2006). En outre, pour un même site et estuaire, les teneurs sont généralement supérieures au cours de la saison des pluies et des crues comparativement à la saison sèche.

Les rapports C/N moyens des sédiments estuariens, compris entre 9,5 et 12,1, traduisent une origine essentiellement marine (rapport de Redfield du phytoplancton marin de 6,6) et cela en accord avec les observations de Marchand et al. (2003). Ces valeurs sont ainsi très faiblement supérieures à celles estimées au sein des bancs de vase en migration le long des côtes de Guyane (C/N de 8,5 ; Aller et al., 1996). Ces enrichissements en C des sédiments estuariens sont indicateurs d'une contribution variable, spatialement et

saisonnièrement, des apports de MO héritée des formations de mangrove adjacentes et, plus en amont, des formations forestières drainées par les fleuves. Dans un contexte de sédimentation à forte dominante marine, ces variations quantitatives et qualitatives des sources de C à l'échelle locale sont supposées réguler l'intensité des activités des communautés microbiennes hétéro-chimio-organotrophes impliquées dans les processus de décomposition de la MOS (Middelburg et al., 1996).

En contexte estuarien, les respirations sont spatialement et temporellement très variables. Ces fortes hétérogénéités pourraient s'expliquer par des différences d'ordre topographique se traduisant par des durées différentes des phases d'exondation (stabilisation) et de submersion (accumulation par sédimentation ou érosion par re-suspension) des sédiments de surface. Ces durées sont propres à chaque estuaire mais aussi à chaque point au sein d'un même estuaire en fonction de leur altitude relative par rapport à des niveaux d'eau variant à basse et moyenne fréquences selon les saisons hydro-climatiques et le cycle synodique des marées (Widdows et al., 2004). En outre, en Guyane, une autre source de variations résulte des rythmes de transit et de la localisation et de l'extension des bancs de vase à la côte qui constituent le principal facteur de contrôle des échanges d'eau, et donc de matière, entre les domaines littoral et fluvial (Lam-Hoai et al., 2006).

Ces respirations estuariennes sont indépendantes des concentrations en MOS. L'existence de processus de minéralisation incomplète de MOS par voie fermentative, aboutissant à la production d'acides organiques volatils, serait susceptible d'interférer avec les mesures de consommation d'O₂ effectuées. En outre, pour ces vases estuariennes, considérées comme suboxiques mais non sulfidiques (Aller et al., 2004), l'O₂ ne représente que l'un des accepteurs terminaux d'électrons possibles dans les processus de diagenèse de la MO. En effet, pour ces sédiments hautement réactifs, les principaux accepteurs finaux d'électrons des activités cataboliques sont les ions Fe et Mn (Aller et al., 2004). Ainsi, une part non négligeable de la consommation d'O₂ mesurée *ex situ* pourrait provenir de l'oxydation abiotique des ions Fe et Mn produits au cours des phases de submersion sous l'action de processus respiratoires anaérobies (Alongi et al., 1999). Ces stocks de composés réduits, variables spatialement en fonction des durées de submersion et de la position relative des sédiments le long de l'estran et temporellement en fonction de leur histoire hydrologique récente, constituent des facteurs susceptibles d'interférer avec les résultats des consommations biologiques d'O₂ par les différentes communautés benthiques (*e.g.* micro-organismes, phytobenthos, méiofaune). Par ailleurs, il a été démontré qu'en Guyane la fraction d'origine marine de la MO était la plus activement minéralisée (Aller

et al., 2004) ; fraction dont les proportions ne sont pas constantes au sein des divers sédiments d'un même estuaire et entre les sédiments des différents estuaires. De fait, l'absence de lien fonctionnel entre respiration aérobie et richesse en MO peut également expliquer l'absence de relation entre respiration et activités enzymatiques minéralisatrices du C, N, P et S.

Malgré la facilité de mise en œuvre des microplaques Biolog, très peu d'études impliquant les mesures de *CLPPs* ont été réalisées sur des sédiments intertidaux (Costa et al., 2007 ; Richardson et al., 2008 ; Oliveira et al., 2010 ; McKenzie et al., 2011 ; Min et al., 2011) et en particulier en zone tropicale (Adame et al., 2012 ; Luglia et al., 2014).

L'étude des *CLPPs* des communautés microbiennes hétéro-chimio-organotrophes aérobies a révélé que les richesses les plus élevées étaient principalement observées pour des sédiments de faible salinité, plutôt acides et présentant des teneurs élevées en COT, N_{total} et NH_4^+ . Des résultats similaires entre les activités métaboliques (Biolog) et les teneurs en MOS ont également été relevés pour d'autres systèmes intertidaux estuariens (e.g. Richardson et al., 2008). Les *CLPPs* suivent ainsi la structuration physico-chimique des vasières en fonction : (i) des intrusions d'eau marine et des caractéristiques des cycles d'exondation (fréquence, durée) et (ii) de l'importance des stocks en MOS. En outre, l'étude des patrons métaboliques révèle que les acides aminés et les polymères d'hydrates de carbonnes sont les substrats majoritairement utilisés par les communautés microbiennes. Ces résultats sont concordants avec d'autres études (Sala et al., 2005 ; 2008 ; Oliveira et al., 2010) qui ont aussi mis en évidence que ces composés labiles, facilement biodégradables, constituaient des sources privilégiées d'énergie et de biosynthèse pour les communautés microbiennes. De plus, les vasières intertidales de Guyane sont colonisées par des biofilms associant des autotrophes (principalement des diatomées) à une méiofaune (essentiellement des nématodes et des foraminifères) (Debenay, 2012). Si nos résultats montrent que cette communauté diatomique est dominée par des formes centriques ou coloniales pélagiques et héritées du milieu marin, certaines de ces populations sont purement benthiques et ont la capacité de migrer au sein des sédiments (Sylvestre et al., 2004). Cette motilité est rendue possible par la production de quantités importantes de substances polymériques extracellulaires (EPS) comprenant des polysaccharides et des glycoprotéines (Smith et Underwood, 1998 ; Underwood et Smith, 1998 ; Taylor et al., 1999 ; Haynes et al., 2007). En Guyane, ces composés néoformés contribuent à l'agrégation des sédiments et à leur structuration en un empilement de couches d'épaisseur millimétrique où

alternent sédiments argileux déposés à marée haute et MO autochtone produite au cours des phases d'exondation de jour (Debenay et al., 2007). Ainsi, l'apport de ces molécules pourrait expliquer les fortes occurrences d'utilisations potentielles des hydrates de carbones au sein de ces sédiments estuariens.

Par hydrolyse enzymatique, les polymères organiques sont dégradés en oligo- et monomères par les enzymes extracellulaires produites par les cellules vivantes ou libérées lors de mort et de lyse cellulaire. Ces activités enzymatiques procurent alors aux cellules microbiennes la possibilité de disposer de l'énergie et, sous une forme assimilable, des éléments minéraux nécessaires à la constitution de leur biomasse et à leur croissance (Rejmankova et Sirova, 2007). Cette étape, requérant de nombreuses enzymes hydrolytiques, est considérée comme la plus limitante dans le cycle et les flux du C au sein des sédiments marins (Meyer-Reil, 1987). L'étude des activités enzymatiques impliquées dans les cycles biogéochimiques du C, N, P et S permet, en complément de l'évaluation des potentialités métaboliques des communautés microbiennes, d'une part, de fournir des informations relatives aux dynamiques des processus de décomposition de la MOS et de recyclage des nutriments et, d'autre part, d'en évaluer leurs principaux facteurs environnementaux de contrôle. Si ces approches sont classiquement mises en œuvre pour l'évaluation de la fertilité et de la santé des sols (Dick, 1997 ; Mastro et al., 2008), elles sont aujourd'hui rarement utilisées pour l'étude des slikkes estuariennes (Duarte et al., 2012) particulièrement en contexte intertropical.

Les niveaux d'activité sont globalement similaires aux gammes de variations observées pour d'autres sédiments de surface correspondant à des écosystèmes de vasières intertidales (Hiroki et al., 2007) et de mangroves (Dinesh et al., 1998 ; 2004 ; Luglia et al., 2014). Ces niveaux montrent d'importantes variations spatio-temporelles. Comme évoqué précédemment pour les respirations aérobies, cette variabilité peut résulter à la fois de dynamiques hydro-sédimentaires et de régimes de submersion/exondation différents entre les estuaires mais également d'effets saisonniers au sein d'un même estuaire. L'étude des corrélations avec les caractéristiques physico-chimiques des sédiments montre que les variabilités des activités enzymatiques sont principalement reliées aux teneurs en MO (N_{total} et COT) et en NH_4^+ (à l'exception de l'activité uréase). D'autres études (Köster et al., 1997 ; Dinesh et al., 1998 ; Caravaca et al., 2005 ; Costa et al., 2007 ; Liu et al., 2008 ; Souza et al., 2012) ont aussi mis en évidence des facteurs de contrôle similaires des niveaux d'activités enzymatiques en relation avec la richesse en MOS. En outre, si en Guyane les teneurs en MOS stimulent les activités microbiennes, les fortes teneurs en argiles et en colloïdes humiques constituent aussi

un environnement propice à l'adsorption des enzymes produites (Burns, 1982 ; Naidja et al., 2000) leur conférant en retour une meilleure protection vis-à-vis des activités protéolytiques et, par conséquent, une prolongation de leur durée de vie.

Parmi les quatre activités estimées, les arylsulfatases sont les plus corrélées avec les teneurs en N_{total} et en COT ; une dépendance vis-à-vis des ressources énergétiques et en N qui a également été observée par Klose et Tabatabai (1999). Ces enzymes catalysent l'hydrolyse des esters de sulfate phénoliques ; substrats largement répandus dans les sédiments et pouvant représenter jusqu'à 30 % du S_{total} (King et Klug, 1980). En Guyane, les activités arylsulfatases les plus fortes ont été observées pour les sédiments de l'estuaire du Maroni dont les eaux sont en permanence strictement douces. En outre, de part des apports détritiques principalement hérités des formations végétales terrestres (C/N de l'ordre de 20), ses sédiments sont les plus riches en MO. Pour cet estuaire, la disponibilité en ressources énergétiques et la qualité des eaux interstitielles sédimentaires, notamment leur salinité, sont probablement les principaux facteurs régulant la synthèse des arylsulfatases par les micro-organismes.

En raison de débits moyens importants limitant, même en période d'étiage, les intrusions d'eaux marines, les eaux de l'estuaire de l'Oyapock sont hydrochimiquement comparables à celles du Maroni. En revanche, les sédiments de cet estuaire présentent des concentrations en MO deux fois plus faibles et, qualitativement, une moindre contribution des apports continentaux en particulier au cours de la période d'étiage (C/N de 10,7). Dans ses sédiments, les activités arylsulfatases sont nettement moins importantes et sont comparables à celles des autres estuaires guyanais plus ou moins soumis à des influences marines. En Guyane, ces observations semblent confirmer l'intrication de deux facteurs de contrôle majeurs de l'expression des activités arylsulfatases ; à savoir : la disponibilité en MO agissant positivement sur leur synthèse par les communautés microbiennes et la conductivité des eaux pour laquelle, en particulier, l'augmentation des concentrations en sulfates peut exercer en effet d'inhibition.

Ces observations sont ainsi en accord avec les conclusions des travaux de Ganeshamurthy et Nielsen (1990) qui ont permis d'identifier et de hiérarchiser les facteurs de contrôle de la minéralisation des esters de sulfate ; à savoir : (i) la concentration en esters de sulfate constituant les substrats des arylsulfatases ; (ii) l'adsorption de ces esters au sein des complexes argilo-humiques les rendant ainsi moins accessibles aux arylsulfatases ; (iii) le renouvellement continu du « pool » d'enzymes par excrétion active ou par lyse cellulaire qui constitue une expression de la « fitness » des communautés microbiennes en réponse à la

disponibilité des ressources nutritives, aux conditions de pH et de température, etc. ; (iv) la présence d'ions dans le milieu, en particulier de sulfates qui, si les concentrations sont trop élevées, exercent un rétrocontrôle négatif aussi bien sur le site actif de l'enzyme que sur la transcription des gènes à l'origine de la synthèse des arylsulfatases (Fitzgerald et Cline, 1977 ; Ash et Fitzgerald, 1982 ; Roy et Williams, 1989).

De nombreuses activités enzymatiques sont réduites par des augmentations de la salinité et, plus spécifiquement, de la sodicité des sols. Ces pertes d'activités sont la conséquence d'une dénaturation des protéines enzymatiques mais aussi de réductions de la biomasse et de l'activité de biosynthèse microbiennes (Gianfreda et Ruggiero, 2006). Néanmoins, certaines activités enzymatiques peuvent perdurer du fait de la production d'enzymes par des communautés microbiennes adaptées aux conditions salées des sols (Zahran, 1997).

Les β -glucosidases sont impliquées dans la dégradation des hydrates de carbones et jouent un rôle important dans les processus globaux de décomposition de la MO carbonée. En outre, elles sont connues pour être préférentiellement associées au métabolisme des bactéries hétérotrophes (Bagwell et al., 1998 ; Criquet et al., 2002 ; Reboreda et al., 2008 ; Oliveira et al., 2010). Enfin, elles sont généralement abondantes dans les sédiments (Cunha et al., 2010) en particulier pour les zones intertidales colonisées par la végétation où les rhizodépôts exacerbent leur synthèse par les micro-organismes.

Dans les sédiments estuariens de la Guyane, les activités de ces enzymes sont celles qui présentent le moins de variations spatiales et saisonnières. Leurs substrats peuvent provenir en partie des EPS produites par certaines espèces de diatomées phytobenthiques mobiles. De part les traits de vie de ces micro-algues, cette MO, facilement biodégradable, se retrouve exclusivement concentrée dans les sédiments de surface des vasières intertidales (Decho, 1990 ; Underwood et al., 1995 ; Decho, 2000 ; Goto et al., 2001). Il a pu être mis en évidence que les EPS produites par les biofilms diatomiques pouvaient induire des effets similaires aux rhizodépôts ; provoquant une intensification des activités β -glucosidases dans les sédiments (Hiroki et al., 2007). En Guyane, cet enrichissement ubiquiste lié aux biofilms lisserait alors les éventuelles différences spatiales et temporelles avec, comme conséquence, la relative homogénéité des niveaux d'activités estimés pour les divers sédiments.

En moyenne, les activités des phosphatases basiques sont supérieures à celles des arylsulfatases et des β -glucosidases. Ce constat peut traduire une déficience en P directement assimilable par les micro-organismes. En effet, en réponse à des carences en P dans le milieu, les micro-organismes peuvent induire la synthèse de

phosphatases afin d'optimiser leur nutrition phosphatée par hydrolyse de substrats phosphorylés (Criquet et Braud, 2008). Une réponse similaire peut également être observée en fonction de la disponibilité en C. En effet, des enrichissements substantiels en C et en N entraînent une modification des rapports C/N/P et une plus grande demande en P avec, pour conséquence, une synthèse accrue de phosphatases (Criquet et Braud, 2008). À cet égard, les corrélations significatives observées dans les sédiments de Guyane entre les activités phosphatases et le N_{total} (corrélé avec le COT) vont dans le sens de l'existence de tels liens fonctionnels.

Les niveaux d'activités uréases présentent une forte variabilité saisonnière avec des valeurs nettement plus élevées au cours de la saison sèche. Cette période de précipitations réduites et de débits minimaux des fleuves est propice aux pénétrations marines et donc à des apports par sédimentation de MO essentiellement d'origine marine, de nature majoritairement protéique (Mayer, 1989) et donc à teneur élevée en N. Dans ce contexte, on observe une stimulation des activités uréases, l'urée étant un des composés intermédiaires dans la dégradation de nombreux substrats aminés (cycle de l'urée), incluant les acides aminés des protéines et les bases azotées des acides nucléiques. En outre, les profils métaboliques potentiels des communautés microbiennes montrent des occurrences d'utilisations élevées de divers substrats aminés comme sources d'énergie et de N (*N*-acétyl-*D*-glucosamine, *L*-thréonine, *L*-arginine, acide glycyll-*L*-glutamique, *L*-asparagine, *L*-phénylalanine, *L*-sérine, putrescine, acide *D*-glucosaminique).

Paradoxalement, il n'existe pas de lien entre les niveaux d'activités des uréases et les teneurs en NH_4^+ . Cette observation suggère l'existence d'un « turnover » rapide du NH_4^+ libéré par les uréases, ou toute autre activité ammonifiante, au travers de mécanismes d'assimilation directe ou de nitrification (Alongi, 1996 ; Kristensen et al., 1998 ; Kristensen et al., 2000).

Les analyses de corrélations ont mis en évidence une opposition entre les niveaux d'activités des uréases et les teneurs en Cd des sédiments ; ces derniers présentant un fort enrichissement (en association avec le Pb) au cours de la saison des pluies. À cette période, les lessivages urbains et le drainage des zones humides périurbaines sont suspectés être responsables d'apports importants en ETM aux estuaires. De nombreuses études ont démontré que le Cd^{2+} peut présenter un effet d'inhibition/inactivation des uréases (*e.g.* Chaperon et Sauvé, 2008 ; Prakash et al., 2008) avec comme mode d'action, soit d'interagir avec les complexes enzyme/substrat et leurs sites actifs, soit dénaturer leurs structures protéiques, soit inhiber leurs synthèses par les micro-organismes (Nannipieri, 1994). Néanmoins, cette relation inverse observée entre les teneurs en Cd (et dans une moindre mesure en Pb) et les niveaux d'activités des uréases peut aussi être non causale et

résulter d'un synchronisme saisonnier et confondant. Au cours de la saison des pluies, on observerait des apports importants de Cd concomitants à ceux de MO moins riche en N et, inversement durant la saison sèche, une absence de transport des polluants urbains par les eaux de ruissellement et des apports par sédimentation plus importants de MO particulaire d'origine marine.

3.5. Conclusion

Cette étude, effectuée sur les vasières intertidales des principaux estuaires de Guyane française, a permis, dans un premier temps, d'en caractériser les propriétés physico-chimiques, les teneurs en contaminants (HAP et ETM), la diversité des peuplements diatomiques et de déterminer les propriétés métaboliques de leurs communautés microbiennes sédimentaires.

Pour l'ensemble des variables descriptives étudiées, d'importantes variations spatio-temporelles ont été enregistrées liées aux caractéristiques hydro-sédimentaires particulières des estuaires de Guyane et à l'alternance des saisons hydro-climatiques. En particulier, les processus biogéochimiques au sein de ces vasières sont apparus fortement contrôlés par ces différents forçages environnementaux s'exprimant à l'échelle régionale et modulés à l'échelle locale (situationnelle, stationnelle).

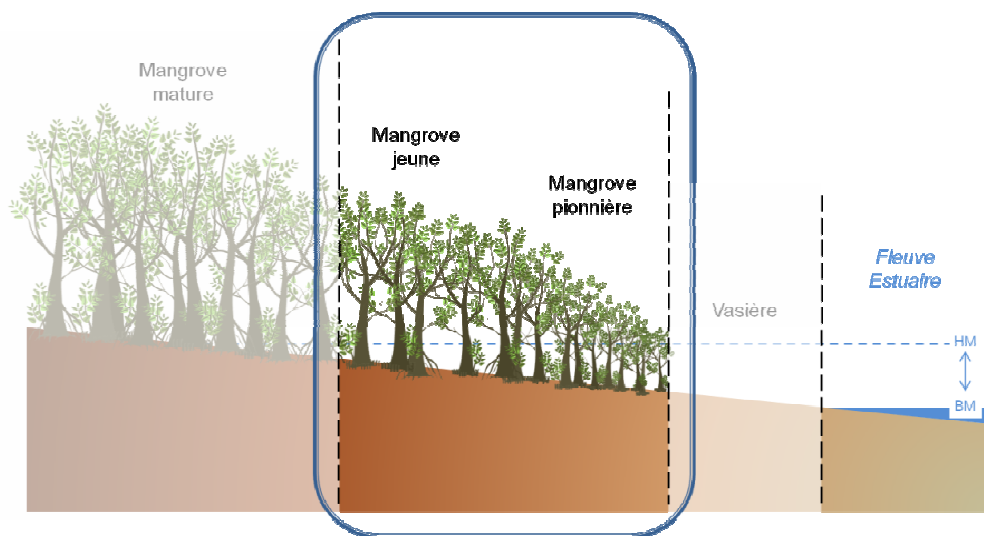
En tenant compte de ces différentes contraintes spatio-temporelles, cette étude a visé, dans un second temps, à déterminer les principaux facteurs environnementaux structurant l'expression des fonctions microbiennes à la base des cycles biogéochimiques.

La richesse des sédiments en MO est apparue comme l'un des facteurs majeurs de contrôle de l'expression des enzymes microbiennes impliquées dans sa minéralisation et donc, plus globalement, dans les cycles biogéochimiques du CNPS. Néanmoins, d'autres paramètres tels que la salinité, le pH et les teneurs en NH_4^+ , liés aux caractéristiques hydro-sédimentaires et hydrochimiques des différentes stations, ont pu être identifiés comme facteurs pouvant potentiellement intervenir dans la régulation de ces fonctions enzymatiques. Durant cette étude, l'activité respiratoire aérobie des sédiments a également été mesurée et a présenté des patrons d'expression totalement différents de ceux des enzymes. La richesse en colloïdes argilo-humiques constitue un environnement sédimentaire propice à l'adsorption des enzymes ; phénomène permettant l'enrichissement progressif des sédiments par des « pools » d'activités enzymatiques plus ou moins pérennes. Ceci pourrait expliquer l'absence de lien avec l'activité respiratoire qui elle varie à tout instant au gré de la disponibilité en substrats carbonés. En outre, il est également possible d'envisager certains biais dans la mesure de

respiration dus (i) à des consommations d'O₂ impliquées dans des processus d'oxydation abiotique de certains éléments minéraux réduits (*e.g.* Fe et Mn), (ii) à des productions d'acides organiques volatils résultant de processus de minéralisation incomplète de MOS par voie fermentative et (iii) à des consommations d'O₂ par respiration des communautés benthiques (phytobenthos et méiofaune). Un dernier paramètre microbien, la diversité métabolique potentielle d'utilisation de substrats carbonés par les communautés microbiennes aérobies, a été évalué par le système Biolog. Au même titre que les enzymes, cette diversité est apparue majoritairement structurée par la disponibilité en sources de C et de N dans les sédiments et leur hydrochimie (salinité et pH). En outre, durant cette étude, divers contaminants appartenant aux familles des ETM et des HAP anthropogéniques ont été dosés afin d'évaluer leur possible rôle dans la régulation des fonctions microbiennes. Dans le cas des HAP, aucun effet significatif n'a pu être mis en évidence. En revanche, certains ETM tels que le Cd ou le Pb sembleraient exercer un effet dépressif sur les uréases. Néanmoins, il est aussi possible que ces incidences ne résultent que d'effets confondants relatifs à d'autres facteurs tels que la quantité et la qualité de MOS et la variabilité des contextes hydro-climatiques. Enfin, les communautés phytobenthiques, via leur production d'EPS, et plus globalement le benthos (phytobenthos, méio- et macrofaune), via leur biomasse et leur activité de bioturbation, sont directement impliqués dans la dynamique de la MOS et donc dans le contrôle des activités microbiennes des sédiments de surface.

Dans le droit fil des résultats de cette étude, plusieurs pistes de recherches seraient intéressantes à développer. En effet, la stabilisation et la maturation de ces vasières colonisées par des biofilms micro-phytobenthiques vont permettre, dans leur partie supra-tidale, la colonisation progressive de la mangrove et son extension. Ainsi, il serait intéressant d'appréhender, d'une part, les modifications d'environnement sédimentaire engendrées par l'implantation (enracinement) des palétuviers puis par la dynamique successionale de cette phase pionnière arborée et, d'autre part, leurs conséquences sur les profils fonctionnels des communautés microbiennes des sédiments. En corollaire, les effets de ce changement de producteur primaire (algal vs arboré) sur l'expression des fonctions microbiennes pourraient être évalués au travers de l'étude de leurs évolutions en fonction de la disponibilité et de la qualité des différentes sources de MOS.

Functional patterns of microbial communities of rhizospheric soils across the development stages of a young mangrove in French Guiana



Mathieu Luglia^{1*}, Stéven Criquet¹, Max Sarrazin², Fabio Ziarelli³, Daniel Guiral¹

¹ Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE) – Aix-Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université – Faculté de St-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 20, France

² Laboratoire des Moyens Analytiques (LAMA, US IRD 191 IMAGO) – Centre IRD Guyane, Route de Montabo BP 165, 97323 Cayenne Cedex, France

³ Spectropole, Fédération des Sciences Chimiques de Marseille (FR 1739 AMU/CNRS) – Faculté de St-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 20, France

* E-mail : mathieu.luglia@imbe.fr, Tél. : 33491288530, Fax : 33491288668

Microbial Ecology 67(2): 302-317 (2014), [doi: 10.1007/s00248-013-0298-9](https://doi.org/10.1007/s00248-013-0298-9)

4.1. Introduction

The Amazon River is responsible for a huge discharge of sediment into the Atlantic Ocean. A major portion of this suspended particulate matter is diverted and follows a north-western path under the influence of the North-Brazil current, wind regime, and tidal currents that result in the spectacular migration of 1 600 km of subtidal mud belt along the coastline of Guianas to the Orinoco Delta (Allison and Lee, 2004; Baltzer et al., 2004). In French Guiana, this extension continuously leads to the formation of series of mud banks of 10-60 km in length, 20-30 km in width, and up to 5 m in thickness, which migrate at velocities ranging from 1 to more than 5 km.y⁻¹ (Anthony et al., 2008) along the entire coastline. They are separated by interbank areas of 15-25 km in length exposed to intensive erosion by trade-wind wave forces, generating fluid mud suspensions and delivering sediment across the intertidal zone of mud banks (Allison and Lee, 2004). In contrast, in the intertidal zone, mud banks form extensive mudflats which protect the coastline from the attacks of swell and thus allow shoreline accretion. The periodic de-watering of these deposits, due to tide cycles and their colonization by diatom mats (Sylvestre et al., 2004), progressively generates a consolidation and stabilization of the upper intertidal part of the mudflats. The arrival of propagules imported from fringing mature mangroves promotes the extension of the mangrove ecosystem benefitting from the formation of mud cracks (Gardel et al., 2009) considered, in French Guiana, as responsible for 95 % of mangrove sprouting on the coastal fringe (Fiot and Gratiot, 2006). In this environment, highly constrained by rapid and intensive hydro-sedimentary dynamics, the successional dynamic of the mangrove ecosystem gradually leads (in 50 years) to the development of series of facies, from pioneer to mature and finally to senescent (Baltzer et al., 2004). With regard to the biogeographical history of mangrove extension in the world (Tomlinson, 1986), these development stages present a pauci-specific feature along the 350 km of coastline of French Guiana where occur *Avicennia germinans* (the dominant species of the mangroves of French Guiana), *Laguncularia racemosa* (pioneer species), *Rhizophora* genus (*R. mangle* and *R. racemosa* species) (Fromard et al., 1998) and very rarely *Conocarpus erectus*.

The interactions between sediment, soil organic matter (SOM) and meio- and macrofauna, responsible for changes in ground micro-topography, sediment properties, and ground water regime of these stages (Baltzer et al., 2004), are thought to be linked with microbial community functioning, which is a central component of biogeochemical processes and trophic dynamics that occur within the mangrove ecosystem (Alongi, 1988; Alongi et al., 1993; Dinesh et al., 1998; Holguin et al., 2001; Kathiresan and Bingham, 2001; Costa et al.,

2007). The main OM input available to the mangrove ecosystem food web comes both from the marine environment and from the decomposition processes of mangrove debris (*e.g.*, leaves, dead wood and root exudates) mediated by microorganisms and carried out by their enzymes (Holguin et al., 2001; Caravaca et al., 2005; Costa et al., 2007). Thus, microbial functions and dynamics seem to make an essential contribution to the productivity of the mangrove ecosystem and are probably directly responsible for the well-being of mangroves (Alongi, 1996; Bashan et al., 2000; Holguin et al., 2001). Despite this fact, very few studies have examined the functional patterns of soil microbial communities associated with mangrove rhizosphere, especially with regard to the determinism of microbial functions involved in nutrient dynamics. The determination of enzyme activities involved in the main biogeochemical cycles (CNPS) would enable better knowledge of the role of microbial communities in mangrove ecosystems (Hyde and Lee, 1995; Dinesh et al., 1998; Sjöling et al., 2005; Liu et al., 2008).

The main goal of this study, carried out in 2010 during two hydroclimatic seasons, was thus to characterize the relationships between the development stages of mangrove, the physico-chemical characteristics of the soil, the quantity and quality of SOM, and the rhizospheric microbial functions. In addition, we have focused on soils from pioneer stages in order to describe the prospective shifts in microbial functional patterns (i) consecutive to root assimilation and excretion of mangroves (*i.e.*, rhizospheric vs non-rhizospheric soils), and (ii) linked to species of mangroves (*i.e.*, rhizospheric soils of *L. racemosa* vs *A. germinans*).

4.2. Materials and methods

4.2.1. Study site

The study site is a fringe mangrove stand containing an assemblage of *L. racemosa* and *A. germinans* located in an urban context (Cayenne, French Guiana, WGS 84 UTM 22N 353 935 m E, 546 857 m N). This young mangrove, periodically inundated by semidiurnal tides (1.4 to 2.2 m tidal range), results from silt bed colonization which has begun to be deposited since 2003. Three main distinct facies are recognizable: a pioneer mangrove (*i.e.*, P facies, height (H) < 1 m), a coppice mangrove (*i.e.*, C facies, not cut since 2005, H < 6 m), and a young forest mangrove stand (*i.e.*, F facies, H < 20 m), corresponding to a vegetation development profile from ocean toward inland.

4.2.2. Vegetation structure of mangrove

Three representative plots were studied for each of the three facies in order to describe the vegetation structure of the mangrove. The study plot area was defined according to stem densities: 1 m² for P facies, 25 m² for C facies, and 100 m² for F facies. Each of the dead and living individuals within the plots was tagged and counted, and the species were identified. The diameters of living trees, at a height of 10 cm (for P facies) and 130 cm (for C and F facies, and only for stems taller than 200 cm height) above the ground (DBH), were recorded. In total, 755 stems were monitored. For each facies, an estimation of the tree basal area (BA) was calculated. Dead trees and stems smaller than 2 m in height (for C and F facies) were not taken into account. The results were extrapolated for a standard area of 1 ha. From the data for density and BA for each species, an importance value index (IVI) was calculated according to Curtis and McIntosh (1950).

4.2.3. Soil sampling

The soils were sampled during two hydroclimatic seasons: a wet season (WS, July, $n = 25$) and a dry season (DS, November, $n = 20$). The C facies was not sampled during the DS. For P facies, three types of soil were sampled: a non-rhizospheric soil (NRZ) and two rhizospheric soils (*i.e.*, RZA and RZL soils, respectively for *Avicennia* and *Laguncularia*). For C and F facies, due to the strong extension of the root systems and the impossibility of specifically distinguishing the roots of *Avicennia* and *Laguncularia*, only undifferentiated rhizospheric soils (RZ) were collected. For each facies and type of soil, five samples were collected. Each sample was constituted by five sub-samples randomly collected from a 100-m² plot and pooled to constitute a composite sample. Each sub-sample corresponded to 1 m² from 0-1 cm soil depth (*i.e.*, NRZ soils of P facies, and between pneumatophores and near-surface roots of RZ soils of C and F facies) or corresponded to soil adhering to the root of uprooted seedlings of each species (*i.e.*, RZA and RZL soils of P facies). Following sampling, all composite samples were stored at 25 °C in the darkness, except those for enzyme activity and sulphide content measurements which were stored respectively at 4 and -20 °C. Because of the fine texture and high water content of soils, the assays of almost all analyses were based on a volume of fresh soil sampled with a truncated syringe.

4.2.4. Community level physiological profile (CLPP, Biolog EcoPlatesTM) assessment

For each measuring time and microplate replicate, the average well color development (AWCD) was calculated and then the growth curve was plotted. The time to reach an AWCD of 0.5 (AWCD_{0.5}) was determined by extrapolation for each microplate replicate. From this time, the total number of metabolized substrates (metabolic richness, *S*) was determined using an OD of 0.1 as threshold for positive response, and the Shannon's diversity (*H'*) and Pielou's evenness (*J'*) indexes were calculated. Finally, at the time of AWCD_{0.5}, OD values of each well were used subsequently in the principal component analysis (PCA) of soil CLPPs.

4.2.5. Statistical analysis

Means and standard deviations were determined for each set of replicates ($n = 5$).

Analyses of variance (ANOVA) were used to test the effect of soil factor (one-way ANOVA) on a quantitative variable at a significance level of $P < 0.05$ ($n = 5$). Thereafter, we used the *post hoc* test of multiple comparisons of Tukey (honestly significant difference, HSD) in order to verify whether the various modalities of the tested factor were significantly different from each other at a significance level of $P < 0.05$. Pearson's correlation coefficients (r) were used to assess the degree of linear relationship between two quantitative variables at a significance level of $P < 0.05$ (WS: $n = 25$, DS: $n = 20$; except for NMR composite data where n was 5 and 4, respectively).

PCA were used to compare the soils of various facies of the mangrove on physico-chemical properties ($n = 45$), TOC contents ($n = 9$), and microbial functional characteristics ($n = 45$). Following the variables, we used for the similarity matrix calculation Pearson's correlation coefficient or the covariance. Thereafter, multivariate analyses of variance by permutation (PERMANOVA) (Pesarin, 2001) were used to test the effect of soil or rhizospheric factor (one-way PERMANOVA) on a set of quantitative variables at a significance level of $P < 0.05$ with 5,000 permutations. Then, the test of pairwise multiple comparisons by permutation was used in order to verify that parameters of various modalities of the tested factor were significantly different at a significance level of $P^* < (0.05/i)$ with 5,000 permutations, where i was the total number of comparisons.

All of these analyses were performed using XLSTAT software version 2009.3.02 (Addinsoft™, France) except for one-way PERMANOVA and pairwise multiple comparisons by permutation analyses which were performed using PMANOVA free computer program ([JW Shipley](#)).

4.3. Results

4.3.1. Vegetation structure of mangrove

The P facies was characterized by very high seedling density (10^6 stems.ha⁻¹) dominated by *L. racemosa* (65 %) (Tab. 4.1). Moreover, seedling spatial distribution was heterogeneous, resulting in a patchy vegetal cover, separated by non-vegetated zones colonized by micro-phytobenthos. A marked decrease in tree density occurs from P to F facies according to a self-thinning process. Comparatively to the P facies, we observed a survival rate of 1/25 individuals within the C facies and 1/150 individuals within the F facies, with the progression of the percentage of dead standing trees from 0 to 30. These high mortality rates during the stem exclusion stages affect differently the two species. Relative to P facies and *A. germinans*, we observed a survival rate of 1/15 individuals within the C facies and 1/65 individuals within the F facies. In the case of *L. racemosa*, we observed the survival of 1/35 individuals within the C facies and 1/530 individuals within the F facies.

Table 4.1. Vegetation structure of mangrove stand

		Facies		
		P	C	F
Ind. Nb / ha		$1.175 \times 10^6 \pm 0.757$	$5.84 \times 10^4 \pm 0.396$	$11.4 \times 10^3 \pm 0.566$
Living trees (%)	<i>Avi.</i>	35 ± 10	56 ± 7	81 ± 8
	<i>Lag.</i>	65 ± 10	44 ± 7	18 ± 8
	<i>Rhi.</i>	0	0	2 ± 1
Dead standing trees (%)		0	12 ± 8	30 ± 7
Total	(m ² / ha)	21 ± 13	17 ± 3	17 ± 5
BA	<i>Avi.</i> (%)	59 ± 16	50 ± 5	82 ± 8
	<i>Lag.</i> (%)	41 ± 16	51 ± 5	18 ± 8
IVI	<i>Avi.</i>	102	105	162
	<i>Lag.</i>	98	95	38

Values are means ($n = 3$) ± standard deviations. *Avi* *Avicennia*, *Lag* *Laguncularia*, *Rhi* *Rhizophora*, BA tree basal area, IVI importance value index

The BAs, although not directly comparable between the P facies and the other two (*i.e.*, diameter measured at 10 cm in height for P facies instead of 130 cm), were higher ($21 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$) for P facies. They showed a strong variability and seemed to stabilize to $17 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ for C and F facies. The IVIs of *Avicennia* and *Laguncularia*

for P and C facies were about 100 but became 162 for *Avicennia* against 38 for *Laguncularia* for F facies, reflecting the strong competitive value of *Avicennia*, which grows faster and higher, while *Laguncularia*, overtopped and shaded, gradually dies.

4.3.2. Physico-chemical properties of soils

During the WS, several parameters (*i.e.*, TOC, total N and S, S^{2-} , Olsen P, H_2O_{WHC}) showed similar patterns of change across the facies of the mangrove (Tab. 4.2). For this set of variables, it appeared that the older the vegetation stages, the higher the variable values. In contrast, salinity showed a quite different pattern. For this parameter, the highest values were observed in the pioneer stand, while the C and F facies showed the lowest values. During the DS, similar patterns in the variable distribution were observed according to the facies gradient. However, salinity and Olsen P showed constant values.

PCA (Fig. 4.1a) and PERMANOVA showed that the differences of physico-chemical characteristics between the soils for both seasons were highly significant (WS: $\chi^2 = 95.7$, DS: $\chi^2 = 72.3$, both $P < 0.001$). Nevertheless, there was no significant difference in the physico-chemical characteristics between RZA and RZL soils of P facies for the two seasons (WS: $\chi^2 = 7.9$, $P^* = 0.795$; DS: $\chi^2 = 15.7$, $P^* = 0.203$). This was also true for NRZ soils relative to RZA and RZL soils of P facies (WS: $\chi^2 = 27.7$, 29.7 , $P^* > 0.005$; DS: $\chi^2 = 24.5$, 24.7 , $P^* > 0.008$). During the WS, soils of older stages (*i.e.*, C and F facies) were clearly discriminated relative to those of P facies (C facies: $\chi^2 = 50.8$, 55.6 , 56.7 , $P^* < 0.0001$; F facies: $\chi^2 = 55.5$, 71.0 , 82.7 , $P^* < 0.0001$) on the PC1 due to their higher values of TOC and $S^{2-}/totS$ and $OlsP/totP$ ratios. Moreover, soils of C and F facies were segregated ($\chi^2 = 38.0$, $P^* < 0.001$) on PC2, mainly by pH_{KCl} . During the DS, soils of F facies were still discriminated relative to those of P facies ($\chi^2 = 44.8$, 61.5 , 63.2 , $P^* < 0.0002$) on the PC1 but, unlike the WS, this was mainly due to higher TOC content values.

Table 4.2. Physico-chemical properties of mangrove soils

Characteristics	WS					DS				
	P		C		F	P		F		RZ
	NRZ	RZA	RZL	RZ	RZ	NRZ	RZA	RZL	RZ	RZ
Water content at WHC (g.kg ⁻¹)	381 ± 9 ^b	383 ± 4 ^b	382 ± 4 ^b	412 ± 4 ^a	410 ± 4 ^a	390 ± 6 ^b	388 ± 3 ^b	391 ± 6 ^b	402 ± 5 ^a	
Salinity	61 ± 21 ^a	39 ± 5 ^b	41 ± 8 ^{ab}	4 ± 2 ^c	17 ± 9 ^c	41 ± 7 ^a	36 ± 1 ^a	37 ± 1 ^a	40 ± 2 ^a	
pH _{KCl}	7.3 ± 0.1 ^a	6.9 ± 0.2 ^b	6.9 ± 0.2 ^b	6.8 ± 0.1 ^b	7.5 ± 0.2 ^a	7.4 ± 0.0 ^a	7.0 ± 0.2 ^b	6.8 ± 0.1 ^b	6.8 ± 0.1 ^b	
TOC (g.kg ⁻¹ DW)	14.7 ± 3.5 ^b	13.5 ± 1.5 ^b	12.9 ± 1.7 ^b	19.9 ± 1.0 ^a	22.8 ± 1.6 ^a	13.7 ± 1.7 ^b	12.3 ± 1.4 ^b	13.3 ± 2.4 ^b	19.0 ± 1.5 ^a	
Total N (g.kg ⁻¹ DW)	1.4 ± 0.2 ^c	1.5 ± 0.1 ^c	1.4 ± 0.1 ^c	2.0 ± 0.1 ^b	2.2 ± 0.1 ^a	1.5 ± 0.1 ^b	1.5 ± 0.2 ^b	1.6 ± 0.1 ^b	2.0 ± 0.1 ^a	
Molar C/N ratio	11.9 ± 1.4 ^{ab}	10.4 ± 0.7 ^b	10.4 ± 0.8 ^b	11.9 ± 0.5 ^{ab}	12.0 ± 0.4 ^a	10.4 ± 1.0 ^{ab}	9.4 ± 0.8 ^b	9.6 ± 1.1 ^{ab}	11.1 ± 0.3 ^a	
Total S (mg.kg ⁻¹ DW)	2050 ± 520 ^b	1200 ± 122 ^b	1260 ± 270 ^b	3200 ± 316 ^a	4060 ± 764 ^a	1300 ± 82 ^b	1280 ± 409 ^b	1240 ± 279 ^b	2940 ± 410 ^a	
S-S ²⁻ (mg.kg ⁻¹ DW)	2 ± 2 ^b	9 ± 8 ^b	5 ± 3 ^b	1287 ± 274 ^a	1675 ± 559 ^a	3 ± 2 ^b	8 ± 12 ^b	7 ± 9 ^b	128 ± 70 ^a	
Total P (mg.kg ⁻¹ DW)	463 ± 130 ^a	507 ± 54 ^a	496 ± 53 ^a	541 ± 63 ^a	584 ± 54 ^a	590 ± 27 ^a	572 ± 26 ^a	581 ± 24 ^a	584 ± 22 ^a	
Olsen P (mg.kg ⁻¹ DW)	60 ± 6 ^b	61 ± 14 ^b	54 ± 9 ^b	86 ± 12 ^b	159 ± 47 ^a	67 ± 4 ^a	59 ± 11 ^{ab}	51 ± 8 ^b	65 ± 3 ^a	

Values are means (n = 5) ± standard deviations. For each season, values followed by the same letters in a row do not differ significantly from each other at P < 0.05

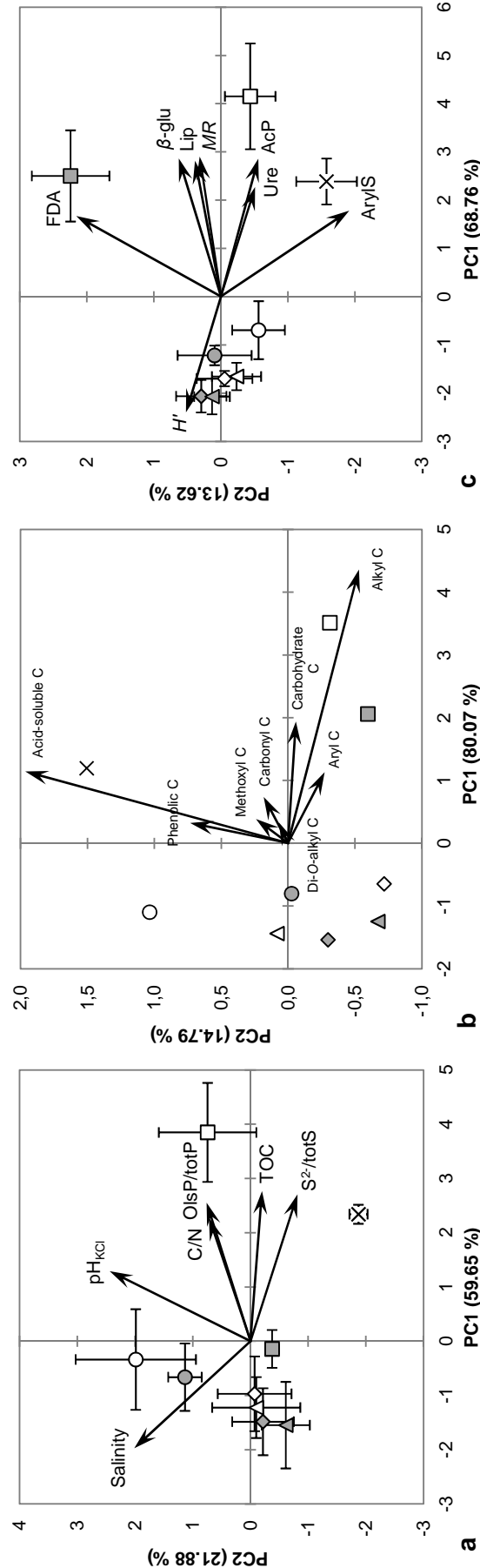


Figure 4.1. PCA of environmental and microbial characteristics of mangrove soils. **a** Biplot of PCA (Pearson) of physico-chemical properties accounting for 81.53 % of total variance. **b** Biplot of PCA (covariance) of TOC contents derived from SS ¹³C NMR spectroscopy accounting for 94.86 % of total variance. **c** Biplot of PCA (Pearson) of microbial respiration, enzyme activities, and functional diversity accounting for 82.39 % of total variance; vector scale, x3. Symbols depict means (n = 5) with standard deviations (in brackets) on PC1 and PC2, except for **b** (composite samples); white symbols: wet season; grey symbols: dry season; circle: P NRZ; diamond: P RZA, triangle: P RZL, cross: C RZ, square: F RZ soils

4.3.3. Soil TOC content and quality

Following HF treatment, we observed a strong mass loss in soils, ranging from 70 to 80 % (Table 4.3). This was mainly due to the mineralogical composition of these Amazonian sediments, rich in HF-soluble aluminum silicates and iron oxy-hydroxides. The molar C/N ratios of residues were higher than those of soils before HF treatment, showing a preferential loss of organic compounds with relatively high N content. The percentages of TOC in acid-soluble fraction were high overall and higher for NRZ soils than for the others. These proportions decreased along the facies gradient for both seasons, reflecting a lower acid-soluble OM (ASOM) for the older soils.

For all facies and for both seasons, the alkyl C and *O*-alkyl C regions dominated over the aromatic C and carbonyl C regions of acid-insoluble fraction (*i.e.*, residue) of SOM (Table 4.4). Within the *O*-alkyl C region, the carbohydrate C region broadly dominated over the other two and also over the aromatic C and carbonyl C regions. The contribution of alkyl C to TOC for both seasons increased according to the facies gradient from approximately 20 to 30 %. That of *O*-alkyl C was about 30 % across the facies for both seasons, with RZL soils of P facies exhibiting the highest percentages (*i.e.*, 33 and 35 %, respectively, in WS and DS). For the two seasons, the proportions of aromatic C and carbonyl C showed little variation across the facies. The increase of TOC content in soils observed through the developmental stages of mangrove mainly resulted in the increase of OC as alkyl C and *O*-alkyl C. The humification index slightly increased according to the facies gradient for both seasons (ranging from 0.6 to 1). By contrast, RZ soils of F facies showed the lowest values of aromaticity index for both seasons (*i.e.*, 19 and 17 %, respectively, in WS and DS). Results of PCA (Fig. 4.1b) evidenced a contrast between the soils of P facies and those of older stages on PC1 for both seasons. Thereby the soils of C and F facies were discriminated in the positive area of PC1 due to their higher values in OC like alkyl C and carbohydrate C. The main variable expressed on PC2 was acid-soluble C (on the positive side), accounting for 79.6 % of the variance explained by this axis. We observed that the soils were closer to each other in DS than in WS on PC2. Thus, PC2 depicted seasonal variations of acid-soluble C content in soils, with higher variations during the WS than the DS.

Table 4.3. Characterization of mangrove soils after HF treatment

Season	Facies	Soil	Residue		Acid-soluble fraction		
			Mass loss % of raw soil	C/N ratio Molar	C	N	C/N ratio Molar
WS	P	NRZ	74.3	12.3	30.3	31.5	11.6
		RZA	79.0	12.3	21.5	33.5	6.7
	C	RZL	78.2	11.4	27.2	33.3	8.5
		RZ	78.6	12.2	26.0	27.9	11.1
	F	RZ	77.7	13.8	18.6	29.6	7.5
		NRZ	78.0	11.5	26.2	32.9	8.3
DS	P	RZA	78.0	11.2	24.9	37.7	6.2
		RZL	73.8	11.8	20.0	34.6	5.5
	F	RZ	75.7	12.6	19.1	28.9	7.3

Values are based on a composite sample

Table 4.4. TOC content, humification, and aromaticity indexes derived from SS 13C CP-MAS NMR spectra of mangrove soils

Season	Facies	Soil	Residue											
			Acid-soluble fraction		Chemical shift regions of spectrum (ppm)								Humification index	Aromaticity index
			TOC content (g.kg ⁻¹ DW)	Humification index	O-alkyl C		Aromatic C		Aromatic C		Alkyl C / O-alkyl C	Ratio	%	
					Methoxyl C	Carbohydrate C	Di-O-alkyl C	Aryl C	Phenolic C	Carbonyl C				
					0 - 45	45 - 60	60 - 92	92 - 112	112 - 142	142 - 160	160 - 210			
NRZ			4.5 (30.3)	2.7 (18.6)	1.1 (7.2)	2.9 (19.8)	0.7 (5.0)	1.3 (8.7)	0.6 (4.3)	0.9 (6.1)	0.6	20.5		
P			2.9 (21.5)	3.8 (28.4)	0.8 (6.2)	2.4 (17.9)	0.5 (3.9)	1.6 (11.7)	0.4 (3.2)	1.0 (7.3)	1.0	20.8		
WS	RZL		3.5 (27.2)	2.7 (21.0)	0.7 (5.5)	2.8 (22.0)	0.7 (5.1)	1.4 (10.6)	0.5 (4.1)	0.6 (4.6)	0.6	21.5		
		RZ	5.2 (26.0)	4.8 (24.2)	1.3 (6.4)	3.2 (16.1)	0.8 (4.2)	1.6 (8.2)	1.5 (7.6)	1.5 (7.3)	0.9	23.6		
DS	RZ		4.2 (18.6)	6.9 (30.4)	1.3 (5.6)	4.8 (21.0)	1.0 (4.2)	2.7 (11.7)	0.6 (2.7)	1.3 (5.8)	1.0	19.0		
		NRZ	3.6 (26.2)	3.4 (25.1)	0.7 (5.5)	2.7 (20.1)	0.5 (3.9)	1.4 (10.2)	0.5 (3.4)	0.8 (5.6)	0.9	19.9		
DS	RZA		3.1 (24.9)	2.8 (22.7)	0.7 (6.0)	2.6 (21.2)	0.7 (5.5)	1.2 (9.4)	0.5 (3.7)	0.8 (6.6)	0.7	19.2		
		RZL	2.7 (20.0)	3.0 (22.5)	1.1 (8.5)	2.8 (20.9)	0.8 (5.6)	1.6 (11.9)	0.6 (4.1)	0.9 (6.4)	0.6	21.7		
	F	RZ	3.6 (19.1)	6.1 (31.9)	0.9 (4.7)	3.8 (19.9)	0.9 (4.7)	1.8 (9.6)	0.6 (2.9)	1.4 (7.2)	1.1	17.0		

Values are based on a composite sample. Values in brackets are OC expressed in % of TOC

4.3.4. Microbial respiration

MR had similar patterns across the mangrove facies for both seasons (Fig. 4.2). Higher levels of MR were observed in RZ soils of C and F facies for both seasons, showing values three- to eightfold higher than those of P facies. There was no significant difference of MR between RZA and RZL soils of P facies for the two seasons. However, the MR of NRZ soils during the DS was significantly twofold higher than those of the two other soils of P facies. Finally, we observed significant and strong positive correlations between MRs and TOC contents for both seasons (WS: $r = 0.921$, DS: $r = 0.860$, both $P < 0.001$).

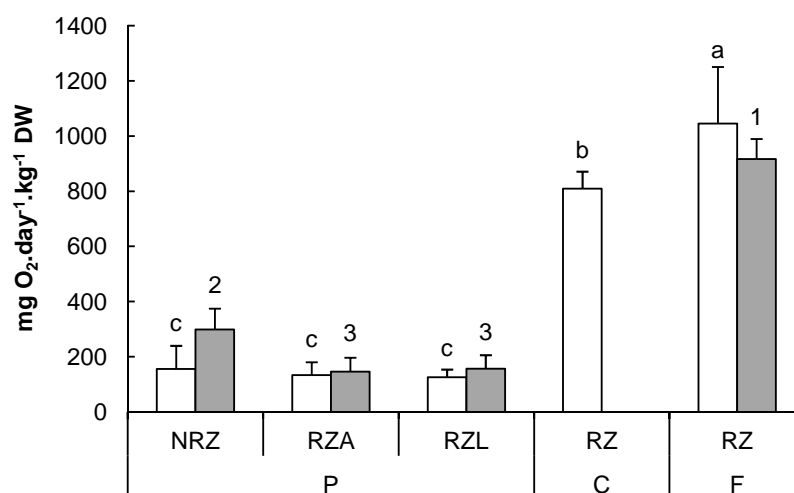


Figure 4.2. Microbial respiration of mangrove soils. Bars depict means ($n = 5$) with standard deviations (in brackets). For each season, bars followed by the same letters or numbers do not differ significantly from each other at $P < 0.05$. White bars: wet season, grey bars: dry season

4.3.5. Enzyme activities

β -glu, Ure, AcP, and Lip activities varied similarly across the facies with increasing activities from P to F facies for the two seasons (Fig. 4.3). Among these, β -glu and Lip were the two enzymes which showed the strongest activity increases between the facies (respectively five- and 20-50-fold higher between P and F facies). They showed significant and strong positive correlations for both seasons, respectively, with TOC content (WS: $r = 0.919$, DS: $r = 0.901$, both $P < 0.001$) and OC content as alkyl C (WS: $r = 0.962$, $P < 0.01$; DS: $r = 0.985$, $P < 0.05$). The FDA showed constant levels of activity across the facies for the two seasons, except for RZ soils of F facies which showed two- to threefold higher activity during the DS. A significant effect of season was observed on Ure and ArylS activities of various facies. Their activity levels through the facies were overall higher in the WS than in the DS. Finally, within the P facies, results showed that globally there was no significant difference between the three soils.

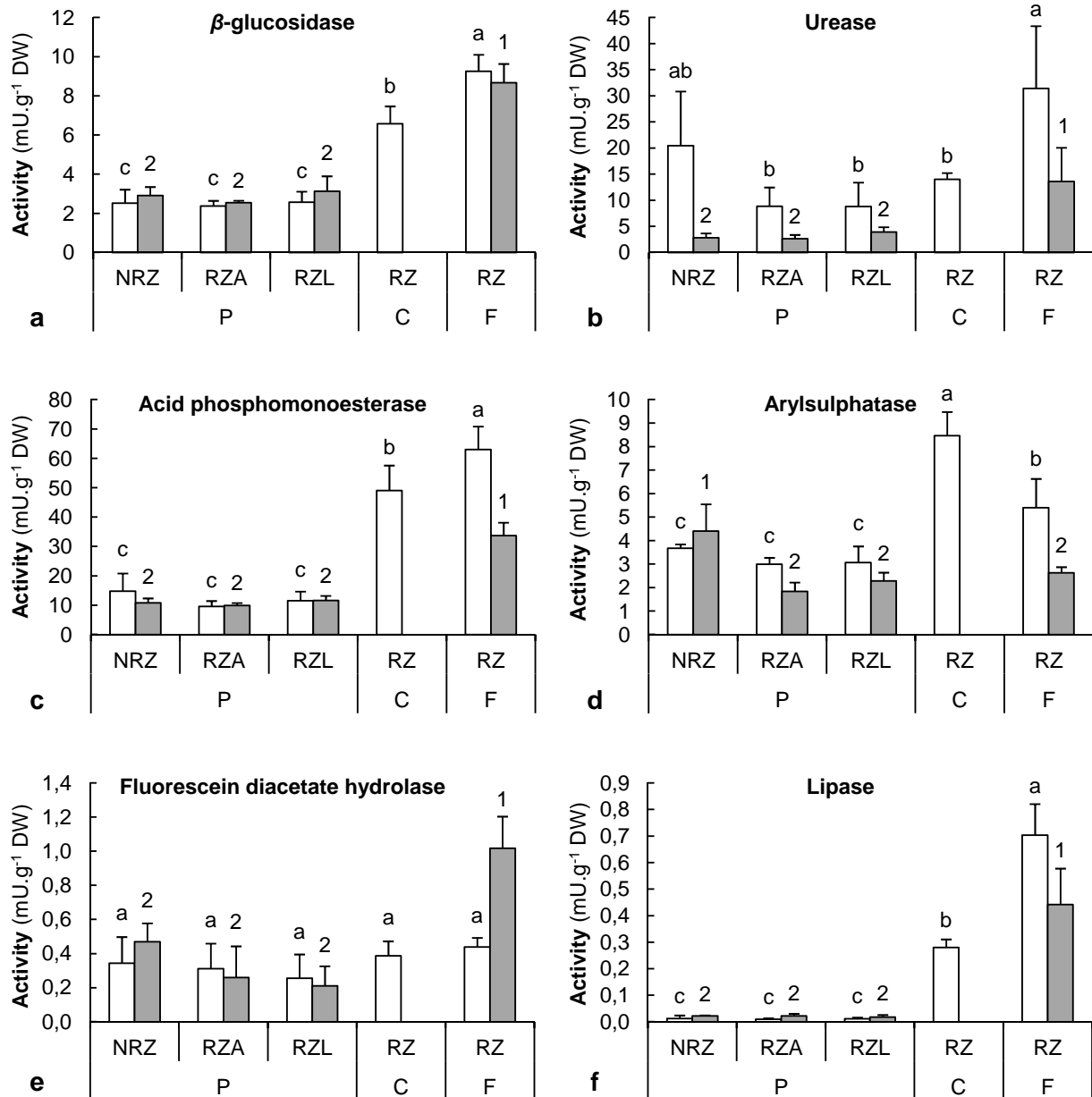


Figure 4.3. Enzyme activities of mangrove soils. Bars depict means ($n = 5$) with standard deviations (in brackets). For each season, bars within a graph followed by the same letters or numbers do not differ significantly from each other at $P < 0.05$. White bars: wet season, grey bars: dry season

4.3.6. CLPPs and PCA of microbial functions

Similar patterns of S were observed along the mangrove facies for the two seasons with a higher S during the DS (Fig. 4.4a). RZA and RZL soils of P facies showed the highest S s for both seasons. The J 's (data not shown) showed high values ($0.92 < J' < 0.94$), which did not differ significantly from each other between the facies for the two seasons.

As for S , similar trends for H' were observed across the facies for the two seasons, with higher diversity during the DS (Fig. 4.4b). The H' decrease observed throughout the development stages of mangrove was only related to the S decrease and not to the efficiency decrease of substrate utilization (*i.e.*, OD of a given

positive well). There were no differences of H' between the three soils of P facies for the two seasons. The lowest H' s were observed in RZ soils of C and F facies for both seasons. Moreover, RZ soils of F facies showed the strongest fine-scale spatial heterogeneity of H' .

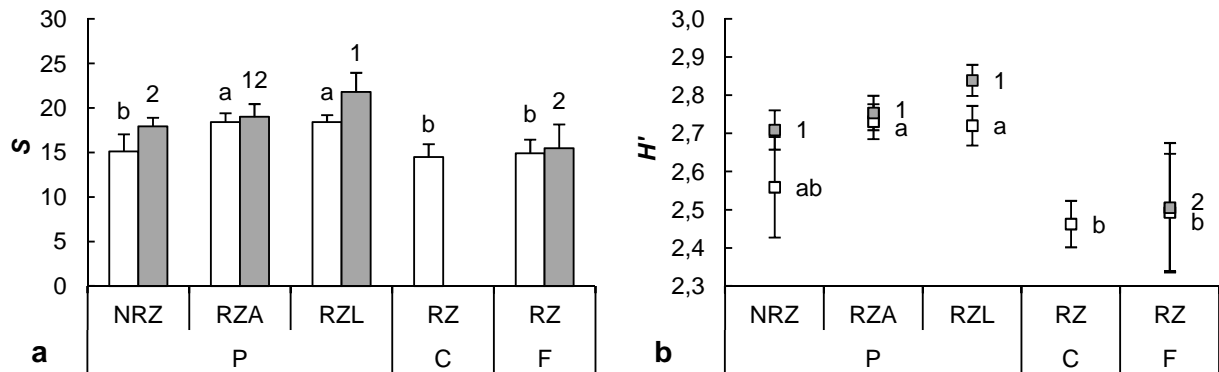


Figure 4.4. **a** Metabolic richness (S) and **b** functional diversity (H') derived from Biolog EcoPlates[™] analyses of mangrove soils. Markers and bars depict means ($n = 5$) with standard deviations (in brackets). For each season, means within a graph followed by the same letters or numbers do not differ significantly from each other at $P < 0.05$. White markers and bars: wet season, grey markers and bars: dry season

Results of PCA, performed on the different Biolog C substrates (Fig. 4.5), revealed that differences of metabolic profiles of soils between P, C, and F facies in the WS and between P and F facies in the DS were highly significant (WS: $\chi^2 = 187.4$, DS: $\chi^2 = 158.9$, both $P < 0.001$). Nevertheless, results showed that there was no significant difference of metabolic profiles between RZA and RZL soils of P facies for the two seasons (WS: $\chi^2 = 34.2$, $P^* = 0.984$; DS: $\chi^2 = 60.3$, $P^* = 0.260$). A contrast between soils of P facies and those of older stages was observed on PC1 for the two seasons. The soils of C and F facies were discriminated in the negative area of PC1 due to their higher utilization of D1, C1, and H4 (*i.e.*, methylenic structures) and their lower utilization of E1 and F1 (*i.e.*, polysaccharide polymers). Another contrast between soils of P and F facies was observed on PC2 which was characteristic of season effect. During the WS, the soils of F facies were found in the positive area of PC2 due to their higher utilization of *D*-galacturonic acid (B3) and inversely in the DS.

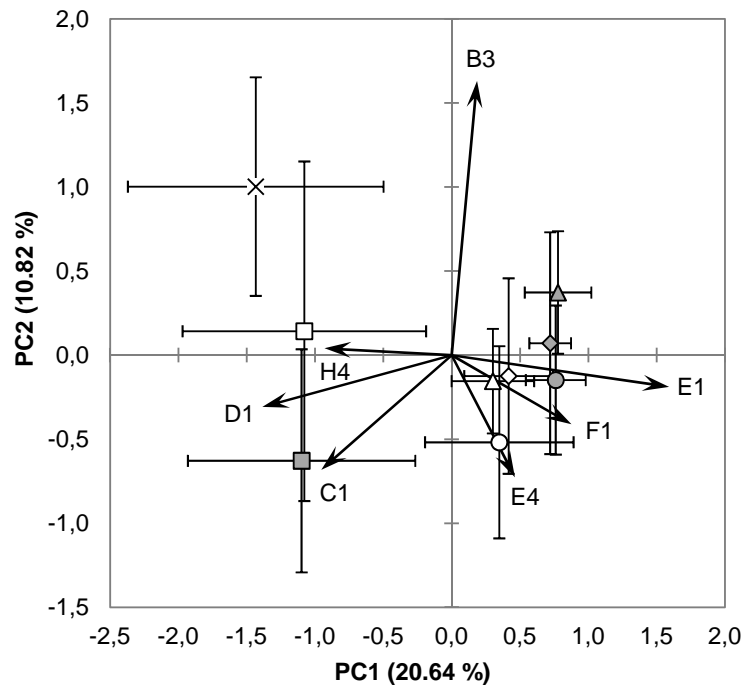


Figure 4.5. PCA (covariance) of potential metabolic profiles of mangrove soil; biplot of PCA on 27 substrates accounting for 31.46 % of total variance; vector scale: x3; only the most driving variables are represented. B3: *D*-galacturonic acid, C1: tween 40, D1: tween 80, E1: α -cyclodextrin, E4: *L*-threonine, F1: glycogen, H4: putrescine. Symbols depict means ($n = 5$) with standard deviations (in brackets) on PC1 and PC2. White symbols: wet season, grey symbols: dry season; circle: P NRZ, diamond: P RZA, triangle: P RZL, cross: C RZ, square: F RZ soils

Finally, a PCA (Fig. 4.1c) was performed on all the microbial functions (*i.e.*, *MR*, enzyme activities, and *CLPPs*) to investigate which best discriminate the different facies. Multivariate analysis confirmed the previous results in that, for both seasons, P soils were clearly discriminated from those of C and F facies due to higher enzymatic activities (*i.e.*, β -glu, AcP, and Lip) and respiration rates as well as lower functional diversity (WS: $\chi^2 = 117.2$, DS: $\chi^2 = 134.9$, both $P < 0.001$). By contrast, there was no significant multivariate difference of functional patterns between RZA and RZL soils of P facies for both seasons (WS: $\chi^2 = 9.1$, $P^* = 0.911$; DS: $\chi^2 = 32.0$, $P^* = 0.010$).

4.4. Discussion

4.4.1. Mangrove and soil characteristics

Establishment of the mangrove began by the concomitant colonization of sediments by both *Avicennia* and *Laguncularia* seedlings. Following this first step, competition phenomena (availability of nutrients and light) occurred between these species. Since *Avicennia* is known as being a taller species than *Laguncularia*, it was

logical that *Laguncularia* was progressively overtopped and finally excluded by *Avicennia* as succession proceeded. The scenario observed was coherent with those described by Peltier (1993), Betoulle (1998), and Cadamuro (1999) in other sites of French Guiana. It is representative of an ocean front mangrove which shows a generic and rapid successional dynamic, benefiting from nutrient enrichment from the Amazon and favorable climatic conditions due to its situation close to the equator. The succession we observed resulted in a young forest which was not an ultimate successional stage in mangrove ecosystems but which allowed the development of more matured soils with enhanced aboveground-belowground linkages.

The soils of the different facies had similar textural properties (*e.g.*, mineralogy, particle size distribution, macro- and micro-porosity) (data not shown). In contrast, other physico-chemical characteristics showed significant spatial and seasonal variations. Results, especially those of the WS, highlighted that ocean distance and micro-topography, allowing rainwater stagnation, were prevailing factors with regard to spatial variations of soil salinities. This freshwater stagnancy led to occasional reducing conditions highlighted by increases in sulphide content (up to 50 % of total S) and of the bio-available fraction of P (*i.e.*, Olsen P), probably released from the iron-bound P pool ($\text{Fe}(\text{OOH})\approx\text{P}$) under reduced conditions (Fabre et al., 1999).

Results for TOC content (< 2 %) in mangrove soils were consistent with those of many studies on mangrove ecosystems (Kristensen et al., 2008). The values of C/N ratios observed were around 11, while the majority of the world intertidal mangrove sediments exceeded C/N ratios of 20 (Kristensen et al., 2008). These low C/N ratios indicated that the SOM was probably not mainly derived from mangrove debris but much more from marine imported OM (Marchand et al., 2003). This reflected both the youth of the mangrove stand and the exportation of the majority of mangrove inputs (*e.g.*, litter) by the tides.

Nevertheless, results from SS ^{13}C NMR analysis indicated a shift of soil TOC quality across the mangrove development profile: the more mature the facies, the richer the soil in the different C pools, especially alkyl C and carbohydrate C (both accounting for about 60 % of TOC). During HF treatment, a large fraction of TOC (20-30 %) was lost as acid-soluble C. According to Skjemstad et al. (1994), HF does not involve significant changes in the distribution of chemical functions of OM. However, according to Schmidt et al. (1997), Hatcher et al. (1983), and Preston et al. (1989), a small and preferential loss of labile carbohydrates may occur. Thus, from these observations, we conclude that both the enrichment and quality of TOC observed must reflect an increased imprint of mangrove vegetation on SOM. Similar differences in organic sources, contents, and qualities have also been observed in other mangrove forests (Alongi et al., 2000;

Bouillon et al., 2003; Pongpurn et al., 2009), the high intertidal forests being an important deposition area of refractory mangrove detritus, while the low intertidal forests, exposed to strong currents, prevent such deposits (Kristensen et al., 2011).

Another original result concerned the quality of SOM of NRZ soils from P facies. These were characterized by higher % of ASOM than the RZ soils of the two mangrove species. The explanation for this enrichment may be provided by the initial colonization of mudflat surface by marine organisms. In French Guiana, before the rooting of seedlings, the mudflats are colonized at low tide mainly by micro-phytobenthic diatoms. These microalgae are known to produce large quantities of extracellular polymeric substances (EPS) resulting in the formation of biofilm at the water-sediment interface. Thus, as also suggested by Debenay et al. (2007), such substances may explain the ASOM enrichment observed in the NRZ plots, mangrove seedlings, and their root exudates being of lesser importance for soil TOC quality.

4.4.2. Microbial metabolism vs environmental factors

4.4.2.1. Microbial respiration

The mangrove formations develop particular root systems resulting in a dense network of near-surface roots in which the aerenchyma tissues are connected with lenticels on pneumatophores, prop roots, and buttresses above the ground (Tomlinson, 1986). Such biogenic structures allow O₂ transport from the atmosphere to root tips within anoxic sediment, creating a set of oxic micro-niches close to them (Alongi et al., 2000; Purnobasuki and Suzuki, 2005; Kristensen and Alongi, 2006; Komiyama et al., 2008; Kristensen et al., 2011). Moreover, in French Guiana, these periodically flooded mangroves are known to present significant positive redox potential (Marchand et al., 2003; 2004) because of the hydro-sedimentary instability of the surface sediment of mud banks. Thus, aerobic heterotrophic microbial communities could be to a large extent supported and regulated by these phenomena, especially at low tide during the DS, and make the aerobic catabolism the major decomposition pathway, as also described by Alongi et al. (2001) in a mangrove with similar TOC characteristics.

In the present study, the *MR* of mangrove soils was highly variable, a result that is similar to those referenced for other mangrove ecosystems (Alongi et al., 2001; Bouillon et al., 2008; Lovelock, 2008; Kristensen et al., 2011; Alongi et al., 2012; Chen et al., 2012) and which is due to heterogeneous micro-environmental characteristics, such as OC content and O₂ availability. The *MR* values of soils of P facies were the lowest

and increased strongly toward soils of older stages, concomitantly with TOC content. Previous studies also reported such respiration patterns across mangrove vegetation profiles (Lovelock et al., 2010; Alongi et al., 2012; Chen et al., 2012), indicating that this was likely due to differences in tidal position and flooding duration and subsequent accumulation rates of SOM (*e.g.*, litter). Our results highlighted that if TOC contents are a major structuring factor of *MR* patterns of soil microbial communities, the TOC quality must also be considered as a determining factor in the expression of microbial metabolism. Moreover, during the two hydroclimatic seasons, similar patterns of *MR* were observed across the facies. Such stability has been previously reported in other tropical mangroves and interpreted by Alongi (1994) and Holmer et al. (1999) as a lack of effect of hydroclimatic context on sediment C microbial oxidation. However, during the DS, the *MR* of NRZ soils of P facies was significantly higher than those of the two RZ soils. As previously suggested, the occurrence of microalgae biofilm on the surface of NRZ mudflat, concomitantly with increased solar irradiation during the DS, may improve both C primary production and oxic conditions, thus explaining the higher *MR* ratio observed.

4.4.2.2. Enzyme activity

The activities of sediment enzymes involved in the main biogeochemical cycles still remain poorly documented in mangrove ecosystems. Thus, another aim of our study was to provide information on enzyme dynamics in such environments.

The activity values obtained were within the range of the few other published studies on enzyme activities of mangrove sediments (Brazil: Crapez et al., 2001; Baptista Neto et al., 2005; Fontana et al., 2010; India: Dinesh et al., 1998; 2004; China: Liu et al., 2008). For almost all the enzymes investigated across the development stages of the Montabo mangrove, the highest values were observed in soils of older stages, which also had the highest TOC contents. Similar observations have also been reported by Dinesh et al. (1998) and Liu et al. (2008) for other mangrove stands. Moreover, other studies, performed all over the world on non-mangrove sediments, including a large proportion of bare sediments, revealed the same influence of TOC on enzyme activity (Köster et al., 1997; Wobus et al., 2003; Caravaca et al., 2005; Costa et al., 2007). Thus, it appears that the TOC is a ubiquitous structuring factor for these microbial functions in soils, including those of mangroves. The strong increase of β -glu activity and even more that of Lip (20- to 50-fold higher) in older stages relative to pioneer stage clearly evidenced an increase in degradation

processes of SOM derived from aboveground vegetation. These enzyme activities increased much more than the others in relation with the abundance of their natural substrates, *i.e.*, plant carbohydrates (*e.g.*, cellulose) and lipids (*e.g.*, wax and cutin). This observation indicates an enhancement of aboveground-belowground linkages as succession proceeds, providing a more suitable environment for enzyme synthesis and accumulation in mangrove sedimentary matrix.

Another aim of our work was to investigate, in pioneer stage, the rhizospheric effect of the two mangrove species on enzyme activities. The lack of difference of enzyme activity pattern in this early stage of colonization may indicate a preponderant effect of the SOM mainly derived from marine and micro-phytobenthic input on functional expression of microbial communities.

4.4.2.3. Functional diversity

As also mentioned for enzyme patterns, few studies involving *CLPPs* measurement have been performed on sediments (Costa et al., 2007; Min et al., 2011), and what is more, only one dealing with the functional diversity of mangrove soil microorganisms (Adame et al., 2012) has been carried out using Biolog EcoPlates™.

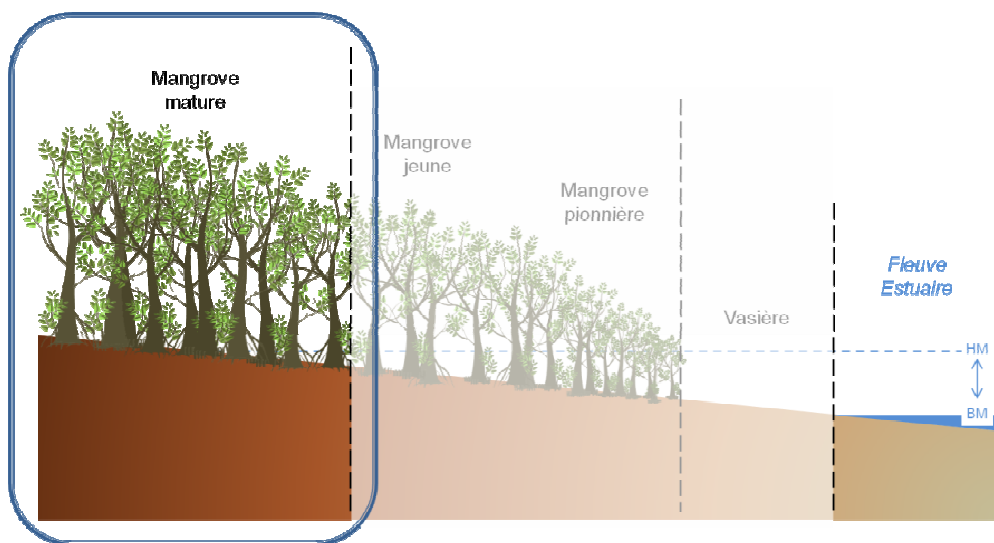
Across the development stages of mangrove, we evidenced a loss of functional diversity and a greater C-source specialization with the increase of TOC content in soils. Within the pioneer stage, no difference between the three kinds of soil was observed, which remained highly diversified in their metabolic profiles. Considering the lower content of the different C pools of the pioneer stage, the increased functional diversities may be *in fine* interpreted as a response of microbial communities toward C starvation, microorganisms being constrained to diversify their C-acquisition mechanisms to survive. Thus, as also suggested for *MR*, the functional patterns of microbial communities of P facies soils may be much more fuelled and controlled by imported marine OM or by micro-phytobenthos-derived OM (Marchand et al., 2003) than by mangrove vegetation (dead biomass, leachates, and exudates). Moreover, molecular analyses of mobile mud deposits performed by Madrid et al. (2001) in French Guiana indicated that bacterial diversity was among the most diverse of all environments reported to date. Although metagenomic was not investigated in our study, the observations of Madrid et al. (2001) may also explain the higher *H*'s we found in the pioneer stage; the higher the microbial diversity, the higher are the functions expressed. Considering the F facies, a strong variability of *H*' was observed for both seasons. This could be explained by the

existence of high micro-environmental heterogeneity due to the development of dense and extensive networks of pneumatophores and near-surface roots as well as both the litter inputs and their mineralization products. At local scale, these environmental factors can modify the nutrient availability (*e.g.*, root exudates, litter leachates) and the diversity of catabolic sources, thus resulting in modifications of functional diversity of soil microbial communities (Alarcón-Gutiérrez et al., 2009).

4.5. Conclusion

This study has shown that, along a mangrove vegetation profile, physico-chemical characteristics of soils were strongly influenced by both the vegetation cover and the intertidal stands of the different mangrove facies. Among the different pedological parameters, TOC and its different C pools appeared as the main structuring factors for the expression of soil microbial functions. Soil respiration and enzyme activities were enhanced in the more mature mangrove stages, reflecting an increased imprint of aboveground vegetation on these microbial functions. By contrast, in the pioneer stages, the hydro-sedimentary instability, coupled with the poverty of the vegetation cover and the colonization of mudflat by micro-phytobenthic biofilm, resulted in low C content and low microbial activity. However, in these pioneer facies, the diversity of *CLPPs* was higher and was interpreted as an improvement of C acquiring potential by microbial communities to counteract C scarcity. From the results of this study, several lines of research would be interesting to develop. Mangrove soils are a mosaic of habitats with very diverse physico-chemical characteristics coexisting at micro-environmental scale. Thus, anaerobic microbial functions, such as anaerobic respiration or anaerobic Biolog *CLPP* diversity, could be investigated for a better understanding of these complex ecosystems. Concerning Biolog diversity, mesocosm incubations would be also desirable to simulate and understand more precisely the effects of different qualities of C sources on the *CLPP* patterns of mangrove soils.

Profils fonctionnels microbiens de sols rhizosphériques de mangroves matures de Guyane française



Mathieu Luglia^{1*}, Stéven Criquet¹, Max Sarrazin², Florence Ruaudel¹, Virgile Calvert¹, Isabelle Giffard¹, Fabio Ziarelli³, Daniel Guiral¹

¹ Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE) – Aix-Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université – Faculté de St-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 20, France

² Laboratoire des Moyens Analytiques (LAMA, US IRD 191 IMAGO) – Centre IRD Guyane, Route de Montabo BP 165, 97323 Cayenne Cedex, France

³ Spectropole, Fédération des Sciences Chimiques de Marseille (FR 1739 AMU/CNRS) – Faculté de St-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 20, France

* E-mail : mathieu.luglia@imbe.fr, Tél. : 33491288530, Fax : 33491288668

5.1. Introduction

Les mangroves correspondent à des écosystèmes particuliers (Kathiresan et Bingham, 2001 ; Sahoo et Dhal, 2009) se développant à l'interface entre les domaines terrestre et marin de la ceinture intertropicale. En Guyane française, elles sont hautement contraintes par une dynamique hydro-sédimentaire rapide et intensive. Au cours des successions écologiques, régies par des processus de compétitions inter- et intraspécifiques pour l'espace, la lumière et l'appropriation des éléments nutritifs, les mangroves vont progressivement évoluer vers des stades matures. Elles conserveront, néanmoins, un caractère paucispécifique le long des côtes Est et Ouest de l'océan Atlantique compte tenu de l'histoire biogéographique de l'extension des mangroves au plan mondial (Tomlinson, 1986). En raison de leurs particularités morphologiques (*e.g.* racines échasses, pneumatophores, lenticelles) et physiologiques (*e.g.* ultrafiltration racinaire, glandes à sel), les palétuviers sont parfaitement adaptés à la colonisation d'un environnement sédimentaire salé, anoxique, hydromorphe et instable. Par l'hétérogénéité écologique qu'ils créent au sein des sols, les systèmes racinaires des palétuviers favorisent la proximité et les éventuelles complémentarités fonctionnelles entre des communautés microbiennes aérobies, micro-aérophiles et anaérobies. Le recours à des stratégies différentes et l'existence d'optima propres à chaque espèce induisent, à méso-échelle, une structuration spatiale des diverses populations constitutives de la mangrove arborée. La pérennité de cette organisation dépendra ensuite de la capacité des palétuviers à mobiliser leurs stratégies adaptatives afin d'accompagner les évolutions ultérieures de leurs environnements édaphique, hydrochimique et micro-climatique.

Au sein des sols de mangrove, à l'instar des écosystèmes terrestres et notamment forestiers, il existe des relations étroites entre le sol et les micro-organismes qui permettent, en particulier, le recyclage et la conservation des éléments nutritifs (Alongi et al., 1993 ; 2001 ; Holguin et al., 2001 ; Alongi, 2005 ; Silva et al., 2007). Ces relations sont d'autant plus importantes au sein des sols de mangrove que les ressources nutritives y sont en général limitées (Wiebe, 1989 ; Boto, 1992 ; Feller et al., 1999 ; 2003a ; b ; Lovelock et al., 2004 ; Reef et al., 2010) ; une part conséquente de la biomasse morte étant exportée par les flux hydrologiques générés par les marées et les crues. Concernant les mangroves matures, situées en arrière du trait de côte, la production arborée est moins sujette aux exportations par les flux hydro-dynamiques et, en outre, peut être activement piégée par la macrofaune benthique (en Guyane par des crabes terricoles en particulier l'espèce *Ucides cordatus*). Par enfouissement de la fraction fraîche de litière et bioturbation, cette

macrofaune contribue à l'immobilisation *in situ* de la litière produite et, donc, à la rétention des éléments nutritifs soutenant la forte productivité des palétuviers. Par ailleurs, la végétation de mangrove est caractérisée par des teneurs importantes en composés aromatiques (métabolites secondaires). Ces molécules peu biodégradables (Wannigama et al., 1981 ; Benner et Hodson, 1985 ; Alongi et al., 1989 ; 1993), de structure chimique simple à hautement polymérisée, sont susceptibles de présenter des effets toxiques ou d'inhibition sur la méiofaune et la microflore des sols mais aussi d'engendrer des phénomènes de complexation et de dénaturation des enzymes extracellulaires produites par les micro-organismes (Bate-Smith, 1973 ; Alongi, 1987 ; 2005 ; Duchaufour, 1991 ; Scalbert, 1992 ; Chung et al., 1995a ; b ; Raghukumar et al., 1995 ; Devi et al., 1997 ; Hernes et al., 2001 ; Maie et al., 2003 ; Lin et al., 2006 ; Sieg et Kubanek, 2013). Ces actions peuvent ainsi induire une biodégradation lente de la litière (Cundell et al., 1979 ; González-Farias et Mee, 1988 ; Marchand et al., 2005 ; Lallier-Vergès et al., 2008) car nécessitant l'intervention de communautés microbiennes adaptées et/ou spécialisées. Enfin, les fortes productions primaires, associées à des processus lents de décomposition communément rencontrés dans les écosystèmes de mangrove, sont considérés comme engendrant des dynamiques particulières du C (Komiyama et al., 2008).

Si les diverses communautés microbiennes des sols de mangrove sont essentielles aux cycles des nutriments (Alongi et al., 1993 ; Hyde et Lee, 1995), elles sont aussi déterminantes dans la définition et le contrôle de l'environnement physico-chimique de ces sols via l'intervention de microflore spécialisées liées aux cycles du Fe, Mn, P et S (Alongi, 2005). Elles contribuent ainsi aux patrons d'organisation et de structuration des sols et de la végétation (Sherman et al., 1998 ; Kathiresan et Bingham, 2001). En minéralisant la MO morte en sources de N, de P et d'autres éléments nutritifs minéraux (Alongi et al., 2005 ; Kristensen et Alongi, 2006 ; Kristensen et al., 2008 ; Lovelock, 2008), elles contribuent progressivement à l'enrichissement des sols et des eaux de submersion. Ces nutriments bio-disponibles entrent *in fine* dans les chaînes trophiques via leur assimilation racinaire et la production d'une biomasse de palétuviers couplées à la mise en place de boucles microbiennes dans les sols (Bashan et al., 2000 ; Holguin et al., 2001 ; Kristensen et al., 2008 ; Sahoo et Dhal, 2009). En outre, les productions d'exsudats et de lysats racinaires (rhizodéposition) par les palétuviers servent de ressources énergétiques aux communautés microbiennes rhizosphériques (Alongi et al., 1993 ; Nedwell et al., 1994 ; Alongi, 2005). Ces composés (*e.g.* acides carboxyliques et aminés) ont des rôles importants dans le fonctionnement et la structuration des communautés microbiennes du sol (Renella et

al., 2006) et dans les processus rhizosphériques tels que la mobilisation de nutriments (Nardi et al., 2000 ; Neumann et Martinoia, 2002), le contrôle du pH et la croissance des plantes (Youssef et Chino, 1989 ; Lu et al., 2007). La production de ces molécules est spécifique à chaque espèce et leurs quantités sont dépendantes du stade de développement et de la productivité des palétuviers et, donc, de leurs états sanitaire et physiologique en réponse aux contextes hydrochimique, édaphique et géomorphologique.

Les mangroves ont largement été étudiées dans le monde notamment concernant leur succession écologique, leur structuration spatiale et leur importance trophique. De même, le recyclage des nutriments au sein des sols de mangrove et leurs implications dans les principaux cycles biogéochimiques ont également été amplement étudiés. En revanche, les relations et les interactions mutualistes entre la diversité végétale et la productivité des écosystèmes de mangrove, intégrant la composante microbiologique de la rhizosphère, sont méconnues. L'originalité de cette étude repose sur l'exploration des facteurs régulant les fonctions microbiennes des sols rhizosphériques de différentes espèces de palétuviers de Guyane française. Ainsi, les effets des différents types de rhizosphère sur les processus interactifs entre les caractéristiques physico-chimiques, les teneurs et les qualités de la MO et l'expression des fonctions microbiennes des sols rhizosphériques de mangroves matures ont été étudiés en prenant en compte les possibles variabilités liées aux saisons hydro-climatiques.

5.2. Matériels et méthodes

5.2.1. Localisations de la zone, des sites et des stations d'étude

La zone d'étude s'étend sur une centaine de kilomètres d'Ouest en Est de la frange côtière ; de la commune de Sinnamary à la presqu'île de Cayenne (Fig. 5.1).

Quatre sites ont été étudiés ; à savoir : Sinnamary (Si, a), Montsinéry (M, b), Chaumière (C, c) et Salines (Sa, d). Six stations ont été choisies parmi ces quatre sites et correspondent à des formations de mangrove à des stades matures de développement ; à savoir : Si-*Avicennia* (1, a), M-*Conocarpus* (2, b), C-*Avicennia* (3, c) et C-*Rhizophora* (4, c), Sa-*Laguncularia* (5, d) et Sa-*Rhizophora* (6, d) (Fig. 5.2).

Les espèces de palétuviers constitutives de ces mangroves sont : *Avicennia germinans* (*Avicennia*), *Laguncularia racemosa* (*Laguncularia*), *Rhizophora mangle* et *R. racemosa* (*Rhizophora*), *Conocarpus erectus* (*Conocarpus*).

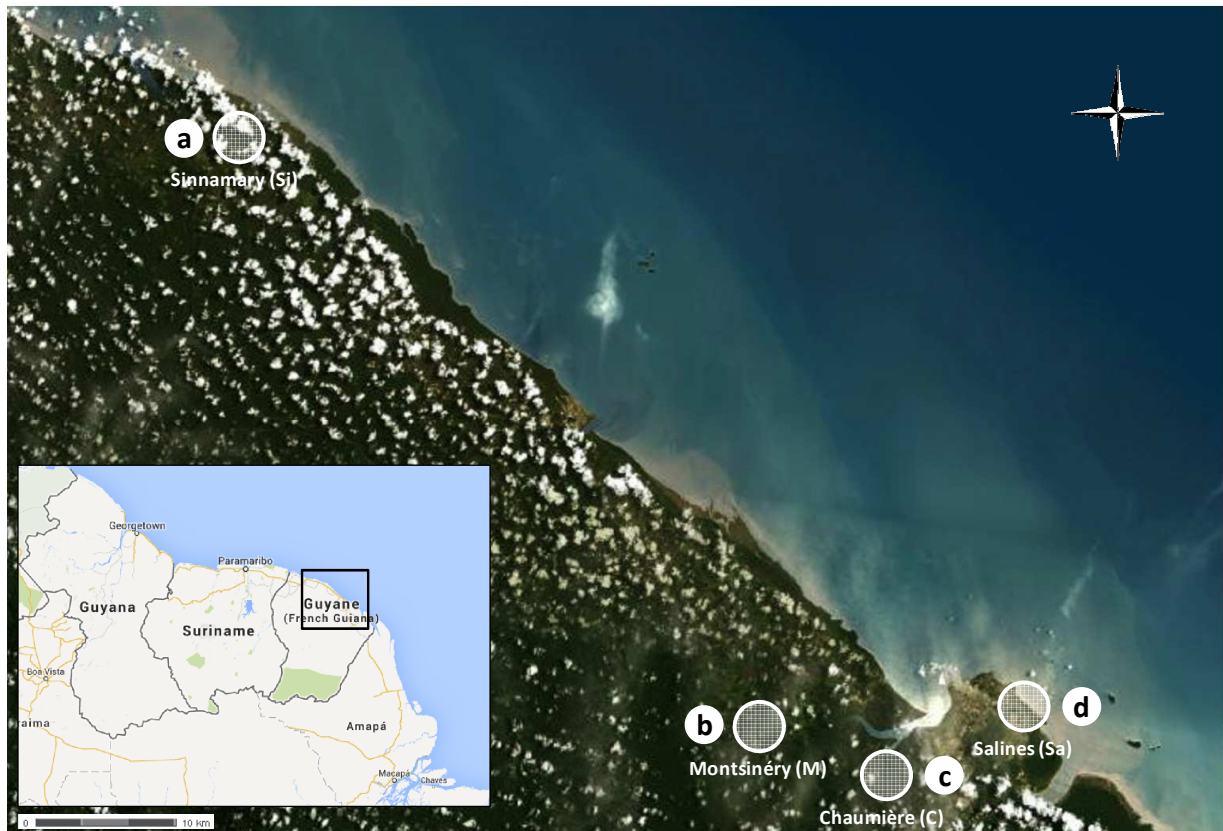


Figure 5.1. Localisation de la zone d'étude et des quatre sites considérés (sources : www.geoportail.gouv.fr ; www.google.fr)



Figure 5.2. Vue aérienne des quatre sites et localisation des six stations de prélèvement (source : www.geoportail.gouv.fr)

5.2.2. Description des sites et des stations d'étude

5.2.2.1. Site de Sinnamary (Si, a) ; Station à *Avicennia* (1)

La mangrove en amont de l'estuaire du fleuve Sinnamary se développe sur la totalité de la frange côtière. De l'océan vers l'intérieur des terres, tous les faciès y sont représentés ; de la mangrove pionnière en front de mer à la mangrove sénescence en limite d'extension des dépôts sédimentaires quaternaires d'origine amazonienne.

La station étudiée se situe en arrière mangrove à 4,5 km du trait de côte. De ce fait, elle n'est plus soumise au remaniement sédimentaire par les houles, aux apports amazoniens et aux alternances de phases d'exondation/submersion liées aux cycles des marées. En revanche, consécutivement à des tassements et des déformations verticales de la surface des sols, elle se retrouve périodiquement et durablement inondée par des eaux douces lors de la saison des pluies.

Le faciès étudié correspond à une mangrove mature très largement dominée par *Avicennia germinans* (83 % du peuplement associé à quelques *Laguncularia racemosa*) qui constitue la totalité de la surface terrière du peuplement (100 % de 22 m².ha⁻¹) (Tab. 5.1).

Tableau 5.1. Structure de la végétation du site de Sinnamary

Site		a - Sinnamary (Si)
Station		1 - <i>Avicennia</i>
Nb individus / ha		1,6 x 10 ³ ± 0,7
Arbres vivants (%)	<i>Avi.</i>	83 ± 2
	<i>Lag.</i>	17 ± 2
Arbres morts sur pied (%)		12 ± 6
Total	(m ² / ha)	22 ± 2
<i>BA</i>	<i>Avi.</i> (%)	100 ± 0
	<i>Lag.</i> (%)	0 ± 0
<i>IVI</i>	<i>Avi.</i>	183
	<i>Lag.</i>	17

Les valeurs correspondent aux moyennes ($n = 3$) ± écarts types ; *BA* : surface terrière ; *IVI* : indice de valeur d'importance ; *Avi.* : *Avicennia*, *Lag.* : *Laguncularia*

Le sol, entièrement couvert d'un tapis très dense de pneumatophores d'environ 40 cm de hauteur, est intensément exploité par un réseau racinaire superficiel. En absence de flux hydro-dynamiques, on constate une accumulation importante de litière constituée de bois morts et de feuilles souvent sans contact direct avec le sol car retenus par les pneumatophores (Fig. 5.3).



Figure 5.3. Faciès d'arrière mangrove mature à *Avicennia* du site de Sinnamary. **a** Vue d'ensemble de la station et des houpiers abrouvés. **b** Vue d'ensemble d'une parcelle inondée et de l'importante couverture de pneumatophores

Lors de la première campagne de prélèvements pendant la saison des pluies, la mangrove avait été soumise à une importante défoliation (abrouvissage) causée par la pullulation de chenilles de l'insecte ravageur *Hylesia metabus*. En effet, en Guyane, les *Avicennia* constituent la principale espèce végétale consommée par cet insecte dont les imagos sont à l'origine d'épisodes récurrents de lépidoptérisme (Jourdain et al., 2012).

5.2.2.2. Site de Montsinéry (M, b) ; Station à *Conocarpus* (2)

Le site de Montsinéry correspond à une mangrove mature de ripisylve localisée à 20,2 km de l'estuaire sur la crique Toulouse en amont de la rivière de Montsinéry ; principal affluent de la rivière de Cayenne.

La station étudiée correspond à un peuplement mono-spécifique de *Conocarpus erectus*, spatialement très restreint et présentant une très faible accumulation de litière, au sein d'une formation de mangrove de *Rhizophora racemosa* (Fig. 5.4).

Ce site constitue une nouvelle station pour cette espèce rare en Guyane et uniquement connue jusqu'alors de la localité de Sinnamary.



Figure 5.4. Faciès de mangrove mature de ripisylve à *Conocarpus* du site de Montsinéry

5.2.2.3. Site de la Chaumière (C, c) ; Stations à *Avicennia* (3) et *Rhizophora* (4)

Le site de la Chaumière, localisé sur la rivière de Cayenne à 8,4 km de l'estuaire, correspond à une mangrove mature de ripisylve constituée d'un peuplement mixte à *Avicennia germinans* et à *Rhizophora racemosa*. La répartition des individus, relativement espacés et de très grandes tailles (40 m), a permis d'individualiser deux stations à peuplement mono-spécifique : un faciès à *Avicennia* (station 3, Fig. 5.5a) et un faciès à *Rhizophora* (station 4, Fig. 5.5b).



Figure 5.5. Faciès de mangrove mature mixte de ripisylve à *Avicennia* et à *Rhizophora* du site de la Chaumière. **a** Vue d'ensemble d'une parcelle à *Avicennia*, station 3. **b** Vue d'ensemble d'une parcelle à *Rhizophora*, station 4

La station à *Rhizophora* est caractérisée par une intense bioturbation par des crabes terricoles (*Ucides cordatus*). Pour la station à *Avicennia*, les pneumatophores jouent un rôle similaire en limitant les exportations de litière des palétuviers dues au jeu des marées.

5.2.2.4. Site des Salines (Sa, d) ; Stations à *Laguncularia* (5) et *Rhizophora* (6)

La zone humide des Salines de Montjoly est centrée sur une lagune parallèle au trait de côte (Fig. 5.6). Elle occupe une zone dépressionnaire en arrière d'un cordon sableux littoral (lido) et est essentiellement alimentée en eau par les précipitations directes et via des fossés d'écoulement drainant des quartiers en périphérie immédiate. Au niveau du cordon sableux, l'accumulation des sables transportés par les courants littoraux venant du Sud-Est de la plage de Montjoly contrôle le drainage et l'évacuation des eaux d'alimentation des Salines.

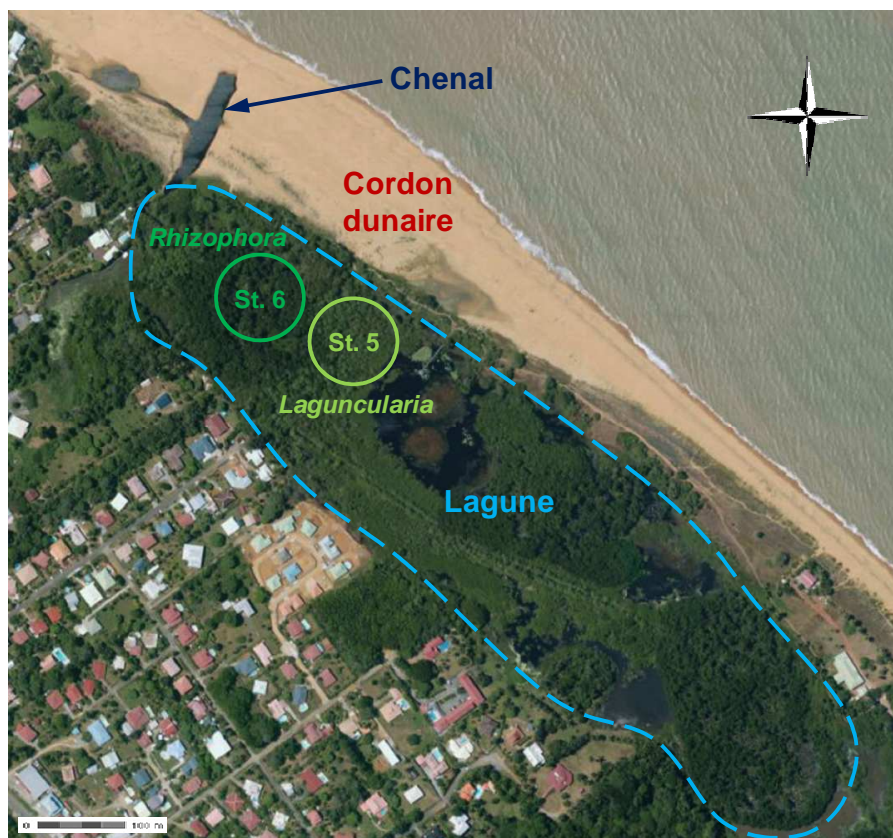


Figure 5.6. Site d'étude de la lagune des Salines de Montjoly (source : www.geoportail.gouv.fr)

Cet hydrosystème de fond de baie, présentant des périodes plus ou moins longues de confinement, n'est plus soumis aux apports sédimentaires amazoniens. Il est exceptionnellement affecté par des intrusions d'eaux marines côtières lors de marées de fortes amplitudes et/ou de sur-côtes générées par les houles. En saison des

pluies, pour pallier au risque d'inondation des habitations en périphérie de la zone humide, un drainage est réalisé grâce au creusement par les pouvoirs publics d'un chenal transversal au cordon sableux littoral. Cette ouverture par des engins mécaniques peut plus ou moins perdurer au cours de la saison sèche en fonction de la localisation des zones d'érosion et des dépôts de sables. Il peut ainsi en résulter, soit une quasi mise en assec de la zone humide, soit un fonctionnement momentanément similaire à celui d'une lagune estuarienne caractérisé par des échanges d'eau entre les domaines continental et océanique dont l'intensité et le sens varient, respectivement, selon le cycle synodique (alternance morte-eau/vive-eau) et l'alternance haute-mer/basse-mer. Le site des Salines est ainsi caractérisé par une extrême variabilité, voire instabilité, de ses caractéristiques hydrologiques, hydrochimiques et *de facto* écologiques.

En raison de son enclavement au sein de la communauté urbaine de la presqu'île de Cayenne, la mangrove des Salines fonctionne en autarcie car elle est inaccessible aux flux de propagules produites et exportées des mangroves adjacentes. En effet, l'existence du cordon dunaire et l'absence de criques pouvant drainer des zones de mangrove en amont des Salines interdisent l'arrivée de nouvelles propagules tant par la côte que par l'intérieur des terres. Le renouvellement des populations de palétuviers au sein des Salines ne repose donc que sur la seule productivité de propagules des arbres matures en place.

La mangrove des Salines présente divers faciès qui regroupent, en de petits peuplements mono-spécifiques, les espèces *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, *Rhizophora racemosa* et *R. mangle*. Deux faciès de mangrove présentant une accumulation importante de litière ont été étudiés : un faciès mono-spécifique à *Laguncularia* en limite d'une zone d'eau libre permanente (station 5, Fig. 5.7) et un faciès à *Rhizophora* en situation de bas-fond (station 6, Fig. 5.8) pour lequel une étude de la structure de la végétation a été effectuée (Tab. 5.2). Concernant ce dernier faciès, il est composé à la fois d'individus des espèces *R. racemosa* et *R. mangle* et de leur hybride *R. x harrisonii*.



Figure 5.7. Faciès de mangrove mature à *Laguncularia* du site des Salines. **a** Vue d'ensemble d'une parcelle et de l'accumulation importante de litière. **b** Zone de prélèvement de sol rhizosphérique



Tableau 5.2. Structure de la végétation de la station à *Rhizophora* du site des Salines

Site		d - Salines (Sa)	
Station		6 - <i>Rhizophora</i>	
Nb tiges / ha		24,6 x 10 ³ ± 5,0	
Arbres vivants (%)	Rhi.	100	
Arbres morts sur pied (%)			
Total	(m ² / ha)	48 ± 13	
BA	Rhi. (%)	100	
IVI	Rhi.	200	

Les valeurs correspondent aux moyennes ($n = 3$) ± écarts types ; BA : surface terrière ; IVI : indice de valeur d'importance ; Rhi. : *Rhizophora*

Figure 5.8. Facies de mangrove mature à *Rhizophora* du site des Salines. **a** Vue panoramique de la station et de l'enchevêtrement des racines échasses. **b** Vue d'ensemble d'une parcelle et de l'accumulation importante de litière. **c-e** Zone de prélèvement de sol rhizosphérique

5.2.3. Échantillonnage des sols rhizosphériques

Les sols rhizosphériques (RZ) des quatre espèces de mangrove (A, C, L, et R respectivement pour *Avicennia*, *Conocarpus*, *Laguncularia* et *Rhizophora*) ont été échantillonnés entre 2010 et 2012 au cours de deux saisons hydro-climatiques contrastées et consécutives : saison des pluies (H) et sèche (S). Un total de 51 échantillons a ainsi été recueilli (Tab. 5.3).

Tableau 5.3. Inventaire des échantillons de sols rhizosphériques prélevés

Site	Saison	Période	Station	Rhizosphère	Échantillon
SINNAMARY (Si)	H	Juillet 2011	1	<i>Avicennia</i>	5
	S	Décembre 2011			5
MONTSINERY (M)	H	Avril 2012	2	<i>Conocarpus</i>	5
CHAUMIERE (C)	H	Août 2011	3	<i>Avicennia</i>	5
			4	<i>Rhizophora</i>	5
	S	Décembre 2011	3	<i>Avicennia</i>	5
			4	<i>Rhizophora</i>	5
SALINES (Sa)	H	Juillet 2011	5	<i>Laguncularia</i>	5
			6	<i>Rhizophora</i>	5
	S	Novembre 2010	5	<i>Laguncularia</i>	3
			6	<i>Rhizophora</i>	3
<i>n</i>					51

Pour chaque station, saison et type de rhizosphère, cinq échantillons ont été prélevés. Chaque échantillon est constitué de cinq sous-échantillons collectés de manière aléatoire sur une parcelle de 100 m² et regroupés pour constituer un échantillon composite. Chaque sous-échantillon correspond au sol adhérent aux racines comprises entre 10-15 cm de profondeur. Après homogénéisation, les échantillons composites ont été stockés à 25 °C à l'obscurité sauf pour les mesures d'activités enzymatiques (4 °C) et pour les dosages des sulfures acido-volatils (-20 °C). Du fait de la texture des sols rhizosphériques caractérisée par une granulométrie fine et une teneur en eau élevée, les prises d'essai de quasiment toutes les analyses ont correspondu à un volume de sol frais prélevé à l'aide d'une seringue tronquée immédiatement après homogénéisation de l'échantillon.

5.2.4. Diversités métaboliques potentielles des communautés microbiennes aérobies (CLPPs)

À 96 h (t_{96h}), les nombres de substrats métabolisés (richesse métabolique, S_{96h}) ont été déterminés en utilisant un seuil de positivité fixé pour une absorbance supérieure à 0,1 après déduction de l'absorbance du puits au temps t_0 . L'activité métabolique moyenne ($AWCD_{96h}$), les indices de diversité de Shannon (H'_{96h}) et d'équitabilité de Pielou (J'_{96h}) ont également été calculés à ce temps. Enfin, à t_{96h} , l'absorbance de chaque

puits a été utilisée pour une analyse en composantes principales des *CLPPs* aérobies des sols rhizosphériques.

5.2.5. Analyses statistiques

Au préalable, et si nécessaire après transformation, les hypothèses de normalité des données (test de Shapiro-Wilk) et d'homogénéité des variances (homoscédasticité) (test de Bartlett) ont été vérifiées.

Les moyennes et les écarts types ont été déterminés pour chaque lot de réplicats ($n = 5$).

Des ANOVA, avec une sélection pas à pas des variables explicatives, ont également été effectuées pour tester les effets des facteurs site, saison (ANOVA à 2 facteurs) et leurs interactions sur chacune des activités microbiennes aérobies des sols rhizosphériques d'*Avicennia* et de *Rhizophora* à un niveau de significativité de $P < 0,05$.

Des régressions linéaires multiples (RLM), avec une sélection ascendante des variables explicatives et un test de permutation (499) de Monte Carlo, ont été effectuées entre chaque activité microbienne des sols rhizosphériques d'*Avicennia*, de *Rhizophora* puis de *Laguncularia* et les variables physico-chimiques à un niveau de significativité de $P < 0,05$.

Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée pour comparer les sols sur leurs *CLPPs* aérobies ($n = 51$). La covariance a été utilisée pour le calcul de la matrice de similarité. Ensuite, une analyse multivariée de variance par permutation (PERMANOVA) (Pesarin, 2001) a été effectuée pour tester l'effet du facteur sol (PERMANOVA à 1 facteur) sur les *CLPPs*. Après standardisation des données, la PERMANOVA a été réalisée sur une matrice de distances euclidiennes avec un test de permutation (999) de Monte Carlo à un niveau de significativité de $P < 0,05$.

Une analyse en coordonnées principales (PCoA) a été réalisée pour comparer les sols sur leurs *CLPPs* anaérobies ($n = 15$). Ensuite, une PERMANOVA a été effectuée pour tester l'effet du facteur sol (PERMANOVA à 1 facteur) sur les *CLPPs*. Après standardisation des données, la PERMANOVA a été réalisée sur une matrice de distances euclidiennes avec un test de permutation (999) de Monte Carlo à un niveau de significativité de $P < 0,05$.

Toutes les analyses ci-dessus ont été conduites sous le logiciel XLSTAT version 2009.3.02 (AddinsoftTM, France) sauf les PERMANOVA conduites sous le logiciel PRIMER-E version 6.1.12 (Primer-E Ltd, UK)

avec le package PERMANOVA+ version 1.0.2 (Anderson et al., 2008) et les RLM conduites sous les logiciels XLSTAT et Canoco version 5.03 (ter Braak et Šmilauer, 2012).

Enfin, des analyses de co-inertie (CoIA) ont été réalisées pour étudier les relations entre les activités des communautés microbiennes rhizosphériques et les caractéristiques physico-chimiques des sols. Une CoIA a été effectuée sur l'ensemble des sols rhizosphériques ($n = 51$) et une sur les sols pour lesquels les activités microbiennes anaérobies ont été mesurées ($n = 15$). Préalablement à chaque CoIA, les activités microbiennes et les propriétés physico-chimiques des sols ont été analysées séparément par des ACP normées. Pour chaque CoIA, la co-structure entre les deux tableaux de données a été évaluée au travers du coefficient de corrélation vectorielle (RV) par un test de permutation (9 999) de Monte Carlo à un niveau de significativité de $P < 0,05$. Ces analyses ont été conduites sous le logiciel R version 2.13.2 (R Development Core Team, 2013) avec le package ade4 version 1.4-17 (Dray et Dufour, 2007).

5.3. Résultats

5.3.1. Concentrations en polyphénols des feuilles des principales espèces de palétuviers de Guyane

Les concentrations en polyphénols totaux et hydro-solubles de feuilles vertes d'*Avicennia*, de *Rhizophora* et de *Laguncularia* sont présentées figure 5.9.

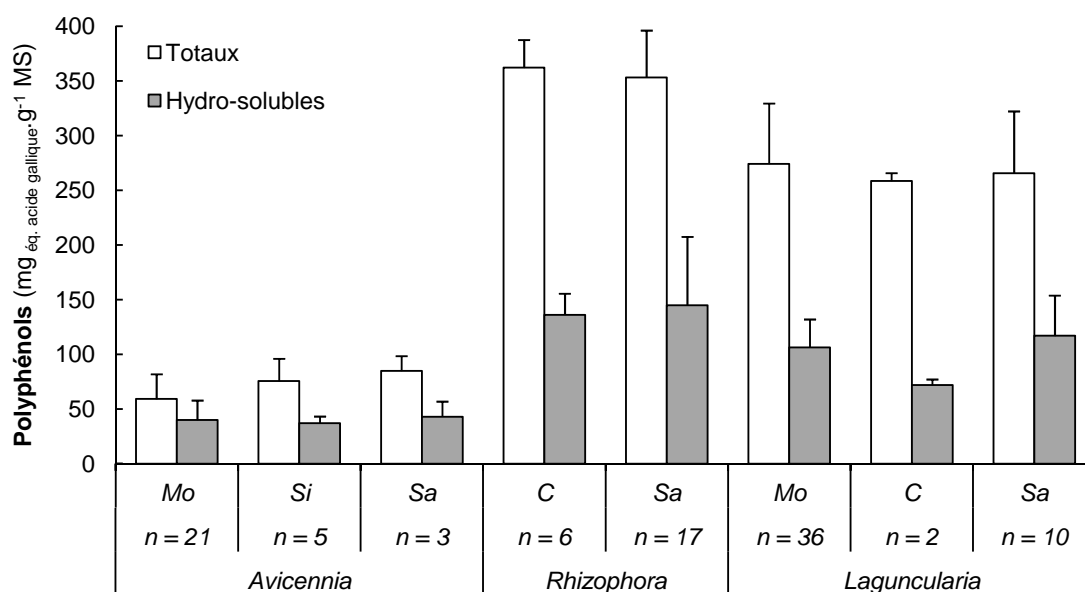


Figure 5.9. Teneurs en polyphénols totaux et hydro-solubles de feuilles vertes des trois espèces de mangrove (*Avicennia*, *Rhizophora*, *Laguncularia*) de divers sites de Guyane française. Sites : Mo, Montabo ; Si, Sinnamary ; Sa, Salines ; C, Chaumière. Les barres représentent les moyennes d'échantillons composites avec leurs écarts types (barres d'erreurs)

Les teneurs en polyphénols totaux sont nettement plus élevées chez *Rhizophora* et *Laguncularia* (par ordre décroissant : *Rhizophora* > *Laguncularia* > *Avicennia*) dont elles représentent environ 30 % de la masse sèche (et près de 50 % de la MO sèche ; données non présentées). Les concentrations en polyphénols hydro-solubles constituent une fraction importante mais variable pour les trois espèces. Cette fraction est plus importante chez *Avicennia* (par ordre décroissant : *Avicennia* 60 % > *Rhizophora* ≈ *Laguncularia* 40 %) et traduit ainsi la présence de teneurs importantes en polyphénols polymérisés (tannins condensés) chez *Rhizophora* et *Laguncularia*.

5.3.2. Caractérisation physico-chimique des sols rhizosphériques

Les caractéristiques physico-chimiques des sols rhizosphériques de mangrove sont présentées tableau 5.4.

Les sols ont globalement une texture à dominante argileuse correspondant à une granulométrie fine, soit limono-argileuse (Sa-rzl), soit typiquement argileuse (Si-rza, C-rza, C-rzr, M-rzc et Sa-rzr) (Tab. 5.4, Fig. 5.10). En ce qui concerne les sols M-rzc, Sa-rzr et Sa-rzl, les différentes fractions granulométriques sont variables entre les réplicats ; une hétérogénéité à méso-échelle résultant de proportions plus ou moins importantes de sables. Néanmoins, les masses volumiques demeurent faibles (comprises entre 1,86 et 2,36 g MS.cm⁻³ VF) et les teneurs en eau à la capacité au champ élevées (comprises entre 409 et 627 g.kg⁻¹ MF).

L'amplitude de variations spatiale et saisonnière de la salinité des eaux interstitielles est limitée ; s'inscrivant dans une gamme allant d'eaux plutôt oligohalines (salinités entre 1 et 14) à des eaux de salinité comparable aux eaux côtières (salinités entre 22 et 26) mais néanmoins inférieures à celles des eaux océaniques. Ainsi, aucun des sites ne présente de situation de sur-salinité même au cours de la saison sèche. Le site de la Chaumière, en amont de l'estuaire de la rivière de Cayenne, se distingue des autres faciès de mangrove par des salinités relativement plus élevées et ne présentant pas de variation en fonction des saisons. Les pH_{KCl} des sols sont acides et présentent une gamme importante de variations (comprise entre 4,2 et 6,7). Pour chaque type de sol rhizosphérique, les pH_{KCl} sont systématiquement plus acides en saison sèche qu'en saison des pluies.

Tableau 5.4. Caractéristiques physico-chimiques des sols rhizosphériques de mangrove

Physico-chimie	Sinnamary						Chaumière						Montsinéry						Salines											
	RZA		RZA		RZA		RZA		RZA		RZA		RZA		RZA		RZA		RZA		RZA		RZA		RZA		RZA			
	H	S	H	S	H	S	H	S	H	S	H	S	H	S	H	S	H	S	H	S	H	S	H	S	H	S	H	S		
A %	67,7 ± 0,6		60,3 ± 0,5		61,7 ± 1,0		46,5 ± 12,6		53,5 ± 10,0		35,9 ± 11,5		46,5 ± 12,6		53,5 ± 10,0		35,9 ± 11,5		46,5 ± 12,6		53,5 ± 10,0		35,9 ± 11,5		46,5 ± 12,6		53,5 ± 10,0		35,9 ± 11,5	
LF %	32,1 ± 0,6		39,5 ± 0,5		38,2 ± 1,0		31,9 ± 7,6		32,0 ± 4,9		19,9 ± 6,1		31,9 ± 7,6		32,0 ± 4,9		19,9 ± 6,1		31,9 ± 7,6		32,0 ± 4,9		19,9 ± 6,1		31,9 ± 7,6		32,0 ± 4,9		19,9 ± 6,1	
LG %	0,1 ± 0,1		0,2 ± 0,1		0,1 ± 0,0		1,7 ± 1,4		1,7 ± 1,2		2,2 ± 1,9		1,7 ± 1,4		1,7 ± 1,2		2,2 ± 1,9		1,7 ± 1,4		1,7 ± 1,2		2,2 ± 1,9		1,7 ± 1,4		1,7 ± 1,2		2,2 ± 1,9	
SF %	0,0 ± 0,0		0,0 ± 0,0		0,0 ± 0,0		6,5 ± 6,0		7,9 ± 8,3		7,3 ± 4,2		6,5 ± 6,0		7,9 ± 8,3		7,3 ± 4,2		6,5 ± 6,0		7,9 ± 8,3		7,3 ± 4,2		6,5 ± 6,0		7,9 ± 8,3		7,3 ± 4,2	
SG %	0,1 ± 0,1		0,0 ± 0,0		0,0 ± 0,0		13,4 ± 12,6		5,0 ± 5,1		34,7 ± 20,7		13,4 ± 12,6		5,0 ± 5,1		34,7 ± 20,7		13,4 ± 12,6		5,0 ± 5,1		34,7 ± 20,7		13,4 ± 12,6		5,0 ± 5,1		34,7 ± 20,7	
ρ	2,26 ± 0,13	2,06 ± 0,13	2,24 ± 0,04	2,36 ± 0,04	2,29 ± 0,06	2,33 ± 0,02	2,35 ± 0,04	2,02 ± 0,16	1,86 ± 0,21	2,02 ± 0,16	2,36 ± 0,10	2,09 ± 0,39	2,35 ± 0,04	2,02 ± 0,16	1,86 ± 0,21	2,02 ± 0,16	2,36 ± 0,10	2,09 ± 0,39	2,35 ± 0,04	2,02 ± 0,16	1,86 ± 0,21	2,02 ± 0,16	2,36 ± 0,10	2,09 ± 0,39	2,35 ± 0,04	2,02 ± 0,16	1,86 ± 0,21	2,02 ± 0,16	2,36 ± 0,10	
H ₂ O _{WHC}	522 ± 27	563 ± 43	453 ± 14	444 ± 21	431 ± 10	435 ± 6	425 ± 26	565 ± 50	627 ± 6	565 ± 50	409 ± 31	512 ± 158	425 ± 26	565 ± 50	627 ± 6	565 ± 50	409 ± 31	512 ± 158	425 ± 26	565 ± 50	627 ± 6	565 ± 50	409 ± 31	512 ± 158	425 ± 26	565 ± 50	627 ± 6	565 ± 50	409 ± 31	512 ± 158
Salinité	8 ± 2	14 ± 1	26 ± 2	22 ± 2	23 ± 5	24 ± 2	1 ± 0	14 ± 2	24 ± 3	14 ± 2	10 ± 3	8 ± 1	14 ± 2	24 ± 3	14 ± 2	10 ± 3	8 ± 1	14 ± 2	24 ± 3	14 ± 2	24 ± 3	10 ± 3	8 ± 1	14 ± 2	24 ± 3	14 ± 2	24 ± 3	10 ± 3	8 ± 1	
pH _{KCl}	6,1 ± 0,1	4,2 ± 0,4	6,7 ± 0,0	6,1 ± 0,3	6,7 ± 0,1	5,8 ± 0,3	5,3 ± 0,2	5,9 ± 0,1	4,8 ± 0,4	5,9 ± 0,1	6,4 ± 0,7	5,8 ± 0,6	5,3 ± 0,2	5,9 ± 0,1	4,8 ± 0,4	5,9 ± 0,1	6,4 ± 0,7	5,8 ± 0,6	5,3 ± 0,2	5,9 ± 0,1	4,8 ± 0,4	5,9 ± 0,1	6,4 ± 0,7	5,8 ± 0,6	5,3 ± 0,2	5,9 ± 0,1	4,8 ± 0,4	5,9 ± 0,1	6,4 ± 0,7	
COT	90,3 ± 16,3	123,9 ± 25,7	49,5 ± 9,9	36,6 ± 9,1	53,4 ± 14,0	36,6 ± 5,0	39,8 ± 10,4	162,9 ± 37,6	286,5 ± 30,1	162,9 ± 37,6	76,2 ± 20,8	180,1 ± 125,0	39,8 ± 10,4	162,9 ± 37,6	286,5 ± 30,1	162,9 ± 37,6	76,2 ± 20,8	180,1 ± 125,0	39,8 ± 10,4	162,9 ± 37,6	286,5 ± 30,1	162,9 ± 37,6	76,2 ± 20,8	180,1 ± 125,0	39,8 ± 10,4	162,9 ± 37,6	286,5 ± 30,1	162,9 ± 37,6	76,2 ± 20,8	
N _{total}	7,3 ± 1,2	10,9 ± 2,3	2,9 ± 0,6	2,2 ± 0,5	2,6 ± 0,8	1,9 ± 0,2	2,0 ± 0,6	9,2 ± 2,2	13,6 ± 0,8	9,2 ± 2,2	5,5 ± 2,0	11,1 ± 5,6	2,0 ± 0,6	9,2 ± 2,2	13,6 ± 0,8	9,2 ± 2,2	5,5 ± 2,0	11,1 ± 5,6	2,0 ± 0,6	9,2 ± 2,2	13,6 ± 0,8	9,2 ± 2,2	5,5 ± 2,0	11,1 ± 5,6	2,0 ± 0,6	9,2 ± 2,2	13,6 ± 0,8	9,2 ± 2,2		
C/N	14,4 ± 0,6	13,3 ± 0,7	19,9 ± 0,9	19,0 ± 0,7	24,9 ± 5,5	22,6 ± 0,7	23,6 ± 2,2	20,9 ± 0,8	24,7 ± 4,0	20,9 ± 0,8	16,5 ± 1,4	17,9 ± 3,3	23,6 ± 2,2	20,9 ± 0,8	24,7 ± 4,0	20,9 ± 0,8	16,5 ± 1,4	17,9 ± 3,3	23,6 ± 2,2	20,9 ± 0,8	24,7 ± 4,0	20,9 ± 0,8	16,5 ± 1,4	17,9 ± 3,3	23,6 ± 2,2	20,9 ± 0,8	24,7 ± 4,0	20,9 ± 0,8		
P _{total}	459 ± 223	467 ± 30	522 ± 26	585 ± 29	484 ± 26	504 ± 23	401 ± 71	335 ± 80	471 ± 41	335 ± 80	200 ± 41	429 ± 187	401 ± 71	335 ± 80	471 ± 41	335 ± 80	200 ± 41	429 ± 187	401 ± 71	335 ± 80	471 ± 41	335 ± 80	200 ± 41	429 ± 187	401 ± 71	335 ± 80	471 ± 41	335 ± 80		
P _{Olsen}	153 ± 98	63 ± 10	70 ± 12	66 ± 5	63 ± 4	56 ± 3	23 ± 4	23 ± 7	60 ± 6	23 ± 7	22 ± 5	52 ± 32	23 ± 4	23 ± 7	60 ± 6	23 ± 7	22 ± 5	52 ± 32	23 ± 4	23 ± 7	60 ± 6	23 ± 7	22 ± 5	52 ± 32	23 ± 4	23 ± 7	60 ± 6	23 ± 7		
S _{total}	5 520 ± 1 388	8 740 ± 3 242	3 740 ± 1 078	2 040 ± 1 021	8 480 ± 2 481	5 240 ± 1 540	1 320 ± 912	14 280 ± 3 640	28 600 ± 8 525	14 280 ± 3 640	8 060 ± 2 433	16 933 ± 12 430	1 320 ± 912	14 280 ± 3 640	28 600 ± 8 525	14 280 ± 3 640	8 060 ± 2 433	16 933 ± 12 430	1 320 ± 912	14 280 ± 3 640	28 600 ± 8 525	14 280 ± 3 640	8 060 ± 2 433	16 933 ± 12 430	1 320 ± 912	14 280 ± 3 640	28 600 ± 8 525	14 280 ± 3 640		
S ²⁻	62 ± 56	15 ± 7	347 ± 113	12 ± 8	520 ± 215	37 ± 36	4 ± 2	15 ± 8	14 ± 15	15 ± 8	24 ± 15	8 ± 4	4 ± 2	15 ± 8	14 ± 15	15 ± 8	24 ± 15	8 ± 4	4 ± 2	15 ± 8	14 ± 15	15 ± 8	24 ± 15	8 ± 4	4 ± 2	15 ± 8	14 ± 15	15 ± 8	24 ± 15	

Les valeurs correspondent aux moyennes ± écarts types (n = 5, sauf SaSizr et rzi n = 3)

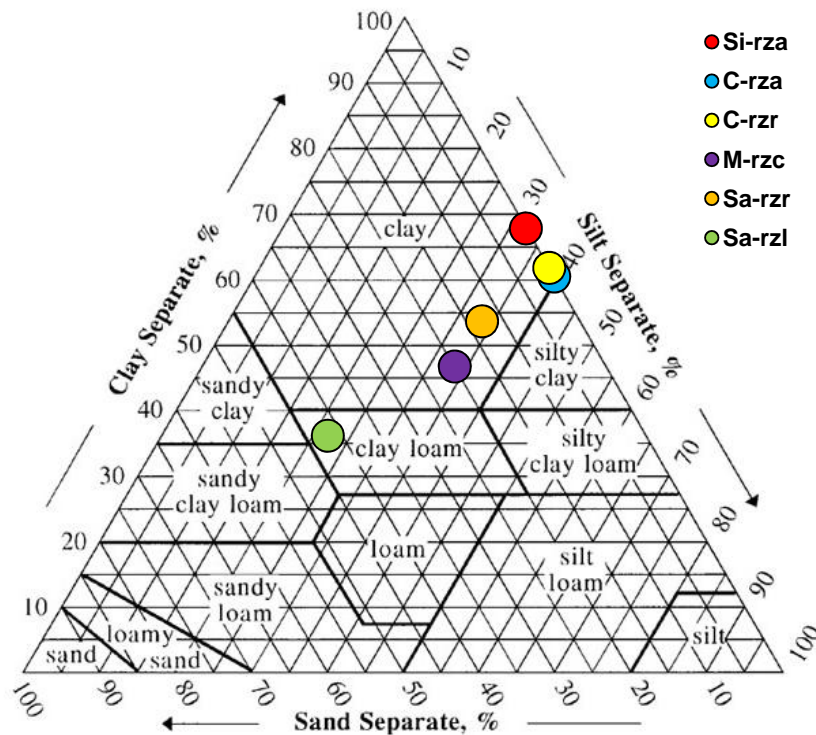


Figure 5.10. Triangle des textures des sols rhizosphériques des six stations (source : www.nrcs.usda.gov)

Les amplitudes de variations des teneurs en COT et en N_{total} entre les sols sont très importantes (comprises, respectivement, entre 36,6 et 286,5 g.kg⁻¹ MS et entre 1,9 et 13,6 g.kg⁻¹ MS). Elles varient également fortement d'une saison à l'autre pour un même sol. Les sols Si-rza, Sa-rzr et Sa-rzl, caractérisés par une accumulation importante de litière, présentent les teneurs en COT et en N_{total} les plus fortes. Ces concentrations sont aussi plus élevées en saison sèche qu'en saison des pluies. En outre, on observe une hétérogénéité relativement importante des teneurs en COT et en N_{total} au sein des réplicats des deux sols des Salines au cours de la saison sèche (coefficients de variation (CV) : COT, 11 (*Rhizophora*) et 69 % (*Laguncularia*) ; N_{total} , 6 (*Rhizophora*) et 50 % (*Laguncularia*)).

L'amplitude de variations des teneurs en P_{total} est importante (comprise entre 200 et 585 mg.kg⁻¹ MS). Les teneurs les plus faibles sont observées au cours de la saison des pluies pour les deux sols des faciès à *Rhizophora* et *Laguncularia* des Salines. À l'inverse, les teneurs les plus élevées et relativement constantes d'une saison à l'autre sont observées pour les deux sols des faciès à *Rhizophora* et *Avicennia* de la Chaumière. On constate également une forte hétérogénéité des stocks de P entre les réplicats Si-rza en saison des pluies et Sa-rzl en saison sèche. En ce qui concerne la fraction considérée comme bio-disponible du P

(i.e. P_{Olsen}), les valeurs sont faibles et suivent les variations du P_{total} dont elles représentent 6 à 13 %. Pour le sol Si-rza en saison des pluies, cette fraction atteint 33 % du P_{total} .

Les teneurs en S_{total} présentent une forte amplitude de variations entre les sols (comprise entre 1 320 et 28 600 $mg.kg^{-1}$ MS) et une hétérogénéité très importante entre les réplicats d'une même station. En revanche, on n'observe pas de forte activité sulfato-réductrice au sein des sols rhizosphériques comme l'indique les concentrations en S^{2-} acido-volatils très faibles (comprises entre 4 et 62 $mg.kg^{-1}$ MS). Seuls les sols de la Chaumière en saison des pluies présentent des teneurs plus élevées mais qui restent néanmoins faibles ; ne correspondant qu'à moins de 10 % du S_{total} .

5.3.3. Caractérisation qualitative de la matière organique des sols rhizosphériques

Les rapports C/N des divers sols varient dans une gamme relativement importante allant de 13,3 à 24,9 (Tab. 5.4). Les sols Si-rza et Sa-rzl présentent les rapports les plus faibles (compris entre 13,3 et 17,9).

Le traitement des sols par l'HF se traduit par des pertes en masse relativement importantes (comprises entre 44 et 69 %) (Tab. 5.5). Ceci résulte principalement de la composition minéralogique de ces sols essentiellement argileux et de ce fait riches en silicates d'aluminium et en oxy-hydroxydes de fer ; des composés solubles dans l'HF. Les pertes les plus faibles ont été observées pour les sols M-rzc, Sa-rzr et Sa-rzl, présentant des proportions en sable plus importantes et dont la fraction quartzreuse n'a été qu'incomplètement solubilisée par l'HF. Les rapports C/N des résidus présentent des valeurs plus élevées que celles des sols initiaux montrant ainsi une perte plus importante de composés organiques à teneurs en N relativement élevées au cours du processus de solubilisation des éléments minéraux et de rinçage des résidus. Par rapport au COT et au N_{total} , les pourcentages de C et de N dans la fraction acido-soluble sont relativement élevés pour les sols Si-rza, M-rzc et C-rzr en saison des pluies.

Dans l'ensemble, les fractions C Alkyle et C O-Alkyle des résidus (i.e. fraction non acido-soluble de la MOS) dominent celles des C Aromatique et Carbonyle (Tab. 5.6). Pour les sols de Sinnamary et des Salines, caractérisés par une rétention importante de la litière, la fraction C Alkyle est supérieure à celle de C O-Alkyle et cela se traduit par des valeurs d'indice d'humification comparativement plus élevées (compris entre 1,3 et 2,5). Pour le sol Si-rza, on note que la fraction acido-soluble est supérieure à celle de C O-Alkyle. Au sein de la région C O-Alkyle, la fraction C Hydrate de carbone domine largement les deux autres

fractions mais également celles des C Aromatique et Carbonyle (à l'exception de Sa-rzl). Les indices d'aromaticité varient entre 16 et 22 %.

Les résultats de l'ACP (Fig. 5.11) mettent en évidence des différences importantes de teneurs en COT entre les sols. Les sols Si-rza, Sa-rzr et Sa-rzl se différencient nettement des autres sols du côté positif de l'axe 1 (81,4 % de la variance totale) principalement du fait de leurs teneurs plus élevées en carbone organique sous la forme de C Alkyle (représentant 78,5 % de la variance exprimée par cet axe) et, dans une moindre mesure, sous la forme de C Aryle et Carbonyle. Le sol Si-rza se différencie des autres sols du côté positif de l'axe 2 (16,7 % de la variance totale) par ses teneurs importantes en C Acido-soluble (représentant 78,3 % de la variance exprimée par cet axe) aux deux saisons. Dans une moindre mesure, les sols Sa-rzr et Sa-rzl se différencient des autres sols du côté négatif de l'axe 2 par leurs teneurs plus élevées en carbone organique sous la forme de C Di-O-Alkyle, Phénolique et Méthoxyle.

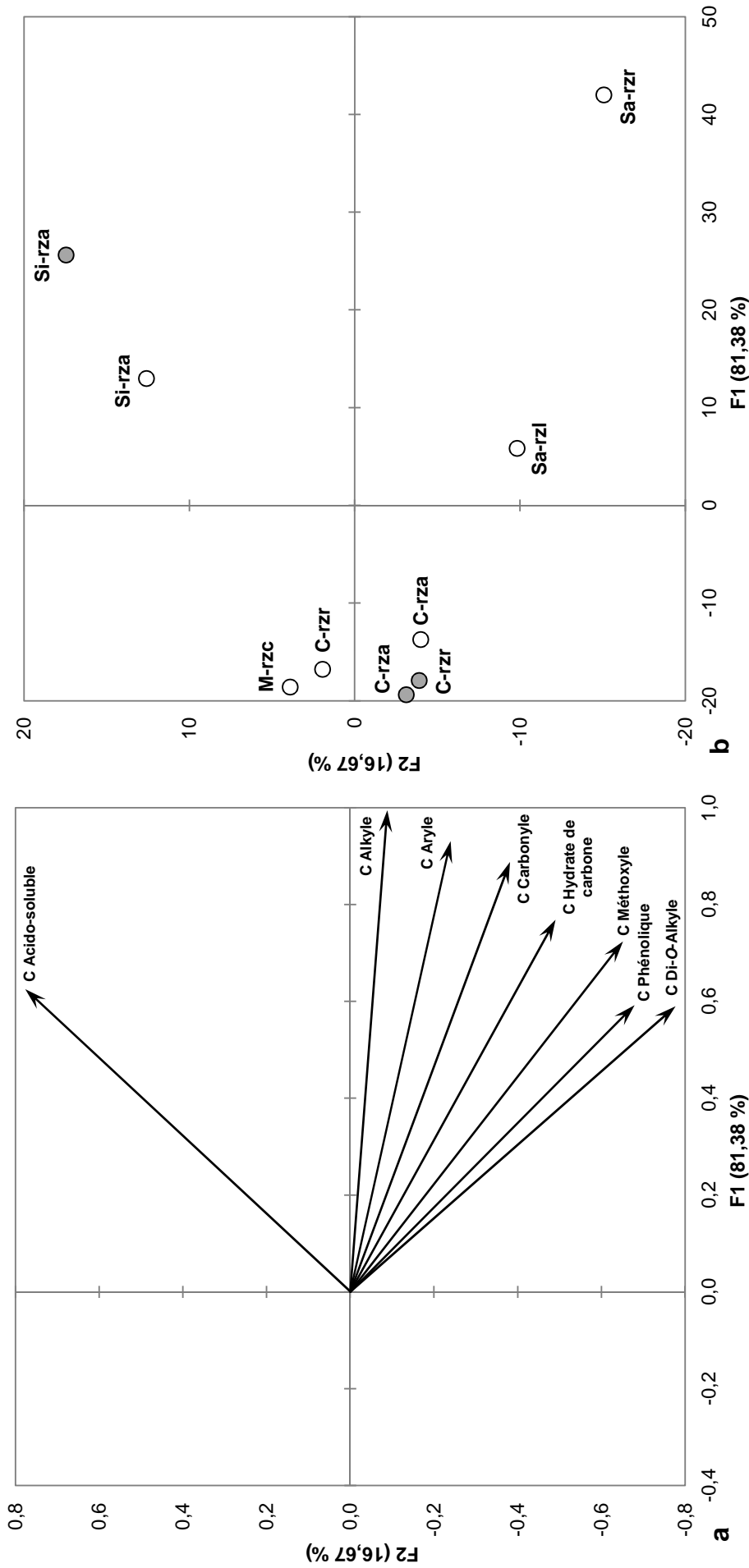


Figure 5.11. ACP (covariance) des teneurs en COT issues de la spectroscopie de RMN CP-MAS du ^{13}C SS des sols rhizosphériques de mangrove comptant pour 98 % de la variance totale. **a** Carte factorielle des variables. **b** Carte factorielle des variables ($n = 9$, échantillons composites) ; symbole blanc : saison des pluies ; symbole gris : saison sèche

5.3.4. Les activités microbiennes des sols rhizosphériques

Les activités des communautés microbiennes des sols rhizosphériques de mangrove sont présentées tableau 5.7. Quelques mesures d'activités enzymatiques ont pu également être réalisées durant cette étude et sont présentées tableau 5.7.

L'amplitude de variations des consommations d'O₂ est très importante (comprise entre 408 et 4 431 mg O₂.j⁻¹.kg⁻¹ MS). Les valeurs les plus fortes sont observées en saison sèche pour les sols Si-rza, Sa-rzr et Sa-rzl avec une hétérogénéité très importante entre les réplicats (CV > 70 %). Concernant les six sols pour lesquels les quantités de CO₂ produites ont été mesurées, les valeurs sont très faibles par rapport aux quantités d'O₂ consommées (comprises entre 76 et 186 mg CO₂.j⁻¹.kg⁻¹ MS). En outre, on peut constater que les sols M-rzc et C-rza en saison sèche, dont les consommations d'O₂ sont les plus faibles, présentent les quotients respiratoires molaires (QR_{mol} , *i.e.* rapport CO₂/O₂) les plus élevés (respectivement 0,32 et 0,25 ; données non présentées).

Les statistiques descriptives de l'utilisation des divers substrats métabolisés à 96 h (en aérobiose, Biolog EcoPlatesTM) et à 672 h (*i.e.* 28 j) (en anaérobiose, Biolog AnPlatesTM) par les communautés microbiennes des sols rhizosphériques sont présentées, respectivement, annexe C tableau An.4 et tableau An.5.

Pour les CLPPs aérobies, on observe des écarts très importants entre les sols et les saisons en termes de nombre moyen de substrats métabolisés (S_{96h} de 4 à 29 sur un total de 31), d'intensité moyenne d'utilisation de ces substrats ($AWCD_{96h}$ de 0,14 à 1,48) et de diversité d'utilisation de ces divers substrats (H'_{96h} de 1,78 à 4,60) (Tab. 5.7). En revanche, les indices d'équitabilité sont élevés et leur amplitude de variations faible (J'_{96h} de 0,84 à 0,97).

L'ACP réalisée sur les *CLPPs* aérobies après 96 h d'incubation (en considérant les 30 substrats utilisés par au moins un réplicat) est présentée figure 5.12. Tous les substrats se projettent du côté positif de l'axe 1 (58,9 % de la variance totale). Les substrats les plus contributifs à cet axe sont, par ordre décroissant, la *L*-asparagine (B4), la *N*-acétyl-*D*-glucosamine (E2), la *L*-sérine (D4), le *D*-mannitol (D2) et le tween 40 (C1). Ces cinq substrats, correspondant essentiellement à des composés aminés et des hydrates de carbones, contribuent à eux seuls à 37,6 % de la variance exprimée par cet axe (Fig. 5.12a). Les sols M-rzc et Sa-rzl et C-rza en saison sèche se différencient nettement des autres sols du côté positif de l'axe 1 (Fig. 5.12b) et présentent des profils métaboliques bien différenciés entre eux (PERMANOVA ; M-rzc, $P < 0,05$; SaSrzl et CSrza, $P < 0,001$). En outre, on peut noter que les sols SaSrzz et CHRzz, caractérisés par une forte hétérogénéité intra-site, présentent des profils métaboliques similaires ($P = 0,283$) mais différents des autres sols ($P < 0,05$). Enfin, les sols SaHrzl, CSrzz et CSrza, analysés par la suite en anaérobiose, présentent des *CLPPs* différents (CSrza vs CSrzz et SaHrzl : $P < 0,001$; CSrzz vs SaHrzl : $P < 0,05$). L'axe 2 ne représente que 6,8 % de la variance totale. Les substrats les plus contributifs à cet axe et se projetant du côté positif sont, par ordre décroissant, la phényléthylamine (G4), l'acide *D*-malique (H3), l'acide 4-hydroxybenzoïque (D3) et l'acide itaconique (F3), pour un total de 49,8 % de la variance exprimée par cet axe (Fig. 5.12a). Ces substrats correspondent essentiellement à des acides carboxyliques et leurs niveaux d'utilisation contribuent à différencier les sols M-rzc et SaSrzl projetés du côté positif, du sol CSrza projeté du côté négatif (Fig. 5.12b).

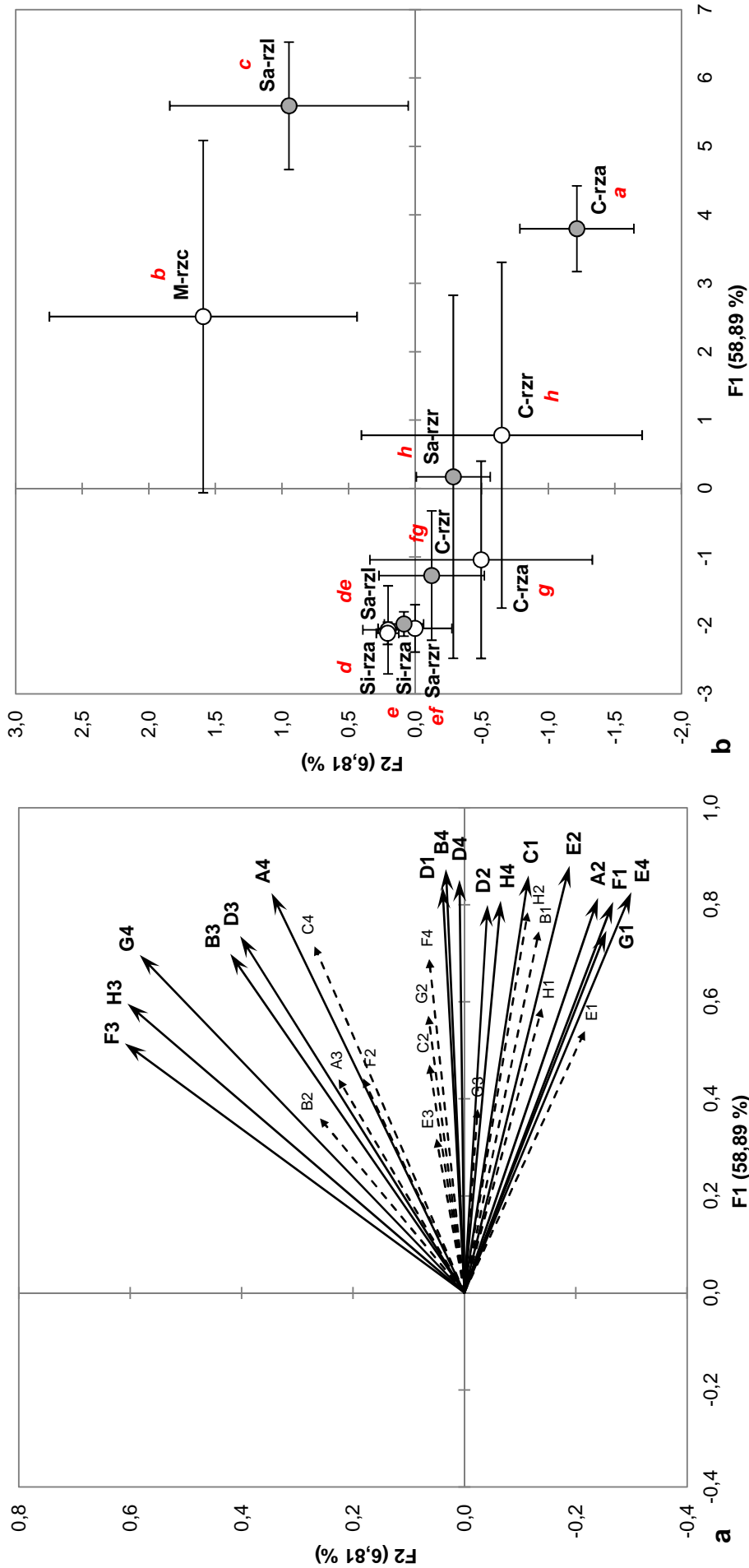


Figure 5.12. ACP (covariance) des CLPPs aérobies à 96 h des communautés microbiennes des sols rhizosphériques de divers faciès de mangrove comptant pour 65,7 % de la variance totale. **a** Carte factorielle des substrats ; les flèches en pointillés représentent les substrats qui contribuent le moins aux axes. **b** Carte factorielle des sols ($n = 51$) ; les symboles représentent les moyennes ($n = 5$, sauf SaSirz et rzl $n = 3$) avec leurs écarts types (barres d'erreurs) sur F1 et F2 ; symbole blanc : saison des pluies ; symbole gris : saison sèche ; les symboles suivis de la même lettre rouge ne diffèrent pas significativement les uns des autres à un niveau de significativité de $P < 0,05$

Les cinétiques d'utilisation moyenne de divers substrats (AWCD) sur 672 h (28 j) en anaérobiose (Biolog AnPlates™) par les communautés microbiennes des sols rhizosphériques des trois principales espèces de palétuviers de Guyane sont présentées figure 5.13.

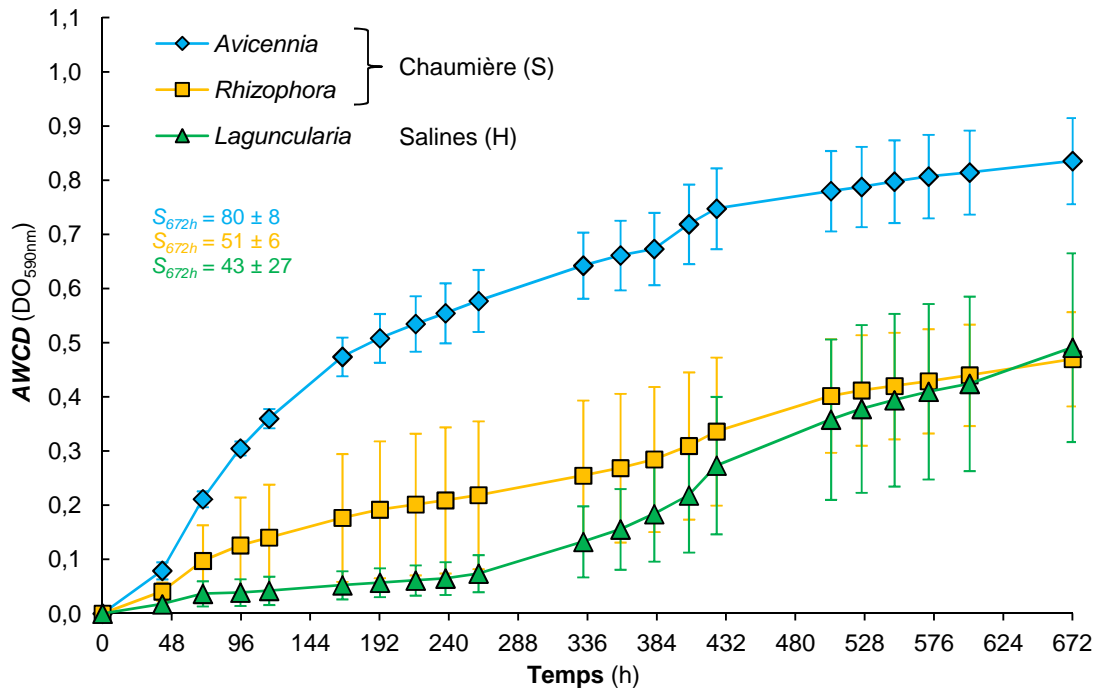


Figure 5.13. Cinétiques des activités métaboliques moyennes (AWCD) anaérobies en microplaques (AnPlates™ Biolog) des communautés microbiennes des sols rhizosphériques des trois espèces de palétuviers. Les symboles représentent les moyennes ($n = 5$) avec leurs écarts types (barres d'erreurs)

On observe des écarts très importants entre les sols rhizosphériques des trois espèces, en termes de nombre de substrats métabolisés (S_{672h} de 43 à 80 sur un total de 95), d'intensité moyenne d'utilisation de ces substrats ($AWCD_{672h}$ de 0,47 à 0,84) et de diversité d'utilisation de ces divers substrats (H'_{672h} de 4,55 à 6,09) (Tab. 5.7). À l'opposé des sols rhizosphériques de *Laguncularia* et de *Rhizophora*, ceux d'*Avicennia* présentent des valeurs de diversité métabolique élevées et une faible variabilité entre les réplicats. En revanche, pour les trois espèces, les indices d'équitabilité sont élevés, leur amplitude de variations faible (J'_{672h} de 0,87 à 0,96) et ils présentent une faible variabilité entre les réplicats ($CV < 10 \%$).

La PCoA réalisée sur les CLPPs anaérobies après 672 h (28 j) d'incubation (en considérant les 87 substrats utilisés par au moins trois des cinq réplicats de sol de l'une des trois espèces de palétuviers) est présentée figure 5.14.

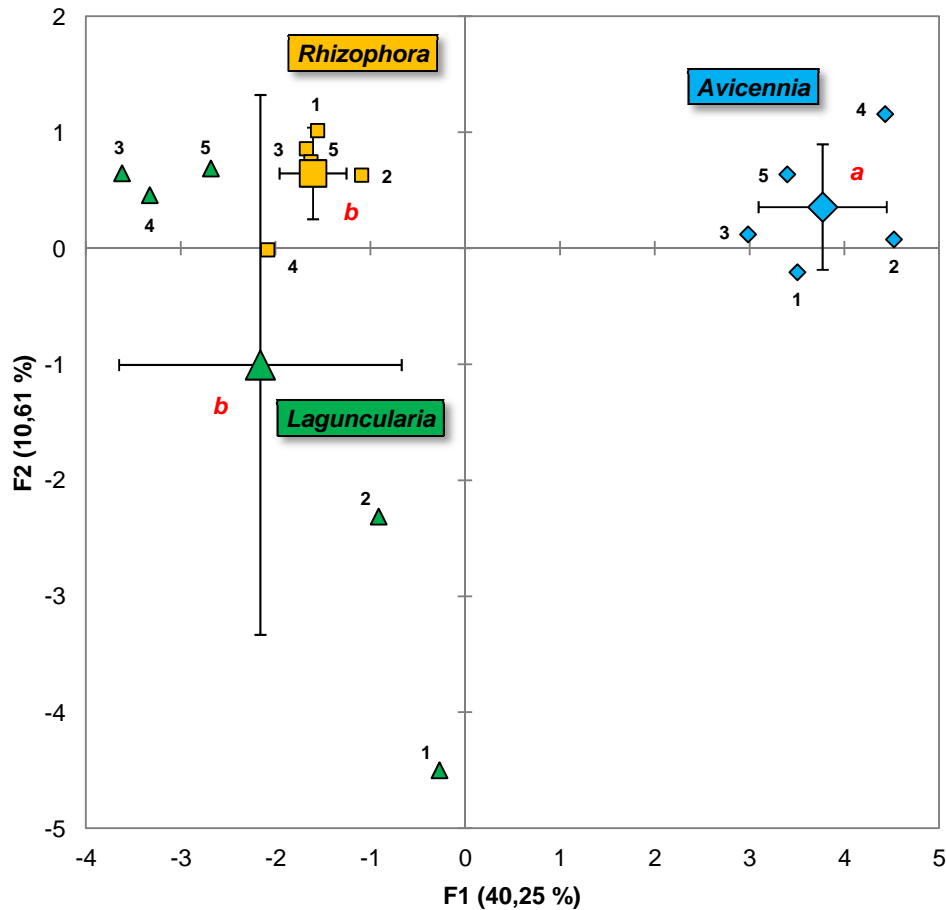


Figure 5.14. PCoA des CLPPs anaérobies après 672 h (28 j) d'incubation des communautés microbiennes des sols rhizosphériques des trois espèces de palétuviers comptant pour 50,9 % de la variance totale. Carte factorielle des sols ($n = 15$) ; les symboles de plus grande taille représentent les moyennes ($n = 5$) avec leurs écarts types (barres d'erreurs) sur F1 et F2 ; les petits symboles et leurs chiffres représentent les réplicats ($n = 5$) ; les symboles suivis de la même lettre rouge ne diffèrent pas significativement les uns des autres à un niveau de significativité de $P < 0,05$

Le sol d'*Avicennia* se différencie nettement des deux autres sols du côté positif de l'axe 1 (40,3 % de la variance totale) et présente ainsi un profil métabolique spécifique (PERMANOVA ; $P < 0,01$). En revanche, les profils métaboliques sont similaires entre les sols de *Rhizophora* et de *Laguncularia* ($P = 0,393$). L'axe 2 ne représente que 10,6 % de la variance totale. Il permet essentiellement de mettre en évidence l'importante variabilité dans les réponses métaboliques entre les réplicats du sol de *Laguncularia*.

La CoIA réalisée sur les caractéristiques physico-chimiques et les activités aérobies des communautés microbiennes des sols rhizosphériques est présentée figure 5.15.

Le coefficient RV (0,334 ; $P < 0,001$) indique, même s'il est faible, un lien fonctionnel entre les deux matrices de données. Les deux premiers axes canoniques représentent, respectivement, 76,3 et 16,8 % de la co-inertie totale. Les paramètres explicatifs de l'axe 1 sont O_{2c} , S_{total} , COT, H_2O_{WHC} (projetés du côté positif) et ρ (projeté du côté négatif) (Fig. 5.15c et d). La O_{2c} est corrélée ($P < 0,001$) avec ces diverses variables. L' $AWCD_{96h}$ et le C/N, corrélés entre eux ($P < 0,001$), sont explicatifs de l'axe 2 et se projettent du côté négatif.

Pour les sols rhizosphériques d'*Avicennia*, les sites de Sinnamary et de la Chaumière sont bien discriminés (Fig. 5.15a). En outre, leurs flèches pointent de bas en haut en saison des pluies et inversement en saison sèche. Cette opposition traduit, en fonction des saisons hydro-climatiques, des relations différentes entre les paramètres édaphiques et les activités microbiennes.

A contrario, pour les sols rhizosphériques de *Rhizophora* du site de la Chaumière, les flèches pointent de bas en haut aux deux saisons. Enfin, pour ceux du site des Salines en saison sèche, on observe une importante dispersion des projections des réplicats. Cette forte hétérogénéité peut résulter d'une absence de co-structuration stable et généralisable au sein de ce faciès de mangrove et pour ce site.

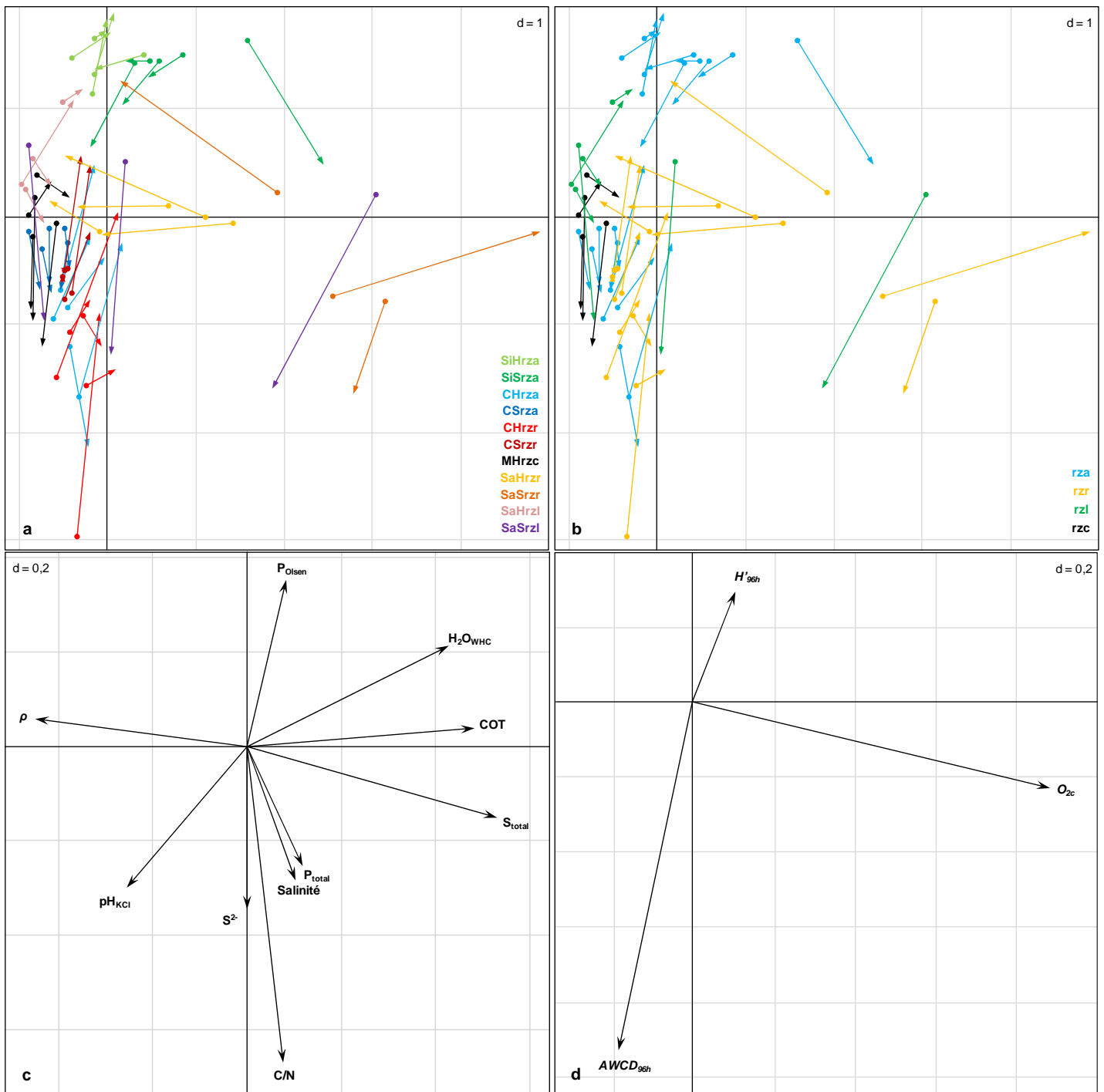


Figure 5.15. CoIA des caractéristiques physico-chimiques et des activités **aérobies** des communautés microbiennes des sols rhizosphériques de mangrove comptant pour 93,1 % de la co-inertie totale. Projections des sols dans le plan des axes canoniques 1 et 2 ($n = 49$) : **a** codage par station, **b** codage par type de sol rhizosphérique ; base des flèches : coordonnées des sols définies par l'ACP des caractéristiques physico-chimiques ; tête des flèches : coordonnées des sols définies par l'ACP des activités microbiennes aérobies. Projections des variables **c** physico-chimiques et **d** d'activités microbiennes aérobies dans le plan de la co-inertie

Les résultats des ANOVA à 2 facteurs (site, saison) sur chacun des paramètres descriptifs des activités microbiennes aérobies des sols rhizosphériques d'*Avicennia* et de *Rhizophora* sont présentés tableau 5.8.

Tableau 5.8. Résultats des ANOVA à 2 facteurs (site, saison) sur chacun des paramètres descriptifs des activités microbiennes aérobies des sols rhizosphériques d'*Avicennia* et de *Rhizophora*

Rhizosphère	Activités	Source	$R^2_{ajusté}$	SS^{III}	df	MS	F	
<i>Avicennia</i>	O_{2c} <i>n</i> = 20	Modèle	0,576	3,3	2	1,6	13,9	***
		Site*Saison		2,9	1	2,9	24,2	***
		Résidus		2,0	17	0,1		
	$AWCD_{96h}$ <i>n</i> = 20	Modèle	0,792	4,4	2	2,2	37,1	***
		Site		4,0	1	4,0	68,9	***
		Site*Saison		0,1	1	0,1	1,3	ns
	H'_{96h} <i>n</i> = 20	Modèle	0,659	12,1	2	6,0	19,3	***
		Site*Saison		10,6	1	10,6	34,0	***
		Résidus		5,3	17	0,3		
<i>Rhizophora</i>	O_{2c} <i>n</i> = 18	Modèle	0,418	3,7	1	3,7	13,2	**
		Site*Saison		4,1	1	4,1	14,6	**
		Résidus		4,5	16	0,3		
	$AWCD_{96h}$ <i>n</i> = 18	Modèle	0,228	0,7	1	0,7	6,0	*
		Site*Saison		0,3	1	0,3	2,4	ns
		Résidus		1,8	16	0,1		
	H'_{96h} <i>n</i> = 17	Modèle	0,408	7,6	2	3,8	6,5	*
		Site*Saison		7,4	1	7,4	12,8	**
		Résidus		8,1	14	0,6		

SS^{III} : somme des carrés des erreurs de type III ; *df* : degré de liberté ; *MS* : moyenne des carrés des erreurs ; *F* : *F* de Fisher-Snédecour ; les modèles suivent une loi Normale ou Log-Normale et sont homoscédastiques ; *, **, *** : significatif à $P < 0,05$, $P < 0,01$, $P < 0,001$; ns : non significatif

Il ressort en premier lieu que le facteur saison, considéré indépendamment du facteur site, n'exerce aucune influence significative sur les activités microbiennes aérobies ; qu'il s'agisse de la respiration basale ou des *CLPPs*. De la même façon, des effets dus exclusivement au site n'ont été révélés que pour une seule variable ; à savoir l' $AWCD_{96h}$ des échantillons prélevés sous *Avicennia*. Pour autant, ces deux types de facteurs ne sont pas dénués d'effets sur les variables considérées. En effet, c'est l'interaction de ces deux facteurs (en particulier sous *Avicennia*) qui influence significativement la respiration basale et la diversité métabolique ; traduisant une complexité de la structuration de ces variables liée à une importante variabilité spatio-temporelle.

Les résultats des régressions linéaires multiples (RLM) entre chaque activité microbienne des sols rhizosphériques d'*Avicennia*, de *Rhizophora*, de *Laguncularia* et les variables physico-chimiques sont présentés tableau 5.9.

Concernant la rhizosphère d'*Avicennia*, les O_{2c} sont significativement et positivement influencées par les teneurs en S^{2-} acido-volatils ($P < 0,001$) et en S_{total} ($P < 0,01$). La variabilité des $AWCD_{96h}$ est caractérisée par un effet site (ANOVA ; $P < 0,001$) ; la Chaumière présentant des $AWCD_{96h}$ supérieures à Sinnamary. Ces $AWCD_{96h}$ sont principalement reliées aux rapports C/N ($P < 0,001$). En outre, les H'_{96h} sont significativement et négativement influencés par les teneurs en S^{2-} et positivement par les ρ ($P < 0,01$).

Dans le cas de la rhizosphère de *Rhizophora*, les O_{2c} sont par contre significativement et positivement influencées par les teneurs en P_{Olsen} et négativement par les ρ ($P < 0,001$).

Enfin, dans la rhizosphère de *Laguncularia*, les O_{2c} sont significativement et positivement influencées par les teneurs en S_{total} ($P < 0,001$) comme pour *Avicennia*. En revanche, les O_{2c} sont significativement et négativement influencées par les rapports C/N ($P < 0,001$) ; les H'_{96h} et les $AWCD_{96h}$ de même par les teneurs en COT (respectivement, $P < 0,01$ et $P < 0,05$). En outre, les H'_{96h} et les $AWCD_{96h}$ sont significativement et positivement influencés par les teneurs en P_{total} (respectivement, $P < 0,01$ et $P < 0,05$) ; les activités Pma et β -glu de même, respectivement, par les teneurs en P_{Olsen} et en N_{total} ($P < 0,01$).

In fine, le résultat marquant de ces analyses RLM est qu'aucune des variables biologiques considérées n'est structurée par un jeu commun et consensuel de variables environnementales explicatives ; un constat qui confirme la complexité des processus interactifs environnementaux régulant l'expression des fonctions microbiennes de ces écosystèmes.

Tableau 5.9. Résultats des régressions linéaires multiples (RLM) entre chaque activité microbienne des sols rhizosphériques d'*Avicennia*, de *Rhizophora*, de *Laguncularia* et les variables physico-chimiques

Rhizosphère	Modèle	ρ	Coefficients normalisés							R^2 ajusté	n		
			H ₂ O _{WHC}	COT	N _{total}	C/N	P _{total}	P _{olisen}	S _{total}			S ²⁻	
<i>Avicennia</i>	O _{2c}	-0,324 ^{NS}								0,587 ^{**}	0,494 ^{***}	0,851 ^{***}	20
	AWCD _{96h}				0,843 ^{***}							0,694 ^{***}	20
	H' _{96h}	0,505 ^{**}									-0,620 ^{**}	0,534 ^{***}	20
<i>Rhizophora</i>	O _{2c}	-0,749 ^{***}							0,762 ^{***}			0,718 ^{***}	18
	AWCD _{96h}										0,495 [*]	0,198 [*]	18
	H' _{96h}		0,464 [*]						0,570 [*]			0,337 [*]	17
<i>Laguncularia</i>	O _{2c}									1,454 ^{***}		0,992 ^{***}	8
	AWCD _{96h}							3,341 [*]				0,748 [*]	8
	H' _{96h}							4,010 ^{**}				0,919 ^{**}	7
	P _{ma}								2,149 ^{**}			0,887 ^{**}	8
	β-glu	1,460 [*]				2,263 ^{**}						0,861 ^{**}	8

Les modèles suivent une loi Normale ou Log-Normale et sont homoscedastiques ; * **, *** : significatif à P < 0,05, P < 0,01, P < 0,001 ; ^{NS} : non significatif

La CoIA réalisée sur les caractéristiques physico-chimiques et les activités anaérobies des communautés microbiennes des sols rhizosphériques d'*Avicennia*, de *Rhizophora* et de *Laguncularia* est présentée figure 5.16.

Le coefficient RV (0,432 ; $P < 0,05$) est supérieur à celui obtenu précédemment avec les fonctions des communautés microbiennes aérobies. Si sa valeur est plus élevée, il n'en demeure pas moins que la relation entre les deux types de matrices de données reste faible. Le premier axe canonique représente 93,0 % de la co-inertie totale alors que le deuxième n'en représente que 5,5 %. Les variables corrélées à l'axe 1 sont S_{total} du côté positif et H'_{672h} , J'_{672h} , S_{672h} , P_{Olsen} et P_{total} du côté négatif (Fig. 5.16b et c). La variable S_{672h} et dans une moindre mesure H'_{672h} sont significativement anti-corrélées au S_{total} (respectivement, $P < 0,001$ et $P < 0,01$). Elles sont également corrélées aux P_{Olsen} et P_{total} ($P < 0,01$) ainsi que la variable J'_{672h} ($P < 0,01$).

Les variables corrélées à l'axe 1 sont associées aux sols rhizosphériques d'*Avicennia* projetés du côté négatif. Dans l'ensemble, les répliquats des sols rhizosphériques d'*Avicennia* et de *Rhizophora* sont assez homogènes (Fig. 5.16a). À l'inverse, ceux de *Laguncularia* montrent une dispersion nettement plus importante sur l'axe 1 (et secondairement sur l'axe 2 pour le répliquat 4). Néanmoins, les sols rhizosphériques de *Laguncularia* et de *Rhizophora* tendent globalement à converger du point de vue de leurs activités microbiennes anaérobies.

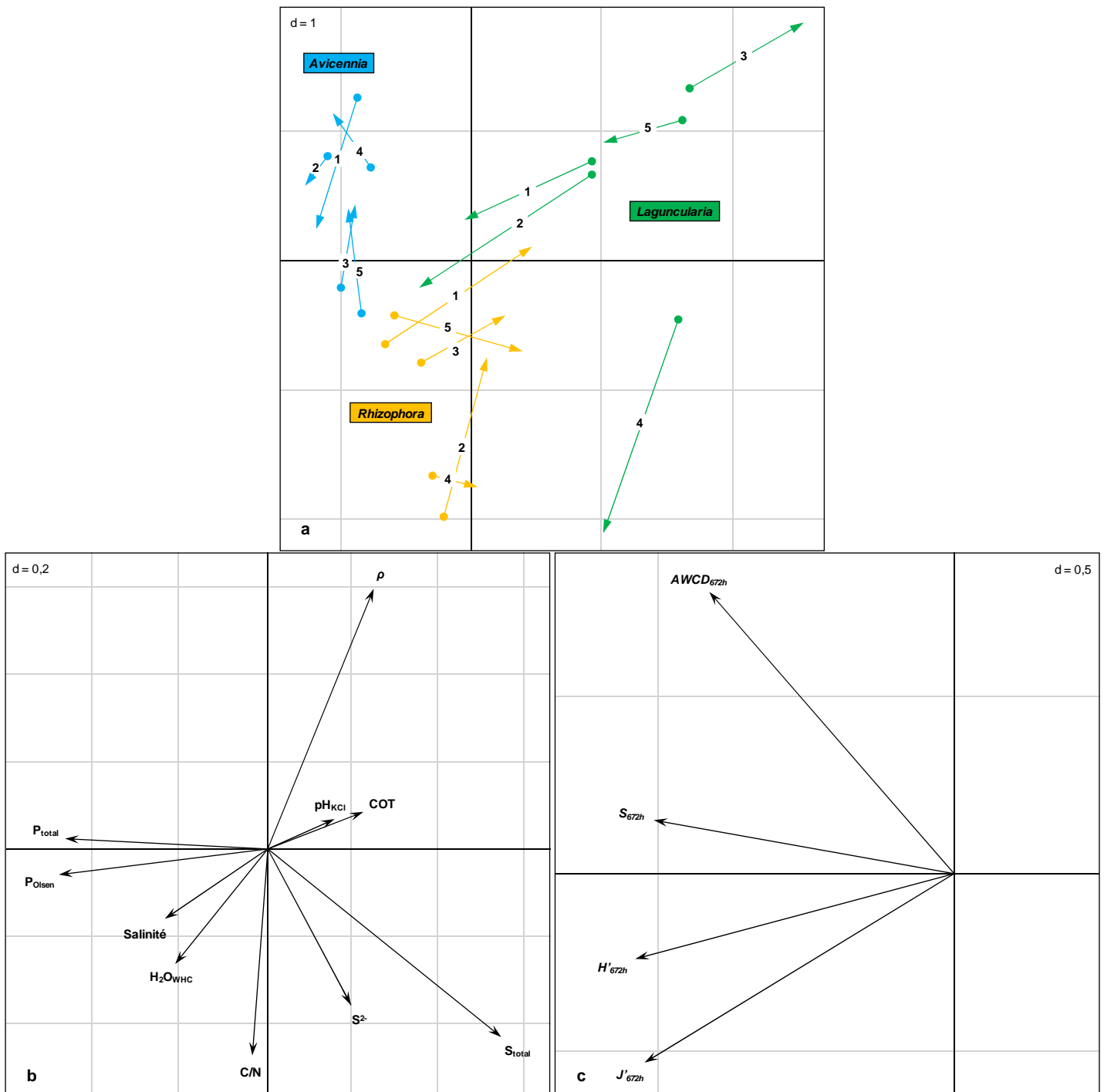


Figure 5.16. CoIA des caractéristiques physico-chimiques et des activités **anaérobies** des communautés microbiennes des sols rhizosphériques des trois espèces de palétuviers comptant pour 98,5 % de la co-inertie totale. **a** Projections des sols dans le plan des axes canoniques 1 et 2 ($n = 15$) ; les chiffres correspondant aux réplicats ; base des flèches : coordonnées des sols définies par l'ACP des caractéristiques physico-chimiques ; tête des flèches : coordonnées des sols définies par l'ACP des activités microbiennes anaérobies. Projections des variables **b** physico-chimiques et **c** d'activités microbiennes anaérobies dans le plan de la co-inertie

5.4. Discussion

Les sols rhizosphériques des divers faciès de mangrove mature considérés dans cette étude présentent des caractéristiques texturales similaires ; à savoir des teneurs en argiles élevées et des capacités de stockage et de rétention en eau importantes. En revanche, d'autres paramètres physico-chimiques montrent d'importantes variations à la fois spatiale et saisonnière. Les observations mettent notamment en évidence l'impact de la saison sur les valeurs du pH, de la salinité et des concentrations en MOS. L'acidification et les augmentations de la salinité et des teneurs en MOS au cours de la saison sèche pourraient s'expliquer à la fois par la diminution des précipitations, l'intensification de l'évapotranspiration et l'allongement des périodes d'oxygénation des sédiments. Spatialement, la localisation des sites, notamment au travers de leur connectivité avec le milieu estuarien et le domaine littoral, a un impact sur les propriétés physico-chimiques des sols rhizosphériques et, en particulier, sur la dynamique de la MOS. Ainsi, les sites de Sinnamary et des Salines, non soumis au phénomène de balancement des marées, présentent une accumulation importante de litière qui se traduit par un enrichissement des sols rhizosphériques en MO. À l'inverse, les sites de la Chaumière et de Montsinéry, en permanence soumis au rythme des marées, présentent des phénomènes d'exportation de litière se traduisant par des concentrations en MOS relativement constantes et similaires au cours des saisons. En outre, la localisation de ces deux sites au sein du continuum amont-aval va moduler l'importance des intrusions marines et donc leur incidence directe sur l'hydrochimie des eaux interstitielles des sols. Concernant le site de la Chaumière en situation aval, cela se traduit par 1) des salinités élevées et constantes attestant d'intrusions d'eau marine et 2) des augmentations au cours de la saison des pluies des teneurs en S^{2-} acido-volatils indicatrices d'un contexte plus réducteur pouvant résulter de phases d'exondation et d'assez moins durables qu'en saison sèche. À l'inverse, le site de Montsinéry, situé plus en amont, présente des eaux interstitielles d'origine strictement continentale à salinité nulle.

L'étude quantitative de la MOS révèle que les sols rhizosphériques étudiés sont, comparativement aux vasières (chapitre 3) et aux jeunes mangroves (chapitre 4), plus riches en COT. Ce résultat est concordant avec les teneurs citées pour d'autres écosystèmes de mangrove dans le monde (Kristensen et al., 2008). De même, les rapports C/N proches de 20 correspondent aux valeurs habituellement rencontrées pour ces types de sols (Kristensen et al., 2008). Ces rapports relativement élevés indiquent que la MOS est principalement issue d'apports de la mangrove (*e.g.* litière) et reflètent la maturité des peuplements étudiés (Marchand et al., 2003). En revanche, l'amplitude de variations très importante des teneurs en COT entre les sites semble

étroitement liée à la localisation des peuplements de mangrove. Comme précédemment évoqué, les niveaux de connectivité des sites aux milieux estuarien et littoral, en particulier au travers de l'importance des flux de marées, modulent les bilans d'importation/exportation de MO et ainsi les processus d'accumulation de litière (Nielsen et Andersen, 2003). Des différences similaires dans les sources et les teneurs en COT ont également été observées pour d'autres mangroves (Alongi et al., 2000 ; Bouillon et al., 2003 ; Pongpam et al., 2009). Pour ces dernières, les peuplements en position supra-tidale correspondent à des zones d'accumulation de litière alors qu'à l'inverse, pour les mangroves en situation intertidale, l'exposition aux courants de marée s'oppose à un processus d'accumulation locale de la productivité des palétuviers (Nielsen et Andersen, 2003 ; Kristensen et al., 2011).

En outre, les résultats des analyses de RMN du ^{13}C à l'état solide indiquent également des différences qualitatives du COT des sols rhizosphériques en fonction des capacités de rétention de litière des sites. Les sites à fort taux de rétention (*i.e.* Sinnamary et les Salines) montrent un enrichissement des sols pour l'ensemble des diverses fractions carbonées et, en particulier, pour les C Alkyles et O-Alkyles présents au sein des lipides, cires, cutines et d'hydrates de carbones comme la cellulose et les hémicelluloses. À taux de rétention comparable, des différences sont aussi observables entre les sols rhizosphériques des stations à *Rhizophora* et à *Laguncularia* des Salines et ceux d'*Avicennia* de Sinnamary dont les taux d'humification sont nettement plus importants. Ces trois espèces de palétuviers se différencient par leurs traits foliaires avec, chez *Rhizophora* et *Laguncularia*, des feuilles beaucoup plus riches en polyphénols totaux. Différentes études ont aussi mis en évidence qu'*Avicennia germinans* présentait des teneurs en composés phénoliques faibles (Robertson, 1988 ; Nordhaus et Wolff, 2007) comparativement à *Rhizophora mangle* (Cundell et al., 1979 ; Benner et al., 1986 ; Robertson, 1988 ; Maie et al., 2006 ; Nordhaus et Wolff, 2007). Si les concentrations en composés phénoliques par masse sèche de feuilles sont proches entre *Rhizophora* et *Laguncularia*, les quantités arrivant au sol pour une même unité de surface sont nettement plus élevées dans le cas de parcelles à *Rhizophora*. En effet, les biomasses foliaires de *Rhizophora* sont nettement plus élevées que celles de *Laguncularia* car correspondant à des feuilles dont la surface et le poids individuels sont plus importants et portées par des arbres dont la taille et la productivité au stade adulte sont très nettement supérieures. En outre, les feuilles de *Rhizophora*, espèce plus ombrophile que *Laguncularia*, sont fortement cutinisées, cireuses et lignifiées afin de protéger leurs photosytèmes des effets des radiations UV. Les fractions carbonées caractéristiques de la lignine et des tannins (C Di-O-Alkyles, Méthoxyyles et

Aromatiques) se révèlent être à l'origine de la distinction qualitative de la MO observée entre les sols rhizosphériques des trois espèces. Ainsi, l'enrichissement pondéral et la qualité du COT observés dans les sols reflètent une contribution et des empreintes fortes de la végétation et des espèces constitutives de la mangrove (Lallier-Vergès et al., 1998 ; Marchand et al., 2003 ; Zhang et al., 2011). Néanmoins, au plan spatial, ces différences directement imputables aux espèces sont fortement modulées par la localisation des peuplements au sein de la zone intertidale et par leur connectivité aux milieux estuarien et littoral.

Comme ces facteurs environnementaux conditionnent les patrons de distribution des diverses espèces de palétuviers au sein de la zone intertidale, ils contrôlent également les propriétés physico-chimiques des sols au travers de relations de type « aboveground-belowground ». Ainsi, la physiologie et les stratégies adaptatives des palétuviers sont les principaux facteurs de contrôle de la dynamique de la MO, de la minéralisation et de la disponibilité des nutriments et donc, à terme, de leurs propres nutrition hydrominérale et productivité (Thibodeau et Nickerson, 1986 ; Boto, 1992 ; McKee, 1993 ; Holguin et al., 2001 ; Alongi, 2005 ; 2011 ; Inoue et al., 2011a).

Les relations étroites sol-microorganisme-palétuvier permettent le recyclage et la conservation des nutriments (Alongi et al., 1993 ; 2001 ; Holguin et al., 2001 ; Alongi, 2005 ; 2009 ; Silva et al., 2007 ; Inoue et al., 2011a ; b) au sein de sols limités en ressources (Boto et Wellington, 1983 ; Alongi et al., 1989 ; Wiebe, 1989 ; Boto, 1992 ; Alongi, 1994 ; Feller et al., 1999 ; 2003a ; b ; Lovelock et al., 2004 ; Reef et al., 2010) en particulier par les processus d'exportation de litière. Les communautés microbiennes et les enzymes qu'elles synthétisent sont ainsi des composantes centrales des cycles biogéochimiques essentiels au recyclage des nutriments (Alongi et al., 1993 ; Hyde et Lee, 1995). Elles transforment et minéralisent la MOS (Alongi et al., 2005 ; Kristensen et Alongi, 2006 ; Kristensen et al., 2008 ; Lovelock, 2008) à la fois issue de la productivité des palétuviers (*e.g.* litière, lixiviat, exsudat racinaire), du micro-phytobenthos (*e.g.* diatomées) et d'apports allochtones exportés des écosystèmes terrestre et marin adjacents (Bashan et al., 2000 ; Holguin et al., 2001 ; Kristensen et al., 2008 ; Sahoo et Dhal, 2009) en fonction de la localisation et du stade de développement de la mangrove. En retour, les exsudats et les lysats racinaires servent de ressources carbonées pour les micro-organismes (Alongi et al., 1993 ; Nedwell et al., 1994 ; Alongi, 2005).

En outre, les communautés microbiennes aérobies, micro-aérophiles et anaérobies des sols rhizosphériques de mangrove sont particulièrement importantes dans le contrôle de l'environnement chimique des sols

(Alongi, 2005) en particulier dans les cycles biogéochimiques du Fe, Mn, P et S. Les concentrations et les formes réduites ou oxydées de ces éléments constituent un facteur secondaire de différenciation des sols et de structuration de la végétation (Sherman et al., 1998 ; Kathiresan et Bingham, 2001).

Au travers de différents contextes topographiques et hydro-climatiques, il a été possible de mettre en évidence, au sein des sols rhizosphériques de mangroves matures de Guyane, une forte variabilité des relations entre les propriétés physico-chimiques et les patrons fonctionnels microbiens ; un résultat également formulé par Alongi et al. (1993). Ainsi, ce constat diffère de ceux issus d'études similaires relatives à des pédosystèmes terrestres où les facteurs structurant les patrons fonctionnels microbiens sont généralement bien identifiés (*e.g.* pH, teneur en MOS) (Griffiths et al., 2011 ; van Wijnen et al., 2012) et souvent reproductibles en fonction de l'échelle considérée.

L'absence de relation entre les consommations d'O₂ et les *AWCD*_{96h}, ainsi que les résultats des régressions linéaires multiples, pour lesquelles il n'a pas été possible de dégager de facteurs génériques de régulation, suggèrent qu'une part importante des consommations d'O₂ pourrait être liée à l'oxydation abiotique de composés réduits dont les principaux sont (hiérarchisés en fonction des lois thermodynamiques) les ions ammoniacaux, les formes réduites du Mn et du Fe et les sulfures. Alongi et al. (2001) ont démontré ainsi, pour des mangroves de Thaïlande, que la ré-oxydation abiotique en aérobiose pouvait représenter une part non négligeable de la consommation d'O₂. Pour des mangroves australiennes à *Avicennia* (*A. marina*) et *Rhizophora* (*R. stylosa*), ces respirations abiotiques ont été estimées, respectivement, à 50 et 87 % des consommations totale en O₂ (Alongi et al., 2000). En Guyane, les rapports CO₂/O₂ sont très faibles avec une forte hétérogénéité au sein des parcelles. La présence simultanée de sulfures de Fe au sein des sols et de plaques de Fe oxydé à la surface des racines, comme observée au site des Salines, constitue un argument supplémentaire à la coexistence, à micro-échelle, de processus aérobie et anaérobie ; sources d'importantes variations des formes réduite et oxydée des métaux et donc des consommations d'O₂ des sols rhizosphériques (Alongi, 2005). Les palétuviers contrôlèrent donc en partie ces processus d'oxydo-réduction par leur réseau racinaire (*e.g.* transport d'O₂ au niveau des racines) en agissant notamment sur les potentiels redox, le pH, les concentrations en O₂ dissous et les teneurs en S²⁻ des sols (Marchand et al., 2004 ; Ray et al., 2011). En outre, ces influences peuvent être spécifiques aux diverses espèces de mangrove (Nickerson et Thibodeau, 1985 ; Thibodeau et Nickerson, 1986 ; McKee et al., 1988 ; McKee, 1993 ; Lacerda et al., 1995 ; Marchand et al., 2004 ; Alongi, 2005) mais également dépendre du stade de

développement et de l'état physiologique des palétuviers. Au niveau interspécifique, ces contrôles peuvent s'exercer en fonction des configurations de leurs systèmes racinaires hypo- et épigées et, au niveau intraspécifique, en fonction de leur potentiel d'apports énergétiques au sol via leurs rhizodépôts.

À l'heure actuelle, très peu d'études ont été réalisées sur les sols de mangrove en vue de caractériser la diversité métabolique (*CLPP*) de leurs communautés microbiennes aérobies (Adame et al., 2012 ; Luglia et al., 2014).

Les *CLPPs* aérobies observés pour un même faciès de mangrove mature présentent parfois une très forte variabilité. Globalement, cette hétérogénéité masque l'existence de possibles profils rhizosphériques spécifiques à chacune des quatre espèces arborées de mangrove présentes en Guyane. Les indices d'équitabilité sont par contre uniformément très élevés. Ainsi, indépendamment de leur richesse métabolique, les niveaux d'utilisation des substrats par les divers sols sont très homogènes. Les différences métaboliques entre les sols s'expriment ainsi plus à micro-échelle (entre les réplicats) qu'à méso-échelle (entre les faciès) et sont plus de nature qualitative (nombre de substrats) que quantitative (intensité d'utilisation de ces divers substrats). Ce résultat traduit un contrôle important des communautés microbiennes et des fonctions qu'elles assument par les fortes hétérogénéités environnementales au sens large (physico-chimique et en termes de diversité de sources et de natures de la MO minéralisable) qui caractérisent les sols rhizosphériques de mangrove. Un poids des contraintes et des spécificités très locales particulièrement important en Guyane en raison de la forte instabilité hydro-sédimentaire. Cette dernière, en se déclinant à toutes les échelles spatiales et temporelles, constitue le facteur majeur à la fois de structuration et de différenciation des sols et des faciès des mangroves guyanaises à micro-échelle et d'homogénéisation à l'échelle régionale.

Les observations précédentes ont permis de mettre en évidence une dualité pour ces mangroves matures de Guyane entre des contextes aérobie et anaérobie sous le contrôle de la variabilité saisonnière hydro-climatique. Cette dualité et ses incidences sont principalement modulées en fonction des sites et, secondairement, en fonction des espèces de palétuviers. Dans ce contexte de compétition entre des processus métaboliques aérobie et anaérobie mais aussi de succession et de complémentarité fonctionnelle, il était intéressant d'évaluer et de comparer le potentiel métabolique des communautés microbiennes anaérobies des sols rhizosphériques des trois principales espèces de palétuviers de Guyane. Cette démarche constitue aussi

un aspect original car, à ce jour, il n'existe aucune donnée relative à la caractérisation de cette composante des écosystèmes de mangrove.

Indépendamment du nombre de substrats testés, la diversité métabolique potentielle des communautés microbiennes anaérobies est plus étendue que celle des communautés microbiennes aérobies (% moyens de substrats utilisés en anaérobiose pour *Avicennia*, *Rhizophora* et *Laguncularia* de 84, 53 et 45 %, respectivement, contre 74, 22 et 16 % en aérobiose). En outre, en anaérobiose comme en aérobiose, les sols rhizosphériques d'*Avicennia* montrent des capacités métaboliques très nettement supérieures à celles de *Rhizophora* et de *Laguncularia*. La nature de la MO produite par *Rhizophora* et *Laguncularia*, riche en tannins dont la toxicité vis-à-vis de la microflore et de la méiofaune mangroviennes (Alongi, 1987) et les propriétés d'inhibition et de dénaturation des enzymes (Goldstein et Swain, 1965) sont connues, pourrait expliquer cette plus grande spécialisation des spectres de ressources carbonées exploités par leurs communautés microbiennes rhizosphériques aérobies et anaérobies.

5.5. Conclusion

L'objectif de cette étude était de déterminer les principaux facteurs régulant l'expression des fonctions microbiennes de sols rhizosphériques de mangroves matures de Guyane française. Les processus interactifs entre les espèces arborées spécifiques des formations de mangrove (*Avicennia germinans*, *Rhizophora racemosa* et *mangle*, *Laguncularia racemosa*, *Conocarpus erectus*), les communautés microbiennes et les caractéristiques physico-chimiques des sols ont donc été explorés à deux saisons hydro-climatiques contrastées. Outre cette prise en compte de la variabilité saisonnière, les sites et les parcelles d'étude ont été sélectionnés afin de couvrir un large panel de faciès de mangroves matures caractérisé par des degrés de connectivité variables aux milieux estuarien et littoral.

Dans un premier temps, les résultats ont montré, à micro-échelle, une forte hétérogénéité des environnements sédimentaires au sein des divers faciès de mangroves étudiés. À méso-échelle, ces faciès sont caractérisés par leur capacité à retenir ou à exporter leur production de biomasse. Les variabilités saisonnières de type hydro-climatique sont plus ou moins importantes en fonction de la localisation des sites et affectent différemment les fonctions microbiennes rhizosphériques en fonction de l'espèce végétale. Ces différenciations secondaires aux effets site et saison, gouvernées par l'espèce de palétuvier, concernent à la fois les potentiels métaboliques aérobies et anaérobies. Le moteur de ces différenciations fonctionnelles interspécifiques

correspond à une dichotomie entre, d'une part, les palétuviers pourvoyeurs au sol d'une litière pauvre en tannins (*Avicennia*) et, d'autre part, ceux dont les biomasses présentent des concentrations en tannins très importantes (*Laguncularia* et *Rhizophora*) ; métabolites secondaires dont les effets délétères sur les activités biologiques des sols de mangrove sont connus.

S'il est actuellement difficile de pouvoir dégager l'ensemble des variables structurant les fonctions microbiennes aux diverses échelles spatio-temporelles, certains paramètres tels que la quantité et la qualité de la MOS, la bio-disponibilité du P et les concentrations en S sont apparus souvent associés (dépendants ou moteurs de l'expression fonctionnelle microbienne ?) aux niveaux d'activité et de diversité fonctionnelles des communautés microbiennes rhizosphériques.

En définitive, l'importante versatilité des fonctions microbiennes gagnerait à être approfondie 1) à l'échelle parcellaire : en densifiant la maille spatio-temporelle de prélèvement de façon à déterminer avec plus d'exactitude leur variabilité et leur incidence fonctionnelles sur les voies et les cinétiques de minéralisation de la MO et du recyclage des éléments nutritifs et 2) en conditions contrôlées : en étudiant les dynamiques induites par des apports de litière fraîche des diverses espèces de palétuviers sur les fonctions microbiennes aérobies et anaérobies de sols recueillis au sein de divers faciès de mangroves en peuplement monospécifique.

Conclusion générale et perspectives

Ces travaux de recherche avaient pour principal objectif de définir les facteurs de contrôle et de variabilité spatio-temporelle des fonctions assumées par les communautés microbiennes au sein des sédiments intertidaux en contexte équatorial. Ces espaces, situés à l'interface entre terre et océan, constituent un continuum écologique allant d'un substrat de vase nue en cours de stabilisation à des sols colonisés par divers faciès de mangroves ; des forêts inondables constituées d'espèces arborées hautement spécialisées : les palétuviers. En raison de l'histoire phylogéographique de l'extension des mangroves sur les côtes Est et Ouest de l'océan Atlantique, elles ne comprennent, en Guyane française, qu'un nombre très limité d'espèces (*Avicennia germinans*, *Rhizophora mangle* et *R. racemosa*, *Laguncularia racemosa*, *Conocarpus erectus*) appartenant à trois familles : les Acanthaceae, les Rhizophoraceae et les Combretaceae.

Malgré de très nombreux travaux entrepris depuis une trentaine d'années sur les écosystèmes de mangroves guyanaises, les activités microbiennes des vasières puis des mangroves n'avaient pas encore fait l'objet d'études ; constat valide pour beaucoup d'autres mangroves dans le monde. Une lacune surprenante comparée aux connaissances acquises pour les autres écosystèmes forestiers, exploités ou non, pour lesquels la connaissance des fonctions assurées par les communautés microbiennes du sol est considérée comme l'un des éléments clefs en vue de la préservation de ces écosystèmes et des communautés biologiques qui en dépendent en termes d'habitat et/ou de ressource. Des forêts pour lesquelles, après une très longue histoire d'exploitation plus ou moins brutale de leurs ressources primaires et dans le contexte actuel des changements globaux, on découvre l'importance des services qu'elles nous rendent en termes de lutte contre l'érosion des sols, de contrôle de flux de CO₂ et de régulation du climat.

Nos travaux de recherche se sont ainsi portés sur l'étude des relations fonctionnelles et des interactions biotiques régulant l'expression des fonctions microbiennes. Ces recherches ont été conduites selon différentes approches et à diverses échelles spatio-temporelles en tenant compte des possibles variabilités induites par les saisons hydro-climatiques. En diversifiant les sites d'étude, notre objectif était de prendre en

compte la dynamique hydro-sédimentaire ; élément structurant primordial des processus de colonisation et de maturation des mangroves en Guyane. Cette contrainte majeure, dont le moteur est le transit des sédiments exportés depuis l'estuaire de l'Amazone, est une source d'instabilité hydro-sédimentaire qui s'inscrit à une échelle régionale (des côtes de l'Amapá au Brésil à l'estuaire de l'Orénoque au Venezuela) mais dont les incidences structurelles et fonctionnelles se déclinent à toutes les autres sous-échelles spatiales. Cette instabilité physique constitue *de facto* une source d'hétérogénéité et de variabilité, aboutissant *in fine* à une mosaïque d'écosystèmes à des stades très divers de maturité. Au cours des périodes plus ou moins durables de relaxation des contraintes hydro-sédimentaires, l'écosystème de vase puis de mangrove peut ainsi évoluer et le « biologique » prendre progressivement le pas sur le « physique ». Par le choix des divers sites, l'objectif de ce travail était aussi de comprendre comment la colonisation des vasières nues par la mangrove pouvait en retour modifier l'environnement physique, et en particulier édaphique, dont les palétuviers dépendent en terme de support mais aussi d'alimentation en eau et en éléments nutritifs.

Les vasières estuariennes

Dans une première approche, nous avons privilégié l'étude des vasières intertidales en contexte estuarien car ces dernières constituent le point de départ de l'installation des palétuviers et sont soumises aux plus fortes pressions d'origine hydro-sédimentaire. Afin de prendre également en compte les fortes variabilités des bilans d'importation/exportation d'eau au niveau de chacun des estuaires, les études ont été réalisées pendant deux saisons climatiques opposées et caractéristiques du climat équatorial (pluies/sèche) auxquelles coïncident deux saisons hydrologiques (crue/étiage).

Nos observations ont permis de mettre en évidence de fortes différenciations et variabilités de nature physico-chimique au sein des vasières intertidales estuariennes à l'échelle de la Guyane. Résultant de multiples dynamiques périodiques (saison et marée) et aperiodiques (importance du stock de vase en transit par rapport à la compétence du fleuve), ces vasières constituent des habitats très divers qui, globalement, présentent en commun des concentrations faibles en carbone organique (mais néanmoins supérieures à celles des vases amazoniennes en transit) d'origine essentiellement marine.

Les intensités des activités cataboliques estimées par respirométrie sont apparues spatialement et temporellement très variables. Ces fortes hétérogénéités pourraient s'expliquer par des différences d'ordre topographique se traduisant par des durées différentes des phases d'exondation (stabilisation des dépôts et

individualisation d'une interface pérenne) et de submersion (accumulation par sédimentation ou érosion par re-suspension) des sédiments de surface. Ces durées peuvent en effet varier car elles dépendent de la géomorphologie de l'estuaire et de l'altitude relative de la surface des bancs de vase par rapport aux niveaux d'eau ; ces derniers étant définis, à court terme, par les cycles des marées et, à moyen terme, par les saisons climatiques et hydrologiques. Ces respirations interfaciques (sédiment/eau ou sédiment/air en fonction des marées) des vasières sont, en outre, indépendantes des concentrations en matière organique suggérant un contrôle plus qualitatif que quantitatif des activités cataboliques aérobies par les sources de carbone et d'énergie présentes. En effet, l'étude des patrons de diversité métabolique révèle que les acides aminés et les polymères d'hydrates de carbones sont les substrats majoritairement utilisés par les communautés microbiennes. Ces composés labiles, facilement biodégradables, sont en effet connus pour constituer des sources privilégiées d'énergie et de biosynthèse pour les communautés microbiennes. Leur présence au sein des sédiments pourraient résulter de leur colonisation par des biofilms associant des autotrophes (principalement des diatomées) dont les espèces autochtones dominantes ont la capacité de migrer au sein des sédiments (en fonction des cycles des marées et de l'éclairement) via la synthèse de polysaccharides et de glycoprotéines.

L'étude de certaines activités enzymatiques impliquées dans les cycles biogéochimiques du C, N, P, et S a permis de mettre en évidence divers facteurs de contrôle tels que la richesse des sédiments en matière organique mais aussi la salinité des eaux interstitielles, le pH et les teneurs en N_{total} . Au cours des différentes campagnes d'échantillonnage, ces activités enzymatiques sont apparues corrélées à la diversité métabolique. En revanche, aucun lien fonctionnel n'a été établi avec les activités respiratoires alors qu'en contexte continental ces différents paramètres microbiens sont le plus souvent corrélés entre eux. La très grande richesse en composés minéraux plus ou moins oxydés ainsi qu'en colloïdes argilo-humiques, au sein des vasières, fournit probablement l'explication de ces patrons fonctionnels disjoints. En effet, il est tout à fait envisageable que les enzymes, à mesure qu'elles sont libérées dans le milieu, soient adsorbées et stabilisées de façon plus ou moins pérenne sur les particules organo-minérales sédimentaires. De ce fait, elles conserveraient une partie de leur « pool » d'activité indépendamment de l'évolution de la biomasse microbienne et de ses processus respiratoires. Sur ce point, une piste de recherche pertinente serait de déterminer le temps de survie d'une protéine enzymatique et de son activité dans de tels environnements et comment les processus interactifs enzymes-sédiments sont modulés par les propriétés intrinsèques et

extrinsèques des vasières. Une seconde explication à ces évolutions disjointes pourrait également provenir d'une consommation abiotique de l'O₂ liée à des phénomènes d'oxydation de composés minéraux réduits, en particulier durant les phases d'exondation ; ces conditions étant effectivement comparables aux protocoles expérimentaux mis en œuvre lors de l'évaluation de ces respirations au sein du laboratoire. Là aussi, il serait nécessaire d'approfondir les recherches pour distinguer la part du biotique de celle de l'abiotique dans cette évaluation globale et *ex situ* des respirations benthiques. Enfin, certaines activités mesurées durant cette étude, *i.e.* les uréases, semblent être contrôlées par les teneurs en éléments traces métalliques et en particulier le Cd et le Pb. Dans l'éventualité où ces corrélations ne proviendraient pas de facteurs confondants, l'activité uréase pourrait constituer un test bio-indicateur de perturbations liées à des rejets anthropiques et ainsi venir combler l'absence actuelle de méthodologie pour l'évaluation du bon état écologique des littoraux intertidaux tropicaux et, plus globalement, des littoraux à substrat meuble. Des études complémentaires seraient donc nécessaires pour valider la pertinence d'utilisation d'une telle enzyme comme bio-indicateur d'une contamination métallique.

Le passage de vasière à mangrove

Consécutivement à l'étude des vasières, nos travaux se sont intéressés à la colonisation de ces dernières par les palétuviers et aux effets induits par la mise en place progressive de la mangrove sur les communautés microbiennes sédimentaires.

En Guyane, la stabilisation temporaire des sédiments amazoniens intertidaux et leurs exondations plus ou moins durables à marée basse en zone supra-tidale modifient radicalement la structure macroscopique de la surface des vasières. L'apparition de fentes de retrait lors des phases de dessiccation/réhydratation en milieu salé crée des hétérogénéités et des discontinuités qui contribuent au piégeage des propagules exportées des mangroves matures adjacentes par les courants tidaux. Les deux espèces pionnières, héliophiles et les plus halotolérantes, *A. germinans* et *L. racemosa*, s'implantent alors et constituent le départ d'une nouvelle dynamique où, progressivement, le biologique interagira puis supplantera les facteurs de structuration physiques des sédiments qui jusqu'alors prédominaient.

Dans le cadre de cette thèse, cette phase de transition a été étudiée sur la bande côtière de la presqu'île de Cayenne au travers d'une séquence de colonisation végétale caractérisée par trois faciès contigus : pionnier, cépée et jeune futaie.

L'étude quantitative et qualitative fine (RMN solide du ^{13}C) de la matière organique au sein des diverses parcelles de ces trois faciès a permis de mettre en évidence un impact important du développement de la mangrove sur la quantité et la nature de la matière organique disponible pour le développement des communautés microbiennes et des fonctions qu'elles expriment. Cette évolution tant quantitative que qualitative résulte de l'intégration au sein de la matière organique des sédiments d'une part croissante de matière organique issue de la productivité des palétuviers. À ce stade de très jeune à jeune mangrove, où le développement des arbres limitera progressivement la productivité des biofilms algaux alors concurrencés pour la lumière et les ressources nutritives, ces apports nouveaux seront plus liés à des rhizodépôts qu'à des apports de litière par les palétuviers. En effet, la faible productivité à ce stade de développement précoce des arbres est majoritairement exportée par les cycles des marées et cela en l'absence de développement significatif des racines aériennes (constituant des pièges pour les particules minérales et organiques en transit) assurant l'oxygénation du système racinaire hypogé des palétuviers. Cet enrichissement associé à un épuisement des productions phytobenthiques ont des incidences importantes et similaires sur les niveaux de respiration et les activités enzymatiques des sédiments qui ont été mesurés. L'augmentation des stocks de matière organique en fonction du stade de développement de la mangrove se traduit ainsi par une intensification de l'activité des communautés microbiennes ; un facteur de structuration évolutive qui se surimpose à de notables variations en fonction des contextes hydro-climatiques saisonniers. Cependant, ces niveaux supérieurs d'activité sont concomitants à une baisse de la diversité métabolique potentielle de ces communautés estimée en condition standard. Ce résultat suggère, comparativement aux vasières, un rôle sélectif des matières organiques racinaires dans les fonctions effectivement présentes. En l'absence d'approche biomoléculaire, il n'a pas été possible de déterminer si cette sélectivité s'exerçait directement sur les populations microbiennes présentes ou sur un maintien de ces populations mais avec une orientation préférentielle de leurs fonctions suivant les ressources les plus disponibles. Il serait donc intéressant de pouvoir mener en parallèle des études métagénomiques afin d'appréhender la biodiversité et la structuration génétique des communautés microbiennes (Fig. Co.1) d'autant plus que, d'après Madrid et al. (2001), la diversité microbienne de ces sédiments en Guyane est parmi l'une des plus variées sur Terre. Une autre perspective intéressante serait de confirmer la spécialisation des fonctions microbiennes suivant les faciès en faisant appel, par exemple, à des mésocosmes de sédiments de vasières qui pourraient être enrichis par des doses croissantes d'exsudat racinaire provenant de palétuviers préalablement mis en culture hydroponique

(Fig. Co.1). Par ailleurs, il n'a pas été possible d'observer de différence significative entre les sols rhizosphériques des deux espèces pionnières de palétuviers en Guyane qui, très précocement, entrent en compétition. Ainsi, la modification des profils fonctionnels induite par la seule présence des palétuviers ne semble pas, au moins à ce stade pionnier, avoir des incidences sur la valeur compétitive respective de ces deux espèces. Une plus grande vitesse de croissance (et donc d'appropriation de la lumière et des ressources) d'*A. germinans* par rapport à *L. racemosa* semble ainsi constituer la principale modalité du contrôle exercé par *A. germinans* sur les peuplements de *L. racemosa* intervenant au sein de formations mixtes.

Les mangroves matures

Divers faciès de mangroves matures, caractérisés par des degrés différents de connectivité avec les milieux estuarien et littoral, ont été sélectionnés afin de comparer les processus interactifs régissant les coadaptations et les coévolutions existant entre les diverses espèces arborées de mangrove en Guyane (*Avicennia germinans*, *Rhizophora racemosa* et *R. mangle*, *Laguncularia racemosa*, *Conocarpus erectus*) et les fonctions des communautés microbiennes rhizosphérique.

Les résultats ont permis de mettre en évidence, à micro-échelle, une forte hétérogénéité des environnements sédimentaires au sein des divers faciès étudiés de mangroves. La maturité des formations végétales se traduit ainsi par une très grande diversité d'habitats au sein des sols qui correspondent à une mosaïque de micro-environnements où coexistent, à des échelles spatio-temporelles très étroites, des processus métaboliques aérobies, micro-aérophiles et anaérobies. À méso-échelle, ces faciès sont essentiellement caractérisés par leur capacité à retenir ou à exporter leur production de biomasse avec, pour conséquence, des enrichissements différentiels des sols en matière organique. Si cet enrichissement en matière organique est fréquemment le support des activités cataboliques et enzymatiques microbiennes en milieu terrestre, son influence systématique sur ces variables n'a pu être démontrée dans les sols de mangroves matures. Ce constat confirme la très grande hétérogénéité spatio-temporelle de l'expression des fonctions microbiennes et la difficulté de dégager un jeu consensuel de variables contrôlant ces fonctions. Cette hétérogénéité a démontré l'influence de la localisation des sites, des saisons et du couvert végétal, au travers de processus interactifs, sur les fonctions microbiennes. En outre, ces différenciations fonctionnelles microbiennes concernent à la fois les potentiels métaboliques aérobies et anaérobies et pourraient s'expliquer par la qualité chimique de la matière organique, notamment la richesse en tannins et en carbones récalcitrants à la dégradation

microbienne, apportée au sol par les différentes espèces de palétuviers. À ce titre, des expérimentations, visant à déterminer l'impact des tannins et plus globalement de la litière de chaque espèce sur ces fonctions microbiennes, sont à envisager (Fig. Co.1).

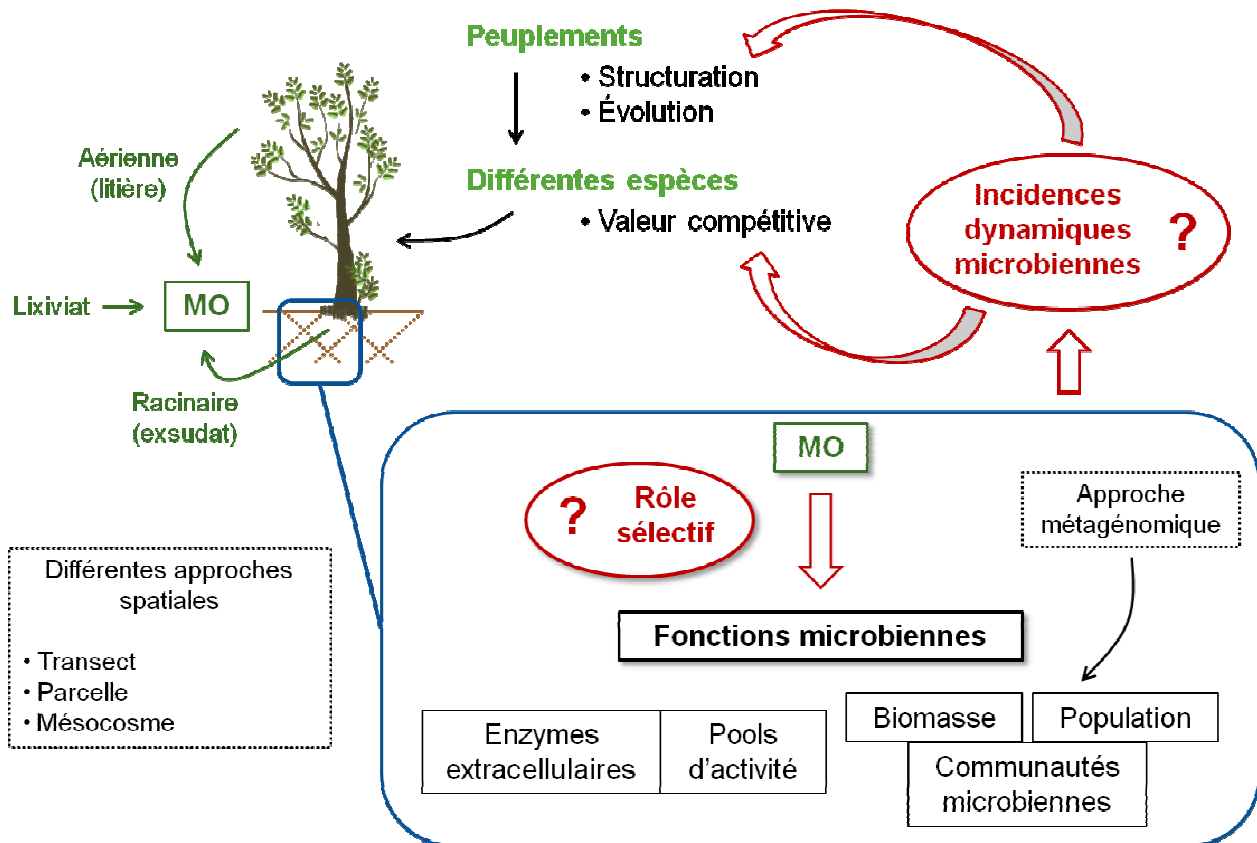


Figure Co.1. Perspectives d'étude i) des modalités sélectives et de contrôles des fonctions microbiennes des sols par les différentes MO issues des diverses espèces de mangrove et ii) des incidences de ces expressions fonctionnelles microbiennes sur les dynamiques successionales des peuplements de mangrove

En définitive, ces trois études ont souligné l'importance des instabilités hydro-sédimentaires dans la mise en place et la structuration des fonctions microbiennes au sein des sédiments intertidaux de Guyane française. Au travers des différents modèles étudiés, représentatifs du continuum écologique, les facteurs de structuration sont apparus variables. Néanmoins, la matière organique, en termes de quantité et de qualité, est apparue comme un facteur prépondérant pour l'expression de ces fonctions et ce pour les stades allant de la vasière nue à la jeune mangrove (Fig. Co.2). En revanche, il est apparu beaucoup plus difficile de discerner des facteurs structurant généraux pour les stades les plus matures. Il serait donc intéressant d'affiner ces études en travaillant à l'échelle parcellaire et en densifiant la maille d'observation afin d'avoir une meilleure compréhension de la versatilité des fonctions microbiennes sédimentaires ; en particulier pour les stades matures et très probablement les plus complexes.

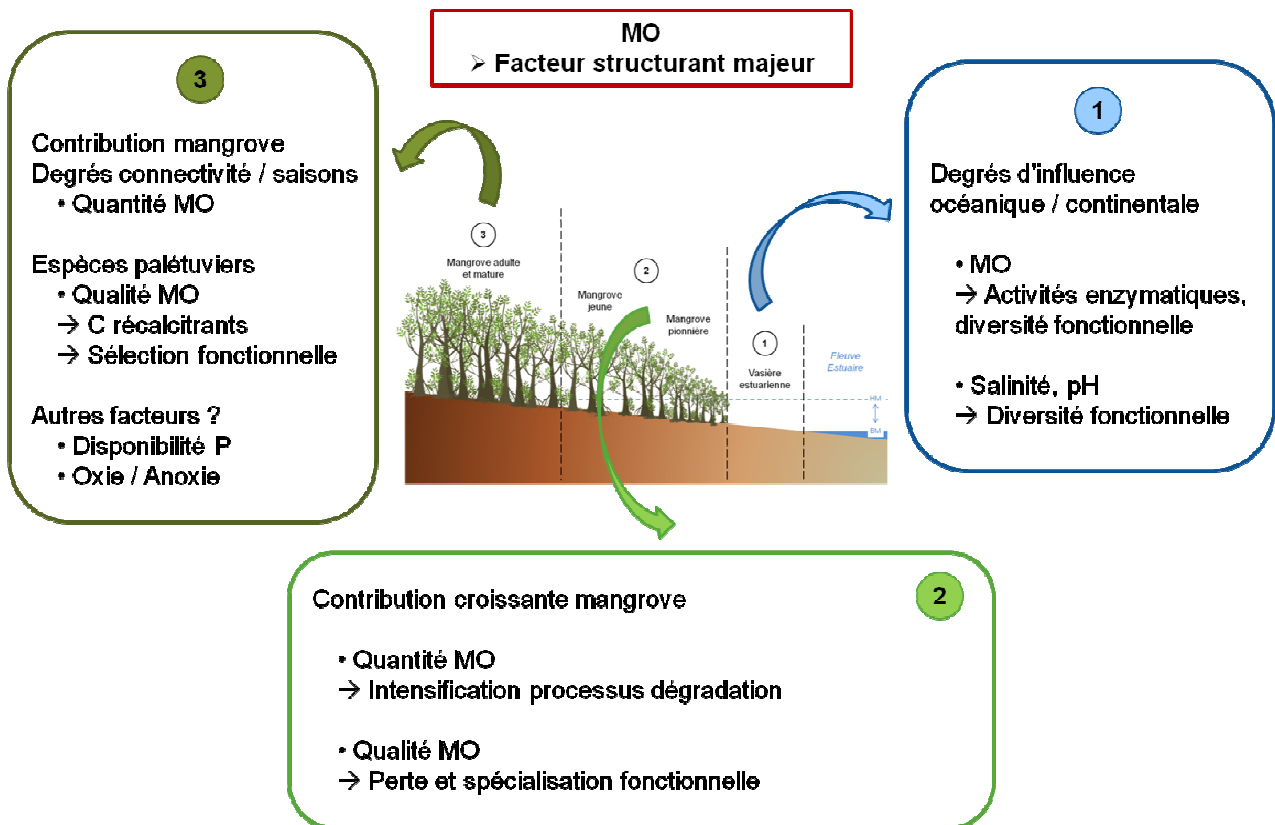


Figure Co.2. Schéma synthétique des facteurs de structuration des fonctions microbiennes des sédiments et des sols au sein du continuum écologique des vasières estuariennes aux mangroves matures de Guyane française

Références bibliographiques

- Acosta-Martínez V, Tabatabai MA (2000). Arylamidase activity of soils. *Soil Science Society of America Journal* 64(1): 215-221
- Adame MF, Reef R, Herrera-Silveira JA, Lovelock CE (2012). Sensitivity of dissolved organic carbon exchange and sediment bacteria to water quality in mangrove forests. *Hydrobiologia* 691: 239-253
- Alarcón-Gutiérrez E (2007). *Influence de facteurs abiotiques sur la régulation des paramètres microbiens impliqués dans la dégradation de la matière organique d'une litière forestière méditerranéenne*. Thèse, Aix-Marseille Université, Marseille, France, 215 p.
- Alarcón-Gutiérrez E, Couchaud B, Augur C, Calvert V, Criquet S (2008a). Effects of nitrogen availability on microbial activities, densities and functional diversities involved in the degradation of a Mediterranean evergreen oak litter (*Quercus ilex* L.). *Soil Biology and Biochemistry* 40: 1654-1661
- Alarcón-Gutiérrez E, Floch C, Augur C, Le Petit J, Ziarelli F, Criquet S (2009). Spatial variations of chemical composition, microbial functional diversity, and enzyme activities in a Mediterranean litter (*Quercus ilex* L.) profile. *Pedobiologia* 52: 387-399
- Alarcón-Gutiérrez E, Floch C, Ruauudel F, Criquet S (2008b). Non-enzymatic hydrolysis of fluorescein diacetate (FDA) in a Mediterranean oak (*Quercus ilex* L.) litter. *European Journal of Soil Science* 59: 139-146
- Aller RC (1994). Bioturbation and remineralization of sedimentary organic matter: effects of redox oscillation. *Chemical Geology* 114(3-4): 331-345
- Aller RC (1998). Mobile deltaic and continental shelf muds as suboxic, fluidized bed reactors. *Marine Chemistry* 61: 143-155
- Aller RC, Blair NE (2006). Carbon remineralization in the Amazon-Guianas tropical mobile mudbelt: A sedimentary incinerator. *Continental Shelf Research* 26(17-18): 2241-2259
- Aller RC, Blair NE, Xia Q, Rude PD (1996). Remineralization rates, recycling, and storage of carbon in Amazon shelf sediments. *Continental Shelf Research* 16(5-6): 753-786
- Aller RC, Heilbrun C, Panzeca C, Zhu Z, Baltzer F (2004). Coupling between sedimentary dynamics, early diagenetic processes, and biogeochemical cycling in the Amazon-Guianas mobile mud belt: coastal French Guiana. *Marine Geology* 208: 331-360
- Allison SD (2006). Soil minerals and humic acids alter enzyme stability: implications for ecosystem processes. *Biogeochemistry* 81: 361-373
- Allison MA, Lee MT (2001). Timescale and volumes of sediment exchange between the mangrove fringe and shelf in French Guiana. In: 8^{ème} Congrès Français de Sédimentologie (Orléans, France). Paris, ASF, 36, p. 11
- Allison MA, Lee MT (2004). Sediment exchange between Amazon mudbanks and shore-fringing mangroves in French Guiana. *Marine Geology* 208: 169-190
- Allison MA, Lee MT, Ogston AS, Aller RC (2000). Origin of Amazon mudbanks along the northeastern coast of South America. *Marine Geology* 163(1-4): 241-256
- Alongi DM (1987). The influence of mangrove-derived tannins on intertidal meiobenthos in tropical estuaries. *Oecologia* 71: 537-540

- Alongi DM (1988). Bacterial Productivity and Microbial Biomass in Tropical Mangrove Sediments. *Microbial Ecology* 15: 59-79
- Alongi DM (1989). The fate of bacterial biomass and production in marine benthic food chains. In: Hattori T, Ishida Y, Maruyama Y, Morita RY, Uchida A (Eds.), *Recent advances in microbial ecology*. Japan Science Society Press, Tokyo, Japan, pp. 355-359
- Alongi DM (1991). The role of intertidal mudbanks in the diagenesis and export of dissolved and particulate materials from the Fly Delta, Papua New Guinea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 149(1): 81-107
- Alongi DM (1994). The role of bacteria in nutrient recycling in tropical mangrove and other coastal benthic ecosystems. *Hydrobiologia* 285: 19-32
- Alongi DM (1995). Effect of monsoonal climate on sulfate reduction in coastal sediments of the central Great Barrier Reef lagoon. *Marine Biology* 122: 497-502
- Alongi DM (1996). The dynamics of benthic nutrient pools and fluxes in tropical mangrove forests. *Journal of Marine Research* 54: 123-148
- Alongi DM (1998). *Coastal ecosystem processes*. CRC Press, Boca Raton, USA, 419 p.
- Alongi DM (2005). Mangrove-microbe-soil relations. In: Kristensen E, Haese RR, Kostka JE (Eds.), *Interactions between macro- and microorganisms in marine sediments*. American Geophysical Union, Washington DC, USA, Coastal and Estuarine Studies 60, pp. 85-103
- Alongi DM (2009). *The energetics of mangrove forests*. Springer, Dordrecht, Netherlands, 216 p.
- Alongi DM (2011). Early growth responses of mangroves to different rates of nitrogen and phosphorus supply. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 397: 85-93
- Alongi DM, Boto KG, Tirendi F (1989). Effect of exported mangrove litter on bacterial productivity and dissolved organic carbon fluxes in adjacent tropical nearshore sediments. *Marine Ecology-Progress Series* 56: 133-144
- Alongi DM, Christoffersen P, Tirendi F (1993). The influence of forest type on microbial-nutrient relationships in tropical mangrove sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 171: 201-223
- Alongi DM, de Carvalho NA, Amaral AL, da Costa A, Trott L, Tirendi F (2012). Uncoupled surface and below-ground soil respiration in mangroves: implications for estimates of dissolved inorganic carbon export. *Biogeochemistry* 109: 151-162
- Alongi DM, Pfitzner J, Trott LA, Tirendi F, Dixon P, Klumpp DW (2005). Rapid sediment accumulation and microbial mineralization in forests of the mangrove *Kandelia candel* in the Jiulongjiang Estuary, China. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63: 605-618
- Alongi DM, Tirendi F, Clough BF (2000). Below-ground decomposition of organic matter in forests of the mangroves *Rhizophora stylosa* and *Avicennia marina* along the arid coast of Western Australia. *Aquatic Botany* 68: 97-122
- Alongi DM, Tirendi F, Dixon P, Trott LA, Brunskill GJ (1999). Mineralization of organic matter in intertidal sediments of a tropical semi-enclosed delta. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 48(4): 451-467
- Alongi DM, Wattayakorn G, Pfitzner J, Tirendi F, Zagorskis I, Brunskill GJ, Davidson A, Clough BF (2001). Organic carbon accumulation and metabolic pathways in sediments of mangrove forests in southern Thailand. *Marine Geology* 179: 85-103
- Andersen FØ, Kristensen E (1988). Oxygen microgradients in the rhizosphere of the mangrove *Avicennia marina*. *Marine Ecology-Progress Series* 44: 201-204
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2008). *Permanova+ for primer: guide to software and statistical methods*. Primer-E Ltd, Plymouth, UK, 214 p.
- Anthony EJ, Dolique F, Gardel A, Gratiot N, Proisy C, Polidori L (2008). Nearshore intertidal topography and topographic-forcing mechanisms of an Amazon-derived mud bank in French Guiana. *Continental Shelf Research* 28: 813-822

- Anthony EJ, Gardel A, Gratiot N, Proisy C, Allison MA, Dolique F, Fromard F (2010). The Amazon-influenced muddy coast of South America: A review of mud-bank-shoreline interactions. *Earth-Science Reviews* 103: 99-121
- Anthony EJ, Gardel A, Proisy C, Fromard F, Gensac E, Peron C, Walcker R, Lesourd S (2013). The role of fluvial sediment supply and river-mouth hydrology in the dynamics of the muddy, Amazon-dominated Amapá-Guianas coast, South America: A three-point research agenda. *Journal of South American Earth Sciences* 44: 18-24
- Aon MA, Cabello MN, Sarena DE, Colaneri AC, Franco MG, Burgos JL, Cortassa S (2001). I. Spatio-temporal patterns of soil microbial and enzymatic activities in an agricultural soil. *Applied Soil Ecology* 18(3): 239-254
- Arnosti C, Bell C, Moorhead DL, Sinsabaugh RL, Steen AD, Stromberger M, Wallenstein M, Weintraub MN (2014). Extracellular enzymes in terrestrial, freshwater, and marine environments: perspectives on system variability and common research needs. *Biogeochemistry* 117: 5-21
- Ash JT, Fitzgerald JW (1982). Kinetics of arylsulphatase repression in *Pseudomonas* C12B and stimulation of derepression by acetate. *FEMS Microbiology Letters* 14: 65-68
- Bagwell CE, Piceno YM, Ashburne-Lucas A, Lovell CR (1998). Physiological diversity of the rhizosphere diazotroph assemblages of selected salt marsh grasses. *Applied and Environmental Microbiology* 64(11): 4276-4282
- Baldock JA, Preston CM (1995). Chemistry of carbon decomposition processes in forests as revealed by solid-state carbon-13 nuclear magnetic resonance. In: McFee WW, Kelly JM (Eds.), *Carbon forms and functions in forest soils*. Soil Science Society of America, Madison, USA, pp. 89-117
- Baltzer F, Allison MA, Fromard F (2004). Material exchange between the continental shelf and mangrove-fringed coasts with special reference to the Amazon-Guianas coast. *Marine Geology* 208: 115-126
- Baptista Neto JA, Crapez MAC, McAlister JJ, Vilela CG (2005). Concentration and bioavailability of heavy metals in sediments from Niterói harbour (Guanabara Bay/S.E. Brazil). *Journal of Coastal Research* 20: 1-7
- Baran E, Hambrey J (1998). Mangrove conservation and coastal management in Southeast Asia: What impact on fishery resources? *Marine Pollution Bulletin* 37: 431-440
- Barbier EB (2000). Valuing the environment as input: Review of applications to mangrove-fishery linkages. *Ecological Economics* 35(1): 47-61
- Barret J (2001). *Atlas illustré de la Guyane*. IRD, Paris, France, 215 p.
- Bashan Y, Moreno M, Troyo E (2000). Growth promotion of the seawater-irrigated oilseed halophyte *Salicornia bigelovii* inoculated with mangrove rhizosphere bacteria and halotolerant *Azospirillum* spp. *Biology and Fertility of Soils* 32: 265-272
- Bate-Smith EC (1973). Haemanalysis of tannins: the concept of relative astringency. *Phytochemistry* 12: 907-912
- Beare MH, Coleman DC, Crossley DA, Hendrix PF, Odum EP (1995). A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling. *Plant and Soil* 170: 5-22
- Benner R, Peele ER, Hodson RE (1986). Microbial utilization of dissolved organic matter from leaves of the red mangrove, *Rhizophora mangle*, in the fresh creek estuary, Bahamas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 23: 607-619
- Benner R, Hodson RE (1985). Microbial degradation of the leachable and lignocellulosic components of leaves and wood from *Rhizophora mangle* in a tropical mangrove swamp. *Marine Ecology-Progress Series* 23: 221-230
- Betoulle JL (1998). *Variations spatio-temporelles de la production de litière et des apports en éléments minéraux dans cinq faciès d'une mangrove en Guyane française*. Thèse, Université Paul Sabatier, Toulouse, France, 168 p.
- Blackburn TH (1987). Microbial food webs in sediments. In: Sleigh MA (Ed.), *Microbes in the sea*. Ellis Horwood, Chichester, UK, pp. 39-58

- Blossfeld S, Gansert D, Thiele B, Kuhn A, Lösch R (2011). The dynamics of oxygen concentration, pH value, and organic acids in the rhizosphere of *Juncus* spp. *Soil Biology & Biochemistry* 43: 1186-1197
- Blossfeld S, Schreiber CM, Liebsch G, Kuhn AJ, Hinsinger P (2013). Quantitative imaging of rhizosphere pH and CO₂ dynamics with planar optodes. *Annals of Botany* 112: 267-276
- Bonmati M, Ceccanti B, Nannipieri P (1991). Spatial variability of phosphatase, urease, protease, organic carbon and total nitrogen in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 23: 391-396
- Boon PI, Allaway WG (1986). Rates and ionic specificity of salt secretion from excised leaves of the mangrove, *Avicennia marina* (Forsk) Vierh. *Aquatic Botany* 26(1-2): 143-153
- Borrell B (2010). Do mangrove forests save lives? *Nature Conservancy Magazine* 31: 43-55
- Boto KG (1992). Nutrients and mangroves. In: Connell DW, Hawker DW (Eds.), *Pollution in tropical aquatic systems*. CRC Press, Boca Raton, USA, pp. 130-145
- Boto KG, Bunt JS (1981). Tidal export of particulate organic matter from a Northern Australian mangrove system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 13: 247-255
- Boto KG, Wellington JT (1983). Phosphorus and nitrogen nutritional status of a northern Australian mangrove forest. *Marine Ecology-Progress Series* 11: 63-69
- Boto KG, Wellington JT (1988). Seasonal variations in concentration and fluxes of dissolved organic and inorganic materials in a tropical, tidally-dominated, mangrove waterway. *Marine Ecology-Progress Series* 50: 151-160
- Bouillon S, Borges AV, Castañeda-Moya E, Diele K, Dittmar T, Duke NC, Kristensen E, Lee SY, Marchand C, Middelburg JJ, Rivera-Monroy VH, Smith TJ, Twilley RR (2008). Mangrove production and carbon sinks: a revision of global budget estimates. *Global Biogeochemical Cycles* 22(2), GB2013, doi: [10.1029/2007GB003052](https://doi.org/10.1029/2007GB003052)
- Bouillon S, Dahdouh-Guebas F, Rao AVVS, Koedam N, Dehairs F (2003). Sources of organic carbon in mangrove sediments: variability and possible ecological implications. *Hydrobiologia* 495: 33-39
- Box JD (1983). Investigation of the Folin-Ciocalteu phenol reagent for the determination of polyphenolic substances in natural waters. *Water Research* 17(5): 511-525
- Boyd SA, Mortland MM (1990). Enzyme interactions with clays and clay-organo matter complexes. In: Bollag JM, Stotzky G (Eds.), *Soil biochemistry*, vol. 6. Marcel Dekker, New York, USA, pp. 1-28
- Burns RG (1978). Enzyme activity in soil: some theoretical and practical considerations. In: Burns RG (Ed.), *Soil enzymes*. Academic Press, London, UK, pp. 295-340
- Burns RG (1982). Enzyme activity in soil: location and a possible role in microbial ecology. *Soil Biology & Biochemistry* 14(5): 423-427
- Cadamuro L (1999). *Structure et dynamique des écosystèmes inondables (forêt marécageuse, mangrove) du bassin du Sinnamary (Guyane Française)*. Thèse, Université Paul Sabatier, Toulouse, France, 228 p.
- Cao Z, Zhu Q, Aller RC, Aller JY (2011). A fluorosensor for two-dimensional measurements of extracellular enzyme activity in marine sediments. *Marine Chemistry* 123: 23-31
- Caravaca F, Alguacil M, Torres P, Roldán A (2005). Microbial activities and arbuscular mycorrhizal fungi colonization in the rhizosphere of the salt marsh plant *Inula crithmoides* L. along a spatial salinity gradient. *Wetlands* 25: 350-355
- Chamayou H, Legros JP (1989). *Les bases physiques, chimiques et minéralogiques de la science du sol*. Agence de Coopération Culturelle et Technique, Paris, France, 593 p.
- Chaperon S, Sauvé S (2008). Toxicity interactions of cadmium, copper, and lead on soil urease and dehydrogenase activity in relation to chemical speciation. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 70: 1-9
- Chaudhry IA, Cornfield AH (1966). Determination of sulphide in water-logged soils. *Plant and Soil* 25(3): 474-479

- Chen GC, Tam NFY, Ye Y (2012). Spatial and seasonal variations of atmospheric N₂O and CO₂ fluxes from a subtropical mangrove swamp and their relationships with soil characteristics. *Soil Biology & Biochemistry* 48: 175-181
- Chen R, Twilley RR (1999). A simulation model of organic matter and nutrient accumulation in mangrove wetland soils. *Biogeochemistry* 44: 93-118
- Chroma L, Mackova M, Kucerova P, in der Wiesche C, Burkhard J, Macek T (2002). Enzymes in plant metabolism of PCBs and PAHs. *Acta Biotechnologica* 22: 35-41
- Chung KT, Zhao G, Stevens ES Jr (1995a). Inhibitory effects of tannic acid and its derivatives on growth of the *Cyanobacteria nostoc* sp. MAC and *Agmenellum quadruplicatum* PR-6. *Journal of Aquatic Animal Health* 7: 341-344
- Chung KT, Zhao G, Stevens ES Jr, Simco BA, Wei CI (1995b). Growth inhibition of selected aquatic bacterial by tannic acid and related compounds. *Journal of Aquatic Animal Health* 7: 46-49
- Cook RL, Langford CH, Yamdagni R, Preston CM (1996). A modified cross-polarization magic angle spinning ¹³C NMR procedure for the study of humic materials. *Analytical Chemistry* 68: 3979-3986
- Costa AL, Paixão SM, Caçador I, Carolino M (2007). CLPP and EEA profiles of microbial communities in salt marsh sediments. *Journal of Soils and Sediments* 7: 418-425
- Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, van den Belt M (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260
- Crapez MAC, Cavalcante AC, Bispo MGS, Alves PH (2001). Distribuição e atividade enzimática de bactérias nos limites inferior e superior entre-marés na Praia de Boa Viagem, Niterói, R.J., Brasil. In: Moraes R, Crapez M, Pfeiffer W, Farina M, Bairy A, Teixeira V (Eds.), *Efeito de poluentes em organismos marinhos*. Arte e Ciência, Villipress, São Paulo, Brazil, pp. 129-138
- Criquet S, Braud A (2008). Effects of organic and mineral amendments on available P and phosphatase activities in a degraded Mediterranean soil under short-term incubation experiment. *Soil & Tillage Research* 98(2): 164-174
- Criquet S, Farnet AM, Tagger S, Le Petit J (2000). Annual variations of phenoloxydase activities in an evergreen oak litter: influence of certain biotic and abiotic factors. *Soil Biology & Biochemistry* 32: 1505-1513
- Criquet S, Tagger S, Vogt G, Iacazio G, Le Petit J (1999). Laccase activity of forest litter. *Soil Biology & Biochemistry* 31: 1239-1244
- Criquet S, Tagger S, Vogt G, Le Petit J (2002). Endoglucanase and β -glycosidase activities in an evergreen oak litter: annual variation and regulating factors. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 1111-1120
- Cundell AM, Brown MS, Stanford R, Mitchell R (1979). Microbial degradation of *Rhizophora mangle* leaves immersed in the sea. *Estuarine and Coastal Marine Science* 9: 281-286
- Cunha Â, Almeida A, Coelho FJRC, Gomes NCM, Oliveira V, Santos AL (2010). Bacterial extracellular enzymatic activity in globally changing aquatic ecosystems. In: Méndez-Vilas A (Ed.), *Current Research, Technology and Education Topics in Applied Microbiology and Microbial Biotechnology*, Microbiology Book Series, no. 2 vol. 1. Formatex, Badajoz, Spain, pp. 124-135
- Curtis JT, McIntosh RP (1950). The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31: 434-455
- Dabin B (1967). Application des dosages automatiques à l'analyse des sols. 3^{ème} partie. Méthode Olsen modifiée. *Cahiers ORSTOM série Pédologie* 5(3): 257-286
- Daisey JM, Leyko MA, Kneip TJ (1979). Source identification and allocation of polynuclear aromatic hydrocarbon compounds in the New York City aerosol: methods and applications. In: Jones PW, Leber P (Eds.), *Polynuclear Aromatic Hydrocarbons*. Ann Arbor Science, Ann Arbor, USA, pp. 201-215
- Debenay JP (2012). Les foraminifères des vasières. In : Guiral D, Le Guen R (Eds.), *Guyane océane*. IRD, Roger Le Guen, Montpellier, France, pp. 156-159

- Debenay JP, Jouanneau JM, Sylvestre F, Weber O, Guiral D (2007). Biological origin of rhythmites in muddy sediments of French Guiana. *Journal of Coastal Research* 23: 1431-1442
- Decho AW (1990). Microbial exopolymer secretions in ocean environments: their role(s) in food webs and marine processes. In: Barnes H, Barnes M, Ansell AD (Eds.), *Oceanography and Marine Biology: Annual Review*, 28, pp. 73-153
- Decho AW (2000). Microbial biofilms in intertidal systems: an overview. *Continental Shelf Research* 20: 1257-1273
- Deng SP, Tabatabai MA (1996a). Effect of tillage and residue management on enzyme activities in soils: I. Amidohydrolases. *Biology and Fertility of Soils* 22: 202-207
- Deng SP, Tabatabai MA (1996b). Effect of tillage and residue management on enzyme activities in soils: II. Glycosidases. *Biology and Fertility of Soils* 22: 208-213
- Deng SP, Tabatabai MA (1997). Effect of tillage and residue management on enzyme activities in soils: III. Phosphatases and arylsulfatase. *Biology and Fertility of Soils* 24: 141-146
- Devi P, Solimabi W, Dsouza L, Sonak S, Kamat SY, Singbal SYS (1997). Screening of some marine plants for activity against marine fouling bacteria. *Botanica Marina* 40: 87-91
- Dick RP (1997). Soil enzyme activities as integrative indicators of soil health. In: Pankhurst CE, Doube BM, Gupta VVSR (Eds.), *Biological indicators of soil health*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 121-156
- Dick RP, Kandeler E (2005). Enzymes in soils. In: Hillel D (Ed.), *Encyclopedia of soils in the environment*, vol. 1. Elsevier, Oxford, UK, pp. 448-456
- Diele K, Koch V, Saint-Paul U (2005). Population structure, catch composition and CPUE of the artisanally harvested mangrove crab *Ucides cordatus* (Ocypodidae) in the Caete estuary, North Brazil: Indications for overfishing? *Aquatic Living Resources* 18(2): 169-178
- Dignac MF, Knicker H, Kögel-Knabner I (2002). Effect of N content and soil texture on the decomposition of organic matter in forest soils as revealed by solid-state CPMAS NMR spectroscopy. *Organic Geochemistry* 33: 1715-1726
- Dinesh R, Chaudhuri SG, Ganeshamurthy AN, Pramanik SC (2004). Biochemical properties of soils of undisturbed and disturbed mangrove forests of South Andaman (India). *Wetlands Ecology and Management* 12: 309-320
- Dinesh R, Shome BR, Shome R, Bandyopadhyay AK (1998). Soil enzymes in the mangroves: activities and their relation to relevant soil properties. *Current Science* 75: 510-512
- Ding X, Henrichs M (2002). Adsorption and desorption of proteins and polyamino acids by clay minerals and marine sediments. *Marine Chemistry* 77: 225-237
- Dray S, Dufour AB (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22(4): 1-20
- Duarte B, Freitas J, Caçador I (2012). Sediment microbial activities and physico-chemistry as progress indicators of salt marsh restoration processes. *Ecological Indicators* 19: 231-239
- Duchauffour P (1991). *Pédologie : sol, végétation, environnement*. Masson, Paris, France, 289 p.
- Eisma D, Augustinus PGEF, Alexander C (1991). Recent and sub-recent changes in the dispersal of Amazon mud. *Netherlands Journal of Sea Research* 28(3): 181-192
- Eivazi F, Tabatabai MA (1988). Glucosidases and galactosidases in soils. *Soil Biology & Biochemistry* 20: 601-606
- Ekenler M, Tabatabai MA (2003a). Effects of liming and tillage systems on microbial biomass and glycosidases in soils. *Biology and Fertility of Soils* 39: 51-61
- Ekenler M, Tabatabai MA (2003b). Responses of phosphatases and arylsulfatase in soils to liming and tillage systems. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 166: 281-290

- Fabre A, Fromard F, Trichon V (1999). Fractionation of phosphate in sediments of four representative mangrove stages (French Guiana). *Hydrobiologia* 392: 13-19
- Feller IC, McKee KL, Whigham DF, O'Neill JP (2003a). Nitrogen vs. phosphorus limitation across an ecotonal gradient in a mangrove forest. *Biogeochemistry* 62: 145-175
- Feller IC, Whigham DF, McKee KL, Lovelock CE (2003b). Nitrogen limitation of growth and nutrient dynamics in a mangrove forest, Indian River Lagoon, Florida. *Oecologia* 134: 405-414
- Feller IC, Whigham DF, O'Neill JP, McKee KL (1999). Effects of nutrient enrichment on within-stand cycling in a mangrove forest. *Ecology* 80: 2193-2205
- Fenchel T (1988). Marine plankton food chains. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 19-38
- Field CD (1995). Impact of expected climate change on mangroves. *Hydrobiologia* 295: 75-81
- Fiot J, Gratiot N (2006). Structural effects of tidal exposures on mudflats along the French Guiana coast. *Marine Geology* 228: 25-37
- Fitzgerald JW, Cline ME (1977). The occurrence of an inducible arylsulphatase in *Comamonas terrigena*. *FEMS Microbiology Letters* 2: 221-224
- Floch C, Capowiez Y, Criquet S (2009). Enzyme activities in apple orchard agroecosystems: how are they affected by management strategy and soil properties? *Soil Biology & Biochemistry* 41: 61-68
- Fogel ML, Sprague EK, Gize AP, Frey RW (1989). Diagenesis of organic matter in Georgia salt marshes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 28(2): 211-230
- Fontana LF, Filho JGM, Netto ADP, Santos ESS, de Figueiredo Jr AG, Crapez MAC (2010). Geomicrobiology of cores from Suruí Mangrove-Guanabara Bay-Brazil. *Marine Pollution Bulletin* 60: 1674-1681
- Froidefond JM, Lahet F, Hu C, Doxaran D, Guiral D, Prost MT, Ternon, JF (2004). Mudflats and mud suspension observed from satellite data in French Guiana. *Marine Geology* 208: 153-168
- Froidefond JM, Pujos M, Andre X (1988). Migration of mudbanks and changing coastline in French Guiana. *Marine Geology* 84: 19-30
- Fromard F, Puig H, Mougou E, Marty G, Betoulle JL, Cadamuro L (1998). Structure, above-ground biomass and dynamics of mangrove ecosystems: new data from French Guiana. *Oecologia* 115: 39-53
- Fusi P, Ristori GG, Calamai L, Stotzky G (1989). Adsorption and binding of protein on clean and dirty (coated with Fe oxyhydroxides) montmorillonite, illite, and kaolinite. *Soil Biology & Biochemistry* 21: 911-920
- Ganeshamurthy AN, Nielsen NE (1990). Arylsulphatase and the biochemical mineralization of soil organic sulphur. *Soil Biology & Biochemistry* 22(8): 1163-1165
- Gardel A, Proisy C, Lesourd S, Philippe S, Caillaud J, Gontharet S, Anthony EJ, Brutier L (2009). A better understanding of mud cracking processes gained from in situ measurements on an intertidal mudflat in French Guiana. *Journal of Coastal Research* 56: 424-428
- Gerbaud G, Ziarelli F, Caldarelli S (2003). Increasing the robustness of heteronuclear decoupling in magic-angle sample spinning solid-state NMR. *Chemical Physics Letters* 377: 1-5
- Gianfreda L, Bollag JM (1996). Influence of natural and anthropogenic factors on enzyme activity in soil. In: Stotzky G, Bollag JM (Eds.), *Soil biochemistry*, vol. 9. Marcel Dekker, New York, USA, pp. 123-194
- Gianfreda L, Ruggiero P (2006). Enzyme activities in soil. In: Nannipieri P, Smalla K (Eds.), *Nucleic acids and proteins in soils*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, Germany, pp. 257-311
- Gobat JM, Aragno M, Matthey W (1998). *Le sol vivant : bases de pédologie, biologie des sols*. Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne, Suisse, 519 p.
- Goldstein JL, Swain T (1965). The inhibition of enzymes by tannins. *Phytochemistry* 4(1): 185-192
- González-Farías F, Mee LD (1988). Effect of mangrove humic-like substances on biodegradation rate of detritus. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 119: 1-13

- Goto N, Mitamura O, Terai H (2001). Biodegradation of photosynthetically produced extracellular organic carbon from intertidal benthic algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 257: 73-86
- Gramss G, Voigt KD, Kirsche B (1999). Degradation of polycyclic aromatics hydrocarbons with three to seven aromatic rings by higher fungi in sterile and unsterile soils. *Biodegradation* 10: 51-62
- Grasshoff K, Johannsen H (1972). A new sensitive and direct method for the automatic determination of ammonia in seawater. *ICES Journal of Marine Science* 34(3): 516-521
- Green VS, Stott DE, Diack M (2006). Assay for fluorescein diacetate hydrolytic activity: optimization for soil samples. *Soil Biology & Biochemistry* 38: 693-701
- Griffiths RI, Thomson BC, James P, Bell T, Bailey M, Whiteley AS (2011). The bacterial biogeography of British soils. *Environmental Microbiology* 13(6): 1642-1654
- Gschwend PM, Hites RA (1981). Fluxes of polycyclic aromatic hydrocarbons to marine and lacustrine sediments in the northeastern United States. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45: 2359-2367
- Guiral D, Le Guen R (2012). *Guyane océane*. IRD, Roger Le Guen, Montpellier, France, 476 p.
- Gupta N, Rathi P, Gupta R (2002). Simplified *para*-nitrophenyl palmitate assay for lipases and esterases. *Analytical Biochemistry* 311: 98-99
- Harvey PJ, Xiang M, Palmer JM (2002). Extracellular enzymes in the rhizosphere. *In: Proceedings Inter-Cost Workshop on soil-microbe-root interactions: maximizing phytoremediation/bioremediation*. Grainau, Germany
- Hatcher PG, Schnitzer M, Dennis LW, Maciel GE (1981). Aromaticity of humic substances in soils. *Soil Science Society of America Journal* 45: 1089-1094
- Hatcher PG, Spiker EC, Szeverenyi NM, Maciel GE (1983). Selective preservation and origin of petroleum-forming aquatic kerogen. *Nature* 305: 498-501
- Haynes K, Hofmann TA, Smith CJ, Ball AS, Underwood GJC, Osborn AM (2007). Diatom-derived carbohydrates as factors affecting bacterial community composition in estuarine sediments. *Applied and Environmental Microbiology* 73(19): 6112-6124
- Henrichs SM (1993). Early diagenesis of organic matter: the dynamics (rates) of cycling of organic compounds. *In: Engel MH, Macko SA (Eds.), Organic geochemistry*. Plenum Press, New York, USA, pp. 101-117
- Hernes PJ, Benner R, Cowie GL, Goni MA, Bergamaschi BA, Hedges JI (2001). Tannin diagenesis in mangrove leaves from a tropical estuary: A novel molecular approach. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 65: 3109-3122
- Hiroki M, Nohara S, Hanabishi K, Utagawa H, Yabe T, Satake K (2007). Enzymatic evaluation of decomposition in mosaic landscapes of a tidal flat ecosystem. *Wetlands* 27(2): 399-405
- Holguin G, Vazquez P, Bashan Y (2001). The role of sediment microorganisms in the productivity, conservation, and rehabilitation of mangrove ecosystems; an overview. *Biology and Fertility of Soils* 33: 265-278
- Holmer M, Andersen FØ, Holmboe N, Kristensen E, Thong-tham N (1999). Transformation and exchange processes in the Bangrong mangrove forest-seagrass bed system, Thailand. Seasonal and spatial variations in benthic metabolism and sulfur biogeochemistry. *Aquatic Microbial Ecology* 20: 203-212
- Hoppe HG, Arnosti C, Herndl GF (2002). Ecological significance of bacterial enzymes in the marine environment. *In: Burns RG, Dick RP (Eds.), Enzymes in the environment: activity, ecology, and applications*. Marcel Dekker, New York, USA, pp. 73-107
- Huang PM, Wang MK, Chiu CY (2005). Soil mineral-organic matter-microbe interactions: impacts on biogeochemical processes and biodiversity in soils. *Pedobiologia* 49: 609-635
- Hyde KD, Lee SY (1995). Ecology of mangrove fungi and their role in nutrient cycling: what gaps occur in our knowledge? *Hydrobiologia* 295: 107-118

- Imbert D, Ménard S (1997). Structure de la végétation et production primaire dans la mangrove de la Baie de Fort-de-France, Martinique. *Biotropica* 29(4): 413-426
- Inoue T, Nohara S, Matsumoto K, Anzai Y (2011a). What happens to soil chemical properties after mangrove plants colonize? *Plant and Soil* 346: 259-273
- Inoue T, Nohara S, Tagaki H, Anzai Y (2011b). Contrast of nitrogen contents around roots of mangrove plants. *Plant and Soil* 339: 471-483
- Jourdain F, Girod R, Vassal JM, Chandre F, Lagneau C, Fouque F, Guiral D, Raude J, Robert V (2012). The moth *Hylesia metabus* and French Guiana lepidopterism: centenary of a public health concern. *Parasite* 19: 117-128
- Kandeler E, Gerber H (1988). Short-term assay of soil urease activity using colorimetric determination of ammonium. *Biology and Fertility of Soils* 6: 68-72
- Kathiresan K, Bingham BL (2001). Biology of mangroves and mangrove ecosystems. *Advances in Marine Biology* 40: 81-251
- Kemp P (1990). The fate of benthic bacterial production. *Reviews in Aquatic Sciences* 2: 109-124
- Kerner M (1993). Coupling of microbial fermentation and respiration processes in an intertidal mudflat of the Elbe estuary. *Limnology and Oceanography* 38(2): 314-330
- King GM, Klug MJ (1980). Sulfhydrolase activity in sediments of wintergreen lake, kalamazoo county, Michigan. *Applied and Environmental Microbiology* 39(5): 950-956
- Kiss S, Dragan-Bularda M, Radulescu D (1975). Biological significance of enzymes accumulated in soil. *Advances in Agronomy* 27: 25-87
- Klose S, Tabatabai MA (1999). Arylsulfatase activity of microbial biomass in soils. *Soil Science Society of America Journal* 63(3): 569-574
- Kögel-Knabner I (2002). The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 139-162
- Komiyama A, Ong JE, Pongpan S (2008). Allometry, biomass, and productivity of mangrove forests: a review. *Aquatic Botany* 89: 128-137
- Koroleff F (1969). Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *ICES Journal of Marine Science* 9: 19-22
- Köster M, Dahlke S, Meyer-Reil LA (1997). Microbiological studies along a gradient of eutrophication in a shallow coastal inlet in the southern Baltic Sea (Nordrügenshe Bodden). *Marine Ecology-Progress Series* 152: 27-39
- Koyro HW, Wegmann L, Lehmann H, Lieth H (1997). Physiological mechanisms and morphological adaptation of *Laguncularia racemosa* to high NaCl Salinity. In: International Conference on "Water management, salinity and pollution control towards sustainable irrigation in the Mediterranean region"; Special session "Salinity problems and halophyte use". Istituto Agronomico Mediterraneo Valenzano, Bari, Italy, pp. 51-78
- Kristensen E, Alongi DM (2006). Control by fiddler crabs (*Uca vocans*) and plant roots (*Avicennia marina*) on carbon, iron and sulfur biogeochemistry in mangrove sediment. *Limnology and Oceanography* 51: 1557-1571
- Kristensen E, Andersen FØ, Holmboe N, Holmer M, Thongtham N (2000). Carbon and nitrogen mineralization in sediments of the Bangrong mangrove area, Phuket, Thailand. *Aquatic Microbial Ecology* 22: 199-213
- Kristensen E, Bouillon S, Dittmar T, Marchand C (2008). Organic carbon dynamics in mangrove ecosystems: a review. *Aquatic Botany* 89: 201-219
- Kristensen E, Jensen MH, Banta GT, Hansen K, Holmer M, King GM (1998). Aspects of nitrogen cycling in sediments of a southeast Asian mangrove forest. *Aquatic Microbial Ecology* 15: 165-175
- Kristensen E, Mangion P, Tang M, Flindt MR, Holmer M, Ulomi S (2011). Microbial carbon oxidation rates and pathways in sediments of two Tanzanian mangrove forests. *Biogeochemistry* 103: 143-158

- Lacerda LD, Ittekkot V, Patchineelam SR (1995). Biogeochemistry of mangrove soil organic matter: a comparison between *Rhizophora* and *Avicennia* soils on South-eastern Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 40: 713-720
- Ladd JN, Butler JH (1975). Humus-enzyme systems and synthetic, organic polymer-enzyme analogs. In: Paul EA, McLaren AD (Eds.), *Soil biochemistry*, vol. 4. Marcel Dekker, New York, USA, pp. 143-194
- Ladd JN, Forster RC, Nannipieri P, Oades JM (1996). Soil structure and biological activity. In: Stotzky G, Bollag JM (Eds.), *Soil biochemistry*, vol. 9. Marcel Dekker, New York, USA, pp. 23-78
- Lähdesmäki P, Piispanen R (1992). Soil enzymology: role of protective colloid systems in the preservation of exoenzyme activities in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 24: 1173-1177
- Lallier-Vergès E, Perrussel BP, Disnar JR, Baltzer F (1998). Relationships between environmental conditions and the diagenetic evolution of organic matter derived from higher plants in a modern mangrove swamp system (Guadeloupe, French West Indies). *Organic Geochemistry* 29(5-7): 1663-1686
- Lallier-Vergès E, Marchand C, Disnar JR, Lottier N (2008). Origin and diagenesis of lignin and carbohydrates in mangrove sediments of Guadeloupe (French West Indies): Evidence for a two-step evolution of organic deposits. *Chemical Ecology* 255: 388-398
- Lam-Hoai T, Guiral D, Rougier C (2006). Seasonal change of community structure and size spectra of zooplankton in the Kaw River estuary (French Guiana). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 68(1-2): 47-61
- Lee KY, Moran MA, Benner R, Hodson RE (1990). Influence of soluble components of red mangrove (*Rhizophora mangle*) leaves on microbial decomposition of structural (lignocellulosic) leaf components in seawater. *Bulletin of Marine Science* 46(2): 374-386
- Lefebvre JP, Dolique F, Gratiot N (2004). Geomorphic evolution of a coastal mudflat under oceanic influences: an example from the dynamic shoreline of French Guiana. *Marine Geology* 208: 191-205
- Lepš J, Šmilauer P (2003). *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 269 p.
- Li CH, Ma BL, Zhang TQ (2002). Soil bulk density effects on soil microbial populations and enzyme activities during the growth of maize (*Zea mays* L.) planted in large pots under field exposure. *Canadian Journal of Soil Science* 82: 147-154
- Lin YM, Liu JW, Xiang P, Lin P, Ye GF, Sternberg LDSL (2006). Tannin dynamics of propagules and leaves of *Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorrhiza* in the Jiulong River Estuary, Fujian, China. *Biogeochemistry* 78: 343-359
- Liu H, Tian Y, Zheng T, Yan C, Hong H (2008). Studies of glucosidase activities from surface sediments in mangrove swamp. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 367: 111-117
- Lovelock CE (2008). Soil respiration and belowground carbon allocation in mangrove forests. *Ecosystems* 11: 342-354
- Lovelock CE, Feller IC, McKee KL, Engelbrecht BMJ, Ball MC (2004). The effect of nutrient enrichment on growth, photosynthesis and hydraulic conductance of dwarf mangroves in Panama. *Functional Ecology* 18: 25-33
- Lovelock CE, Sorrell BK, Hancock N, Hua Q, Swales A (2010). Mangrove forest and soil development on a rapidly accreting shore in New Zealand. *Ecosystems* 13: 437-451
- Lu H, Yan C, Liu J (2007). Low-molecular-weight organic acids exuded by Mangrove (*Kandelia candel* (L.) Druce) roots and their effect on cadmium species change in the rhizosphere. *Environmental and Experimental Botany* 61(2): 159-166
- Luglia M, Criquet S, Sarrazin M, Ziarelli F, Guiral D (2014). Functional patterns of microbial communities of rhizospheric soils across the development stages of a young mangrove in French Guiana. *Microbial Ecology* 67(2): 302-317, [doi: 10.1007/s00248-013-0298-9](https://doi.org/10.1007/s00248-013-0298-9)

- Lugo AE, Snedaker SC (1974). The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 39-64
- Mackin JE, Aller RC (1984). Ammonium adsorption in marine sediments. *Limnology and Oceanography* 29(2): 250-257
- Madrid VM, Aller JY, Aller RC, Chistoserdov AY (2001). High prokaryote diversity and analysis of community structure in mobile mud deposits of French Guiana: identification of two new bacterial candidate divisions. *FEMS Microbiology Ecology* 37: 197-209
- Maie N, Behrens A, Knicker H, Kögel-Knabner I (2003). Changes in the structure and protein binding ability of condensed tannins during decomposition of fresh needles and leaves. *Soil Biology & Biochemistry* 35(4): 577-589
- Maie N, Jaffé R, Miyoshi T, Childers DL (2006). Quantitative and qualitative aspects of dissolved organic carbon leached from plants in an oligotrophic wetland. *Biogeochemistry* 78: 285-314
- Marchand C (2003). *Origine et devenir de la matière organique des sédiments de mangrove de Guyane française. Précurseurs, environnements de dépôt, processus de décomposition et relation avec les métaux lourds*. Thèse, Université d'Orléans, Orléans, France, 272 p.
- Marchand C, Albéric P, Lallier-Vergès E, Baltzer F (2006). Distribution and characteristics of dissolved organic matter in mangrove sediment pore waters along the coastline of French Guiana. *Biogeochemistry* 81: 59-75
- Marchand C, Baltzer F, Lallier-Vergès E, Albéric P (2004). Pore-water chemistry in mangrove sediments: relationship with species composition and developmental stages (French Guiana). *Marine Geology* 208: 361-381
- Marchand C, Disnar JR, Lallier-Vergès E, Lottier N (2005). Early diagenesis of carbohydrates and lignin in mangrove sediments subject to variable redox conditions (French Guiana). *Geochimica et Cosmochimica Acta* 69: 131-142
- Marchand C, Lallier-Vergès E, Baltzer F (2003). The composition of sedimentary organic matter in relation to the dynamic features of a mangrove-fringed coast in French Guiana. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56: 119-130
- Marinucci AC, Hobbie JE, Helfrich JVK (1983). Effect of litter nitrogen on decomposition and microbial biomass in *Spartina alterniflora*. *Microbial Ecology* 9(1): 27-40
- Martens CS, Haddad RI, Chanton JP (1992). Organic matter accumulation, remineralization, and burial in an anoxic coastal sediment. In: Whelan JK, Farrington JW (Eds.), *Organic matter: productivity, accumulation, and preservation in recent and ancient sediments*. Columbia University Press, New York, USA, pp. 82-98
- Masclat P, Bresson MA, Mouvier G (1987). Polycyclic aromatic hydrocarbons emitted by power stations, and influence of combustion conditions. *Fuel* 66: 556-562
- Massiot D, Fayon F, Capron M, King I, Le Calvé S, Alonso B, Durand JO, Bujoli B, Gan Z, Hoatson G (2002). Modelling one- and two-dimensional solid-state NMR spectra. *Magnetic Resonance in Chemistry* 40: 70-76
- Masto RE, Chhonkar PK, Singh D, Patra AK (2008). Alternative soil quality indices for evaluating the effect of intensive cropping, fertilisation and manuring for 31 years in the semi-arid soils of India. *Environmental Monitoring and Assessment* 136(1-3): 419-435
- Mathers NJ, Mendham DS, O'Connell AM, Grove TS, Xu Z, Saffigna PG (2003). How does residue management impact soil organic matter composition and quality under *Eucalyptus globulus* plantations in southwestern Australia? *Forest Ecology and Management* 179: 253-267
- Mayer LM (1989). Extracellular proteolytic enzyme activity in sediments of an intertidal mudflat. *Limnology and Oceanography* 34(6): 973-981
- McKee KL (1993). Soil physicochemical patterns and mangrove species distribution - reciprocal effects? *Journal of Ecology* 81: 477-487

- McKee KL, Mendelssohn IA, Hester MW (1988). Reexamination of pore water sulfide concentrations and redox potentials near the aerial roots of *Rhizophora mangle* and *Avicennia germinans*. *American Journal of Botany* 75: 1352-1359
- McKenzie JL, Quinn GP, Matthews TG, Barton J, Bellgrove A (2011). Influence of intermittent estuary outflow on coastal sediments of adjacent sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92: 59-69
- Meyer-Reil LA (1987). Seasonal and spatial distribution of extracellular enzymatic activities and microbial incorporation of dissolved organic substrates in marine sediments. *Applied and Environmental Microbiology* 53(8): 1748-1755
- Micheli F (1993). Feeding ecology of mangrove crabs in North Eastern Australia: mangrove litter consumption by *Sesarma messa* and *Sesarma smithii*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 171(2): 165-186
- Middelburg JJ, Klaver G, Nieuwenhuize J, Wielemaker A, de Haas W, Vlug T, van der Nat JFWA (1996). Organic matter mineralization in intertidal sediments along an estuarine gradient. *Marine Ecology-Progress Series* 132(1-3): 157-168
- Mille G, Asia L, Guiliano M, Malleret L, Doumenq P (2007). Hydrocarbons in coastal sediments from the Mediterranean sea (Gulf of Fos area, France). *Marine Pollution Bulletin* 54: 566-575
- Min K, Kang H, Lee D (2011). Effects of ammonium and nitrate additions on carbon mineralization in wetland soils. *Soil Biology & Biochemistry* 43: 2461-2469
- Monfort M, Ruf L (2005). *Régime hydrologique des fleuves guyanais : étude fréquentielle des débits*. Diren de Guyane, Cayenne, France, 38 p.
- Mumby PJ, Edwards AJ, Arias-Gonzalez JE, Lindeman KC, Blackwell PG, Gall A, Gorczynska MI, Harborne AR, Pescod CL, Renken H, Wabnitz CCC, Llewellyn G (2004). Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature* 427: 533-536
- Nagelkerken I, Blaber SJM, Bouillon S, Green P, Haywood M, Kirton LG, Meynecke JO, Pawlik J, Penros HM, Sasekumar A, Somerfield PJ (2008). The habitat function of mangroves for terrestrial and marine fauna: A review. *Aquatic Botany* 89: 155-185
- Naidja A, Huang PM, Bollag JM (2000). Enzyme-clay interactions and their impact on transformations of natural and anthropogenic organic compounds in soil. *Journal of Environmental Quality* 29(3): 677-691
- Nannipieri P (1994). The potential use of soil enzymes as indicators of productivity, sustainability and pollution. In: Pankhurst CE, Doube BM, Gupta VVSR, Grace PR (Eds.), *Soil biota: management in sustainable farming systems*. CSIRO, Adelaide, Australia, pp. 238-244
- Nannipieri P (2006). Role of stabilized enzymes in microbial ecology and enzyme extraction from soil with potential applications in soil proteomics. In: Nannipieri P, Smalla K (Eds.), *Nucleic acids and proteins in soils*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, Germany, pp. 75-94
- Nannipieri P, Ascher J, Ceccherini MT, Landi L, Pietramellara G, Renella G (2003). Microbial diversity and soil functions. *European Journal of Soil Science* 54: 655-670
- Nannipieri P, Kandeler E, Ruggiero P (2002). Enzyme activities and microbiological and biochemical processes in soil. In: Burns RG, Dick R (Eds.), *Enzymes in the environment: activity, ecology, and applications*. Marcel Dekker, New York, USA, pp. 1-33
- Nannipieri P, Sequi P, Fusi P (1996). Humus and enzyme activity. In: Piccolo A (Ed.), *Humic substances in terrestrial ecosystems*. Elsevier, Amsterdam, Netherlands, pp. 293-328
- Nardi S, Concheri G, Pizzeghello D, Sturaro A, Rella R, Parvoli G (2000). Soil organic matter mobilization by root exudates. *Chemosphere* 41(5): 653-658
- Nedwell DB, Blackburn TH, Wiebe WJ (1994). Dynamic nature of the turnover of organic carbon, nitrogen and sulphur in the sediments of a Jamaican mangrove forest. *Marine Ecology-Progress Series* 110: 223-231

- Neumann G, Martinoia E (2002). Cluster roots - an underground adaptation for survival in extreme environments. *Trends in Plant Science* 7(4): 162-167
- Nickerson NH, Thibodeau FR (1985). Association between pore water sulfide concentrations and the distribution of mangroves. *Biogeochemistry* 1: 183-192
- Nielsen T, Andersen FØ (2003). Phosphorus dynamics during decomposition of mangrove (*Rhizophora apiculata*) leaves in sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 293: 73-88
- Nordhaus I, Wolff M (2007). Feeding ecology of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Ocypodidae): food choice, food quality and assimilation efficiency. *Marine Biology* 151: 1665-1681
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2011). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-2, URL <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olander LP, Vitousek PM (2000). Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability. *Biogeochemistry* 49: 175-190
- Oliveira V, Santos AL, Coelho F, Gomes NCM, Silva H, Almeida A, Cunha Â (2010). Effects of monospecific banks of salt marsh vegetation on sediment bacterial communities. *Microbial Ecology* 60(1): 167-179
- Olsen SR, Cole CV, Watanabe FS, Dean LA (1954). Estimation of available phosphorous in soils by extraction with sodium bicarbonate. *USDA Circular* 939: 1-19
- Pagliai M, De Nobili M (1993). Relationships between soil porosity, root development and soil enzyme activity in cultivated soils. *Geoderma* 56: 243-256
- Passioura JB, Ball MC, Knight JH (1992). Mangroves may salinize the soil and in so doing limit their transpiration rate. *Functional Ecology* 6(4): 476-481
- Peersen OB, Wu X, Kustanovich I, Smith SO (1993). Variable-amplitude cross-polarization MAS NMR. *Journal of Magnetic Resonance* 104: 334-339
- Peltier A (1993). *Caractérisation et dynamique des mangroves de Guyane française*. Rapport de DEA, ENS-Paris VI, Paris, France, 39 p. + annexes
- Perrussel BP, Lallier-Vergès E, Baltzer F, Disnar JR, Rivière M (1999). To what extent is the palaeoenvironmental signal of organic matter modified by the root-systems of living mangroves? A quantitative assessment based on an example from Guadeloupe (French West Indies). *Bulletin de la Société Géologique de France* 170(2): 131-143
- Pesarin F (2001). *Multivariate permutation tests with applications in biostatistics*. Wiley, Chichester, UK, 408 p.
- Plaziat JC, Augustinus PGEF (2004). Evolution of progradation/erosion along the French Guiana mangrove coast: a comparison of mapped shorelines since the 18th century with Holocene data. *Marine Geology* 208: 127-143
- Poll C, Thiede A, Wermbter N, Sessitsch A, Kandeler E (2003). Micro-scale distribution of microorganisms and microbial activities in a soil with long-term organic amendment. *European Journal of Soil Science* 54: 715-724
- Popp M, Polania J, Weiper M (1993). Physiological adaptations to different salinity levels in mangrove. In: Lieth H, Al-Masoom AA (Eds.), *Towards the rational use of high salinity tolerant plants*, vol. 1. Kluwer Academic Publishers, Amsterdam, Netherlands, pp. 217-224
- Postma H (1988). Tidal flat areas. In: Jansson BO (Ed.), *Coastal-offshore ecosystem interactions*. Springer-Verlag, Berlin, Germany, pp. 102-121
- Poungparn S, Komiyama A, Tanaka A, SangtEAN T, Maknual C, Kato S, Tanapermpool P, Patanaponpaiboon P (2009). Carbon dioxide emission through soil respiration in a secondary mangrove forest of eastern Thailand. *Journal of Tropical Ecology* 25: 393-400

- Prakash O, Talat M, Hasan SH, Pandey RK (2008). Factorial design for the optimization of enzymatic detection of cadmium in aqueous solution using immobilized urease from vegetable waste. *Bioresource Technology* 99: 7565-7572
- Preston CM, Schnitzer M, Ripmeester JA (1989). A spectroscopic and chemical investigation on the deashing of a humin. *Soil Science Society of America Journal* 53: 1142-1147
- Preston CM, Trofymow JA, Sayer BG, Niu JN (1997). C-13 nuclear magnetic resonance spectroscopy with cross-polarization and magic-angle spinning investigation of the proximate-analysis fractions used to assess litter quality in decomposition studies. *Canadian Journal of Botany* 75: 1601-1613
- Proisy C, Gratiot N, Anthony EJ, Gardel A, Fromard F, Heuret P (2009). Mud bank colonization by opportunistic mangroves: a case study from French Guiana using lidar data. *Continental Shelf Research* 29: 632-641
- Purnobasuki H, Suzuki M (2005). Aerenchyma tissue development and gas-pathway structure in root of *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. *Journal of Plant Research* 118: 285-294
- Quideau SA, Anderson MA, Graham RC, Chadwick OA, Trumbore SE (2000). Soil organic matter processes: characterization by ^{13}C NMR and ^{14}C measurements. *Forest Ecology and Management* 138: 19-27
- Quiquampoix H, Burns RG (2007). Interactions between proteins and soil mineral surfaces: environmental and health consequences. *Elements* 3: 401-406
- Quiquampoix H, Servagent-Noinville S, Baron MH (2002). Enzyme adsorption on soil mineral surfaces and their consequences for the catalytic activity. In: Burns RG, Dick RP (Eds.), *Enzymes in the environment*. Marcel Dekker, New York, USA, pp. 285-306
- R Development Core Team (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, www.R-project.org
- Rabinowitz D (1978). Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica* 10(1): 47-57
- Raghukumar S, Sathe-Pathak V, Sharma S, Raghukumar C (1995). Thraustochytrid and fungal component of marine detritus. III. Field studies on decomposition of leaves of the mangrove *Rhizophora apiculata*. *Aquatic Microbial Ecology* 9: 117-125
- Ray R, Ganguly D, Chowdhury C, Dey M, Das S, Dutta MK, Mandal SK, Majumder N, De TK, Mukhopadhyay SK, Jana TK (2011). Carbon sequestration and annual increase of carbon stock in a mangrove forest. *Atmospheric Environment* 45: 5016-5024
- Reboreda R, Caçador I (2008). Enzymatic activity in the rhizosphere of *Spartina maritima*: Potential contribution for phytoremediation of metals. *Marine Environmental Research* 65(1): 77-84
- Reef R, Feller IC, Lovelock CE (2010). Nutrition of mangroves. *Tree Physiology* 30: 1148-1160
- Rejmankova E, Sirova D (2007). Wetland macrophyte decomposition under different nutrient conditions: Relationships between decomposition rate, enzyme activities and microbial biomass. *Soil Biology & Biochemistry* 39(2): 526-538
- Renella G, Egamberdiyeva D, Landi L, Mench M, Nannipieri P (2006). Microbial activity and hydrolase activities during decomposition of root exudates released by an artificial root surface in Cd-contaminated soils. *Soil Biology & Biochemistry* 38(4): 702-708
- Richardson NF, Ruesink JL, Naeem S, Hacker SD, Tallis HM, Dumbauld BR, Wisheart LM (2008). Bacterial abundance and aerobic microbial activity across natural and oyster aquaculture habitats during summer conditions in a northeastern Pacific estuary. *Hydrobiologia* 596: 269-278
- Ricklefs RE, Miller GL (2005). *Écologie*. 4^{ème} édition. De Boeck, Bruxelles, Belgique, 822 p.
- Ridd PV, Sam R (1996). Profiling groundwater salt concentrations in mangrove swamps and tropical salt flats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 43(5): 627-635
- Rivera-Monroy VH, Torres LA, Bahamon N, Newmark F, Twilley RR (1999). The potential use of mangrove forests as nitrogen sinks of shrimp aquaculture pond effluents: The role of denitrification. *Journal of the World Aquaculture Society* 30: 12-25

- Robertson AI (1988). Decomposition of mangrove leaf litter in tropical Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 116: 235-247
- Robertson AI, Alongi DM (1995). Role of riverine mangrove forests in organic carbon export to the tropical coastal ocean: A preliminary mass balance for the Fly Delta (Papua New Guinea). *Geo-Marine Letters* 15: 134-139
- Robertson AI, Alongi DM, Boto KG (1992). Food chains and carbon fluxes. In: Robertson AI, Alongi DM (Eds.), *Tropical Mangrove Ecosystems*. American Geophysical Union, Washington DC, USA, Coastal and Estuarine Studies 41, pp. 293-326
- Robertson AI, Phillips MJ (1995). Mangroves as filters of shrimp pond effluent: Predictions and biogeochemical research needs. *Hydrobiologia* 295: 311-321
- Rodier J, Geoffroy C, Kovacsik G, Laporte J, Plissier M, Scheidhauer J, Verneaux J, Vial J (1978). *L'analyse de l'eau - Eaux naturelles, eaux résiduaires, eau de mer*. 6^{ème} édition. Bordas, Paris, 1136 p.
- Rogge WF, Hildemann LM, Mazurek MA, Cass GR, Simoneit BRT (1993). Sources of fine organic aerosol. 2. Noncatalyst and catalyst-equipped automobiles and heavy-duty diesel trucks. *Environmental Science & Technology* 27: 636-651
- Rönnbäck P (1999). The ecological basis for economic value of seafood production supported by mangrove ecosystems. *Ecological Economics* 29: 235-252
- Roy AB, Williams EA (1989). The sulphatase of *Helix pomatia*. Purification and kinetic properties. *Comparative Biochemistry and Physiology* 93(2): 229-237
- Ruggiero P, Dec J, Bollag JM (1996). Soil as a catalytic system. In: Bollag JM, Stotzky G (Eds.), *Soil biochemistry*. Marcel Dekker, New York, USA, pp. 79-122
- Saenger P, Bellan MF (1995). *The mangrove vegetation of the Atlantic coast of Africa: a review*. Université de Toulouse, Toulouse, France, 62 p.
- Sahoo K, Dhal NK (2009). Potential microbial diversity in mangrove ecosystems: A review. *Indian Journal of Marine Sciences* 38(2): 249-256
- Sala MM, Arin L, Balagué V, Felipe J, Guadayol O, Vaqué D (2005). Functional diversity of bacterioplankton assemblages in western Antarctic seawater during late spring. *Marine Ecology-Progress Series* 292: 13-21
- Sala MM, Terrado R, Lovejoy C, Unrein F, Perdrós-Alió C (2008). Metabolic diversity of heterotrophic bacterioplankton over winter and spring in the coastal Arctic Ocean. *Environmental Microbiology* 10(4): 942-949
- Sardans J, Peñuelas J (2005). Drought decreases soil enzyme activity in Mediterranean *Quercus ilex* L. forest. *Soil Biology & Biochemistry* 37: 455-461
- Scalbert A (1992). Antimicrobial properties of tannin. *Phytochemistry* 30: 3875-3883
- Schaefer J, Stejskal EOR (1976). Carbon-13 nuclear magnetic resonance of polymers spinning at magic angle. *Journal of the American Chemical Society* 98: 1031-1032
- Schaffelke B, Mellors J, Duke NC (2005). Water quality in the Great Barrier Reef region: responses of mangrove, seagrass and macroalgal communities. *Marine Pollution Bulletin* 51: 279-296
- Schmidt MWI, Knicker H, Hatcher PG, Kögel-Knabner I (1997). Improvement of ¹³C and ¹⁵N CPMAS NMR spectra of bulk soils, particle size fractions and organic material by treatment with 10% hydrofluoric acid. *European Journal of Soil Science* 48: 319-328
- Scholander PF, Bradstreet ED, Hammel HT, Hemmingsen EA (1966). Sap concentrations in halophytes and some other plants. *Plant Physiology* 41(3): 529-532
- Scholander PF, van Dam L, Scholander SI (1955). Gas exchange in the roots of mangroves. *American Journal of Botany* 42(1): 92-98
- Sherman RE, Fahey TJ, Howarth RW (1998). Soil-plant interactions in a neotropical mangrove forest: iron, phosphorus and sulfur dynamics. *Oecologia* 115: 553-563

- Sieg RD, Kubanek J (2013). Chemical ecology of marine angiosperms: opportunities at the interface of marine and terrestrial systems. *Journal of Chemical Ecology* 39: 687-711
- Silva CARE, Oliveira SR, Rêgo RDP, Mozeto AA (2007). Dynamics of phosphorus and nitrogen through litter fall and decomposition in a tropical mangrove forest. *Marine Environmental Research* 64: 524-534
- Sinsabaugh RL, Antibus RK, Linkins AE (1991). An enzymatic approach to the analysis of microbial activity during plant litter decomposition. *Agriculture, Ecosystems and Environments* 34: 43-54
- Sjöling S, Mohammed SM, Lyimo TJ, Kyaruzi JJ (2005). Benthic bacterial diversity and nutrient processes in mangroves: impact of deforestation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63: 397-406
- Skjemstad JO, Clarke P, Taylor JA, Oades JM, Newman RH (1994). The removal of magnetic materials from surface soils. A solid state ^{13}C CP/MAS n.m.r. study. *Australian Journal of Soil Research* 32: 1215-1229
- Smith DJT, Harrison RM (1996). Concentrations, trends and vehicle source profile of polynuclear aromatic hydrocarbons in the U.K. atmosphere. *Atmospheric Environment* 30: 2513-2525
- Smith SM, Snedaker SC (1995). Salinity responses in two populations of viviparous *Rhizophora mangle* L. seedlings. *Biotropica* 27(4): 435-440
- Smith SM, Snedaker SC (2000). Hypocotyl function in seedling development of the Red Mangrove, *Rhizophora mangle* L. *Biotropica* 32(4a): 435-440
- Smith DJ, Underwood GJC (1998). Exopolymer production by intertidal epipellic diatoms. *Limnology and Oceanography* 43: 1578-1591
- Souza AC, Pease TK, Gardner WS (2012). Vertical profiles of major organic geochemical constituents and extracellular enzymatic activities in sandy sediments of Aransas and Copano Bays, TX. *Estuaries and Coasts* 35: 308-323
- Spalding M, Kainuma M, Collins L (2010). *World atlas of mangroves*. Earthscan, London, UK, 335 p.
- Speir TW, Ross DJ (1978). Soil phosphatase and sulphatase. In: Burns RG (Ed.), *Soil enzymes*. Academic Press, London, UK, pp. 197-250
- Spohn M, Carminati A, Kuzyakov Y (2013). Soil zymography - a novel *in situ* method for mapping distribution of enzyme activity in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 58: 275-280
- Stemmer M, Gerzabek MH, Kandeler E (1998). Organic matter and enzyme activities in particle-size fractions of soils obtained after low-energy sonication. *Soil Biology & Biochemistry* 30: 9-17
- Stotzky G (1986). Influence of soil mineral colloids on metabolic processes, growth, adhesion, and ecology of microbes and viruses. In: Huang PM, Schnitzer M (Eds.), *Interactions of soil minerals with natural organics and microbes*, special publication, no. 17. Soil Science Society of America, Madison, USA, pp. 305-428
- Sylvestre F, Guiral D, Debenay JP (2004). Modern diatom distribution in mangrove swamps from the Kaw Estuary (French Guiana). *Marine Geology* 208: 281-293
- Tabatabai MA (1994). Soil Enzymes. In: Weaver RW, Angle S, Bottomley P, Bezdicek D, Smith S, Tabatabai A, Wollum A (Eds.), *Methods of soil analysis, part 2. Microbiological and biochemical properties*. Soil Science Society of America, Madison, USA, pp. 775-834
- Tabatabai MA, Bremner JM (1969). Use of *p*-nitrophenyl phosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil Biology & Biochemistry* 1: 301-307
- Tabatabai MA, Bremner JM (1970). Arylsulphatase activity of soils. *Soil Science Society of America Proceedings* 34: 225-229
- Tanaka N, Sasaki Y, Mowjood M, Jinadasa K, Homchuen S (2007). Coastal vegetation structures and their functions in tsunami protection: experience of the recent Indian Ocean tsunami. *Landscape and Ecological Engineering* 3: 33-45

- Taylor IS, Paterson DM, Mehlert A (1999). The quantitative variability and monosaccharide composition of sediment carbohydrates associated with intertidal diatom assemblages. *Biogeochemistry* 45: 303-327
- Taylor JP, Wilson B, Mills MS, Burns RG (2002). Comparison of microbial numbers and enzymatic activities in surface soils and subsoils using various techniques. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 387-401
- Tenore KR (1988). Nitrogen in benthic food chains. In: Blackburn TH, Sørensen J (Eds.), *Nitrogen cycling in coastal marine environments*. John Wiley & Sons, Chichester, UK, pp. 191-206
- ter Braak CJF, Šmilauer P (2012). *Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0*. Microcomputer Power, Ithaca, USA, 496 p.
- Theng BKG (1979). *Formation and properties of clay-polymer complexes*. Elsevier, New York, USA, 133 p.
- Thibodeau FR, Nickerson NH (1986). Differential oxidation of mangrove substrate by *Avicennia germinans* and *Rhizophora mangle*. *American Journal of Botany* 73: 512-516
- Thomas E, Paul AC (1996). The evolution of vivipary in flowering plants. *Oikos* 77(1): 3-9
- Tomlinson PB (1986). *The botany of mangroves*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 406 p.
- Twilley RR, Chen RH, Hargis T (1992). Carbon sinks in mangrove forests and their implications to the carbon budget of tropical coastal ecosystems. *Water, Air, & Soil Pollution* 64: 265-288
- Tyson P (1995). *Sedimentary organic matter*. Chapman & Hall, London, UK, 615 p.
- Underwood GJC, Paterson D, Parkes RJ (1995). The measurement of microbial carbohydrate exopolymers from intertidal sediments. *Limnology and Oceanography* 40: 1243-1253
- Underwood GJC, Smith DJ (1998). Predicting epipellic diatom exopolymer concentrations in intertidal sediments from sediment chlorophyll-*a*. *Microbial Ecology* 35: 116-125
- van Wijnen HJ, Rutgers M, Schouten AJ, Mulder C, de Zwart D, Breure AM (2012). How to calculate the spatial distribution of ecosystem services - Natural attenuation as example from the Netherlands. *Science of the Total Environment* 415: 49-55
- Vermaat JE, Thampanya U (2006). Mangroves mitigate tsunami damage: A further response. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 69: 1-3
- Vernberg FJ (1993). Salt-marsh processes: a review. *Environmental Toxicology and Chemistry* 12(12): 2167-2195
- Vo QT, Kuenzer C, Vo QM, Moder F, Oppelt N (2012). Review of valuation methods for mangrove ecosystem services. *Ecological Indicators* 23: 431-446
- Walters BB, Rönnbäck P, Kovacs JM, Crona B, Hussain SA, Badola R, Primavera JH, Barbier E, Dahdouh-Guebas F (2008). Ethnobiology, socio-economics and management of mangrove forests: A review. *Aquatic Botany* 89: 220-236
- Wannigama GP, Volkman JK, Gillan FT, Nichols PD, Johns RB (1981). A comparison of lipid components of the fresh and dead leaves and pneumatophores of the mangrove *Avicennia marina*. *Phytochemistry* 20(4): 659-666
- Westerholm RN, Almén J, Li H, Rannung J, Egebäck K, Grägg K (1991). Chemical and biological characterization of particulate, semi-volatile and gas-phase-associated compounds in diluted heavy-duty diesel exhausts: a comparison of three different semi-volatile-phase samplers. *Environmental Science & Technology* 25: 332-338
- Widdows J, Blauw A, Heip CHR, Herman PMJ, Lucas CH, Middelburg JJ, Schmidt S, Brinsley MD, Twisk F, Verbeek H (2004). Role of physical and biological processes in sediment dynamics of a tidal flat in Westerschelde Estuary, SW Netherlands. *Marine Ecology-Progress Series* 274: 41-56
- Wiebe WJ (1989). Phosphorus, sulfur and nitrogen cycles in mangrove forests. In: Hattori T, Ishida Y, Maruyama Y, Morita RY, Uchida A (Eds.), *Recent advances in microbial ecology*. Japan Scientific Societies Press, Tokyo, Japan, pp. 312-317

- Wobus A, Bleul C, Maassen S, Sheerer C, Schuppler M, Jacobs E, Röske I (2003). Microbial diversity and functional characterization of sediments from reservoirs of different trophic state. *FEMS Microbiology Ecology* 46: 331-347
- Youssef RA, Chino M (1989). Root-induced changes in the rhizosphere of plants. 1. pH changes in relation to the bulk soil. *Soil Science and Plant Nutrition* 35(3): 461-468
- Zahran HH (1997). Diversity, adaptation and activity of the bacterial flora in saline environments. *Biology and Fertility of Soils* 25: 211-223
- Zhang Y, Du J, Zhang F, Yu Y, Zhang J (2011). Chemical characterization of humic substances isolated from mangrove swamp sediments: The Qinglan area of Hainan Island, China. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 93: 220-227
- Zieman JC, Macko SA, Mills AL (1984). Role of seagrasses and mangroves in estuarine food webs: temporal and spatial changes in stable isotope composition and amino acid content during decomposition. *Bulletin of Marine Science* 35(3): 380-392

Tableau An.1. Teneurs détaillées des 15 HAP des sédiments prélevés en 2009 et 2010

Site	Station	Numéro	Année	Saison	Na	Ac	Flu	Ph	An	Fl	Py	BzA	Ch	BzbfI	BzFI	BzPy	DBzA	BzP	IndPy	HAP totaux		
					µg.kg ⁻¹ MS																	
MARONI	MR	1	2010	H	44,6	1,9	1,1	1,8	0,2	0,9	0,0	1,9	23,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	75,9	
				S	1,0	0,2	0,2	0,7	0,1	0,3	0,3	0,1	0,5	1,1	0,0	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	4,7
MANA	MN1	2	2009	H	0,0	0,0	0,7	7,3	1,0	14,2	9,5	7,6	6,1	21,7	4,1	7,6	0,0	0,0	0,0	0,0	79,8	
				S	0,0	0,0	0,7	9,7	1,6	2,9	4,6	2,1	3,6	77,6	0,6	2,5	3,4	0,0	0,0	0,0	0,0	109,2
MANA	MN2	3	2009	H	4,0	0,5	0,9	13,4	1,7	27,5	37,2	18,0	24,3	34,8	13,2	27,9	2,3	191,1	23,3	0,0	755,2	
				S	0,8	0,2	0,6	3,2	0,4	1,1	1,0	0,5	1,1	10,9	0,2	0,5	0,4	0,8	0,0	0,0	0,0	22,4
MANA	MN2	3	2010	H	0,4	0,0	0,0	1,0	0,2	1,1	0,8	0,7	1,2	13,9	0,2	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	20,0
				S	0,0	0,0	0,9	5,7	1,3	3,3	3,2	1,5	1,8	19,6	0,1	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	38,3
SINNAMARY	S	4	2010	H	3,6	3,6	0,1	1,3	0,1	0,0	60,4	0,0	8,4	43,2	0,7	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0	122,9	
				S	1,4	0,3	1,1	4,3	0,7	1,8	1,8	0,8	2,0	10,0	0,4	0,7	0,7	1,4	0,5	0,0	0,0	28,1
SINNAMARY	S	4	2010	H	1,3	0,3	0,8	8,4	1,5	3,7	50,0	1,6	3,8	61,7	1,7	2,0	2,6	35,6	1,6	0,0	176,6	
				S	2,8	0,3	1,6	7,0	1,2	2,9	2,9	1,5	3,3	41,1	0,5	1,3	0,9	2,6	1,0	0,0	0,0	70,9
KOUROU	K1	5	2009	H	0,0	0,4	1,0	4,6	0,5	6,1	5,0	2,3	3,0	23,3	1,5	2,7	0,0	0,0	0,0	0,0	50,3	
				S	0,0	0,0	0,7	8,9	1,1	5,8	5,9	1,9	3,1	68,4	0,7	2,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	98,9
KOUROU	K2	6	2010	H	1,6	3,2	0,0	4,2	0,1	0,3	13,9	0,8	0,3	0,2	0,4	0,3	0,8	15,4	0,0	0,0	0,0	41,5
				S	1,0	0,2	0,7	4,9	0,7	2,0	1,9	1,0	2,0	18,2	0,3	0,6	0,1	1,5	0,6	0,0	0,0	35,6
KOUROU	K2	6	2009	H	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,6	0,8	0,6	0,9	19,9	0,2	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	24,1
				S	0,0	0,0	0,7	7,0	3,1	5,0	3,8	2,5	2,5	45,8	1,2	2,9	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	75,2
KOUROU	K2	6	2010	H	0,9	0,4	0,9	5,9	1,0	4,4	35,7	1,5	3,9	38,8	1,2	2,4	0,0	29,2	2,6	0,0	128,8	
				S	3,0	1,3	4,3	25,7	9,9	25,7	23,6	14,9	19,4	62,6	9,3	18,6	3,3	15,0	8,2	0,0	0,0	244,8
CAYENNE	C2	7	2009	H	0,0	0,0	0,0	2,6	32,3	7,1	10,9	10,2	6,2	9,4	182,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	261,4
				S	0,0	0,0	0,9	4,4	0,8	1,9	2,8	0,9	1,8	32,9	0,3	1,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	47,7
CAYENNE	C3	8	2010	H	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,4	0,7	3,3	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,2
				S	0,0	0,0	0,7	9,2	11,5	6,1	5,3	2,7	3,1	22,2	1,4	2,9	0,8	3,3	0,0	0,0	0,0	0,0
CAYENNE	C3	8	2010	H	2,6	0,3	1,1	6,9	1,2	9,8	111,4	4,2	6,9	57,7	3,0	6,3	1,1	73,0	0,0	0,0	0,0	285,5
				S	0,8	0,2	0,8	8,2	1,4	17,6	17,7	8,9	11,1	58,4	5,7	12,5	2,7	9,9	7,9	0,0	0,0	163,8
CAYENNE	C2	7	2009	H	0,0	0,0	0,0	3,1	0,6	3,7	2,4	1,7	2,3	24,5	0,7	1,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	40,4
				S	0,0	0,0	1,4	8,6	2,0	5,3	6,4	2,2	2,5	53,3	1,8	3,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
CAYENNE	MH1	9	2010	H	1,5	0,8	2,3	11,1	5,5	14,0	145,8	4,9	8,5	45,6	3,8	6,5	0,9	62,1	6,0	0,0	0,0	319,3
				S	1,1	0,8	2,1	9,0	6,2	19,2	14,1	7,2	6,5	36,0	5,4	9,9	1,7	7,7	9,7	0,0	0,0	0,0
CAYENNE	MH2	10	2009	H	0,0	0,0	0,0	1,4	0,3	1,2	1,1	0,6	1,0	9,2	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	15,3
				S	0,0	0,0	1,0	5,2	1,1	3,6	4,9	2,0	2,1	78,8	0,9	2,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
CAYENNE	MH3	11	2010	H	2,9	2,6	5,6	38,7	15,7	21,0	187,7	15,4	17,1	79,7	15,3	39,3	4,6	242,0	37,7	0,0	0,0	725,3
				S	0,8	0,2	1,2	5,8	1,4	2,9	2,9	1,2	3,4	58,2	0,7	1,4	0,8	3,0	1,1	0,0	0,0	0,0
CAYENNE	O	12	2010	H	2,5	0,5	1,0	7,9	1,3	5,8	67,9	0,8	4,7	30,1	1,3	2,2	0,0	35,0	2,6	0,0	0,0	163,6
				S	1,0	0,4	1,9	5,3	1,0	2,3	2,2	1,1	2,6	39,4	0,5	1,0	0,3	2,1	0,7	0,0	0,0	0,0
OYAPOCK	O	12	2010	H	3,2	2,9	0,0	0,9	0,2	0,7	9,7	0,3	0,0	26,5	0,3	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	45,5
				S	0,7	0,3	1,3	5,0	0,6	2,4	1,9	1,1	1,9	27,9	0,3	0,6	0,6	1,8	0,6	0,0	0,0	0,0

Tableau An.2. Liste et codification des espèces de diatomées des sédiments

Genre	Espèce	Sous-espèce	Code
<i>Achnanthes</i>	<i>brevipes</i>		achbra
<i>Actinocyclus</i>	<i>brasiliensis</i>		actbra
	<i>circellus</i>		actcir
<i>Caloneis</i>	<i>permagna</i>		calper
	<i>westii</i>		calwes
<i>Cerataulus</i>	sp.		cersp
<i>Chaetoceros</i>	sp.		chasp
<i>Coscinodiscus</i>	<i>asteromphalus</i>		cosast
	<i>curvatulus</i>		coscur
	<i>jonesianus</i>		cosjon
	<i>kurzii</i>		coskur
	<i>lineatus</i>		coslin
<i>Coscinodiscus</i>	<i>perforatus</i>		cosper
	<i>rothii</i>		cosrot
	<i>brighthwellii</i>		ditbri
<i>Ditylum</i>	<i>brighthwellii</i>		ditbri
<i>Entomoneis</i>	<i>alata</i>		entala
<i>Eunotia</i>	<i>flexuosa</i>		eunfle
	<i>zygodon</i>	<i>depressa</i>	eunzyg
<i>Frickea</i>	sp.1		frisp1
	sp.2		frisp2
<i>Gyrosigma</i>	<i>balticum</i>		gyrbal
	<i>eximium</i>		gyrexi
	<i>hippocampus</i>		gyrhip
	<i>prolongatum</i>		gyrpro
<i>Hydrosera</i>	<i>triquetra</i>		hydtri
	<i>whampoensis</i>		hydwha
<i>Lithodesmium</i>	sp.		litsp
	<i>undulatum</i>		litund
<i>Navicula</i>	sp.		navsp
<i>Nitzschia</i>	<i>cayennensis</i>		nitcay
	<i>fasciculata</i>		nitfas
	<i>longissima</i>		nitlon
	<i>obtusa</i>		nitobt
	<i>pulchra</i>		nitpul
	<i>scalaris</i>		nitsca
	<i>sigma</i>	<i>intercedens</i>	nitsig
<i>sigmoidea</i>		nitsigmo	
<i>Odontella</i>	<i>mobiliensis</i>		odomob
<i>Pleurosigma</i>	<i>angulatum</i>		pleang
	<i>brasiliense</i>		plebra
<i>Pleurosigma</i>	<i>elongatum</i>		pleelo
<i>Skeletonema</i>	<i>tropicum</i>		sketro
<i>Surirella</i>	<i>febigerii</i>		surfeb
	<i>rorata</i>		surror
<i>Terpsinoe</i>	<i>musica</i>		termus
<i>Thalassiosira</i>	<i>hendeyi</i>		thahen
	<i>nodulineaata</i>		thanod
	sp.		thasp
<i>Triceratium</i>	<i>robertianum</i>		trirob
<i>Trigonium</i>	<i>diaphanum</i>		tridia

Tableau An.3. Fréquences relatives (%) des espèces de diatomées des sédiments prélevés en 2009 et 2010

Site	Station	Numéro	Année	Saison	achbra	actbra	calper	calves	cersp	chasp	cosast	coscur	cosjpn	coskur	coslin	cospér	cosrot	ditbri	entata	euntile	eunzyg	frisp1	frisp2	gyrbal	gyrex1	gyrhip	gyrpro	hydtri					
MARONI	MR	1	2010	H	0,0	36,9	0,0	0,0	0,0	0,0	13,2	28,3	0,3	2,9	0,0	0,9	0,3	0,3	0,9	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0				
				S	0,0	61,5	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	15,6	0,0	0,0	0,9	2,1	0,0	2,7	4,9	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,3	0,1	0,0	0,0		
	MANA	MN1	2	2009	H	0,0	0,6	0,0	37,5	0,0	0,0	42,1	0,0	0,3	2,2	0,0	13,0	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0			
					S	0,0	0,5	0,0	0,3	1,7	0,0	0,0	50,5	0,0	0,0	0,0	0,3	7,8	0,0	32,5	1,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,2	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0
		MN2	3	2010	H	0,0	2,2	0,0	1,1	0,0	0,0	17,2	0,2	0,3	0,5	0,0	1,9	5,4	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4	0,0	0,0		
					S	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	25,0	0,0	0,0	1,1	3,4	0,0	5,3	4,2	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,3	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0
SINNAMARY	S	4	2010	H	0,0	12,3	0,0	20,0	0,2	0,0	31,1	0,0	2,1	1,1	0,0	16,6	2,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,5	0,0	1,5	0,0	1,1	0,0	0,0				
				S	0,0	0,2	0,5	0,5	2,7	0,0	0,0	8,4	0,5	0,5	2,5	0,0	3,2	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	57,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	K1	5	2009	H	0,0	2,1	0,0	0,3	3,0	0,0	0,7	48,7	0,5	1,4	3,4	0,0	8,7	4,7	0,7	0,0	0,0	0,0	3,5	0,0	2,3	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0			
				S	0,0	2,8	0,0	0,0	3,8	0,0	0,0	28,1	0,0	0,0	0,8	2,1	0,0	5,3	4,2	0,9	0,0	0,0	0,0	7,2	0,6	0,9	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	
				H	0,0	0,1	0,1	0,0	0,1	0,0	1,8	17,7	0,0	0,0	0,1	1,8	0,0	2,2	2,7	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3
				S	0,0	0,9	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0	13,9	0,0	0,0	0,9	2,0	0,0	4,0	4,5	4,7	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,4	0,0	0,5	0,0	0,0	0,2	0,0	
KOUROU	K2	6	2009	H	0,0	3,9	0,0	3,8	0,0	0,0	50,7	0,0	0,5	3,9	0,0	26,5	2,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	0,0	0,5	0,0	0,7	0,0	0,0				
				S	0,0	0,7	0,0	5,9	13,3	0,0	0,0	30,4	0,0	0,0	25,4	0,0	19,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0
	C2	7	2010	H	0,0	0,0	0,0	0,6	1,0	0,0	54,5	0,2	0,8	5,5	0,0	16,9	4,9	0,0	0,2	0,0	0,2	0,0	1,0	0,0	0,6	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0			
				S	0,0	3,4	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0	36,2	0,0	0,7	6,3	0,0	6,3	4,3	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	3,8	0,4	2,2	0,4	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	
				H	0,0	0,4	0,0	27,5	0,0	0,0	0,0	49,2	0,0	1,4	1,6	0,0	12,7	4,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0
				S	0,0	1,5	0,0	0,4	6,3	0,0	0,0	50,1	0,0	1,3	8,3	0,0	20,8	2,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
CAUVENNE	C3	8	2010	H	0,0	0,2	0,0	1,5	5,5	0,0	57,2	0,0	0,2	3,2	0,0	13,2	3,9	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	2,1	0,0	0,0				
				S	0,0	0,5	0,0	0,5	24,2	0,0	0,0	27,3	0,0	1,4	8,8	0,0	10,8	3,7	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,2	1,5	0,0	0,7	0,5	0,0	0,0	0,0	
	MH1	9	2009	H	0,0	1,5	0,0	17,3	0,0	0,0	28,1	0,0	3,0	5,1	0,0	18,6	5,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	0,0	2,1	0,0	1,3	0,0	0,0	0,0			
				S	0,0	1,0	0,5	2,7	28,2	0,0	0,0	25,0	0,0	0,7	8,1	0,0	7,4	2,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	5,6	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	
				H	0,0	0,5	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	38,5	0,0	1,7	6,0	0,0	16,3	4,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	11,5	0,0	0,0	7,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
				S	0,0	4,5	0,0	13,2	0,0	0,0	0,0	29,4	0,0	0,0	20,4	0,0	20,4	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0
MAHURY	MH2	10	2009	H	0,0	0,7	0,0	0,1	0,3	0,0	43,6	0,0	1,2	4,4	0,0	8,2	5,1	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	17,4	5,1	0,3	0,0	0,0				
				S	0,0	0,4	0,0	0,0	21,2	0,0	0,0	22,1	0,0	1,4	3,1	0,0	3,9	1,8	4,1	0,0	0,0	0,0	0,0	3,1	0,0	2,9	0,4	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	
	MH3	11	2010	H	0,0	1,8	0,0	1,8	0,0	0,0	35,4	0,0	0,7	7,4	0,2	28,6	6,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,3	0,0	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0	0,0			
				S	0,0	0,3	0,0	0,3	0,0	0,0	35,9	0,2	1,1	12,7	0,0	18,7	2,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
				H	0,0	1,0	0,0	0,3	0,2	0,3	1,2	46,8	0,3	1,5	4,7	0,7	4,0	3,7	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	0,5	0,2	0,8	0,2	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0
				S	0,0	1,3	0,0	0,0	3,2	0,0	0,0	38,6	0,2	1,3	9,9	0,0	15,8	5,5	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,2	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
OYAPOCK	O	12	2010	H	0,0	0,3	0,0	26,5	0,0	0,0	23,9	0,0	0,0	24,7	0,0	15,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,1	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0				
				S	0,0	0,4	0,0	0,1	6,3	0,0	13,4	18,6	0,3	1,5	1,9	0,0	1,6	1,9	0,9	0,2	0,0	0,0	0,0	3,5	0,0	0,1	0,3	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	
	MH3	11	2010	H	0,0	0,2	0,0	0,0	33,8	0,0	4,4	0,0	0,3	1,3	0,0	0,5	0,8	1,3	0,2	0,0	0,0	0,0	10,6	0,0	0,2	1,5	4,1	0,0	0,0				
				S	0,0	1,3	0,0	21,2	13,4	0,0	0,0	24,5	0,4	0,8	1,6	0,1	4,7	2,5	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,1	0,0	0,0	0,4	0,1	0,0	0,0	0,0	
				H	0,5	8,9	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	42,9	2,4	1,4	2,6	0,0	4,0	7,3	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
				S	0,0	8,4	0,0	0,0	1,1	0,0	0,0	40,9	0,7	3,9	4,4	0,3	6,6	10,4	1,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Tableau An.3 (suite). Fréquences relatives (%) des espèces de diatomées des sédiments prélevés en 2009 et 2010

Site	Station	Numéro	Année	Saison	hydwha	litsp	litund	navsp	nitcay	nitfas	nitlon	nitobx	nitpul	nitca	nitstig	nitfigmo	odomob	pleang	plebra	pleelo	sketro	surfeb	surror	termus	thahen	thanod	thasp	trirob	tridia		
MARONI	MR	1	2010	H	0,5	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4	0,0	0,3	0,3	0,3	0,0	0,0	2,6	0,9	0,2	3,1	0,0	5,5	0,6	0,0	0,0			
				S	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,5	0,0	0,5	0,8	0,8	0,0	0,7	7,1	0,0	0,0	
MANA	MN1	2	2009	H	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,6	0,0	0,0	0,4	0,4	0,0	0,0		
				S	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,7	1,2	0,3	0,0	0,0	0,3	0,7	0,0	0,0	
	MN2	3	2010	H	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	69,3	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	1,7	0,0	0,0	1,7	0,0	0,2	0,0	0,0	0,6	1,9	0,0	0,0		
				S	0,0	38,1	0,2	0,0	0,0	1,1	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,2	6,9	1,5	0,4	3,0	0,6	0,4	0,0	0,0	1,0	3,6	0,0	0,0	
SINNAMARY	S	4	2009	H	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,4	0,0	2,3	1,1	1,1	0,0	0,0	0,4	0,9	0,0	0,0		
				S	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,9	19,2	0,7	0,0	0,0	0,0	0,2	2,0	0,0	0,0	
	S	2010	H	0,0	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	4,8	0,3	0,0	4,3	2,3	0,7	0,0	0,0	0,0	0,5	5,1	0,0	0,0		
			S	0,0	29,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,3	1,1	0,0	2,5	0,2	0,6	0,0	0,0	0,0	0,2	3,0	0,0	0,0		
	KOUROU	K1	5	2009	H	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,4	66,4	0,3	0,0	0,0	0,1	4,2	0,0	0,0	
					S	0,0	26,6	0,7	0,0	0,0	0,5	0,2	0,0	0,0	0,5	0,0	28,8	0,2	0,4	0,9	1,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	5,4	0,0	0,0
		K2	6	2010	H	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	1,8	1,1	0,5	0,0	0,4	0,5	0,0	0,0	
					S	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	2,2	0,9	0,0	0,0	0,2	0,4	0,0	0,0
		C2	7	2009	H	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,5	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,4	0,0	3,1	1,6	0,4	0,0	0,0	0,0	0,6	2,9	0,0	0,0	
					S	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,7	0,0	0,0	16,7	5,7	0,0	5,2	1,3	0,0	0,0	0,0	0,4	3,2	0,0	0,0	
		C3	8	2010	H	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,2	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0
					S	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,9	0,9	1,1	0,0	0,0	0,7	1,3	0,0	0,0
MAHURY		MH1	9	2009	H	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,5	2,1	1,9	1,1	0,0	0,0	1,9	0,0	0,1	
					S	0,0	0,3	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,3	0,0	0,0	7,8	0,0	0,0	1,7	1,5	1,2	0,0	0,0	0,0	0,7	4,6	0,0	0,0
		MH2	10	2010	H	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,3	0,0	0,0	1,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	3,4	1,5	1,7	0,0	0,0	2,5	3,6	0,0	0,0
					S	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	1,5	1,0	7,4	0,0	0,0	0,0	6,6	0,0	0,0	
	MH3	11	2010	H	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,6	1,0	0,2	0,0	0,0	1,0	4,1	0,0	0,0		
				S	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	9,1	0,2	0,0	0,0	0,6	0,6	0,0	0,0		
	O	12	2010	H	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,2	1,8	0,3	0,0	0,0	0,7	2,6	0,0	0,0		
				S	0,0	0,7	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	17,8	0,0	0,0	11,7	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	3,1	0,0	0,0	
	OYAPOCK	O	2010	H	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,7	11,9	0,0	0,0	1,7	0,0	0,2	0,0	0,0	0,2	1,4	0,3	0,2	5,1	0,0	0,0	0,0	0,7	3,3	0,0	0,0	
				S	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,3	0,0	0,0	8,4	3,1	0,1	5,7	0,3	0,0	0,0	1,3	2,1	0,0	0,0		

Tableau An.4. Statistiques descriptives des substrats utilisés à 96 h par les communautés microbiennes des sols rhizosphériques (aérobie, Biolog EcoPlates™)

Code	Substrat	Classe	Sinnamary						Chaumière						Montsiéry						Salines															
			RZA		RZA		RZA		RZA		RZA		RZA		RZA		RZA		RZA		RZA		RZA													
			O	%	H	CV	O	%	H	CV	O	%	H	CV	O	%	H	CV	O	%	H	CV	O	%	H	CV										
B1	Acide pyruvique méthyle ester	Acide carboxylique estérifié	53	0,16	113	47	0,60	142	40	0,45	156	100	1,59	16	73	0,81	82	87	0,47	118	100	1,17	42	60	0,33	103	100	1,41	29	60	0,19	109	100	1,84	18	
F1	Glycogène	Polymère de polysaccharides	73	0,10	74	73	0,24	101	60	0,70	130	100	1,81	9	73	0,95	102	53	0,43	142	60	0,73	115	33	0,26	168	100	0,99	70	13	0,04	285	100	1,79	20	
D1	Tween 80	Structure aliphatique	0		13	0,02	267	87	0,50	62	100	1,24	25	87	0,77	53	47	0,48	128	100	1,19	44	53	0,14	138	56	0,74	131	40	0,17	257	100	1,47	43		
G1	D-cellulose	Disaccharide	73	0,11	92	67	0,21	78	40	0,62	164	100	1,42	42	67	1,01	106	27	0,37	203	60	0,87	119	27	0,21	285	100	0,53	67	7	0,09	387	100	1,55	40	
E2	N-acétyl-D-glucosamine	Monosaccharide aminé	33	0,05	151	87	0,19	50	27	0,58	172	100	2,02	12	60	1,11	96	40	0,46	164	87	1,10	68	20	0,12	237	89	0,76	111	20	0,06	212	100	2,14	10	
C1	Tween 40	Structure aliphatique	13	0,04	264	53	0,10	103	53	0,58	117	100	1,71	20	67	1,02	75	40	0,55	140	93	1,34	39	27	0,19	192	67	0,79	140	27	0,22	257	100	1,97	13	
B4	L-asparagine	Acide aminé	60	0,07	85	67	0,10	76	33	0,35	198	100	2,15	5	60	1,07	99	40	0,37	209	93	1,71	46	13	0,14	366	44	0,48	185	20	0,17	343	100	2,22	12	
D2	D-mannitol	Hydrate de carbone	40	0,09	166	20	0,03	209	27	0,46	178	100	1,84	28	73	0,86	101	47	0,44	161	60	1,33	85	7	0,01	387	78	0,66	120	27	0,31	247	100	1,73	27	
H4	Putrescine	Hydrate de carbone diaminé	40	0,05	128	60	0,12	121	27	0,20	293	80	1,33	67	67	0,64	108	27	0,22	242	93	1,21	42	0		78	0,20	132	7	0,01	387	100	1,77	49		
A2	β -méthyl-D-glucoside	Monosaccharide	47	0,08	152	27	0,03	174	33	0,57	166	93	1,75	33	47	0,85	126	13	0,16	304	73	1,04	78	13	0,04	264	89	0,48	116	7	0,02	387	100	1,61	38	
E4	L-thréonine	Acide aminé	73	0,09	67	13	0,01	264	13	0,16	338	100	1,67	14	53	1,02	110	20	0,03	211	60	0,51	121	13	0,10	316	78	0,82	136	7	0,02	387	78	1,68	64	
F4	Acide glycy-L-glutamique	Acide aminé	60	0,08	89	33	0,04	147	7	0,01	387	80	0,70	86	33	0,55	147	33	0,38	169	73	0,76	100	20	0,13	208	67	0,31	164	0		100	1,01	68		
D4	L-sérine	Acide aminé	53	0,06	101	40	0,05	127	27	0,17	319	93	1,93	29	47	0,75	129	13	0,11	333	73	1,37	73	0		44	0,20	244	13	0,01	264	100	1,70	35		
A4	L-arginine	Acide aminé	40	0,04	127	33	0,04	148	7	0,01	387	93	0,96	70	47	0,61	126	20	0,11	218	73	1,43	75	7	0,01	387	89	0,49	141	27	0,15	328	89	1,25	65	
B3	Acide D-galacturonique	Acide carboxylique	53	0,06	98	47	0,07	120	7	0,01	387	60	0,55	122	20	0,13	305	20	0,04	222	73	1,01	73	7	0,01	387	89	0,49	141	27	0,15	328	89	1,25	65	
H2	D,L- α -glycérol phosphate	Hydrate de carbone phosphorylé	73	0,09	65	20	0,02	207	13	0,11	362	87	1,21	47	40	0,43	155	33	0,05	150	53	0,37	116	0		56	0,56	142	7	0,07	387	100	1,52	32		
H1	α -D-lactose	Disaccharide	73	0,08	63	13	0,02	269	7	0,01	387	80	0,88	98	40	0,19	207	13	0,14	349	53	0,33	170	0		78	0,68	132	7	0,01	387	100	1,15	57		
B2	D-xylose	Monosaccharide	87	0,13	59	73	0,17	69	0		47	0,34	180	0	13	0,04	274	7	0,02	387	27	0,33	228	13	0,03	265	100	0,18	33	13	0,03	266	78	0,62	148	
H3	Acide D-melique	Acide dicarboxylique	67	0,08	76	40	0,05	127	0		60	0,29	117	0	20	0,14	246	13	0,03	277	80	0,96	100	0		56	0,09	102	20	0,02	207	100	1,34	55		
C4	L-phénylalanine	Acide aminé	40	0,05	139	13	0,02	264	13	0,16	348	93	0,50	86	53	0,36	124	7	0,02	387	80	0,88	104	0		22	0,23	272	0		100	1,16	71			
D3	Acide 4-hydroxybenzoïque	Acide carboxylique phénolique	7	0,01	387	27	0,08	242	0		47	0,55	155	40	0,48	160	13	0,14	361	93	1,58	35	7	0,01	387	44	0,51	187	27	0,04	172	100	2,00	8		
G2	Glucose-1-phosphate	Monosaccharide phosphorylé	47	0,07	139	13	0,01	264	7	0,02	387	87	0,71	92	27	0,05	184	13	0,01	264	40	0,23	185	0		56	0,14	121	7	0,01	387	100	1,01	85		
A3	Acide D-galactonique γ -lactone	Acide carboxylique	87	0,11	42	0			7	0,01	387	40	0,11	190	0		20	0,02	208	40	0,07	149	0		78	0,17	95	7	0,01	387	100	1,51	58			
F2	Acide D-glucosaminique	Acide carboxylique aminé	87	0,10	42	13	0,01	264	0		60	0,19	200	13	0,02	265	13	0,02	268	27	0,05	186	0		44	0,17	159	7	0,01	387	67	1,39	80			
E1	α -cyclobutrine	Polysaccharide cyclique	0		7	0,01	387	27	0,46	177	67	0,67	116	20	0,38	207	27	0,24	226	20	0,06	273	13	0,11	286	56	0,37	155	0		338	100	0,52	129		
F3	Acide itaconique	Acide dicarboxylique	40	0,04	127	7	0,02	387	7	0,01	387	60	0,13	113	0		0			60	1,01	96	0		60	0,06	273	13	0,03	288	13	0,02	270	100	1,96	27
G4	Phényléthylamine	Amine	20	0,03	208	0			0		60	0,36	197	13	0,03	288	13	0,02	270	80	1,38	76	0		11	0,11	300	0		100	1,96	27				
C2	β -erythritol	Hydrate de carbone	27	0,03	174	13	0,05	319	7	0,02	374	33	0,14	153	0		13	0,02	264	40	0,09	145	0		33	0,18	246	7	0,01	387	89	0,49	96			
E3	Acide β -hydroxybutyrique	Acide carboxylique	7	0,01	387	20	0,02	208	13	0,02	274	27	0,06	245	27	0,06	184	0		20	0,03	227	0		22	0,06	245	7	0,01	387	56	0,39	171			
G3	Acide α -cébutyrique	Acide carboxylique	0		13	0,02	280	7	0,03	387	40	0,11	154	0		0,01	387	13	0,05	266	7	0,01	387	0		0		0		78	0,24	79				

O : occurrence, correspondant au % des réplicats de sol métabolisant un substrat donné ; m : moyenne des absorbances ; DO : densité optique à 590 nm ; CV : coefficient de variation ; n = 5, sauf SaSizret et n = 3

Tableau An.5. Statistiques descriptives des substrats utilisés à 672 h (28 j) par les communautés microbiennes des sols rhizosphériques (anaérobie, Biolog AnPlates™)

Code	Substrat	Classe	Chaumière						Salines														
			RZA			RZR			RZA			RZR											
			O	m	CV	O	m	CV	O	m	CV	O	m	CV									
			%	DO	%	%	DO	%	%	DO	%	%	DO	%									
A3	N-acétyl-D-glucosamine	Monosaccharide aminé	100	0,94	60	100	0,40	49	80	0,15	69	E11	Acide D-Lactique	Acide carboxylique	100	0,96	41	60	0,13	127	40	0,38	204
C7	Maltotriose	Trisaccharide	100	0,59	41	100	0,46	38	80	0,16	70	D2	β -méthyl-D-galactoside	Monosaccharide	100	0,76	60	60	0,12	100	40	0,05	139
B10	α -D-glucose	Monosaccharide	100	0,93	28	100	0,70	58	60	0,09	94	H5	L-valine	Acide aminé	100	0,66	50	60	0,08	94	40	0,06	137
D11	Saccharose	Disaccharide	100	0,93	59	100	0,34	35	60	0,16	100	C10	D-métilzétose	Trisaccharide	100	0,39	77	60	0,12	91	40	0,26	168
D4	β -méthyl-D-glucoside	Monosaccharide	100	0,88	40	100	0,49	63	60	0,13	94	A5	Adonitol	Hydrate de carbone	100	0,31	87	60	0,25	156	40	0,11	150
D12	D-trehalose	Disaccharide	100	0,86	36	100	0,77	69	60	0,12	92	D7	D-rhamnose	Monosaccharide	100	0,69	9	40	0,16	166	60	0,07	94
A8	Abutine	Hétéroside	100	0,79	58	100	0,50	84	60	0,60	122	D6	D-raffinose	Trisaccharide	100	0,60	41	40	0,19	145	60	0,12	96
B7	Gentiobiose	Disaccharide	100	0,58	41	100	0,32	77	60	0,35	111	F8	Acide succinamique	Acide carboxylique amidé	80	0,80	80	80	0,52	82	40	0,66	143
B3	D-fructose	Monosaccharide	100	0,87	33	80	0,44	112	80	0,17	76	D1	α -méthyl-D-galactoside	Monosaccharide	80	0,91	62	60	0,11	112	60	0,37	142
B8	Acide D-gluconique	Acide carboxylique	100	0,86	45	80	0,21	113	80	0,12	61	A10	α -cyclodextrine	Polysaccharide cyclique	80	0,67	64	60	0,11	95	60	0,10	100
D9	D-sorbitol	Hydrate de carbone	100	0,85	68	80	0,38	133	80	0,29	150	B1	Dulcitol	Hydrate de carbone	80	0,34	105	60	0,07	92	60	0,37	158
C5	Lactulose	Disaccharide	100	0,49	39	80	0,25	111	80	0,21	96	F3	Acide L-malique	Acide dicarboxylique	100	0,93	51	60	0,17	104	20	0,35	224
A11	β -cyclodextrine	Polysaccharide cyclique	100	0,78	23	100	0,70	32	40	0,08	137	G1	Alaninamide	Amide	100	0,72	68	80	0,25	139	20	0,02	224
C8	D-mannitol	Hydrate de carbone	100	1,02	33	80	0,72	90	60	0,13	97	H12	Uridine-5'-mono-phosphate	Nucléotide	100	1,19	7	40	0,19	191	40	0,29	204
C11	D-mélicose	Disaccharide	100	0,80	41	80	0,29	84	60	0,38	124	E12	Acide L-lactique	Acide carboxylique	100	0,79	58	40	0,31	201	40	0,18	137
D8	Sallyline	Hétéroside	100	0,79	38	80	0,33	111	60	0,13	98	C12	3-méthyl-D-glucose	Monosaccharide	80	0,50	136	60	0,14	107	40	0,35	203
A9	D-cellobiose	Disaccharide	100	0,77	41	80	0,38	63	60	0,10	97	D3	α -méthyl-D-glucoside	Monosaccharide	80	0,22	118	60	0,10	98	60	0,24	146
C1	Glycérol	Hydrate de carbone	100	0,61	60	80	0,20	80	60	0,21	108	C3	m-inositol	Hydrate de carbone cyclique	100	0,79	60	40	0,11	175	20	0,19	224
C6	Maltose	Disaccharide	100	0,80	36	80	0,24	78	60	0,10	97	H3	L-sérine	Acide aminé	100	1,42	20	20	0,06	224	40	0,18	169
A6	Amygdaline	Hétéroside	100	0,56	67	80	0,23	69	60	0,15	96	H7	2'-désoxyadénosine	Nucléoside	100	1,20	38	20	0,30	224	40	0,19	138
G12	Acide uracanique	Acide carboxylique aminé	100	1,15	27	60	0,45	92	80	0,48	118	F9	Acide succinique	Acide dicarboxylique	80	1,17	58	40	0,41	167	40	0,39	192
F3	L-alanyl-L-glutamine	Acide aminé	100	1,10	46	60	0,49	99	80	0,42	152	D10	Stachyose	Tetrasaccharide	80	0,80	58	40	0,24	155	40	0,46	173
F6	Acide pyruvique méthyl ester	Acide carboxylique estérifié	100	1,03	29	60	0,62	95	80	0,28	103	G11	Glycyl-L-méthionine	Acide aminé	80	0,58	76	40	0,06	150	40	0,31	206
E1	Turanose	Disaccharide	80	0,32	75	100	0,30	39	60	0,14	112	H1	L-méthionine	Acide aminé	60	0,18	107	40	0,06	141	60	0,47	132
B12	D-glucose-6-phosphate	Monosaccharide phosphorylé	80	0,80	86	80	0,73	101	80	0,67	116	F10	Acide succinique mono-méthyl ester	Acide carboxylique estérifié	60	0,12	91	40	0,17	182	60	0,90	91
G10	Glycyl-L-glutamine	Acide aminé	100	1,37	45	80	0,25	80	40	0,07	154	G6	L-asparagine	Acide aminé	100	0,92	44	40	0,21	173	0		
G9	Acide glycyl-L-aspartique	Acide aminé	100	1,31	24	80	0,22	82	40	0,22	196	G2	L-alanine	Acide aminé	100	0,77	24	20	0,17	224	20	0,26	224
H11	Thymidine-5'-mono-phosphate	Nucléotide	100	1,12	33	80	0,76	89	40	0,19	180	D5	Palatinose	Disaccharide	100	0,75	14	20	0,10	224	20	0,25	224
A12	Dextrine	Polysaccharide	100	0,86	46	80	0,24	87	40	0,08	139	G8	L-thymidine	Acide aminé	80	0,85	68	20	0,10	224	40	0,64	144
H8	Inosine	Nucléoside	100	1,32	20	60	0,42	123	60	0,23	138	E7	Acide β -hydroxybutyrique	Acide carboxylique	80	0,76	62	20	0,02	224	40	0,34	203
E4	Acide fumarique	Acide dicarboxylique	100	1,10	20	60	0,67	92	60	0,82	92	B9	Acide D-glucosaminique	Acide carboxylique	80	0,31	99	20	0,02	224	40	0,33	199
F5	Acide pyruvique	Acide carboxylique	100	1,03	23	60	0,21	115	60	0,44	192	G5	L-alanyl-L-thréonine	Acide aminé	100	1,56	17	20	0,03	224	0		
B5	D-galactose	Monosaccharide	100	0,64	31	40	0,46	137	80	0,37	124	H6	L-valine et acide L-aspartique	Acide aminé	100	1,23	20	20	0,06	224	0		
G12	Glycyl-L-proline	Acide aminé	80	0,92	60	80	0,49	141	60	0,24	127	H4	L-thréonine	Acide aminé	100	1,15	31	20	0,17	224	0		
A7	D-arabitol	Hydrate de carbone	80	0,47	78	80	0,20	72	60	0,30	157	B6	Acide D-galacturonique	Acide carboxylique	100	0,43	52	0			20	0,09	224
C9	D-mannose	Monosaccharide	80	1,00	59	60	0,16	103	80	0,55	128	A2	N-acétyl-D-galactosamine	Monosaccharide aminé	80	0,90	60	20	0,02	224	20	0,04	224
A4	N-acétyl- β -D-mannosamine	Monosaccharide aminé	80	0,40	60	60	0,13	93	80	0,33	111	F2	Acide D-malique	Acide dicarboxylique	80	0,16	59	20	0,02	224	20	0,41	224
B2	β -rhythol	Hydrate de carbone	80	0,18	64	40	0,34	190	100	0,43	86	F4	Acide propionique	Acide carboxylique	40	0,41	174	20	0,07	224	60	0,52	117
G4	L-alanyl-L-histidine	Acide aminé	100	1,31	38	80	0,44	152	20	0,02	224	B4	L-lucose	Monosaccharide	80	0,22	103	0			20	0,25	224
H10	Uridine	Nucléoside	100	0,93	39	80	0,44	102	20	0,06	224	H2	L-phénylalanine	Acide aminé	60	0,09	96	20	0,02	224	20	0,02	224
C2	D,L- α -glycérol phosphate	Hydrate de carbone phosphorylé	100	0,86	50	80	0,14	76	20	0,04	224	F7	Acide D-saccharique	Acide dicarboxylique	60	0,43	138	0			40	0,28	188
G7	Acide L-glutamique	Acide aminé	100	1,13	47	60	0,39	154	40	0,13	176	E6	Acide α -hydroxybutyrique	Acide carboxylique	20	0,02	224	20	0,02	224	60	0,27	159
B11	α -D-glucose-1-phosphate	Monosaccharide phosphorylé	100	1,05	49	60	0,10	98	40	0,22	195												

O : occurrence, correspondant au % des réplicats de sol métabolisant un substrat donné ; m : moyenne des absorbances ; DO : densité optique à 590 nm ; CV : coefficient de variation ; n = 5

Caractérisation et facteurs structurants des fonctions microbiennes des sédiments de la zone intertidale en Guyane française : des vasières estuariennes aux mangroves matures

Résumé :

En contexte équatorial, les sédiments meubles intertidaux sont colonisés par un continuum écologique allant de vasières en cours de stabilisation à des sols colonisés par divers faciès de mangroves. Si les fonctions microbiennes édaphiques des écosystèmes terrestres sont extensivement étudiées, il n'en est pas de même pour ces milieux sédimentaires. Ces travaux de recherche ont donc eu pour principal objectif de définir les facteurs de contrôle et de variabilité spatio-temporelle des fonctions des communautés microbiennes (respiration aérobie, diversité métabolique et activités enzymatiques) au sein des espaces estuariens et littoraux de la Guyane française. Ces recherches ont été conduites sur divers stades de colonisation biologique de ces habitats et à diverses échelles spatio-temporelles en prenant en compte le rôle déterminant de l'instabilité hydro-sédimentaire et les possibles variabilités induites par les saisons hydro-climatiques. Différents facteurs pouvant influencer les fonctions microbiennes ont été considérés : i) la qualité chimique (RMN solide du ^{13}C) de la MO des sols en fonction de la composition des formations végétales et de leurs stades de développement ; ii) les caractéristiques physico-chimiques des sédiments et des eaux interstitielles en fonction de la localisation et de la topographie des divers faciès de mangroves. D'une manière générale, les résultats ont mis en évidence l'importance des instabilités hydro-sédimentaires dans la mise en place et la structuration des fonctions microbiennes sédimentaires de Guyane. En outre, pour les différents modèles étudiés, les facteurs de structuration sont apparus variables. Néanmoins, la MO, en termes de quantité et de qualité, s'est révélée être un facteur prépondérant pour l'expression de ces fonctions et ce pour les stades allant de la vasière nue à la jeune mangrove. En revanche, il est apparu beaucoup plus difficile de discerner des facteurs structurants génériques pour les divers faciès de mangroves matures.

Mots clés :

Activité catabolique, Activité enzymatique, Diversité fonctionnelle, Estuaire, Guyane française, Mangrove, Matière organique, Rhizosphère, Sédiment, Vasière

Characterization and structuring factors of microbial functions of sediments from the intertidal zone in French Guiana: from estuarine mudflats to mature mangroves

Abstract:

Under equatorial conditions, coastal sediments of intertidal mudflats form an ecological continuum, from bare mud being stabilized to soil settled by various mangrove facies. Edaphic microbial functions of terrestrial ecosystems are extensively documented; on the contrary, this is not the case with regards to sedimentary environment. This study had the main objective defining the drivers of the spatiotemporal variability of microbial functions (aerobic respiration, metabolic diversity, and enzyme activities) in coastal sediments of French Guiana. These researches were carried out according to biological colonization states (mudflats, pioneer and mature mangroves) and using various spatiotemporal scales considering the fundamental role of the hydro-sedimentary instability and potential variability due to hydro-climatic seasons. Different factors which can influence microbial functions were studied: i) the chemical quality (^{13}C solid-state NMR) of OM with respect to vegetation presence and composition, and its development state; ii) the physicochemical characteristics of sediments and porewaters according to localization and topography of the different mangrove facies. Generally, results showed the importance of hydro-sedimentary instability for the establishment and structuring of microbial functions. Moreover, giving the different models, structuring factors were variables. However, OM, in terms of quantity and quality, was overriding for the expression of these functions and this was true for the evolution states from mudflat to young mangrove. By contrast, it appeared much more difficult discerning generalizable drivers for mature mangroves.

Keywords:

Catabolic activity, Enzyme activity, Functional diversity, Estuary, French Guiana, Mangrove, Organic matter, Rhizosphere, Sediment, Mudflat