



Université du Québec
à Rimouski

Condition physiologique des herbiers de zostères (*Zostera marina*) selon la distribution des nutriments sur la côte orientale de la Baie James (Québec, Canada)

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

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

PAR

© Lou Richer

Décembre 2023

Composition du jury :

Christian Nozais, président du jury, Université du Québec à Rimouski

David Levesque, examinateur externe, Institut Maurice Lamontagne, MPO (Pêches et Océans Canada)

Fanny Noisette, directrice de recherche, Institut des Sciences de la Mer à Rimouski, Université du Québec à Rimouski

Dépôt initial le 15 août 2022

Dépôt final le 18 décembre 2023

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Ce mémoire est dédié à mes grands-parents, sans qui mon aventure universitaire québécoise n'aurait jamais pu être possible; à ma mère, Sophie Bazin; à mon frère, Aimé Richer, qui m'ont toujours soutenu et à mon père, Jean Richer (1960-2016) qui m'a transmis sa ténacité et son obstination qui m'ont servi pour terminer ce projet de vie.

RÉSUMÉ

Les herbiers marins font partie des écosystèmes côtiers les plus importants de la planète, par leur grande productivité primaire et leur propriété ingénieuse de l'habitat pour de nombreux taxons. A l'échelle mondiale, les herbiers de zostères (*Zostera marina*), l'une des espèces de ces phanérogames marines, subissent un déclin se traduisant par une diminution de leur densité et de leur surface. Les facteurs locaux limitant leur rétablissement sont nombreux et touchent plusieurs échelles (écologiques, physiologiques...). Les concentrations en nutriments dans le milieu des herbiers est l'un de ces facteurs et l'eutrophisation due à l'anthropisation est l'une des causes de la perte drastique des herbiers dans le monde. Dans certains milieux, comme la Baie James (Québec, Canada), considérée comme un système oligotrophe, ce déclin est également observé mais les causes restent mal comprises d'où le besoin d'étudier les facteurs limitant le rétablissement des zostères dans ces milieux. La côte est de la Baie James est caractérisée par un important apport d'eau douce, principalement par la rivière La Grande à Chisasibi et les herbiers présents le long de la côte présentent une mortalité à large échelle depuis les années 90. L'objectif de cette étude est de comprendre si la distribution des concentrations en nutriments dans la colonne d'eau et dans les sédiments peut être l'un des facteurs limitant le rétablissement des herbiers en Baie James orientale. En utilisant des indicateurs physiologiques comme la teneur en azote et carbone ainsi que les signatures isotopiques des tissus de zostères et en les corrélant aux concentrations en nitrites, nitrates et phosphate, il apparaît que les nutriments ne seraient pas limitant dans les sédiments le long de la côte est de la Baie James. Les proxies physiologiques utilisés dans cette étude suggèrent la présence d'un autre facteur limitant, tel que la lumière. Afin de mieux comprendre les facteurs limitants la résistance et le rétablissement des herbiers de zostères, il serait nécessaire dans de futures recherches d'étudier à fine échelle spatio-temporelle les variations des paramètres de la colonne d'eau mais également la biogéochimie du compartiment sédimentaire.

Mots clés : *Zostera marina*, herbiers, Baie James, physiologie, nutriments, azote, sédiments, signature isotopique

ABSTRACT

Seagrass beds are among the most important coastal ecosystems on the planet, due to their high primary productivity and their habitat engineering properties for many taxa. On a global scale, eelgrass beds (*Zostera marina*), one of the species of these marine phanerogams, are undergoing a decline in density and area. The local factors limiting their recovery are numerous and affect several scales (ecological, physiological...). Nutrient concentrations are one of these factors and eutrophication of coastal waters is usually a cause of drastic loss of seagrass beds in the world. In some environments, such as James Bay (Quebec, Canada), considered as an oligotrophic system, this decline is also observed but the causes remain poorly understood hence the need to study the factors limiting the recovery of eelgrass in these environments. The east coast of James Bay is characterized by a large inflow of fresh water, mainly from the La Grande River at Chisasibi, and the eelgrass beds along the coast have been experiencing large-scale mortality since the 1990s. The objective of this study is to understand whether the distribution of nutrient concentrations in the water column and in sediments may be one of the factors limiting the recovery of seagrass beds in eastern James Bay. Using physiological indicators such as nitrogen and carbon content as well as isotopic signatures in eelgrass tissue and correlating them with nitrite, nitrate and phosphate concentrations, it appears that nutrients are not limiting in the sediments along the eastern coast of James Bay. The physiological proxies used in this study suggest the presence of another limiting factor, such as light. In order to better understand the factors limiting the resistance and recovery of eelgrass beds, future research will be needed to study on a fine spatio-temporal scale the variations of the water column parameters but also the biogeochemistry of the sediment.

Keywords: *Zostera marina*, eelgrass, meadows, James Bay, physiology, nutrients, nitrogen, sediments, isotopic signature

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	xi
ABSTRACT.....	xii
TABLE DES MATIÈRES	xiii
LISTE DES TABLEAUX	xv
LISTE DES FIGURES	xvi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
DESCRIPTION DES PHANEROGAMES MARINES	1
CARACTERISTIQUES DES CYCLES DE NUTRIMENTS DANS LES HERBIERS MARINS.....	3
REGRESSION MONDIALE DES HERBIERS MARINS	6
CONTEXTE DES HERBIERS EN REGIONS NORD ATLANTIQUE ET SUBARCTIQUE	7
LES HERBIERS SUBARCTIQUES DE L’EST DE LA BAIE JAMES	8
OBJECTIFS ET HYPOTHESES.....	11
CHAPITRE 1 Condition physiologique des herbiers de zostères (<i>Zostera marina</i>) selon la distribution des nutriments sur la côte orientale de la Baie James (Québec, canada).....	12
RESUME.....	12
ABSTRACT.....	14
PHYSIOLOGICAL CONDITION OF EELGRASS MEADOWS (<i>ZOSTERA MARINA</i>) IN RELATION TO NUTRIENTS DISTRIBUTION ALONG THE EAST COAST OF JAMES BAY (QUÉBEC, CANADA)	15
INTRODUCTION	16
MATERIALS & METHODS	19
1.5.1 Study Area	19

1.5.2	Eelgrass Sampling	20
1.5.3	Physiological indicators along the coast	21
1.5.4	Nutrient sampling and analysis (for the northern area)	22
1.5.5	Statistical analysis	22
RESULTS	24
1.6.1	Physiological proxies along the coast	24
1.6.2	Nutrient distribution in the northern area (Chisasibi region)	28
1.6.3	Relationship between eelgrass conditions and nutrients	30
DISCUSSION	31
CONCLUSION	36
CONCLUSION GÉNÉRALE	37
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	41

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Best fitted models between nutrients concentration and physiological variables in eelgrass leaves and roots in 7 sites (N= 35 in total) in the Chisasibi area. When model is significative ($p < 0.05$), relation trend is shown by a negative or positive arrow31

LISTE DES FIGURES

<i>Figure 1. Modèle conceptuel des interactions herbier-colonne d'eau et herbier-sédiment (tiré de Delgard, 2013 depuis Marbà et al., 2006)</i>	<i>4</i>
<i>Figure 2. Distribution des zostères (Zostera marina) au Canada dans 12 biorégions marine, les points verts indiquant la location des inventaires ou études réalisées, où la présence d'herbiers de zostères a été observée (tiré de Murphy et al., 2021).....</i>	<i>7</i>
<i>Figure 3. Carte de la côte orientale de la Baie James (Québec, Canada) avec les communautés Cries de Nemaska, Waskaganish, Eastmain, Wemindji, et Chisasibi (tiré de Atkinson et Mulrennan, 2009)</i>	<i>9</i>
<i>Figure 4. Map of the eastern coast of James Bay, a subarctical region of Québec (Canada), with all the traplines where sites were visited in this study</i>	<i>20</i>
<i>Figure 5. Carbon (A) and nitrogen (B) content (%) in leaves and roots of Zostera marina sampled from 07-27-2019 to 08-04-2019 along the east coast of James Bay (Qc) following a north-south gradient.....</i>	<i>25</i>
<i>Figure 6. Carbon $\delta^{13}\text{C}$ isotopic signature (A) and nitrogen $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signature (B) values in leaves and roots of Zostera marina sampled from 07-27-2019 to 08-04-2019 along the east coast of James Bay (Qc) following a north-south gradient.</i>	<i>26</i>
<i>Figure 7. Map of the east coast of James Bay showing hierarchical clustering of the sites (N=19) associated to traplines and based on physiological analysis (isotopic signatures $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ and C,N elemental content) performed in roots and leaves (≥ 3 shoot replicates per site)..</i>	<i>27</i>
<i>Figure 8. Map of the east coast of James Bay showing hierarchical clustering using Euclidian method of sites (N = 12) where nutrients concentration were measured in the water column for nitrites/nitrates (A) and phosphate (B) and in the sediment porewater for nitrates/nitrites (C) and phosphate (D) in traplines near the Chisasibi area.....</i>	<i>29</i>

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les herbiers marins font partie des écosystèmes côtiers les plus importants de la planète, par leur grande productivité primaire et leur capacité d'ingénierie de l'habitat pour de nombreux taxons (Larkum et Duarte, 2006; van Katwijk *et al.*, 2010). En effet, ces écosystèmes supportent de 14 à 30% de la production primaire océanique totale (Mantoura *et al.*, 1991; Pernetta et Milliman, 1995) ainsi que 90% de la minéralisation sédimentaire (Wollast, 1991; Delgard, 2013). Les herbiers marins des communautés de plantes aquatiques marines forment de remarquables zones d'échange de matière et d'énergie avec l'océan : ils reçoivent les apports de nutriments et de matière organique continentaux (Delgard, 2013; Borges, 2005). Il est important de noter l'emploi du terme « plante », puisque les herbiers marins sont composés des seules plantes à fleurs adaptées à la vie marine en immersion permanente, on parle des phanérogames marines (Delgard, 2013). Ces communautés marines sont situées sur toutes les côtes du monde, excepté en Antarctique.

Description des phanérogames marines

Les phanérogames marines sont un clade de plantes marines composé de 14 genres dont *Zostera*, *Thalassia* et *Posidonia* sont les plus communs (Larkum et Duarte, 2006). Chacun de ces genres possède des caractéristiques particulières et des adaptations propres à leur environnement mais certaines propriétés sont retrouvées chez toutes les phanérogames marines. Les herbiers marins vivent dans des conditions de salinité optimales comprises entre 10 et 30 PSU. Leurs tissus sont similaires aux plantes florales terrestres (par ex. le phloème pour la translocation des solutés et le xylème pour le transport de l'eau) (Larkum et Duarte, 2006). La pollinisation s'effectue sous l'eau avec un pollen adapté à la dissémination aquatique. Elles peuvent produire des graines submergées qui sont disséminées sur de

longues distances par des agents biotiques, lorsqu'ingérés par certains organismes (par ex. poissons, oiseaux migratoires...) et abiotiques tels que les courants. Au niveau de leur structure également, elles ont des feuilles particulières présentant une cuticule réduite et un épiderme ne contenant pas de stomates, contrairement aux plantes terrestres. Les feuilles représentent le tissu principal assurant le processus de la photosynthèse.

Les phanérogames marines possèdent un rhizome subaquatique souterrain servant d'ancrage à la plante pour résister aux les pressions mécaniques et physiques subies par les herbiers comme les vagues et les courants de marée (Kuo, 1993). Le rhizome sert aussi à la reproduction asexuée (végétative). Les racines de la plante sont présentes sur ce rhizome : chez les zostères, elles forment deux groupes comprenant entre deux et douze racines non ramifiées avec des poils racinaires. Ces racines forment un écosystème habitable par des microorganismes spécifiques constituant ainsi la rhizosphère (Nielsen *et al.*, 2001). Au-delà de leurs fonctions d'ancrage et de reproduction asexuée, elles fournissent le principal apport de nutriments depuis le substrat (Fourqurean *et al.*, 1992) et permettent aux herbiers de survivre dans des eaux plutôt oligotrophes, par leur capacité d'acquisition des nutriments depuis les sédiments. Les parties souterraines de la plante sont dépendantes du transport d'oxygène depuis les feuilles mais possèdent également un rôle primordial dans le processus de transfert et d'acquisition des nutriments (Larkum et Duarte, 2006; Costanza *et al.*, 1997).

Les herbiers marins sont donc d'une importance capitale pour le fonctionnement des habitats côtiers marins. Non seulement, le rôle ingénieur des plantes marines qui les composent modifie les propriétés physiques, chimiques et biologiques du substrat qu'elles colonisent (Delgard, 2013), mais les herbiers assurent aussi d'importantes fonctions écologiques telles que le recyclage des nutriments dans la colonne d'eau (Green *et al.*, 2003). Leur importance biologique ne se limitent pas aux interactions biotiques, puisqu'ils ont un effet sur les propriétés physiques de leur environnement en affectant l'hydrodynamisme (Delgard, 2013). En effet, ils vont créer des zones de faible énergie où le dépôt des sédiments est favorisé (Gacia et Duarte, 2001; Hendricks *et al.*, 2010), la remise en suspension des sédiments est

réduite (Ganthy *et al.*, 2013) formant ainsi des environnements stables et complexes abritant une grande diversité d'espèces végétales et animales (Hemminga et Duarte, 2000).

Leur importance est aussi de l'ordre économique puisque les herbiers de phanérogames participent au maintien et à la conservation des espèces de poissons ou d'invertébrés commercialisées (Jackson *et al.*, 2001) par leur propriété de nurserie pour plusieurs organismes et de pouponnière pour différents stades juvéniles (Heck et Weinstein, 1989) mais aussi de zone de reproduction et d'aire de repos pour les oiseaux migrateurs.

Caractéristiques des cycles de nutriments dans les herbiers marins

Les herbiers marins prospérant dans des zones côtières peu profondes, la dynamique des nutriments tels que le carbone, l'azote, l'oxygène, le phosphore et le fer est majoritairement contrôlée par les processus biogéochimiques du compartiment benthique et les flux nutritifs à l'interface eau-sédiments (**Figure 1** ; Delgard, 2013). La diagenèse précoce regroupe toutes les transformations que subissent les éléments qui composent le sédiment lors des premières étapes de son enfouissement (Delgard, 2013) et elles peuvent être chimiques, physiques ou biologiques par la minéralisation bactérienne. Les processus de diagenèse précoce sont omniprésents dans les cycles biogéochimiques des sédiments côtiers et sont influencés par les facteurs abiotiques comme la remise en suspension des sédiments par les marées, les courants de surface ou les tempêtes (Kristensen, 2000) et biotiques tels que l'activité de la faune benthique (Pascal *et al.*, 2016), des macrophytes et du microphytobenthos (Burdige, 2011). Les sédiments des herbiers marins sont, en général, riches en matière organique à cause du piégeage de seston dans les feuilles (Wilkie *et al.*, 2012) mais aussi par la décomposition de photosynthétats exsudés par les parties racinaires (Delgard, 2013) et des tissus sénescents enfouis dans le substrat (Kaldy *et al.*, 2006). Ces photosynthétats stimulent l'activité bactérienne (Hansen *et al.*, 2000), augmentant la sulfato-réduction et la fixation d'azote, ce qui accélère le recyclage des nutriments dans les herbiers (Delgard, 2013).

La croissance des herbiers marins nécessite la présence de trois nutriments principaux, le carbone (sous forme de CO_2 ou de bicarbonate), l'azote (sous formes de d'ammonium, de nitrates et de nitrites) et le phosphate : ces derniers peuvent être absorbés par les racines dans le sédiment et par les feuilles dans la colonne d'eau (Touchette et Burkholder, 2001; Nielsen *et al.*, 2006).

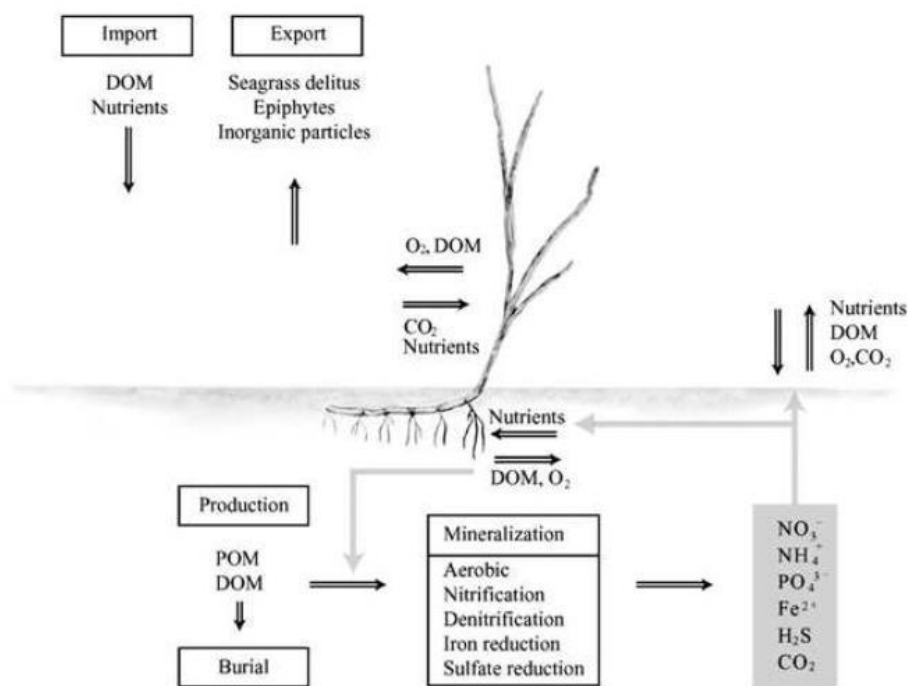


Figure 1. Modèle conceptuel des interactions herbier-colonne d'eau et herbier-sédiment (tiré de Delgard, 2013 depuis Marbà *et al.*, 2006)

Selon Duarte (1990), les nutriments étant les plus limitants pour la croissance des herbiers sont l'azote et le phosphate. L'azote inorganique se retrouve sous forme de nitrates (NO_3^-) ou d'ammonium (NH_4^+), aussi bien dans la colonne d'eau que dans les eaux porales des sédiments (Delgard, 2013). Les proportions des différentes formes de l'azote inorganique sont habituellement différentes en raison des concentrations des formes réduites et oxydées de l'oxygène. L'assimilation des nitrates, faite principalement au niveau des feuilles par

transport actif à travers la membrane des cellules, demande beaucoup d'énergie et les herbiers marins seraient donc plus à-même d'utiliser l'ammonium provenant des sédiments par diffusion à travers les racines (Lee et Dunton, 1997) : les sédiments seraient donc la source majeure d'azote inorganique pour les phanérogames marines. La source majeure de phosphate inorganique est l'ion phosphate PO_4^{3-} et est absorbé par les racines des herbiers depuis les eaux porales des sédiments (Lee *et al.*, 2007).

Les macronutriments, tels que le potassium, le soufre, le calcium et le magnésium, sont généralement non limitants dans les environnements marins mais ils sont nécessaires à la croissance des herbiers. Les micronutriments et les métaux comme le fer, le manganèse, le molybdène et le cuivre sont également nécessaires mais en beaucoup plus faibles concentrations (Llagostera *et al.*, 2011).

La minéralisation de la matière organique, c'est-à-dire la transformation de la matière organique en matière inorganique par la dégradation bactérienne, et donc la production de nutriments inorganiques, est stimulée par la présence des herbiers dans l'environnement (Fourqurean *et al.*, 2012). Les phanérogames vont stimuler la production de sulfures par sulfato-réduction mais dans un même temps vont accélérer la réoxydation de ces espèces réduites toxiques par pertes radiales d'oxygène au niveau des racines, on parlera de bouclier oxygène (Brodersen *et al.* 2018). L'impact de la présence des herbiers sur les cycles biogéochimiques est difficile à évaluer et dépend du métabolisme de la plante et donc de ses capacités photosynthétiques et respiratoires (Eyre *et al.*, 2011). Les fonctions métaboliques vont dépendre de la morphologie de la plante et donc de sa biomasse racinaire et aérienne mais également de plusieurs facteurs abiotiques (lumière, qualité du substrat et de la colonne d'eau, disponibilité en nutriments organiques et inorganiques, oxygénation, turbidité) ainsi que des facteurs biotiques comme les interactions avec les épiphytes et le microbiome ou les interactions interspécifiques au sein de la communauté de l'herbier marin (Mateo *et al.*, 2006; Marba *et al.*, 2006).

Régression mondiale des herbiers marins

Les besoins en lumière des herbiers marins vont limiter leur développement aux environnements côtiers peu profonds (Léger-Daigle *et al.* 2022) et ces derniers sont de plus en plus exposés à une grande diversité de perturbations naturelles et anthropiques (Waycott *et al.*, 2009). Les herbiers marins subissent depuis ces dernières décennies une régression rapide à l'échelle mondiale (Waycott *et al.* 2009). En effet, actuellement, 25% des espèces de phanérogames marines et les services écologiques qu'elles fournissent sont considérés extrêmement menacés (Pascal *et al.*, 2016; Short *et al.*, 2011). La régression des herbiers se traduit par une perte significative de la productivité et de la biomasse (Orth *et al.*, 2006). Ce déclin est dû à plusieurs facteurs directs et indirects des changements globaux et de l'activité anthropique. Parmi ces effets, on peut noter la diminution de la transparence de l'eau liée à des changements dans les apports de rivières (Hauxwell *et al.*, 2001), la destruction de la végétation et une augmentation de la remise en suspension des sédiments, ou les activités de dragage (Walker *et al.*, 2006). L'eutrophisation côtière affecte aussi la transparence des eaux côtières. Ce phénomène est dû à l'apport excédentaire en azote et phosphore en zone côtière qui peut entraîner la prolifération des blooms algaux et algues nitrophiles (Lapointe *et al.*, 2015) à plusieurs niveaux de l'habitat (benthiques, pélagiques ou épiphytiques). Cette augmentation de la biomasse de producteurs primaires dans la colonne d'eau peut réduire la disponibilité en lumière pour la photosynthèse des végétaux benthiques (McGlathery, 2001). Cette augmentation de la matière organique peut aussi entraîner, par respiration, une augmentation de la concentration de CO₂ dans l'environnement, ce phénomène pouvant entraîner une hypoxie du milieu.

Il est primordial de comprendre quelles sont les causes ainsi que les dynamiques de cette régression des herbiers pour mieux cerner les facteurs influençant la résilience et le développement des herbiers marins. Cette approche est intégrative et de nombreux facteurs, biotiques et abiotiques, doivent être pris en compte. Par exemple, la fluctuation des nutriments et la dynamique complexe de recyclage et d'utilisation de ces nutriments par les herbiers marins doivent être mieux comprises, surtout en considérant le rôle clé des herbiers marins au sein des cycles biogéochimiques des environnements côtiers.

Contexte des herbiers en régions nord Atlantique et subarctique

La région nord atlantique ouest est définie comme la côte atlantique située de l'état du New Jersey (États-Unis) à 39°N jusqu'au 60°N des côtes du Québec (Canada). De nombreuses zone côtière sédimentaires du bas médiolittoral et début infralittoral de cette région sont dominées par les herbiers de zostères (*Zostera marina*) (Short et Short, 2003 ; Thayer *et al.*, 1984). La zostère marine est la seule espèce présente dans les herbiers marins dans l'Est canadien et elle se développe dans tous les milieux considérés comme favorables jusqu'à la zone arctique (Dickey, 2015). Les limites géographiques des herbiers de cette région sont déterminées au sud par les températures plus chaudes et la salinité de l'eau (> 10 en moyenne); et au nord par la présence de glace et les températures plus froides.

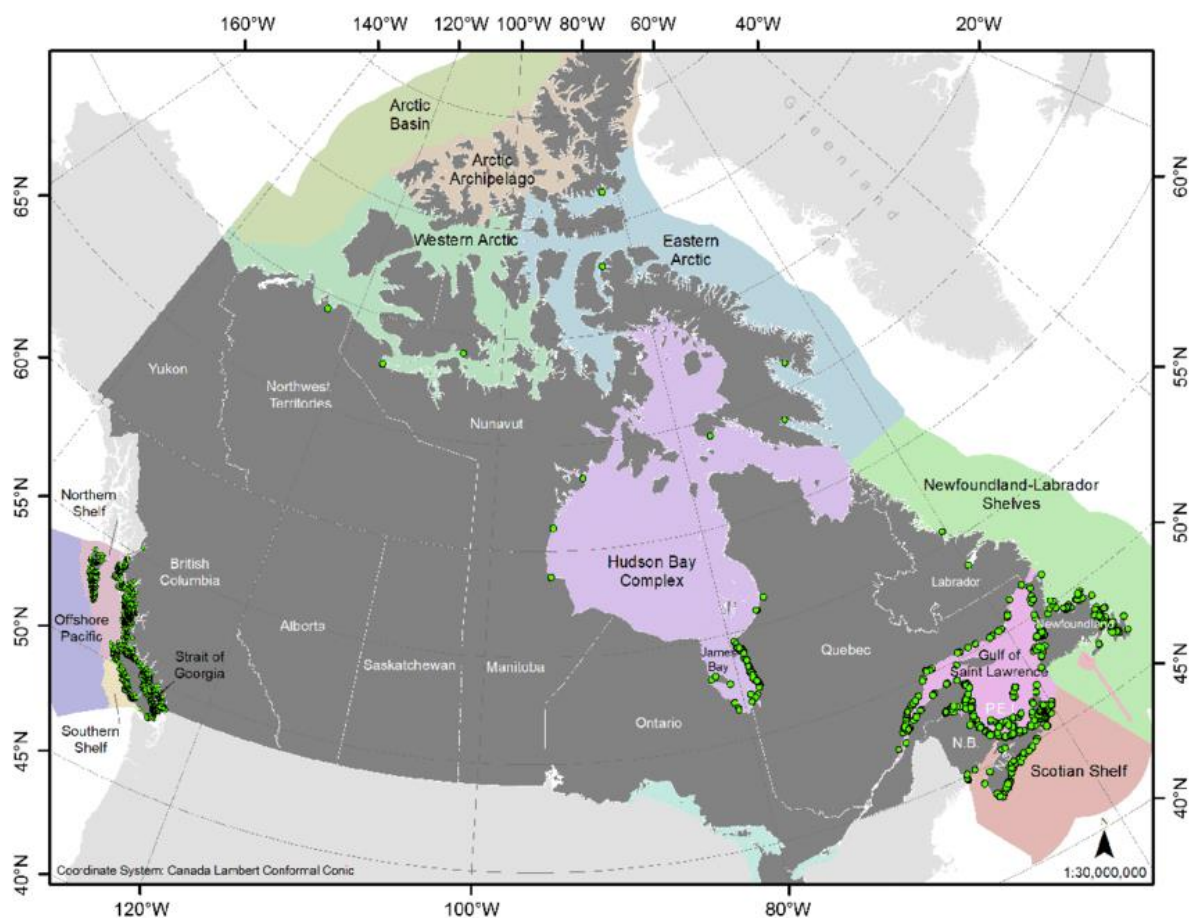


Figure 2. Distribution des zostères (*Zostera marina*) au Canada dans 12 biorégions marine, les points verts indiquant la location des inventaires ou études réalisées, où la présence d'herbiers de zostères a été observée (tiré de Murphy *et al.*, 2021).

Durant les années 1930, une grande partie des herbiers de zostères de la côte ouest atlantique a subi un évènement de mortalité à grande échelle avec pour principale cause une maladie dégénérative due au protiste *Labyrinthula zosterae* (en anglais, maladie appelée *wasting disease*, Short *et al.* 1987). De nombreux autres évènements de déclin ont été recensés depuis les années 80 (Murphy *et al.*, 2021 ; Krumhansl *et al.*, 2021 ; Krause-Jensen *et al.*, 2021) et différents facteurs affectant la qualité de l'eau sont en cause. Short et Short (2003) ont déterminés plusieurs facteurs majeurs contribuant au déclin des herbiers de l'atlantique nord-ouest similaire à ceux rencontrés à plus large échelle: eutrophisation côtière, ruissellement du sédiment vers les eaux côtières augmentant la turbidité de l'eau, dragage, certaines pratiques de pêche ou d'aquaculture, renforcement des rivages ayant un impact sur la remise en suspension des sédiments, blooms algaux, mais également à plus large échelle les changements climatiques et la montée des eaux (Short et Neckles, 1999).

Les zones subarctiques, généralement situées entre des latitudes 50°N et 60°N, à l'est du Canada sont des zones côtières considérées comme peu anthropisées et peu ou pas soumises aux phénomènes d'eutrophisation. De plus, dans ces environnements froids, la *wasting disease* ne représente pas un danger majeur pour ces herbiers. Pourtant des évènements de déclin des herbiers de zostères subarctiques ont été observés depuis les années 80, en particulier en Baie James (Lemieux *et al.*, 1999 ; Dickey, 2015) où un manque de données liés au caractère isolé de ce territoire limitait jusqu'à très récemment la caractérisation du déclin des herbiers de zostères (Kuzyk *et al.*, 2023).

Les herbiers subarctiques de l'est de la baie James

La Baie James est une région du Québec s'étendant du 49° au 55° parallèle nord et d'une superficie d'environ 400 000 km², caractérisée par des formations géologiques complexes remontant au précambrien (Hydro Québec, 2001).

La Baie James est alimentée par une entrée d’eaux profondes de l’océan Arctique, de surface depuis la Baie d’Hudson le long de la côte ouest (Messier, 2002 ; Dickey, 2015) et par un important apport d’eau douce le long de la côte est, principalement par la rivière La Grande ayant son embouchure à Chisasibi (**Figure 1**).

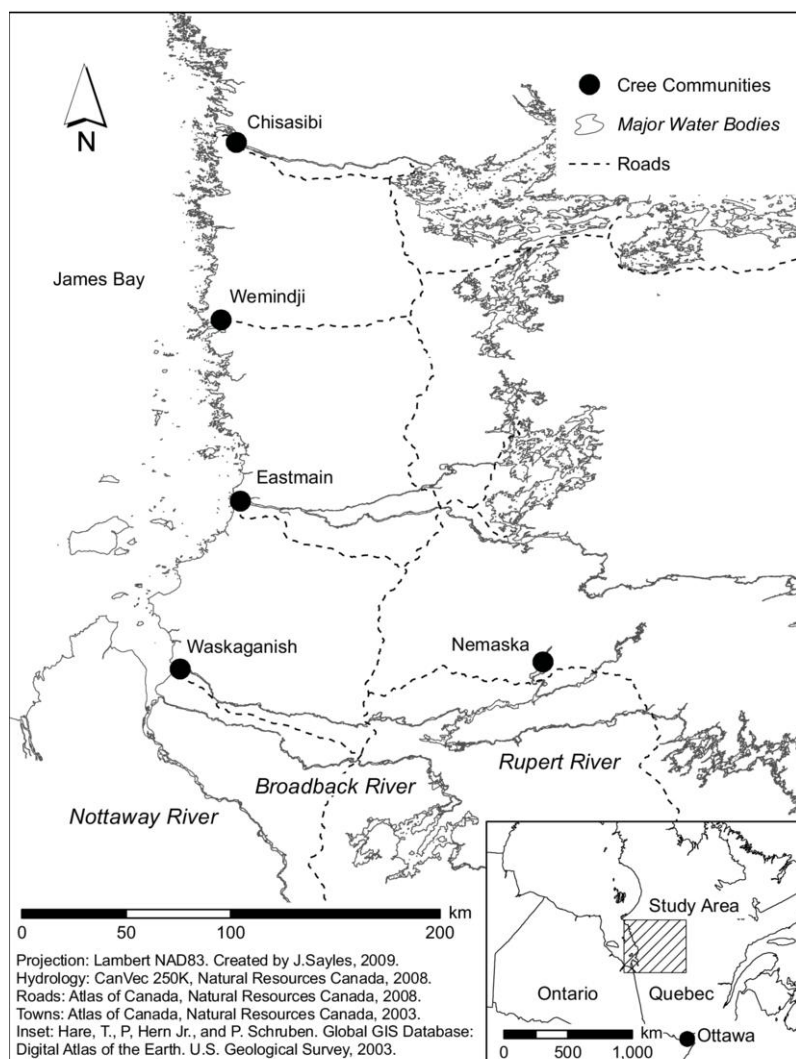


Figure 3. Carte de la côte orientale de la Baie James (Québec, Canada) avec les communautés Cries de Nemaska, Waskaganish, Eastmain, Wemindji, et Chisasibi (tiré de Atkinson et Mulrennan, 2009)

La plume d'eau douce de la rivière La Grande subit une déviation vers le nord, suivant la circulation côtière et l'hydrodynamisme de la baie James et la baie d'Hudson (Ingram et Larouche, 1987 ; McDonald *et al.*, 1997). La décharge d'eau douce annuelle moyenne associée à la rivière La Grande, dans les années 70 contribuait environ à un tiers de l'apport en eau douce des tributaires de la côte est de la Baie James. À la suite des phases successives d'harnachement de la rivière débutées dans les années 1970, la contribution en eau douce de la Grande atteint maintenant la moitié de l'apport total par tous les tributaires, selon Dickey (2015) et cette augmentation serait plus importante en hiver (Messier, 2002).

Les herbiers de zostères de la Baie James ont commencé à décliner dans les années 1980 selon les observations des trappeurs Cries sur leur territoire. Ils ont subi un déclin drastique à la fin des années 90 et seul un rétablissement partiel a pu être observé depuis (Leblanc *et al.*, 2022). Les raisons de cette diminution des herbiers de la Baie James et des services écologiques qu'ils fournissent (notamment en lien avec la migration des oies) seraient liées aux températures de surfaces locales, à la fonte précoce de la glace et à des décharges d'eaux douces importantes en été (Leblanc *et al.* 2022, Kuzyk *et al.*, 2023). La zone côtière est de la Baie James est une région considérée comme un système oligotrophe, ayant parmi les concentrations en nutriments les plus basses du complexe de la baie d'Hudson (nitrate+nitrite: hiver = $3.25 \mu\text{mol L}^{-1}$; été = $0.30 \mu\text{mol L}^{-1}$ et phosphate: hiver = $0.38 \mu\text{mol L}^{-1}$; été = $0.18 \mu\text{mol L}^{-1}$; Kuzyk *et al.*, 2023). Les zostères sont considérées comme des plantes halophytiques : elles sont intolérantes à des salinités inférieures à 5 ppt (Grant et Provencher, 2007 dans Dickey, 2015). Les zones côtières de la Baie James ne s'apparentent pas au système observé d'eutrophisation dans les autres régions de l'Atlantique nord où un déclin des herbiers a aussi été observé. L'eutrophisation ne serait donc pas une cause du déclin des zostères de la Baie James et d'autres hypothèses multifactorielles pourraient être la source de leur diminution dans cette région.

Le projet « Coastal Habitat Comprehensive Research Project » (<https://www.eeyoucoastalhabitat.ca/>; Kuzyk *et al.*, 2023) est issu du besoin d'améliorer la compréhension des paramètres et facteurs environnementaux affectant la distribution et la

productivité des zostères le long de la côte est de la Baie James, dans le territoire Eeyou Istchee. Ce projet, initié à la demande des communautés Cries côtières d'Eeyou Istchee et supervisé par l'organisme à but non lucratif Niskamoon Inc., a pour objectif principal d'améliorer notre compréhension de l'écologie des herbiers de zostères et de leur lien avec l'occurrence et la migration des bernaches du Canada (chassées par les Cries) grâce à une approche de recherche se basant sur la participation des membres des communautés Cries dans toutes les phases de la recherche. Au sein de ce grand projet de recherche, mon mémoire de maîtrise s'est focalisé sur un aspect précis de l'écologie des herbiers de la Baie James : le lien entre les conditions physiologiques des herbiers et les concentrations en nutriments estivales dans la colonne d'eau et les sédiments.

Objectifs et hypothèses

L'objectif principal de cette étude est de déterminer si les concentrations actuelles en nutriments (nitrates et phosphates) dans la colonne d'eau et dans les sédiments le long de la côte est de la Baie James peuvent être l'un des facteurs limitant le métabolisme des zostères à l'aide d'indicateurs physiologiques comme les concentrations et les isotopes du carbone et de l'azote. Cette étude se concentre dans la région de Chisasibi principalement (nord-est de la Baie James et dernière communauté côtière d'Eeyou Istchee), cette dernière étant la région sous l'influence de la rivière La Grande et ayant été marquée par le déclin le plus drastique des herbiers dans les années 90 (Leblanc *et al.*, 2022).

Nos deux hypothèses sont que (1) les concentrations en nutriments dans la colonne d'eau et dans les sédiments sont limitantes pour le métabolisme des zostères, surtout aux sites proches de la plume de la rivière La Grande, étant influencés par l'apport d'eau douce du tributaire, et que (2) les proxys physiologiques chez les zostères devraient indiquer une translocation énergétique des ressources (azote et carbone non-structurel) vers les racines.

CHAPITRE 1

CONDITION PHYSIOLOGIQUE DES HERBIERS DE ZOSTERES (*ZOSTERA MARINA*) SELON LA DISTRIBUTION DES NUTRIMENTS SUR LA COTE ORIENTALE DE LA BAIE JAMES (QUEBEC, CANADA)

Résumé

Les herbiers de zostère (*Zostera marina*) représentent un environnement crucial pour de nombreuses espèces de la chaîne trophique (i.e., poissons, algues, invertébrés, sauvagine), en tant que nourricerie, refuge et pouponnière. En Baie James (Canada), un déclin important de la densité et de la superficie des herbiers a été observé à la fin des années 90 par les membres des communautés Cries, sans qu'il y ait eu de rétablissement significatif à ce jour. Pour tenter d'identifier les facteurs environnementaux limitant le rétablissement des zostères, une campagne d'échantillonnage à grande échelle a été réalisée à l'été 2019 le long de la côte orientale de la Baie James (communautés de Chisasibi, Wemindji, Eastmain et Waskaganish). Des indicateurs physiologiques ont été mesurés sur la zostère simultanément aux concentrations de nutriments (nitrites, nitrates et phosphates) dans la colonne d'eau et dans l'eau porale des sédiments sur 19 sites. L'objectif premier de cette étude est de mieux comprendre si les concentrations actuelles de nutriments dans la colonne d'eau et l'eau interstitielle des sédiments, peuvent être limitantes pour le métabolisme des zostères en utilisant des indicateurs physiologiques. La teneur en carbone et en azote (%C, %N) ainsi que les signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) des feuilles et des racines ont été corrélées à la concentration en nutriments dans la colonne d'eau et les sédiments par des régressions multiples. Les concentrations en nutriments étaient plus élevées dans les sédiments que dans la colonne d'eau (respectivement $3.12 \pm 2.91 \mu\text{mol L}^{-1}$ et $0.20 \pm 0.11 \mu\text{mol L}^{-1}$ pour les nitrites/nitrates), mais relativement faibles comparativement à la majorité des herbiers de l'hémisphère nord, confirmant le statut oligotrophe de la baie. Les teneurs en azote et en

carbone étaient plus élevées dans les feuilles (2.25 ± 0.66 %N et 36.96 ± 1.71 %C) que dans les racines (1.19 ± 0.58 %N et 32.63 ± 3.91 %C), mais seules les teneurs des feuilles variaient le long du gradient nord-sud. Les signatures isotopiques du carbone et de l'azote suggèrent la présence d'autres facteurs limitants comme la disponibilité de la lumière. Les nutriments ne semblent pas être un facteur potentiellement limitant pour la physiologie de la zostère le long de la côte est de la baie James, considérant les concentrations élevées présentes dans les sédiments. Cependant, il sera nécessaire d'explorer plus en profondeur les relations avec d'autres variables environnementales et de tenir compte de la variabilité saisonnière des concentrations en nutriments pour mieux comprendre ce qui limite le rétablissement des herbiers en Eeyou Istchee.

Cet article, intitulé « *Physiological condition of eelgrass meadows (Zostera marina) in relation to nutrient distribution along the east coast of James Bay (Québec, Canada)* », fut corédigé par moi-même ainsi que par la professeure Fanny Noisette. Il est en préparation pour soumission dans le journal *Estuarine, costal and Shelf Science*. En tant que première autrice, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la revue de littérature sur l'état physiologique récent des herbiers de zostères en région nord-atlantique, la campagne d'échantillonnage à l'été 2019, l'exécution des tests et analyses en laboratoire et la rédaction de l'article. La professeure Fanny Noisette, seconde autrice, a fourni l'idée originale. Elle a aidé à la revue de littérature sur l'état physiologique récent des herbiers de zostères en région nord-atlantique, la campagne d'échantillonnage à l'été 2019, au développement des méthodes d'analyses ainsi qu'à la révision de l'article. Mélanie Leblanc, Mary O'Connor et Kaleigh Davis, ont contribué à la campagne d'échantillonnage à l'été 2019 ainsi qu'au projet général, « Coastal Habitat Comprehensive Research Project ».

Abstract

Eelgrass meadows (*Zostera marina*) represent a critical environment for numerous species along the trophic chain (i.e., fishes, algae, invertebrates, waterfowl) as a food source, a shelter or a nursery. In James Bay, a major decline in meadow densities and areas has been observed toward the end of the 1990s by the members of the Cree communities, with no recovery to date. To identify the environmental factors limiting the eelgrass recovery, a large-scale sampling campaign was carried out in summer 2019 along the oriental coast of James Bay (Chisasibi, Wemindji, Eastmain and Waskaganish communities). Physiological indicators were measured on eelgrass samples along with nutrient (nitrites, nitrates, and phosphorus) concentrations in the water column and sediment porewater in 19 sites. The objective of this study was to determine whether the current nutrient concentrations in the water column and sediment porewater could be a limiting factor to the eelgrass metabolism using physiological indicators. Elemental mass percentage (%C, %N) and stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) in leaves and roots were related with nutrient concentration in the water column and sediments with multiple regression analysis. Results show that nutrient concentrations were higher in sediments than in the water column (respectively $3.12 \pm 2.91 \mu\text{mol.L}^{-1}$ and $0.20 \pm 0.11 \mu\text{mol.L}^{-1}$ for nitrites/nitrates), but values recorded were lower than those found in the majority of seagrass meadows in the northern hemisphere, making the bay an oligotrophic system. Nitrogen and carbon content were higher in leaves ($2.25 \pm 0.66 \%$ N and $36.96 \pm 1.71 \%$ C) than in roots ($1.19 \pm 0.58 \%$ N and $32.63 \pm 3.91 \%$ C) but only leave contents exhibited variation along the north-south gradient. Carbon and nitrogen isotopic signatures indicate the presence of other limiting factors, like light availability. Nutrients are unlikely a limiting factor of eelgrass physiology along the east coast of James Bay, especially in the sediment. However, it will be necessary to explore deeper the relations with other environmental variables and account for the seasonal variability to better understand factors limiting the meadows recovery in Eeyou Istchee.

Physiological condition of eelgrass meadows (*Zostera marina*) in relation to nutrients distribution along the east coast of James Bay (Québec, Canada)

Lou RICHER¹, Mélanie LEBLANC², Kaleigh DAVIES³, Mary O'CONNOR³, Fanny NOISETTE¹

Affiliations:

1 Université du Québec à Rimouski, Institut des Sciences de la Mer

2 McGill University

3 The University of British Columbia

IN PREPARATION FOR ESTUARINE, COSTAL AND SHELF SCIENCE

Introduction

Seagrasses are flowering plants encompassing 60 species, found at all latitudes in coastal areas that forms extensive meadows in shallow waters. These ecosystems provide crucial habitats and represent essential environments as a food source, a shelter and a nursery for many species along the trophic chain (e.g., fish, waterfowls, algae, invertebrates) (Moksnes *et al.*, 2018; Fourqurean *et al.*, 2012). In addition to these biological roles, eelgrass (*Zostera marina*) meadows have a unique role in sediment stabilization in soft-bottom bays and estuaries (McIver 2015; Barbier *et al.*, 2008) and in nutrients recycling (Unsworth *et al.*, 2010). For all these important roles influencing biogeochemical cycles and providing essential services in coastal areas, eelgrass has been classified as an Ecologically Significant Species (ESS) in Canada (McIver, 2015; DFO, 2009, 2011).

According to Murphy *et al.* (2021), eelgrass meadows are undergoing a major decline equivalent to the one reported for mangroves or tropical forest with an annual rate of surface decrease of 7% since 1990 (Waycott *et al.*, 2009). This global loss results in 14% of all seagrass species being considered at risk of extinction (Murphy *et al.*, 2020; Short *et al.*, 2011). The major cause of this decline is a decrease in water quality, directly and indirectly induced by multiple factors (Orth *et al.* 2006). As stated in Dickey (2015), the water quality components that have the greatest effects on eelgrass survival are nitrogen and phosphorus concentrations, the level of chlorophyll a in the water column, suspended sediments and water clarity (Neckles *et al.* 2009). These factors are linked, in most cases to eutrophication i.e., an excessive supply of nutrients in the ecosystem. In fact, coastal eutrophication driven by nutrient enrichment can lead to algal overgrowth and thus light limitation for benthic primary producers (Murphy *et al.*, 2021; Hauxwell *et al.*, 2003).

However, in some regions, which are not subjected to coastal eutrophication events, eelgrass meadows are also declining, and exhibit difficult recovery, as in some meadows in eastern James Bay, an oligotrophic subarctic region in Quebec (Galindo *et al.*, 2020; Kuzyck *et al.* 2023). As observed by Lalumière *et al.* (1994) and by multiple interactions with Cree community members', James Bay historically hosted vast subtidal eelgrass meadows,

suspected to be the largest in North America (Murphy *et al.*, 2021). In the early 1970s, eelgrass beds were considered the most resource-rich habitat on the Quebec coast of James Bay (Curtis and Allen 1976; Lalumière *et al.*, 1988) and, they had a major importance for geese hunting and for the Cree lifestyle. Cree community members reported an eelgrass meadows decline from the mid 1990s, which is reflected in a visual decrease in surface, density and leaves length from Hydro Quebec surveys along eastern James Bay (Leblanc *et al.*, 2022). This observed decline phenomenon could be caused by local regime shifts where new feedback mechanisms make recovery difficult, as seagrass meadows strongly influence their physical and biological environment through positive feedback mechanisms (Moksnes *et al.*, 2018, Kuzyck *et al.* 2023).

Multiple factors could still be potentially limiting eelgrass presence and recovery in this region like nutrient limitation or diminution in light availability (Lee *et al.*, 2007; Touchette and Burkholder, 2000; Waycott *et al.*, 2009). Eelgrasses need nitrogen (nitrate or ammonium) and phosphate that are considered to be the main nutrients needed for their growth (Delgard, 2013). Nitrogen forms and phosphate are the nutrients limiting eelgrass meadows productivity in most cases (Duarte, 1990; Romero *et al.*, 2006). Major sources of inorganic nitrogen available for eelgrass ecosystems are nitrates (NO_3^-) in the water column and ammonium (NH_4^+) in sediment pore water and water column (Delgard, 2013). Nitrates assimilation is energetically demanding, so taking up ammonium from sediments would be advantageous for eelgrasses (Van Katwijk *et al.*, 1997).

The capacity of eelgrass beds to recover or resist during disturbances or stress at a local scale is multifactorial and includes the effects of limiting factors and energetic allocation strategies of their carbon reserve between above and below-ground parts (Soisson *et al.*, 2017 and references within). As defined in Alcoverro *et al.* (1999), resource limitation, including nutrient limitation, can impact the growth form and patterns of resource allocation to above- and below-ground tissues of eelgrass. Below-ground carbon reserves (i.e., carbohydrates: starch and soluble sugars) are especially important to overcome periods of low-light availability (e.g., winter months or short-term light deprivation events) using their carbon

reserve, in the form of non-structural carbohydrates accumulated during the growing season (Soisson *et al.* 2017). Currently, the effects of limiting factors, especially nutrient concentrations, on resource allocation lack quantifiable information in many systems (McIver *et al.* 2015) and are very sparse for James Bay (Kuzyck *et al.* 2023). To understand how a factor can be limiting in seagrass physiology, multiple variables can be measured and used in seagrasses for assessing their physiological condition. Physiological proxies are widely used to establish seagrass condition but can also be used as indicators of local environmental limitations. As stated by Roca *et al.* (2016), an indicator in ecology and environmental planning is something used to depict or evaluate environmental conditions or changes or to set environmental goals, where this something can be either a component or a measure of environmentally relevant phenomena.

As the factors preventing the full recovery of eelgrass meadows in James Bay have never been investigated the objective of this study is to understand whether the current nutrient concentrations in the water column and sediments on the east coast of James Bay can be limiting factors of eelgrass metabolism. The study focuses on Chisasibi region, the northernmost Cree community in Eastern James Bay, as this region under the influence of La Grande River encountered the most drastic eelgrass declines in the 1990s (Leblanc *et al.*, 2022). Physiological indicators, i.e. elemental mass percentage (%C, %N) and stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) were measured in eelgrass leaves and roots at 19 sites in the Chisasibi region near the La Grande river plume. Nitrites/nitrates (NO_x) and phosphate concentrations in the water column and sediment porewater were sampled and quantified at the eelgrass collection time. By linking physiological proxies to summer nutrient concentrations aimed at determining if nutrients are limiting for eelgrass. Our two hypotheses are that (1) nutrient concentrations in water column and sediments could be limiting, especially at the sites near the La Grande River plume and that (2) physiological proxies in eelgrass should indicate that nutrients are taken up by the roots since nutrients are expected to be less limiting in sediments.

Materials & Methods

1.5.1 Study Area

James Bay is the southern subarctic marine extension of the Hudson Bay and forms the largest inland marine water body in North America (Lalumière *et al.* 1994). The eastern shore stretches from 51.7 N to 54.6 N and is on a shallow slope emerging terrain rapidly uplifting from previous glaciation (short communication, O'Connor 2020). In its eastern part, the bay receives large freshwater inputs from major coastal rivers draining large watersheds. The bay is under the influence of cold waters from the Arctic Ocean (Lalumière *et al.*, 1994). The most important tributary of the freshwater system is the La Grande River, located in the north of the Bay and feeding the biggest hydroelectric project in Quebec. Its flow has been considerably modified since the 1970s with several dams and rivers diversions that nearly resulted in a two-fold increase. In 2002, Messier *et al.* established La Grande River's flow to $3400 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ and its freshwater input being half of all tributaries on the east coast of James Bay. Eastern James Bay coast is ice-covered between December and early June each year, although the date of fast ice breakup has gotten progressively earlier since 1980 (Taha *et al.* 2019)

Coastal waters on the east shore reach freezing point during winter while the sea surface temperature increases to $20 \text{ }^\circ\text{C}$ in summer. The surface salinity varies from 0 close to the river plumes to 27 PSU in areas less impacted by freshwater inflow (Lalumière *et al.*, 1994). The eastern region is part of the Eeyou Istchee traditional territory of Cree people. Four Cree Nations share the coastal zone: Waskaganish, Eastmain, Wemindji and Chisasibi, respectively along the south-north gradient. In the 1970s, the 250 km^2 of eelgrass beds reported in James Bay were healthy (FOPO 2008) and were considered the most productive habitat on the Quebec coast of James Bay (Curtis and Allen 1976), as stated in Dickey (2015).

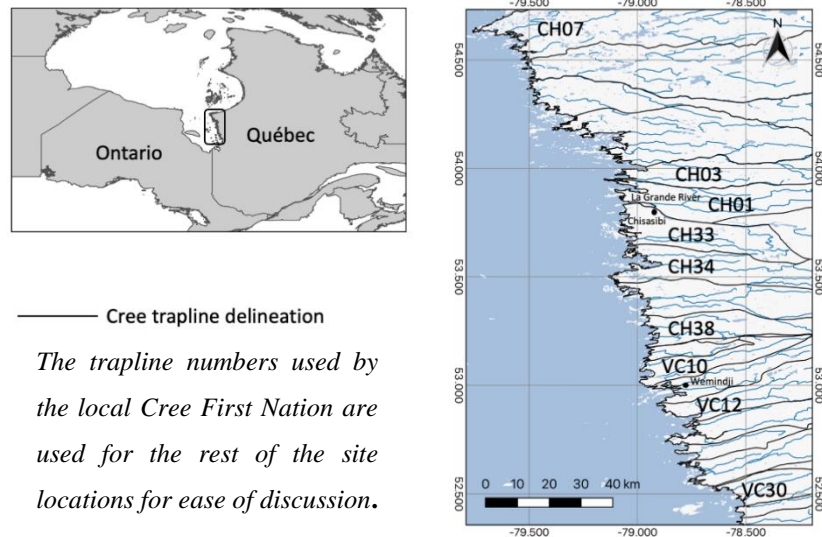


Figure 4. Map of the eastern coast of James Bay, a subarctic region of Québec (Canada), with all the traplines where sites were visited in this study

1.5.2 Eelgrass Sampling

A total of 19 shallow sites, belonging to seven traplines, from 0.23 to 1.8-meter-deep, where eelgrass was currently present, were visited along the east coast of James Bay between mid-July and the end of August 2019 (see **Fig 4.**). Sampling sites were chosen based on previous scientific campaigns and traditional knowledge from the Cree land-users and visited with freighter canoe led by Cree boaters. At each site, eelgrass shoots (*Z. marina*) were harvested randomly by SCUBA or snorkelling. Between 2 and 15 shoots per site, at least 2 m away from one another, were collected by hand, keeping a considerable part of the root and rhizome system. Eelgrass shoots were stored in plastic bags filled with sea water on site, then transported in coolers until being measured at the lab, at the end of each daytrip. In the laboratory, five shoots were selected randomly for each site, rinsed with tap water and epiphytes were removed by gently scrapping the leaves with glass slides. On each shoot, rhizome and leaves were separated at the base of the sheath (basal meristem), each part split in half and bagged separately for further analyses (see next section). Samples were kept at -80 °C until elemental content and stable isotopic determination.

1.5.3 Physiological indicators along the coast

Elemental mass percentage (%C, %N) and stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) were quantified in leaves ($n = 2-5$) and rhizome ($n = 2-5$) for each site, for a total of 210 samples. All samples were freeze-dried in open plastic bags for 48h and ground using a mortar and pestle, washed between each sample. Isotope and elemental indicator samples were processed at the Université du Québec à Trois-Rivière (UQTR), Québec, Canada. Following the technique presented in Hitchcock *et al.* (2017), to obtain carbon and nitrogen isotopes and elemental analysis, ground plant material (1,2 mg) samples were combusted to gases using a Thermo Finnigan Flash 2000 elemental analyzer. A continuous flow of helium sent the resulting gases to a Delta V™ Plus Thermo Finnigan isotope ratio mass spectrometer (Thermo Fisher Scientific, USA).

The atomic C:N ratio was calculated, using the atomic weights of C (12) and N (14). The stable isotope ratios of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ were expressed as the relative per mil (‰) difference between the sample and the standards of Pee Dee Belemnite carbonate for C, and air for N, using the following:

$$\delta X = [(R_{\text{sample}} / R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$$

where $X = ^{15}\text{N}$ or ^{13}C , and $R = ^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ or $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$

To correct raw sample data using a mass regression curve, working standards (Sorghum flour, T67 and USGS40 L-glutamic acid (Qi *et al.*, 2003) were used. These standards had an average coefficient of variation of 0,114 and 0,086 for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ respectively, over all runs.

1.5.4 Nutrient sampling and analysis (for the northern area)

At each location where eelgrass was sampled in the Chisasibi nation territory (hereafter called “northern area”), sea water was collected for nutrients, directly from the Niskin bottle with acid-washed 50 mL syringes in triplicates, filtered on burnt GF/F Whatmann filters (25 mm) and stored in 15 mL acid-washed Falcon tubes. Filtered samples of water (N = 150) were stored at -20 °C pending analyses, and analysed with a Technicon™ AutoAnalyzer II (SEAL Analytical, Porvair, UK) to obtain nitrates, nitrites, and phosphates concentrations in the water column. All the samples were sorted by salinity range (< 12, 12<-<19, >19) for correction.

Additionally, at each site in traplines CH01, CH03, CH33, CH34 and CH38, a sediment core was collected underwater using a cut 50 mL syringe for nutrient analysis in porewater. Thus, only one replicate per site was sampled due to field logistical issues. In the laboratory, all cores were stored in the freezer (-20 °C). To ensure thawing, cores were placed at 4 °C the night prior analysis. After being weighted with a maximum of 35 g and transferred into 50 mL Falcon tubes, all samples were centrifuged for 30 min at 6500 rpm. Porewater supernatants were kept at -80 °C until analysis. Nitrates and phosphates were quantified using a Technicon™ AutoAnalyzer II after porewater samples were thawed, filtered on cellulose acetate filters of 0.2 µm nominal pore size (25 mm diameter; Whatman) and diluted with MiliQ water to obtain a minimal volume of 3 mL. Nutrients porewater samples were analysed with Technicon™ AutoAnalyzer II, as described above, to obtain nitrates, nitrites, and phosphates concentrations in sediments.

1.5.5 Statistical analysis

Eelgrass isotopes signatures ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) and elemental content (%C, %N) in leaves and roots were independently compared among sites by performing nested ANOVAs, with the site nested in trapline, followed by post hoc tests (Tukey tests). Mean physiological values were also compared between leaves and roots for all variables using Student t-test. Then, all

physiological proxies were used to identify clusters in sites, using hierarchical clustering with Euclidian distance method and Ward grouping.

Mean nutrient concentrations per site ($n = 3$ per site) in the water column and single values of nutrient concentration in sediment porewater ($n = 1$ per site) were used in all statistical analysis. To highlight any similarities in the nutrient concentrations between sites, hierarchical clustering using Euclidian method were applied on nitrites/nitrates (NO_x) and phosphate concentrations distribution in the water column and sediment porewater separately, of the 12 sampled sites.

Relationships between nutrient concentrations and physiological indicators were assessed only for sites from traplines CH07, CH33, CH34 and CH38 ($N = 10$ sites) to benefit from complete dataset (since porewater was only measured in the northern area). Linear mixed-effect models with traplines and sites as a random effects, NO_x in water, NO_x in porewater, PO_4 in water and PO_4 in porewater as fixed effects were first built. The significance of the random terms was first tested with the function “rand” of the package lmerTest, and subsequently removed as it was non-significant for all parameters assessed. In this case, multiple regression models were performed with the aforementioned fixed variables as predictors. Model simplification and best fitted model selection were conducted using a stepwise method at the alpha level of 0.05. For significant best-fitted models, regression slope coefficients were used to determine the direction of the relation between the physiological indicator and the environmental variable(s). Normality and homoscedasticity of the data and residuals were checked using Shapiro’s test and Bartlett’s test, respectively.

All statistical analyses were performed using the R software, version 2.15.0 (R Core Team 2013, R foundation for Statistical computing, Vienna, Austria).

Results

1.6.1 Physiological proxies along the coast

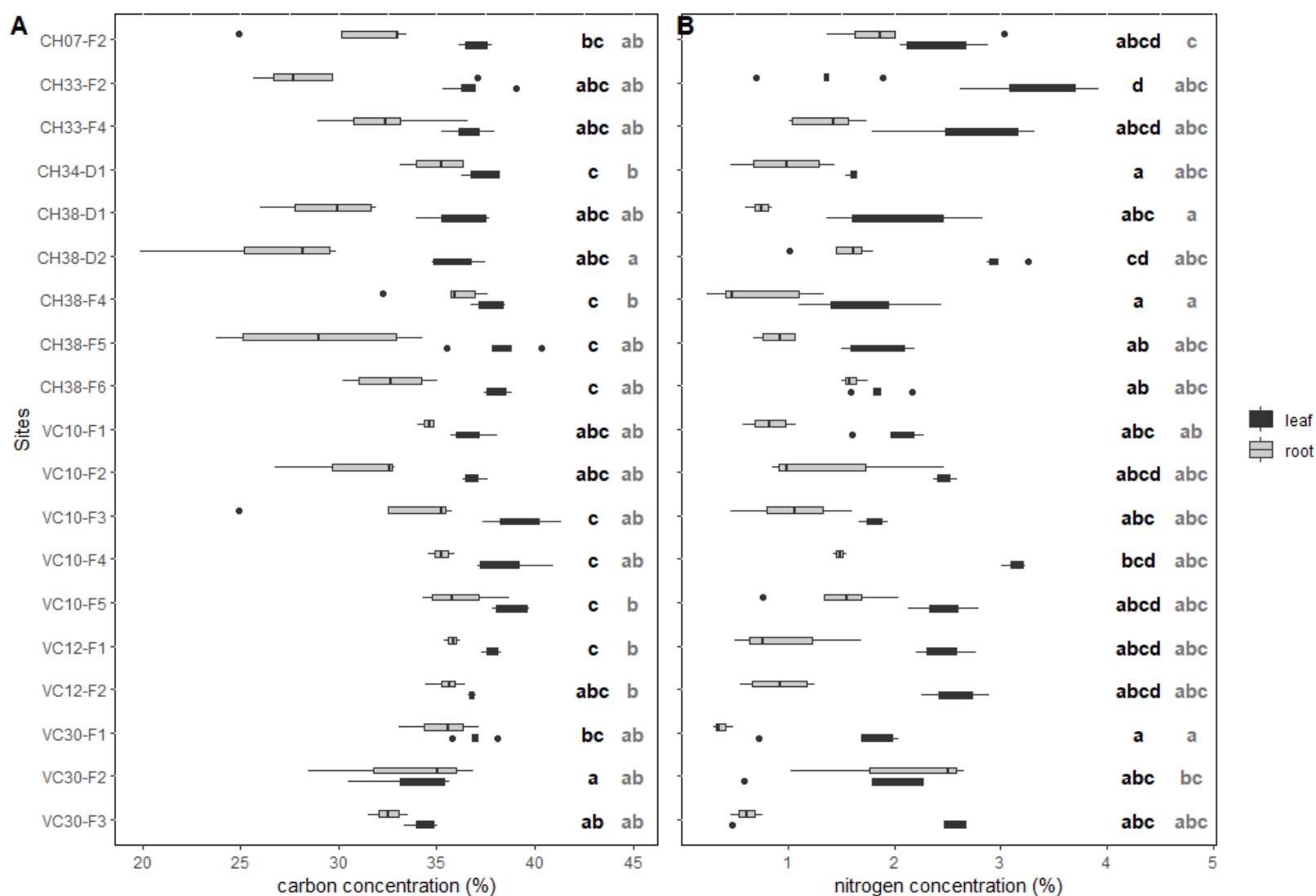
Carbon and nitrogen contents (%C and %N, respectively) were significantly higher in leaves than in roots for most of the sites along the coast (t-test, p value = 0.02, **Figure 5**). Carbon content in leaves ranged from 30.51 % at VC30-F2 to 41.38 % at VC10-F3 (near Wemindji, two of the southernmost sites) while nitrogen contents varied from 0.46 % at VC30-F3; to 3.92 % at CH33-F2, the closest site of the La Grande River. On one hand, root nitrogen content ranged within similar values as in leaves, with a minimum at 0.22 % in CH38-F4 to a maximum of 3.03 % at CH07-F2, the northernmost site. On the other hand, a much greater variability was found in root carbon content, as the variance was at least two times higher than the variance of carbon content in leaves.

No latitudinal north-south pattern was seen on either carbon or nitrogen for roots and leaves among sites (ANOVA, p value > 0.05 in all cases), but it is important to note that for almost all sites, leaves and roots C and N contents followed the same distribution pattern along the coast (**Figure 5**).

Isotopic signatures of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in leaves and roots followed the same pattern as elemental contents, both in leaves and roots, as seen in **figure 6**. The minimum $\delta^{13}\text{C}$ for leaves and roots were measured in VC30-F2 (-14.67 ‰ and -14.44 ‰, respectively). Interestingly, leaves $\delta^{13}\text{C}$ isotopic signature had its maximal value in CH38-D2 with -8.02 ‰, the same site where the lowest value of carbon content was found in roots (**Figure 5-6**).

For the $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signature, VC12-F1 was the site where the highest value was found both in leaves and in roots, respectively 5.98 ‰ and 4.81 ‰ while minimal values were at VC10-F4, (-5.99 ‰ in leaves and -5.93 ‰ in roots).

Isotopic signature for both carbon and nitrogen appeared to be similar for leaves and roots for minimal values (t-test, $p = 0.06$). Sites intra-variability followed the same pattern in leaves (SD = 2.69) and roots (SD = 2.32), especially for $\delta^{15}\text{N}$ signatures, at the exception of CH33-F2, the closest site of the La Grande river, near Chisasibi. Unlike the C and N elemental content concentrations, a slight north-south gradient can be seen for isotopic signatures, especially for the $\delta^{13}\text{C}$ signatures with a decreasing trend in values for the southern sites in



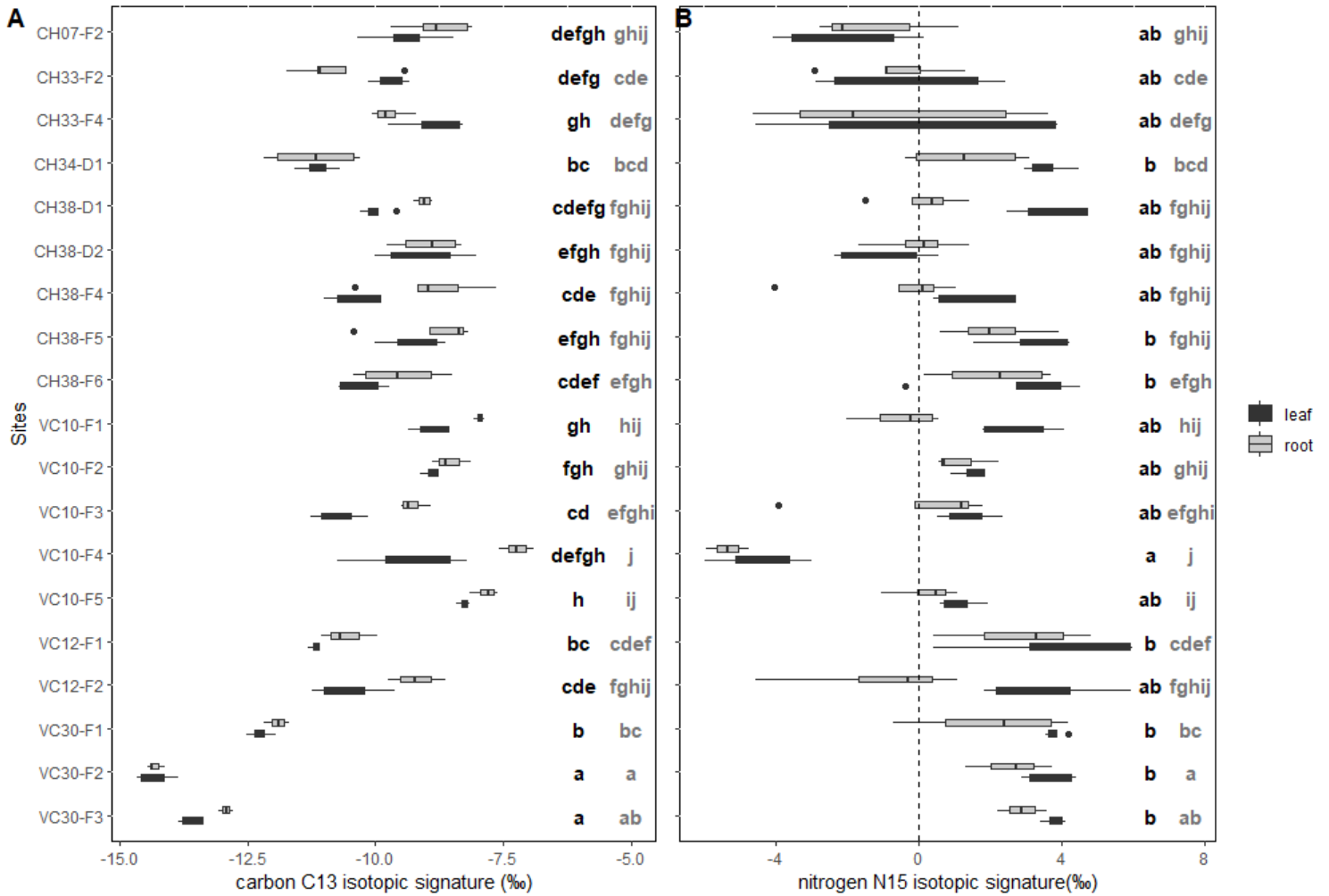


Figure 6. Carbon $\delta^{13}C$ isotopic signature (A) and nitrogen $\delta^{15}N$ isotopic signature (B) values in leaves and roots of *Zostera marina* sampled between 07-27-2019 and 08-04-2019 along the east coast of James Bay (Qc) following a north-south gradient.

trapline VC30, near Eastmain and the Eastmain river (**Figure 6**, ANOVA, $p < 0.05$, Post hoc test Tukey), with values practically half the maximum $\delta^{13}C$ isotopic signatures.

Among the 19 sites where eelgrass samples were kept for physiological analysis, a difference between north (cluster A, Chisasibi area) and south (clusters B and C, below the La Grande river) can be seen when data of isotopic signatures ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) and elemental content (C, N) are compiled (**Figure 7**) using hierarchical clustering. Traplines CH38, VC10 and VC12 matched the Wemindji area characterized by multiple bays with many islands (cluster C).

Cluster D represent a singular site, probably with very particular characteristics of nitrogen content.

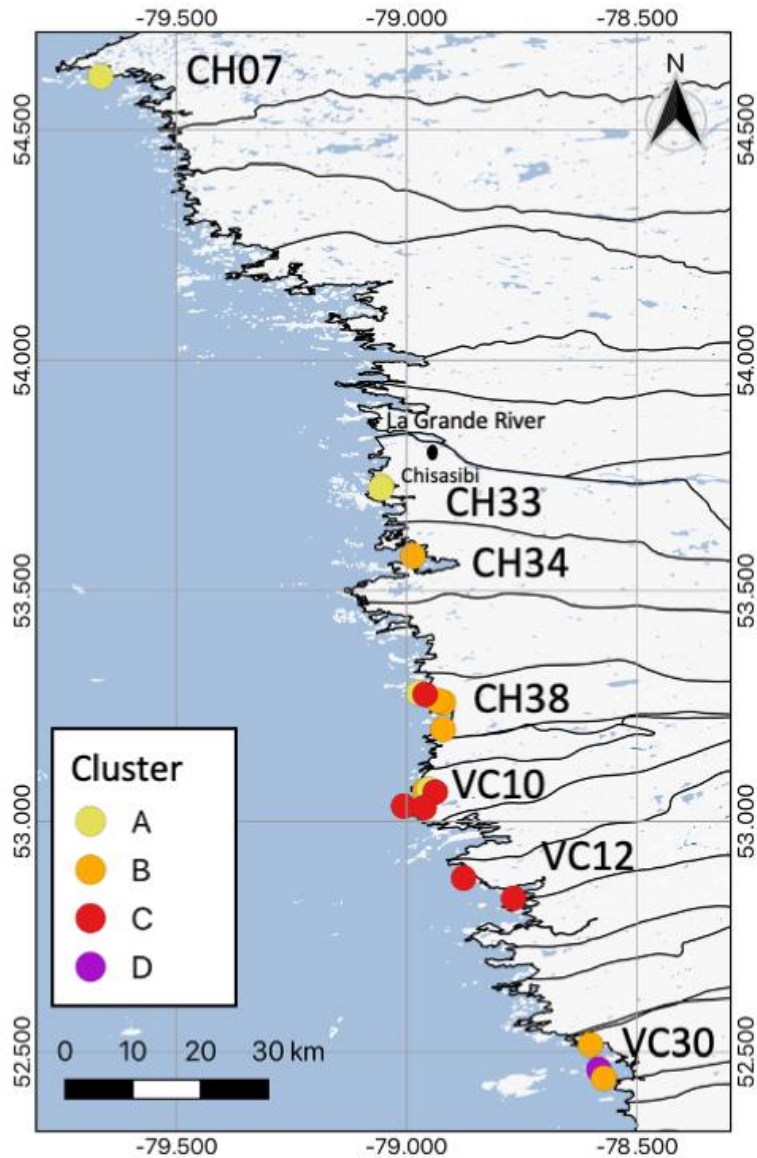


Figure 7. Map of the east coast of James Bay showing hierarchical clustering of the sites ($N = 19$) associated to traplines and based on physiological analysis (isotopic signatures $\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$ and C,N elemental content) performed in roots and leaves (≥ 3 shoot replicates per site).

1.6.2 Nutrient distribution in the northern area (Chisasibi region)

Nutrient concentrations measured in the water column in summer were very low in the whole eastern James Bay (**figure 8**). In the Chisasibi area (i.e. traplines CH01, CH03, CH33, CH34 and CH38), nitrites and nitrates (NO_x) concentrations in the water column ranged from $0.051 \pm 0.002 \mu\text{mol.L}^{-1}$ in CH33-F2 to $0.305 \pm 0.006 \mu\text{mol.L}^{-1}$ in CH38-F6 (**Figure 8A**). The lowest NO_x values were measured in traplines CH03 and CH33, the closest to the La Grande river mouth. Sites from these traplines (CH33-F3 and CH03-F3) showed the highest intra-variability among samples with a standard deviation (SD) of 0.072, approaching the NO_x concentration variation at the whole bay scale (SD $0.085 \mu\text{mol.L}^{-1}$). Phosphate concentrations in the water column presented a similar distribution pattern as [NO_x] with the lowest values recorded in site CH33-F1 ($0.066 \pm 0.004 \mu\text{mol L}^{-1}$) and the highest value in site CH38-D2 ($0.197 \pm 0.006 \mu\text{mol L}^{-1}$) (**Figure 8 A-B**). Two regions were discriminated by the threshold of $0.10 \mu\text{mol L}^{-1}$ in the water column: CH33 and CH03 for both [NO_x] and [PO₄⁻]; regions on either side of the La Grande river in the Chisasibi area (**figure 8A-B**).

Sediment porewater [NO_x] and [PO₄⁻] were almost ten times higher than water column values (**Figure 8C**). The distribution patterns for both [NO_x] and [PO₄⁻] were not similar to the ones observed for nutrients in the water column, without a clear discrimination between northern and southern sites (**Figure 8C-D**). Lowest [NO_x] values were found in trapline CH34 at sites CH34-F1 and CH34-D1, respectively 0.25 and $0.26 \mu\text{mol.L}^{-1}$, whereas highest values were found in trapline CH38 (between 5.20 - $9.09 \mu\text{mol L}^{-1}$) and at site CH33-F2 ($7.85 \mu\text{mol L}^{-1}$). For phosphate concentrations in sediment porewater, both lowest and highest values were found in the same regions; in CH38 and traplines near the La Grande river mouth with the lowest being 1.43 and $1.45 \mu\text{mol L}^{-1}$, respectively at CH03-F3 and CH38-D2, and the highest being 5.83 and $4.31 \mu\text{mol L}^{-1}$, respectively at CH1-F2 and CH38-D1.

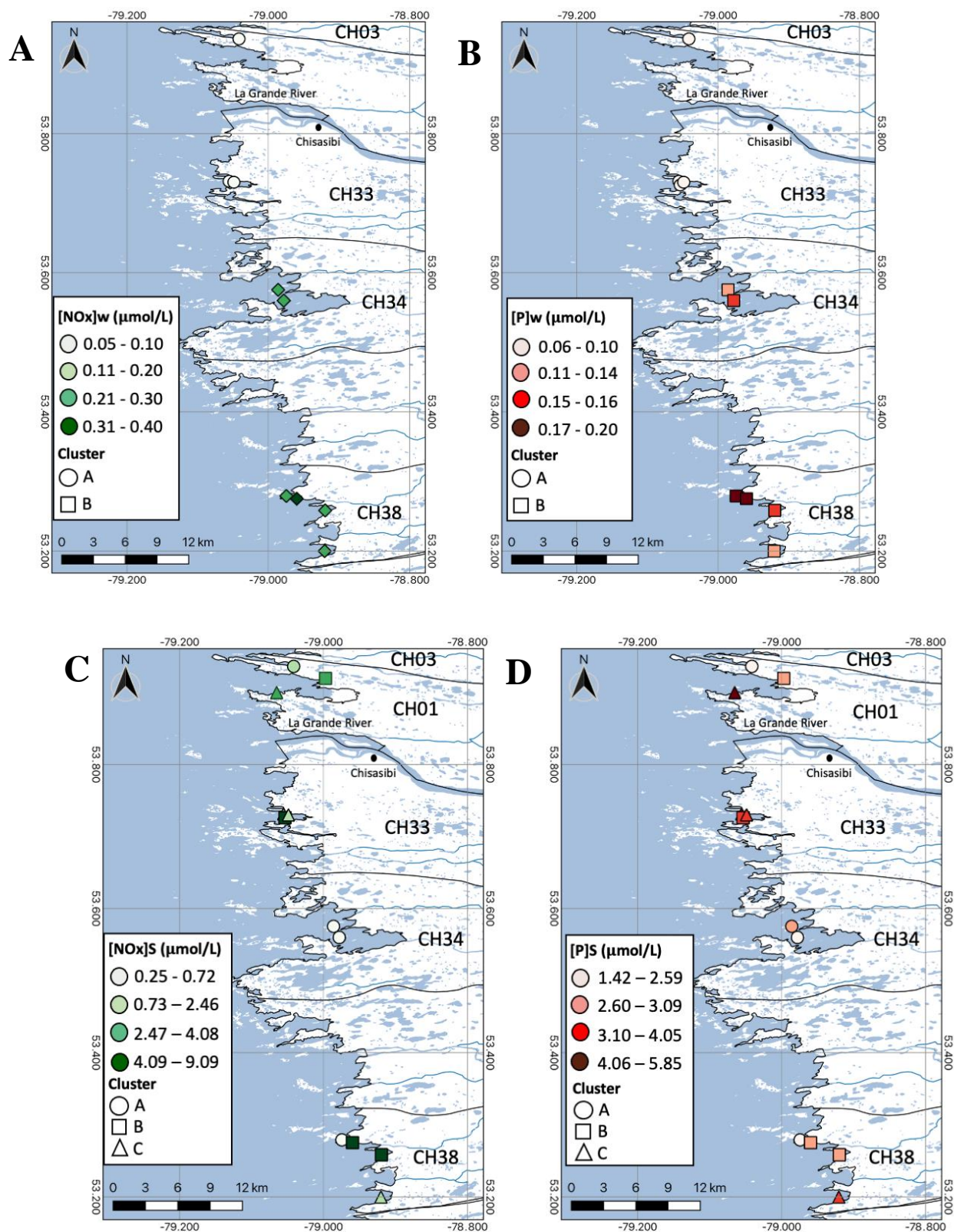


Figure 8. Map of the east coast of James Bay showing hierarchical clustering using Euclidian method of sites ($N = 12$) where nutrients concentration were measured in the water column for nitrites/nitrates (A) and phosphate (B) and in the sediment porewater for nitrates/nitrites (C) and phosphate (D) in trawls near the Chisasibi area

1.6.3 Relationship between eelgrass conditions and nutrients

Relationships between physiological indicators and nutrient concentrations in the environment were explored with multiple regression models, summed up in **Table 1**. Regression analyses explained 47-49% of the variance for leaf physiological indicators with the exception of C content that was not significant ($p < 0.001$ for all leaf proxies except C content). Significant regression analyses exhibited a moderate success in explaining physiological indicators in roots with R^2_{adj} of 0.26 for $\delta^{13}\text{C}$ and 0.29 for N content. NO_x concentration in the water column was the explanatory variable having the greatest influence on physiological variables, especially in leaves. Nitrogen % in leaves (global $p < 0.01$) showed a negative relation with $[\text{NO}_x]$ in water column and phosphate concentration in sediment porewater. $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signature in leaves (global $p < 0.01$) was positively affected by nitrates in the water column and phosphates in the porewater and negatively related to phosphate in the water column. $\delta^{13}\text{C}$ signature in leaves and roots increased with the increase in phosphate concentration in water column ($p < 0.01$). Nitrite and nitrate concentrations in sediment porewater had no significant effect on physiological variables neither in leaves nor in roots.

Carbon content in leaves and roots were not influenced by nitrites/nitrates (NO_x) and phosphate concentrations neither in sediment porewater nor in the water column as regression was not significant (**Table 1**). The same can be observed for nitrogen $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signature in roots (global $p = 0.12$).

Table 1. Best fitted models between nutrients concentration and physiological variables in eelgrass leaves and roots in 7 sites (N= 35 in total) in the Chisasibi area. When model is significative ($p < 0.05$), relation trend is shown by a negative or positive arrow

	Best fitted model	Model P-value, R²	[Nox] water	[P] water	[Nox] sed	[P] sed
%C leaf	%C ~ [NOx] _w + [NOx] _s	0.09, 0.14	0.322		0.055	
%N leaf	%N ~ [NOx] _w + [p] _s	< 0.001, 0.49	<0.01 ↓			< 0.001 ↓
δ¹³C leaf	δ ¹³ C ~ [NOx] _w + [P] _w	<0.001, 0.49	<0.01 ↓	<0.01 ↑		
δ¹⁵N leaf	δ ¹⁵ N ~ [NOx] _w + [P] _w + [P] _s	<0.001, 0.47	0.02 ↑	0.04 ↓		0.02 ↑
%C root	%C ~ [NOx] _s	0.21, 0.06			0.21	
%N root	%N ~ [NOx] _w + [P] _w + [P] _s	0.02, 0.29	0.005 ↓	0.13		0.06
δ¹³C root	δ ¹³ C ~ [P] _w	0.003, 0.26		<0.001 ↑		
δ¹⁵N root	δ ¹⁵ N ~ [NOx] _w	0.121, 0.08	0.12			

Discussion

Coastal areas along the coast of James Bay can be considered oligotrophic, at least in summer, as stated in Dickey (2015). Nitrite and nitrate concentrations in the water column along eastern James Bay were lower by an order of magnitude than the ones in sediment porewater in this study. On a global perspective, average concentrations were lower than in other North Atlantic coastal regions at the same summer period (Neckles *et al.*, 2009; Trowbridge *et al.* 2009). In the Chisasibi area, lowest NOx concentrations in the water column were found near the La Grande river mouth, which could be explained by a dilution effect (Galindo *et al.* 2020). While our sampling may not be representative of the whole season, these low concentrations are unusual compared to most of the estuaries which receive a lot of riverine inputs, where freshwater intakes usually bring higher nutrient concentrations. Based on studies conducted on water samples at the mouth of the La Grande river in summer 1974, it is suspected that the river does not contribute significantly to nutrient enrichment of

James Bay (Grainger and McSween, 1976 in Messier 2002). However, ammonium concentration could not be measured in this study, due to logistical issues, and may greatly contribute to inorganic nitrogen in the water column (Hirst, 2016). Thus, it could be that at the La Grande river mouth, ammonium intake from the river in the bay is greater than expected. This hypothesis is supported by the absence of the dilution pattern in the Chisasibi area for phosphate concentration in the water column. Ammonium concentrations in summer in the water column are needed to better understand the nutrient uptake dynamics and should be further quantified along eastern James Bay. However, the very low nitrogen concentration at the river mouth could also be explained by an increased use of nitrogen by primary producers in this area which could seasonally deplete nitrogen (Galindo et al. 2020)

Seagrasses are able to take up nutrients both from the water column through leaves and from the sediment pore water through roots (Borum *et al.* 2004). In general, NH_4^+ is considered to be the dominant form of inorganic nitrogen in the sediments whereas both NH_4^+ and NO_3^- are incorporated by leaf absorption from the water column in *Zostera* species (Touchette and Burkholder 2000; Welsh *et al.* 2000). As higher nutrient concentrations are typically found in sediments as compared to the overlying water column, pore waters are often considered the main source of nutrients for seagrasses. NO_x concentration in the water column indicated oligotrophic waters in James Bay but nutrient pore water concentrations, being 10x higher, support the hypothesis of absorption mainly by roots. However, seagrasses often display very complex strategies to meet their nutrient requirements, particularly for nitrogen (Touchette and Burkholder, 2000). Under nutritionally poor (oligotrophic) conditions, seagrasses, especially *Zostera*, have been reported to take up nutrients in whatever form is available from the water column or pore water (Lepoint *et al.*, 2002 and La Nafie *et al.*, 2014 in Nayar *et al.*, 2018). As the uptake of both nitrogen and phosphorus by below-ground biomass is generally insufficient to meet the total nutrient requirement of seagrass; nutrients can be translocated within plant tissues (Nayar *et al.*, 2018).

Elemental composition (C and N) in seagrass tissues may vary spatially (Hirst *et al.*, 2016) and temporally depending on growth season patterns. During summer growth season,

nitrogen content in leaves decrease, as shown by Short (1984), reaching below 1.8% in nitrogen-poor environments. Nitrogen content in seagrass tissues in James Bay had an average of 1.7%, which may indicate some nutrient limitation (Duarte, 1990), supported by low values of NO_x in water column, and oligotrophic conditions in the environment. In leaves, mean N content is shown to be higher than in roots in the eelgrass of James Bay, which could be explained by the fact that nitrogen is the main component of the photosynthetic pigments (Hansen *et al.*, 2000). Carbon content in seagrass tissues gives information about metabolism and physiological photosynthetic performance (Hu *et al.*, 2012). In James Bay, no geographical pattern nor difference between sites can be seen along the coast, which could indicate that photosynthetic assimilation or metabolic performances are similar all along the coast in the weeks preceding our sampling. High variability exists in carbon content in roots according to the season: root carbon content is generally low at the start of the growing season, after the carbon stock is used for growth toward the end of the winter season. However, carbon content increases again in the vicinity of the end of the summer season, for storage in anticipation of the winter period (Soissons *et al.* 2018). Carbon and nitrogen content have also been shown to vary according to local acclimation to temperature (Paul and Dos Santos 2019), which we could not show in our study but may explain some of the variability observed along the eastern coast of James Bay.

Vander Zanden *et al.* (2005) and Roman *et al.* (2018) established that nitrogen, but also carbon isotopic analyses in seagrasses are effective environmental tracers of any alterations in the biogeochemical environment in which seagrass meadows are growing. One advantage of analyzing stable isotopes is that they reflect a time-integrated measure of assimilated nitrogen rather than an instantaneous value (Yamamuro *et al.*, 2003). This allows $\delta^{15}\text{N}$ to be used as an indicator to identify nitrogen sources and detect increases in nitrogen loads while they are still too low to cause any detectable change in nitrogen contents in tissues, as stated in a physiological approach from Yamamuro *et al.* (2003). Along the oriental coast of James Bay, values of $\delta^{15}\text{N}$ were on the lower end of the range found in literature (Lepoint *et al.*, 2004 and references within). In oligotrophic coastal waters, such as summer waters in eastern James Bay, the main nitrogen source is usually N fixation by microorganisms. In these

conditions, low $\delta^{15}\text{N}$ values in eelgrass leaves (between 0 and -2‰) can be associated to an enhanced contribution of nitrogen fixation in association with microorganisms to the nitrogen pool available (Yamamuro *et al.*, 2003). Such values were found mostly at the northernmost sites (near the La Grande river). When isotopic signature values are high (8-10‰) in plant tissues, which is not the case in this study, it can indicate that meadows assimilate nitrogen from the water column influenced enriched in nitrogen by river waters feeding the bay. Low values of $\delta^{15}\text{N}$ are also associated with macrophytes that assimilate their nitrogen from sediment porewater where fractioning of nitrogen isotopes occur during decomposition (Yamamuro *et al.*, 2003). This reinforces the hypothesis that eelgrass in James Bay probably use nitrogen from pore water instead of water column.

As a study on another species of eelgrass, *Zostera noltei*, shows, during growth season when nitrogen assimilation by the plant exceeds nitrogen uptake, $\delta^{15}\text{N}$ values in tissues tends to increase (Evans, 2001; Roman *et al.*, 2018). In that case, $\delta^{15}\text{N}$ values in eelgrass leaves tend to decrease while leaf nitrogen content increases. However, in James Bay, the opposite relation can be observed, with $\delta^{15}\text{N}$ values in leaves increasing while N content in leaves decreases, indicating that uptake could exceed assimilation. This hypothesis is also supported by the low values of $\delta^{15}\text{N}$ in eelgrass that can be explained by great nitrogen inputs from the sediment leading to an uptake rate higher than the assimilation rate. Thus, nitrogen does not appear to be a limiting nutrient in James Bay because physiological proxies suggest that nitrogen taken up by the plant is not limited by the environment.

The absence of a difference between leaf and rhizome in $\delta^{15}\text{N}$ signals indicates that leaf and rhizome tissues utilise similar N sources, either via direct uptake from the environment, or via translocation between tissues (Hirst, 2016, Agawin *et al.*, 1996). When NO_x concentration in water column increases, $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signature increases as well, meaning leaves may absorb nitrates (heaviest form of nitrogen) from the water column (Pedersen and Boren 1992). The NO_x concentrations in the water column influence the nitrogen content in the leaves while the NO_x concentrations in the sediment pore water mainly influence the isotopic signature of nitrogen in the roots. This is probably due to the fact that the nitrogen

source in the sediment is likely ammonium, generating a change in the signature. If ammonium is the main nitrogen form in the porewater, it could also support the absence of relationship between NO_x porewater concentrations and the variation of physiological variables assessed in this study. Nonetheless, when phosphate concentration in the water column and sediment porewater increase, a few proxies, essentially regarding carbon also increase. This could mean a slight limitation of phosphate, especially in the water column but this hypothesis remains to be verified.

$\delta^{13}\text{C}$ isotopic signature can be influenced by many environmental and ecological conditions such as inorganic carbon source and concentration, water temperature (effect on the CO₂ solubility), the presence of a boundary layer affecting diffusion at the leaf-water interface, physiological mechanisms affecting assimilated carbon concentration in the plant such as CO₂ recycling or light availability (McPherson *et al.*, 2015). In leaves especially, $\delta^{13}\text{C}$ values can be a robust indicator of the photosynthetic efficiency, mainly related to metabolism and light availability (McPherson *et al.*, 2015). Tissue values of $\delta^{13}\text{C}$ in eelgrass of the James Bay are within the usual range found in literature for seagrasses ($-14\% < \delta^{13}\text{C} < -5\%$; Hu *et al.* 2012). $\delta^{13}\text{C}$ values can indicate if plants rely on CO₂ or HCO₃⁻ as a carbon source for photosynthesis (Grice *et al.* 1996). Heavy carbon isotopic signature, as found in eelgrass in comparison to phototrophs or marine algae (Hu *et al.*, 2012), can be interpreted as an evidence for the role of bicarbonates as a source of inorganic carbon for photosynthesis in eelgrass. However, along the eastern coast of James Bay, $\delta^{13}\text{C}$ expressed a large range of values across a north-south gradient. This spatial within taxa variability in stable carbon isotope composition is a current pattern (Hu *et al.*, 2012). For instance, heavier $\delta^{13}\text{C}$ signatures can be linked to increased light availability affecting photosynthetic capacity (Grice *et al.*, 1996). Even if no light availability data were measured during this study, turbidity near the river mouth could be higher than in the rest of our study zone, which could impact light availability and underpin differences in carbon isotopic signatures between eelgrass (Roca *et al.*, 2016).

Conclusion

Physiological indicators are good proxies of eelgrass physiological condition (Roca *et al.*, 2016) and could be related in our study to environmental nutrient concentrations along eastern James Bay. Our result shows that eelgrass most likely take up their nutrients from sediment pore water and that the eelgrass physiology does not seem to be limited by nitrogen concentration in eastern James Bay. Isotopic signatures indicate the presence of other limiting factor for eelgrass, such as light affecting photosynthetic efficiency. Indeed, light limitation due to natural water turbidity or depth can restrict eelgrass distribution and is a major cause of seagrass decline in coastal waters worldwide (Murphy *et al.* 2021). James Bay, as a subarctic region is also influenced by the formation and break-off of the ice cover. Eelgrass phenology and thus its physiological processes could be influenced by a late sea-ice break-off that may delay the start of the growing season. Finally, eelgrass in James Bay seemed to be suffering from a stress induced by environmental conditions but nutrient limitation does not appear to be one of the limiting factors along the east coast in James Bay because of the nitrogen-rich sediments. To better understand the current factors still preventing a full eelgrass recovery in eastern James Bay, a long-term, seasonal monitoring combining ecological and physiological indicators to assess the eelgrass condition would need to be implemented in the future.

CONCLUSION GÉNÉRALE

De nombreux facteurs environnementaux tels que la disponibilité de la lumière, en nutriments, le type de substrat ou l'intensité de l'hydrodynamisme peuvent influencer la survie et la croissance des herbiers de zostères, surtout en prenant en compte les interactions additives, synergétiques ou antagonistes entre ces facteurs (Roca, *et al.*, 2016). La distribution en nutriments dans la colonne d'eau et dans les sédiments est l'un des facteurs clés des processus physiologiques inhérent à la survie des herbiers. La disponibilité en azote est souvent perçue comme un facteur limitant majeur ou une menace majeure en cas de concentrations très haute liée à l'eutrophisation. Le long de la côte orientale de la Baie James, les nutriments, particulièrement l'azote mesuré sous forme de nitrites et de nitrates (NO_x) dans notre étude, n'apparaissent pas être limitant selon plusieurs proxys physiologiques tels que les concentrations en azote des feuilles et rhizomes ou encore la signature isotopique en $\delta^{15}\text{N}$. En revanche, les signatures isotopiques en $\delta^{13}\text{C}$ relevées dans les tissus des plantes le long de la côte semblent indiquer la présence d'autres facteurs limitants la croissance des zostères. Plusieurs hypothèses peuvent être suggérées quant aux facteurs limitant le rétablissement des herbiers de zostères de la côte orientale de la Baie James suite à leur diminution drastique dans les années 1990. L'extension de la plume d'eau douce hivernale à l'embouchure de la Grande, l'augmentation générale de la turbidité des eaux côtières dans l'est de la Baie James sur les vingt dernières années ainsi qu'une déstabilisation des sédiments entraînant des épisodes de resuspension sont d'autant de pistes d'hypothèses émises par l'ensemble des chercheurs du projet « Coastal Habitat Comprehensive Research Project » (CHCRP) pour expliquer l'absence de retour à l'état des herbiers des années pré-1990 (Kouzyk et al. 2023)

La composition des sédiments est un aspect important de la compréhension des conditions de résilience des zostères, considérant que le type de substrat et la granulométrie sont essentiels pour le développement du système racinaire (Short, 2008), tout en influençant le taux de croissance et la morphologie des zostères (Dickey, 2015). L'espèce *Z. marina* peut se développer sur des substrats argileux jusqu'à des substrats sableux (Thayer *et al.*, 1984). Selon des analyses de granulométrie réalisées en 2019 par Galindo *et al.* (2020) au sein du projet CHCRP, il peut être constaté que dans les zones côtières avec herbiers, la taille des grains est relativement variable et que seulement les types de substrats plus grossiers (c-à-d graviers) semblent empêcher la colonisation par les zostères. Ce type de sédiment est retrouvé plus particulièrement aux embouchures des rivières se déversant dans la baie, là où la salinité proche de zéro empêche également le développement des zostères.

Pour mieux comprendre quels mécanismes peuvent empêcher un retour à l'état d'origine des herbiers de la Baie James, il est également important de prendre en compte les processus biogéochimiques se déroulant dans les sédiments. Dans des sédiments riches en matière organique et faiblement oxygénés, les réactions biogéochimiques se déroulant dans le sédiment peuvent induire une toxicité par les sulfites dans l'eau porale (Maxwell *et al.*, 2016). Cette toxicité peut endommager le système racinaire des zostères lorsque les conditions environnementales ne permettent pas de transport d'oxygène depuis les feuilles vers les racines afin de créer un bouclier oxique. Dans ces conditions où la photosynthèse est limitée, souvent par des conditions de faible luminosité et/ou une turbidité importante, les zostères ne peuvent soutenir que quelques heures un environnement proche de l'anoxie et avec une concentration en sulfites élevée (DFO, 2012). En plus des sulfites, la faible concentration en oxygène dans la colonne d'eau ou dans les sédiments pourrait être un facteur clé dans la disparition des zostères (DFO, 2012, Greve *et al.*, 2003).

L'un des facteurs clés de la survie des herbiers de zostères dans leur milieu est la lumière et sa disponibilité pour les processus photosynthétiques. La disparition des zostères pourrait être reliée à la réduction de la lumière atteignant les parties foliaires, induite par plusieurs mécanismes dont la resuspension des sédiments plus importante due à la perte de stabilité du

substrat (Lapointe *et al.*, 2020; Moksnes *et al.*, 2018) ou l'augmentation de la turbidité de l'eau (Collier *et al.*, 2020 ; Dickey, 2015 ; Moore *et al.*, 1996).

Finalement, malgré le fait que les eaux interstitielles des sédiments soient considérées comme étant la source principale d'azote et de phosphore pour les zostères, plusieurs études mentionnées dans Nayar *et al.* (2018) suggèrent que l'assimilation des nutriments par les racines ne suffirait pas à pallier aux besoins des zostères (Lee et Dunton, 1999 ; Stapel *et al.*, 1996). La translocation de l'azote depuis les racines vers les feuilles et vice versa, est un mécanisme important soutenant différents processus physiologiques chez des zostères et mériterait une étude plus poussée pour une meilleure compréhension de l'allocation énergétique sous conditions environnementales limitantes dans l'est de la Baie James. La compréhension de l'allocation des ressources et des dynamiques liées à l'assimilation des nutriments chez les zostères reste très succincte dans les systèmes tempérés oligotrophes (Nayar *et al.*, 2018) qui pourrait être partiellement adressée à travers une quantification des réserves énergétiques et de carbone non-structurel dans les racines (Soisson *et al.*, 2017).

L'une des limites de cette étude est le manque de données concernant les concentrations en ammonium dans la colonne d'eau et les sédiments. En effet, notre étude n'a quantifié que les concentrations en nitrates et nitrites dans nos sites d'échantillonnage. Or les mesures isotopiques de l'azote dans les feuilles et racines soutiennent l'hypothèse d'une assimilation de l'ammonium par les racines comme source principale d'azote chez les zostères de la Baie James. Une campagne d'échantillonnage réalisée à l'été 2021 dans le cadre du CHCRP a permis de quantifier pour la première fois les concentrations en ammonium dans des sites autour de Chisasibi. Avec une moyenne de 1.03 ± 0.99 et $13.11 \pm 11.18 \mu\text{mol L}^{-1}$ pour la colonne d'eau et les eaux porales, respectivement ($n = 35$ et 17), ces premières mesures confirment que les sédiments sont riches en ammonium qui peut être assimilés par les zostères à travers leur système racinaire.

La seconde limite de cette étude repose sur la saisonnalité et la temporalité de l'échantillonnage, puisque la campagne d'échantillonnage a été réalisée lors de l'été 2019, répondant aux besoins de l'approche considérée mais limitant la compréhension des relations

entre les indicateurs physiologiques des zostères et leur environnement selon une approche pluri-annuelle. Comme mentionné dans O'Brien *et al.* (2018), les deux composants de la résilience sont la résistance aux changements (incluant l'adaptation et l'acclimatation) ainsi que la capacité de rétablissement. L'acquisition de données sur l'état actuel des herbiers de la Baie James limitée aux années 2019 à 2021 nous permet d'émettre certaines hypothèses sur les facteurs limitant la croissance des zostères. Cependant, ces données permettent difficilement de comprendre en détail les mécanismes physiologiques et écologiques soutenant la résilience des herbiers et qui empêchent leur retour aux conditions du début des années 1980 (O'Brien *et al.*, 2018). Pour étudier en détail ces processus et mieux comprendre les capacités de résilience de l'herbier, il faudrait mettre en place un monitoring annuel des paramètres physiologiques (ex. signatures isotopiques, mesures d'amidon dans les racines) et écologiques (e.g. densité, longueur maximale) des herbiers de l'est de la Baie James, complété par des expériences testant les limitations induites par différents facteurs environnementaux tels que la température ou la lumière.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alcoverro, T., Zimmerman, R. C., Kohrs, D. G., & Alberte, R. S. (1999). Resource allocation and sucrose mobilization in light-limited eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 187, 121-131.
- Atkinson, M., & Mulrennan, M. E. (2009). Local protest and resistance to the Rupert diversion project, Northern Quebec. *Arctic*, 468-480.
- Barbier, E. B., Koch, E. W., Silliman, B. R., Hacker, S. D., Wolanski, E., Primavera, J., Granek, E. F., Polasky, S., Aswani, S., & Cramer, L. A. (2008). Coastal ecosystem-based management with nonlinear ecological functions and values. *science*, 319(5861), 321-323.
- Borges, A. V. (2005). Do we have enough pieces of the jigsaw to integrate CO₂ fluxes in the coastal ocean? *Estuaries*, 28(1), 3-27. <https://doi.org/10.1007/bf02732750>
- Borum, J., Pedersen, O., Greve, T., Frankovich, T., Zieman, J., Fourqurean, J. W., & Madden, C. (2005). The potential role of plant oxygen and sulphide dynamics in die-off events of the tropical seagrass, *Thalassia testudinum*. *Journal of Ecology*, 93(1), 148-158.
- Brodersen, K. E., Kühl, M., Nielsen, D. A., Pedersen, O., & Larkum, A. W. (2018). Rhizome, root/sediment interactions, aerenchyma and internal pressure changes in seagrasses. In *Seagrasses of Australia* (pp. 393-418). Springer.
- Burdige, D. J. (2011). 5.09 Estuarine and Coastal Sediments – Coupled Biogeochemical Cycling. *Treatise on Estuarine and Coastal Science*, 5, 279-308.
- Calizza, E., Costantini, M. L., Carlino, P., Bentivoglio, F., Orlandi, L., & Rossi, L. (2013). *Posidonia oceanica* habitat loss and changes in litter-associated biodiversity

- organization: A stable isotope-based preliminary study. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 135, 137-145. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.07.019>
- Campbell, J. E., & Fourqurean, J. W. (2009). Interspecific variation in the elemental and stable isotope content of seagrasses in South Florida. *Marine Ecology Progress Series*, 387, 109-123.
- Capone, D. G. (1982). Nitrogen fixation (acetylene reduction) by rhizosphere sediments of the eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 67-75.
- Collier, C., Carter, A., Rasheed, M., McKenzie, L., Udy, J., Coles, R., Brodie, J., Waycott, M., O'Brien, K., & Saunders, M. (2020). An evidence-based approach for setting desired state in a complex Great Barrier Reef seagrass ecosystem: a case study from Cleveland Bay. *Environmental and Sustainability Indicators*, 7, 100042.
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., & Paruelo, J. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253.
- Curtis, S., & Allen, L. (1976). *The Waterfowl ecology of the Quebec coast of James Bay*. Le Service, Environnement Canada.
- Delgard, M. L. (2013). *Étude des effets et du rôle des herbiers à Zostera noltii sur la biogéochimie des sédiments intertidaux* Université Sciences et Technologies-Bordeaux IJ.
- DFO, (2009). Does Eelgrass (*Zostera marina*) Meet the Criteria as an Ecologically Significant Species? DFO Canadian Science Advisory Secretariat Science Advisory Report 2009/018.
- DFO, (2011). Definitions of Harmful Alteration, Disruption or Destruction (HADD) of Habitat provided by Eelgrass (*Zostera marina*). DFO Canadian Science Advisory Secretariat Science Advisory Report 2011/058.
- DFO. (2012). Définitions de détérioration, destruction ou perturbation (DDP) de l'habitat de la Zostère (*Zostera Marina*). Secr. can. de consult. sci. du MPO, Avis sci. 2011/058.

- Dickey, M.-H. (2015). Status of eelgrass beds on the east coast of James Bay. *Internal Environment Canada Report, Québec, QC, 76pp.*
- Donnelly, A., & Herbert, R. (1998). Bacterial interactions in the rhizosphere of seagrass communities in shallow coastal lagoons. *Journal of Applied Microbiology*, 85(S1), 151S-160S.
- Duarte, C. M. (1990). Seagrass nutrient content. *Marine Ecology Progress Series. Oldendorf*, 6(2), 201-207.
- Duffy, J. E. (2006). Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 311, 233-250. <https://doi.org/10.3354/meps311233>
- Evans, R. D. (2001). Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. *Trends in plant science*, 6(3), 121-126.
- Eyre, B. D., Maher, D., Oakes, J. M., Erler, D. V., & Glasby, T. M. (2011). Differences in benthic metabolism, nutrient fluxes, and denitrification in *Caulerpa taxifolia* communities compared to uninvaded bare sediment and seagrass (*Zostera capricorni*) habitats. *Limnology and Oceanography*, 56(5), 1737-1750. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.5.1737>
- Fourqurean, J. W., Duarte, C. M., Kennedy, H., Marba, N., Holmer, M., Mateo, M. A., Apostolaki, E. T., Kendrick, G. A., Krause-Jensen, D., McGlathery, K. J., & Serrano, O. (2012). Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nature Geoscience*, 5(7), 505-509. <https://doi.org/10.1038/ngeo1477>
- Fourqurean, J. W., Zieman, J. C., & Powell, G. V. N. (1992). RELATIONSHIPS BETWEEN POREWATER NUTRIENTS AND SEAGRASSES IN A SUBTROPICAL CARBONATE ENVIRONMENT. *Marine Biology*, 114(1), 57-65. <Go to ISI>://WOS:A1992JT23500007
- FOPO. (2008). *Comité permanent des pêches et des océans. 2e session, 39e législature. Témoignages, mardi 4 mars 2008. Chambre des communes du Canada, 14 p.*
- Gacia, E., & Duarte, C. M. (2001). Sediment retention by a mediterranean *Posidonia oceanica* meadow: The balance between deposition and resuspension. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 52(4), 505-514. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0753>

- Galindo, V., Neumeier, U., Gosselin, M., Bélanger, S., Kumar Singh, R., Xie, H., Évrard, A., Caron, M. & Montero-Serrano, J-C. (2020) Coastal oceanography of eastern James Bay, Annual activity report from January to December 2019, Niskamoon corp. report, 60pp
- Ganthy, F., Sottolichio, A., & Verney, R. (2013). Seasonal modification of tidal flat sediment dynamics by seagrass meadows of *Zostera noltii* (Bassin d'Arcachon, France). *Journal of Marine Systems*, 109, S233-S240. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.11.027>
- Gartner, A., Lavery, P., & Smit, A. (2002). Use of $\delta^{15}\text{N}$ signatures of different functional forms of macroalgae and filter-feeders to reveal temporal and spatial patterns in sewage dispersal. *Marine Ecology Progress Series*, 235, 63-73.
- Grainger, E. H., & McSween, S. (1976). Marine zooplankton and some physical-chemical features of James Bay related to La Grande hydro-electric development. *Tech. Rep. Fish. Mar. Serv. Res. Dev.*(650).
- Grant, C., & Provencher, L. (2007). Caractérisation de l'habitat et de la faune des herbiers de *Zostera marina* (L.) de la péninsule de Manicouagan (Québec). Pêches et océans Canada.
- Green, E. P., Short, F. T., & Frederick, T. (2003). *World atlas of seagrasses*. Univ of California Press.
- Greve, T. M., Borum, J., & Pedersen, O. (2003). Meristematic oxygen variability in eelgrass (*Zostera marina*). *Limnology and Oceanography*, 48(1), 210-216.
- Grice, A., Loneragan, N., & Dennison, W. (1996). Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 195(1), 91-110.
- Guo, L., Cai, Y., Belzile, C., & Macdonald, R. W. (2012). Sources and export fluxes of inorganic and organic carbon and nutrient species from the seasonally ice-covered Yukon River. *Biogeochemistry*, 107(1), 187-206.

- Hansen, J. W., Pedersen, A.-G. U., Berntsen, J., Rønbøg, I. S., Hansen, L. S., & Lomstein, B. A. (2000). Photosynthesis, respiration, and nitrogen uptake by different compartments of a *Zostera marina* community. *Aquatic Botany*, 66(4), 281-295.
- Hansen, J. W., Pedersen, A. G. U., Berntsen, J., Ronbog, I. S., Hansen, L. S., & Lomstein, B. A. (2000). Photosynthesis, respiration, and nitrogen uptake by different compartments of a *Zostera marina* community. *Aquatic Botany*, 66(4), 281-295. [https://doi.org/10.1016/s0304-3770\(99\)00078-9](https://doi.org/10.1016/s0304-3770(99)00078-9)
- Hauxwell, J., Cebrian, J., Furlong, C., & Valiela, I. (2001). Macroalgal canopies contribute to eelgrass (*Zostera marina*) decline in temperate estuarine ecosystems. *Ecology*, 82(4), 1007-1022. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1007:Mcctez\]2.0.Co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1007:Mcctez]2.0.Co;2)
- Hauxwell, J., Cebrián, J., & Valiela, I. (2003). Eelgrass *Zostera marina* loss in temperate estuaries: relationship to land-derived nitrogen loads and effect of light limitation imposed by algae. *Marine Ecology Progress Series*, 247, 59-73.
- Heck, K. L., & Weinstein, M. P. (1989). FEEDING-HABITS OF JUVENILE REEF FISHES ASSOCIATED WITH PANAMANIAN SEAGRASS MEADOWS. *Bulletin of Marine Science*, 45(3), 629-636. <Go to ISI>://WOS:A1989CK86100006
- Hemminga, M., & Mateo, M. (1996). Stable carbon isotopes in seagrasses: variability in ratios and use in ecological studies. *Marine Ecology Progress Series*, 140, 285-298.
- Hemminga, M. A., & Duarte, C. M. (2000). *Seagrass ecology*. Cambridge University Press.
- Hendriks, I. E., Bouma, T. J., Morris, E. P., & Duarte, C. M. (2010). Effects of seagrasses and algae of the Caulerpa family on hydrodynamics and particle-trapping rates. *Marine Biology*, 157(3), 473-481. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1333-8>
- Hirst, A., Longmore, A., Ball, D., Cook, P., & Jenkins, G. (2016). Linking nitrogen sources utilised by seagrass in a temperate marine embayment to patterns of seagrass change during drought. *Marine Ecology Progress Series*, 549, 79-88.
- Hu, X., Burdige, D. J., & Zimmerman, R. C. (2012). $\delta^{13}\text{C}$ is a signature of light availability and photosynthesis in seagrass. *Limnology and Oceanography*, 57(2), 441-448.

- Ingram, R. G., & Larouche, P. (1987). Variability of an under-ice river plume in Hudson Bay. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 92(C9), 9541-9547.
- Jackson, E. L., Rowden, A. A., Attrill, M. J., Bossey, S. J., & Jones, M. B. (2001). The importance of seagrass beds as a habitat for fishery species. *Oceanography and Marine Biology, Vol 39*, 39, 269-303. <Go to ISI>://WOS:000173567300006
- Kaldy, J. E., Eldridge, P. M., Cifuentes, L. A., & Jones, W. B. (2006). Utilization of DOC from seagrass rhizomes by sediment bacteria: C-13-tracer experiments and modeling. *Marine Ecology Progress Series*, 317, 41-55. <https://doi.org/10.3354/meps317041>
- Krause-Jensen, D., Duarte, C. M., Sand-Jensen, K., & Carstensen, J. (2021). Century-long records reveal shifting challenges to seagrass recovery. *Global Change Biology*, 27(3), 563-575.
- Kristensen, E. (2000). Organic matter diagenesis at the oxic/anoxic interface in coastal marine sediments, with emphasis on the role of burrowing animals. *Hydrobiologia*, 426(1-3), 1-24. <https://doi.org/10.1023/a:1003980226194>
- Krumhansl, K. A., Dowd, M., & Wong, M. C. (2021). Multiple metrics of temperature, light, and water motion drive gradients in eelgrass productivity and resilience. *Frontiers in Marine Science*, 8, 597707.
- Kuo, J. (1993). ROOT ANATOMY AND RHIZOSPHERE ULTRASTRUCTURE IN TROPICAL SEAGRASSES. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 44(1), 75-84. <Go to ISI>://WOS:A1993LH42800007
- Kuo, J., & McComb, A. J. (1989). Seagrass taxonomy, structure and function. In Elsevier (Ed.), *Biology of seagrasses* (pp. 6-73).
- Kuzyk, Z.A., Leblanc, M.L., O'Connor, M., Idrobo, J., Giroux, J.-F., del Giorgio, P., Bélanger, S., Noisette, F., Fink-Mercier, C., de Melo, M., Walch, D., Ehn, J., Gosselin, M., Neumeier, U., Sorais, M., Davis, K., and Leblon, B., 2023. Understanding Shkaapaashkw (ᓂᑲᐱᐱᓂᑦ): Eelgrass Health and Goose Presence in Eastern James Bay. Final Report from the Eeyou Coastal Habitat Comprehensive Research Project (CHCRP). Prepared for Niskamoon Corporation. University of Manitoba, Winnipeg MB Canada. The document can be downloaded at: <https://canwin-datahub.ad.umanitoba.ca/data/fr/project/eeyou-coastal-habitat-project>

- La Nafie, Y. A., Van Engeland, T., van Katwijk, M. M., & Bouma, T. J. (2014). Uptake of nitrogen from compound pools by the seagrass *Zostera noltii*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *460*, 47-52.
- Lalumière, R., Messier, D., Fournier, J.-J., & McRoy, C. P. (1994). Eelgrass meadows in a low arctic environment, the northeast coast of James Bay, Québec. *Aquatic Botany*, *47*(3-4), 303-315.
- Lapointe, B. E., Herren, L. W., Brewton, R. A., & Alderman, P. K. (2020). Nutrient over-enrichment and light limitation of seagrass communities in the Indian River Lagoon, an urbanized subtropical estuary. *Science of the Total Environment*, *699*, 134068.
- Lapointe, B. E., Herren, L. W., Debortoli, D. D., & Vogel, M. A. (2015). Evidence of sewage-driven eutrophication and harmful algal blooms in Florida's Indian River Lagoon. *Harmful Algae*, *43*, 82-102.
- Larkum, A. W., Orth, R. J., & Duarte, C. M. (2006). *Seagrasses*. Springer.
- Leblanc, M-L., O'Connor, M., Kuzyk, Z.A, Noisette, F., Davies, K.E, Rabbitskin, E., Sam, L-L, Neumeier, U., Costanzo, R., Ehn, J., Babb, D., Idrobo, J., Gilbert, J-P, Leblon, B., Humphries, M., Limited recovery following the greatest seagrass decline in subarctic eastern Canada. *Global Change Biology*, *29*(2), 432-450.
- Lee, K.-S., & Dunton, K. H. (1999). Inorganic nitrogen acquisition in the seagrass *Thalassia testudinum*: Development of a whole-plant nitrogen budget. *Limnology and Oceanography*, *44*(5), 1204-1215.
- Lee, K.-S., Park, S. R., & Kim, Y. K. (2007). Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: a review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *350*(1-2), 144-175.
- Lee, K. S., & Dunton, K. H. (1997). Effects of in situ light reduction on the maintenance, growth and partitioning of carbon resources in *Thalassia testudinum* Banks ex König. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *210*(1), 53-73.
[https://doi.org/10.1016/s0022-0981\(96\)02720-7](https://doi.org/10.1016/s0022-0981(96)02720-7)

- Léger-Daigle, R., Noisette, F., Bélanger, S., Cusson, M. & Nozais C. (2022). Photoacclimation and Light Thresholds for Cold Temperate Seagrasses. *Frontiers in plant science*, 13.
- Lepoint, G., Millet, S., Dauby, P., Gobert, S., & Bouquegneau, J.-M. (2002). Annual nitrogen budget of the seagrass *Posidonia oceanica* as determined by in situ uptake experiments. *Marine Ecology Progress Series*, 237, 87-96.
- Llagostera, I., Perez, M., & Romero, J. (2011). Trace metal content in the seagrass *Cymodocea nodosa*: Differential accumulation in plant organs. *Aquatic Botany*, 95(2), 124-128. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2011.04.005>
- Mantoura, R. F. C., Martin, J.-M., & Wollast, R. (1991). Ocean margin processes in global change. Dahlem Workshop on Ocean Margin Processes in Global Change (1990: Berlin, Germany),
- Marba, N., Holmer, M., Gacia, E., & Barron, C. (2006). Seagrass beds and coastal biogeochemistry. In Springer (Ed.), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* (pp. 135-157).
- Mateo, M. A., Cebrian, J., Dunton, K. H., & Mutchler, T. (2006). Carbon flux in seagrass ecosystems. In *Seagrasses: biology, ecology and conservation* (pp. 159-192).
- Maxwell, P. S., Eklöf, J. S., van Katwijk, M. M., O'Brien, K. R., de la Torre-Castro, M., Boström, C., Bouma, T. J., Krause-Jensen, D., Unsworth, R. K., & van Tussenbroek, B. I. (2017). The fundamental role of ecological feedback mechanisms for the adaptive management of seagrass ecosystems—a review. *Biological Reviews*, 92(3), 1521-1538.
- McGlathery, K. (2008). Seagrass habitats. *Nitrogen in the marine environment*, 1037-1071.
- McGlathery, K. J. (2001). Macroalgal blooms contribute to the decline of seagrass in nutrient-enriched coastal waters. *Journal of Phycology*, 37(4), 453-456.
- McIver, R., Milewski, I., & Lotze, H. K. (2015). Land use and nitrogen loading in seven estuaries along the southern Gulf of St. Lawrence, Canada. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 165, 137-148.

- McIver, R., Cullain, N., Schmidt, A. L., & Lotze, H. K. (2019). Linking eutrophication indicators in eelgrass habitats to nitrogen loading and mitigating site characteristics in eastern New Brunswick, Canada. *Marine environmental research*, 144, 141-153.
- McPherson, M. L., Zimmerman, R. C., & Hill, V. J. (2015). Predicting carbon isotope discrimination in Eelgrass (*Zostera marina* L.) from the environmental parameters—light, flow, and [DIC]. *Limnology and Oceanography*, 60(6), 1875-1889.
- McRoy, C., & McMillan, C. (1977). Production ecology and physiology of seagrasses. *Seagrass ecosystems: a scientific perspective*, 53-87.
- Messier, D. (2002) . *Suivi environnemental des projets La Grande-2A et La Grande-1. Le panache de La Grande Rivière*. Rapport synthèse pour la période 1987-2000. Direction Barrages et Environnement, Hydro-Québec Production. 73 p. et annexes.
- Moksnes, P.-O., Eriander, L., Infantes, E., & Holmer, M. (2018). Local regime shifts prevent natural recovery and restoration of lost eelgrass beds along the Swedish west coast. *Estuaries and Coasts*, 41(6), 1712-1731.
- Moore, K. A., Neckles, H. A., & Orth, R. J. (1996). *Zostera marina* (eelgrass) growth and survival along a gradient of nutrients and turbidity in the lower Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 142, 247-259.
- Murphy, G. E., Dunic, J. C., Adamczyk, E. M., Bittick, S. J., Côté, I. M., Cristiani, J., Geissinger, E. A., Gregory, R. S., Lotze, H. K., & O'Connor, M. I. (2021). From coast to coast to coast: ecology and management of seagrass ecosystems across Canada. *Facets*, 6(1), 139-179.
- Nayar, S., Loo, M., Tanner, J., Longmore, A., & Jenkins, G. (2018). Nitrogen acquisition and resource allocation strategies in temperate seagrass *Zostera nigricaulis*: Uptake, assimilation and translocation processes. *Scientific Reports*, 8(1), 1-19.
- Neckles, H. A., Hanson, A. R., Colarusso, P., Buchsbaum, R. N., & Short, F. T. (2009). Status, Trends, and Conservation of Eelgrass in Atlantic Canada and the Northeastern United States: Workshop Report.
- Nielsen, L. B., Finster, K., Welsh, D. T., Donnelly, A., Herbert, R. A., de Wit, R., & Lomstein, B. A. (2001). Sulphate reduction and nitrogen fixation rates associated with roots,

rhizomes and sediments from *Zostera noltii* and *Spartina maritima* meadows. *Environmental Microbiology*, 3(1), 63-71. <https://doi.org/10.1046/j.1462-2920.2001.00160.x>

- O'Brien, K. R., Waycott, M., Maxwell, P., Kendrick, G. A., Udy, J. W., Ferguson, A. J., Kilminster, K., Scanes, P., McKenzie, L. J., & McMahon, K. (2018). Seagrass ecosystem trajectory depends on the relative timescales of resistance, recovery and disturbance. *Marine Pollution Bulletin*, 134, 166-176.
- Orth, R. J., Carruthers, T. J. B., Dennison, W. C., Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Heck, K. L., Hughes, A. R., Kendrick, G. A., Kenworthy, W. J., Olyarnik, S., Short, F. T., Waycott, M., & Williams, S. L. (2006). A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience*, 56(12), 987-996. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[987:Agcfse\]2.0.Co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[987:Agcfse]2.0.Co;2)
- Paul, M., De Los Santos, C.B. (2019) Variation in flexural, morphological, and biochemical leaf properties of eelgrass (*Zostera marina*) along the European Atlantic climate regions. *Marine Biology*, 166, 1-12.
- Pascal, L., de Montaudouin, X., Grémare, A., & Maire, O. (2016). Dynamics of the *Upogebia pusilla*–*Gyge branchialis* marine host–parasite system. *Marine Biology*, 163(9), 195.
- Pascal, L., Maire, O., Volkenborn, N., Lecroart, P., Bichon, S., de Montaudouin, X., Grémare, A., & Deflandre, B. (2016). Influence of the mud shrimp *Upogebia pusilla* (Decapoda: Gebiidea) on solute and porewater exchanges in an intertidal seagrass (*Zostera noltei*) meadow of Arcachon Bay: An experimental assessment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 477, 69-79.
- Pedersen, M.F., Borum, J. (1992) Nitrogen dynamics of eelgrass *Zostera marina* during low nutrient availability. *Marine Ecology Progress Series*, 80, 65-73.
- Pernetta, J. C., & Milliman, J. D. (1995). Land-ocean interactions in the coastal zone: implementation plan. *Oceanographic Literature Review*, 9(42), 801.
- Qi, H., Coplen, T. B., Geilmann, H., Brand, W. A., & Böhlke, J. K. (2003). Two new organic reference materials for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ measurements and a new value for the $\delta^{13}\text{C}$ of NBS 22 oil. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 17(22), 2483-2487.

- Roca, G., Alcoverro, T., Krause-Jensen, D., Balsby, T. J., Van Katwijk, M., Marbà, N., Santos, R., Arthur, R., Mascaró, O., & Fernández-Torquemada, Y. (2016). Response of seagrass indicators to shifts in environmental stressors: a global review and management synthesis. *Ecological Indicators*, *63*, 310-323.
- Román, M., Rendal, S., Fernández, E., & Méndez, G. (2018). Seasonal variability of the carbon and nitrogen isotopic signature in a *Zostera noltei* meadow at the NW Iberian Peninsula. *Wetlands*, *38*(4), 739-753.
- Romero, J., Lee, K.-S., Pérez, M., Mateo, M. A., & Alcoverro, T. (2006). Nutrient dynamics in seagrass ecosystems. *Seagrasses: biology, ecology and conservation*, 227-254.
- Short, F. T. (1983). The seagrass, *Zostera marina* L.: plant morphology and bed structure in relation to sediment ammonium in Izembek Lagoon, Alaska. *Aquatic Botany*, *16*(2), 149-161.
- Short, F. T., & Frederick, T. (2003). *World atlas of seagrasses*. Univ of California Press.
- Short, F. T., Ibelings, B. W., & Den Hartog, C. (1988). Comparison of a current eelgrass disease to the wasting disease in the 1930s. *Aquatic Botany*, *30*(4), 295-304.
- Short, F. T., & McRoy, C. (1984). Nitrogen uptake by leaves and roots of the seagrass *Zostera marina* L.
- Short, F. T., & Neckles, H. A. (1999). The effects of global climate change on seagrasses. *Aquatic Botany*, *63*(3-4), 169-196.
- Short, F. T., Polidoro, B., Livingstone, S. R., Carpenter, K. E., Bandeira, S., Bujang, J. S., Calumpong, H. P., Carruthers, T. J. B., Coles, R. G., Dennison, W. C., Erftemeijer, P. L. A., Fortes, M. D., Freeman, A. S., Jagtap, T. G., Kamal, A. M., Kendrick, G. A., Kenworthy, W. J., La Nafie, Y. A., Nasution, I. M., . . . Zieman, J. C. (2011). Extinction risk assessment of the world's seagrass species. *Biological Conservation*, *144*(7), 1961-1971. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.04.010>
- Soissons, L. (2017). *Seagrasses under threat: Understanding the resilience of temperate seagrass meadows in a changing environment*.

- Soissons, L.M., Haanstra, E.P., Van Katwijk, M.M. et al. (2018) Latitudinal Patterns in European Seagrass Carbon Reserves: Influence of Seasonal Fluctuations versus Short-Term Stress and Disturbance Events. *Frontiers in plant science*, 9.
- Stapel, J., Aarts, T. L., van Duynhoven, B. H., de Groot, J. D., van den Hoogen, P. H., & Hemminga, M. A. (1996). Nutrient uptake by leaves and roots of the seagrass *Thalassia hemprichii* in the Spermonde Archipelago, Indonesia. *Marine Ecology Progress Series*, 134, 195-206.
- Taha, W., Bonneau-Lefebvre, M., Cueto Bergner, A., & Tremblay, A. (2019). Evolution From Past to Future Conditions of Fast Ice Coverage in James Bay. *Frontiers in Earth Science*, 7, 254.
- Thayer, G. W., Kenworthy, W. J., & Fonseca, M. S. (1984). *The ecology of eelgrass meadows of the Atlantic coast: a community profile*. Fish and Wildlife Service, US Department of the Interior.
- Touchette, B. W., & Burkholder, J. (2001). Nitrate reductase activity in a submersed marine angiosperm: Controlling influences of environmental and physiological factors. *Plant Physiology and Biochemistry*, 39(7-8), 583-593. [https://doi.org/10.1016/s0981-9428\(01\)01278-5](https://doi.org/10.1016/s0981-9428(01)01278-5)
- Touchette, B. W., & Burkholder, J. M. (2000). Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250(1-2), 133-167.
- Trowbridge, P., Burack, T., Walls, M., & Stewart, H. (2009). Numeric nutrient criteria for the Great Bay Estuary. *New Hampshire Department of Environmental Services*, 1120.
- Umezawa, Y., Miyajima, T., Yamamuro, M., Kayanne, H., & Koike, I. (2002). Fine-scale mapping of land-derived nitrogen in coral reefs by $\delta^{15}\text{N}$ in macroalgae. *Limnology and Oceanography*, 47(5), 1405-1416.
- Unsworth, R., McKenna, S., & Rasheed, M. (2010). Seasonal dynamics, productivity and resilience of seagrass at the Port of Abbot Point: 2008-2010. DEEDI Publication. *Fisheries Queensland, Cairns*, 68.

- Van Katwijk, M., Vergeer, L., Schmitz, G., & Roelofs, J. (1997). Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 157, 159-173.
- van Katwijk, M. M., Bos, A. R., Hermus, D. C. R., & Suykerbuyk, W. (2010). Sediment modification by seagrass beds: Muddification and sandification induced by plant cover and environmental conditions. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 89(2), 175-181. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.06.008>
- Vander Zanden, M. J., Vadeboncoeur, Y., Diebel, M. W., & Jeppesen, E. (2005). Primary consumer stable nitrogen isotopes as indicators of nutrient source. *Environmental science & technology*, 39(19), 7509-7515.
- Walker, D. I., Kendrick, G. A., & McComb, A. J. (2006). Decline and Recovery of Seagrass Ecosystems—The Dynamics of Change. In Springer (Ed.), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* (pp. 551-565).
- Waycott, M., Duarte, C. M., Carruthers, T. J. B., Orth, R. J., Dennison, W. C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J. W., Heck, K. L., Hughes, A. R., Kendrick, G. A., Kenworthy, W. J., Short, F. T., & Williams, S. L. (2009). Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(30), 12377-12381. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905620106>
- Welsh, D. T. (2000). Nitrogen fixation in seagrass meadows: regulation, plant–bacteria interactions and significance to primary productivity. *Ecology Letters*, 3(1), 58-71.
- Welsh, D. T., Bartoli, M., Nizzoli, D., Castaldelli, G., Riou, S. A., & Viaroli, P. (2000). Denitrification, nitrogen fixation, community primary productivity and inorganic-N and oxygen fluxes in an intertidal *Zostera noltii* meadow. *Marine Ecology Progress Series*, 208, 65-77.
- Wilkie, L., O'Hare, M. T., Davidson, I., Dudley, B., & Paterson, D. M. (2012). Particle trapping and retention by *Zostera noltii*: A flume and field study. *Aquatic Botany*, 102, 15-22. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.04.004>
- Wollast, R. (1991). The coastal organic carbon cycle; fluxes, sources, and sinks. *Ocean margin processes in global change*, 365-381.

Yamamuro, M., Kayanne, H., & Yamano, H. (2003). $\delta^{15}\text{N}$ of seagrass leaves for monitoring anthropogenic nutrient increases in coral reef ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*, 46(4), 452-458.