

# Quel rôle du sédiment dans les proliférations algales ?



©EPOC-UnivBordeaux. Avril 2019

**Synthèse et besoin de connaissance**

*Rédaction Cellule d'animation du Creseb – Publiée en 2017*

L'Agence de l'Eau a sollicité le Creseb pour la mise en place d'un appui scientifique aux Sage concernés par la disposition 10 A2 du Sdage. Cette disposition enjoint les collectivités concernées par les proliférations d'algues vertes sur vasières (8 SAGE concernés en Bretagne) à entreprendre des "études d'identification des flux d'azote à l'origine de ces proliférations, notamment de la part issue du relargage du sédiment vaseux.

Le Creseb a constitué un groupe de travail regroupant des scientifiques de différents laboratoires (IFREMER, Osur Géosciences, Osur Ecobio, CEVA). Les réflexions du groupe ayant majoritairement porté sur les vasières, le présent document s'appuie en partie sur les conclusions des échanges menés au sein du groupe. Il porte sur le sédiment de manière générale ; reprend quelques généralités sur les connaissances sur le rôle du sédiment dans les proliférations de macro algues (Paragraphe 1), plus spécifiquement en Bretagne (Paragraphe 2) et identifie un certain nombre de questions en suspens quant à la compréhension du phénomène (Paragraphe 3).

# Etat des connaissances et généralités

## Problématique

Le sédiment marin est le lieu d'interactions physiques et biogéochimiques complexes entre différents compartiments (figure 1). Différents processus physiques interviennent à l'interface eau-sédiment et sont susceptibles de générer des flux de nutriments :

- L'advection : qui concerne tous les mouvements d'eau sans remise en suspension du sédiment. Les substances dissoutes dans l'eau sont transférées, qu'elles soient organiques ou minérales.
- La diffusion : qui concerne tous les mouvements de molécules dissoutes sans remise en suspension du sédiment et sans mouvement d'eau.
- Les échanges particuliers par remise en suspension / sédimentation du sédiment concerne le déplacement des particules

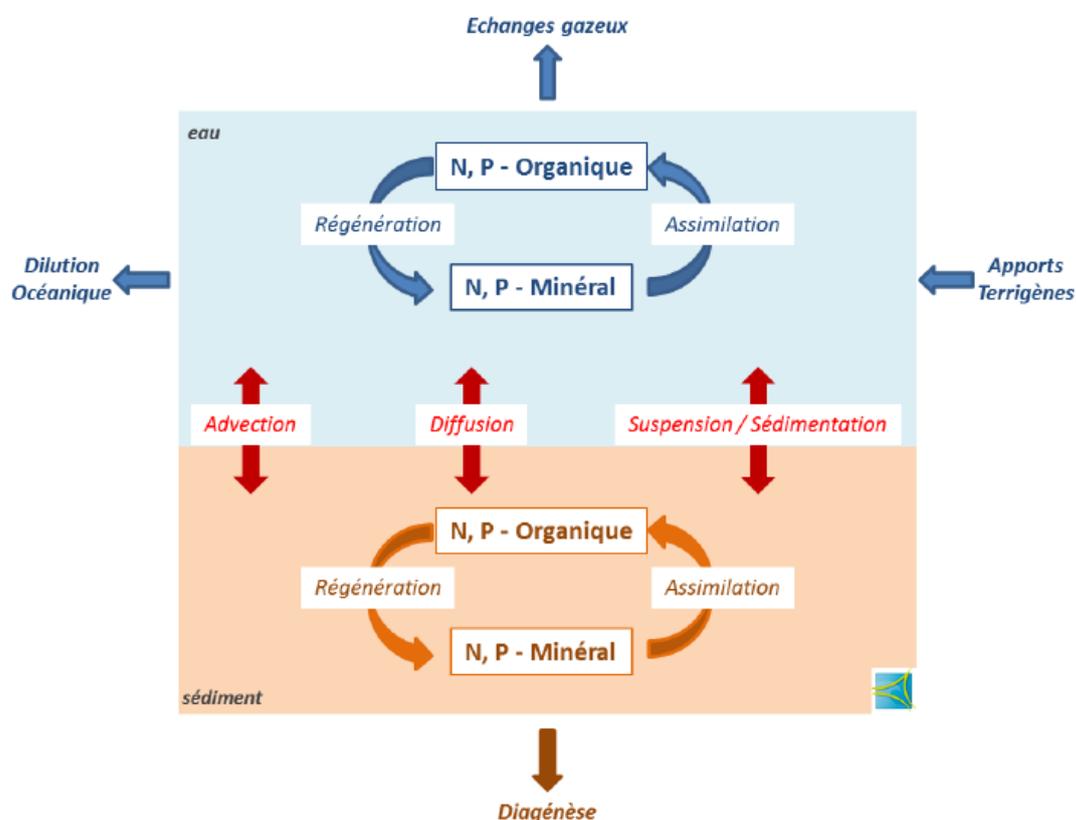


Figure 1 : représentation des cycles de l'azote et du phosphore en zone côtière (CEVA, 2015).

Le bilan des connaissances scientifiques réalisé à l'occasion du premier Plan de Lutte contre les proliférations d'Algues Vertes (PLAV1) a montré cette complexité. Selon Chevassus *et al.* 2012, « *le rôle des sédiments côtiers dans le piégeage ou le relargage d'azote ou de phosphore disponible pour les ulves apparaît insuffisamment connu, alors que ce compartiment joue apparemment un rôle clé dans le couplage entre les apports terrigènes et le milieu marin. Les processus qui s'y déroulent apparaissent extrêmement variables, même à des échelles spatio-temporelles petites. Il conviendrait donc d'améliorer la modélisation de ce compartiment, aujourd'hui très simple, ce qui suppose de mieux comprendre les processus physico-chimiques et biologiques qui s'y déroulent et leur régulation par divers facteurs environnementaux (oxygène, température, etc.).* »

- 1) D'un point de vue opérationnel, la question du rôle du sédiment dans l'apparition des macro algues renvoie : aux contributions des différentes sources (terrigenes-sédiments) aux flux de nutriments. Pour cela, il est nécessaire de mieux connaître la dynamique interne au sédiment et sa contribution aux proliférations de macroalgues. Il demeure cependant important, qu'en parallèle des travaux sur le rôle du sédiment, les porteurs d'actions de bassin versant continuent à travailler sur le calcul et le suivi des flux terrigènes en provenance des principaux cours d'eau mais aussi des sources locales se rejetant à proximité des lieux de prolifération;
- 2) mais aussi à celle d'éventuels décalages ou « effets retard » entre la mise en place d'actions sur les bassins versants et l'observation d'effets sur les marées vertes. La connaissance de ces effets retard, autrement dit, la capacité à expliquer les décalages entre la mise en place d'actions sur les bassins versants et l'observation d'effets sur les proliférations de macro algues est importante pour maintenir la mobilisation des acteurs engagés dans les actions de maîtrise des flux de nutriments.

## Rôle du sédiment dans les proliférations algales

Sans que ces résultats soient véritablement extrapolables à d'autres régions, de nombreuses études montrent que **le sédiment peut contribuer, en proportions non négligeables aux proliférations de microalgues et/ou de macroalgues.** Sundback *et al.* (2003) montrent, sur deux sites suédois que le sédiment (de type sablo limoneux) contribue à hauteur de 55 à 100% de la demande en azote et de 30 à 70% de la demande en phosphore des algues de mai à juin *via* le recyclage des nutriments benthiques. L'étude suggère aussi un effet retard significatif entre la baisse des flux de nutriments et l'effet sur les marées vertes.

Kamer *et al.* (2004) soulignent également, dans un travail visant à établir les contributions respectives du sédiment et de la colonne d'eau à la croissance algale, que le sédiment jouerait un rôle de relais en fonction des concentrations en nutriments dans le milieu. En effet, les mesures dans l'estuaire de Newport (Californie) montrent que lorsque les concentrations en nutriments dans la colonne d'eau baissent, le sédiment supplémenterait l'algue en nutriments.

Une étude a également montré que les écosystèmes côtiers concernés par les proliférations algales pourraient dans certains cas être maintenus à un stade avancé d'eutrophisation. En effet, la matière organique issue de la décomposition de la biomasse algale augmenterait le pool d'azote dans le sédiment et permettrait un développement récurrent des algues grâce à l'accumulation de nutriments dans le sédiment et le stockage des fragments d'algues pour la reconduction. Il est ainsi rappelé que jusqu'à la moitié de la production annuelle d'algues peut s'incorporer au sédiment lorsqu'elle se décompose (Troël *et al.*, 2005).

Un travail de modélisation mené par Ellola et Stigebrandt (2001) a ainsi montré la résilience de cet écosystème particulier aux efforts de diminution des flux de nutriments (jusqu'à 50 %) avec seulement une baisse des échouages de 75 % après 5 ans. La modélisation d'une baisse plus modérée a montré une baisse des échouages de 35 à 50%. Le processus de décomposition des algues comme source de nutriments rend ainsi plus difficile les actions de lutte contre les proliférations (Kamermans *et al.* 1998).

Une méta-analyse des flux de nutriments à l'interface eau-sédiment a été réalisée par le CEVA (tableau 1). Les valeurs apparaissent très variables néanmoins la plupart des études situent les flux d'ammonium entre 0 et 100  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{h}$  (figure 2) et de phosphate entre 0 et 5  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{h}$  (figure 3)<sup>1</sup>.

Paramètre	Minimum	Maximum	Moyenne	Médiane	Nb de valeurs
$\text{NH}_4^+$	-83	2 700	125	42	641
$\text{PO}_4^{3-}$	-231	900	22	4	506
$\text{O}_2$	0	-18 229	-1 302	-781	554
N/P	0	193	13	8	369
O/N	0	1 450	63	24	413

Tableau 1 : Synthèse des données concernant les flux ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{h}$ ) à l'interface eau-sédiment dans 48 écosystèmes côtiers (Méta-analyse CEVA, 2015)

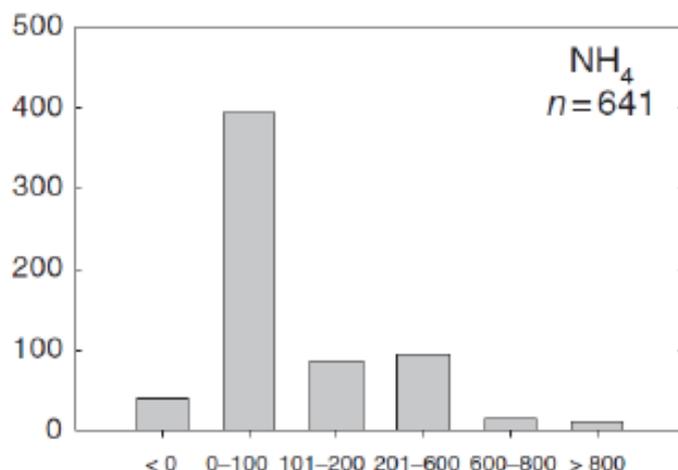


Figure 2 Diagramme de fréquence de flux d'ammonium à l'interface eau-sédiment (n=641), exprimés en  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{h}$  (CEVA, 2015)

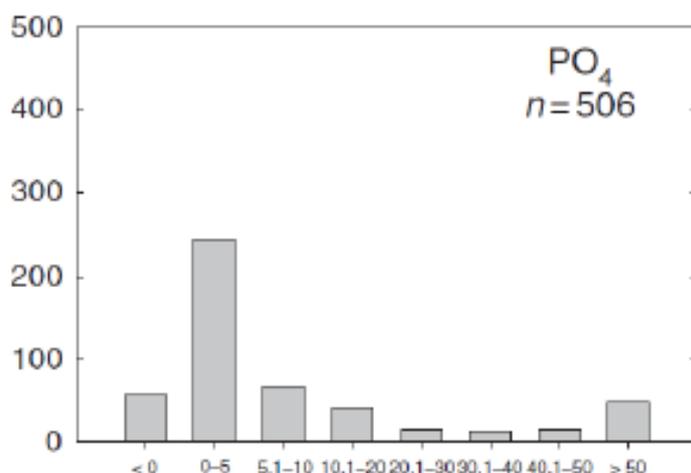


Figure 3 : Diagramme de fréquence de flux de phosphate à l'interface eau-sédiment (n=506), exprimés en  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{h}$  (CEVA, 2015)

Bien qu'ayant fait l'objet de quelques études les mécanismes physiques et biogéochimiques à l'origine des flux de nutriments à l'interface eau-sédiment restent largement méconnus (Beck et Brumsak, 2012) ; Rauch, 2007 ; Hubas, 2006 ; Mesnage *et al.* 2013).

1 - 1  $\mu\text{mol PO}_4 = 95 \mu\text{g PO}_4 = 31 \mu\text{g P}$

Des questions se posent également sur **l'influence du tapis algal sur les flux**. Dans quelle mesure les flux de nutriments sont influencés par le tapis algal ? Les phénomènes d'auto-ombrage des algues, mais aussi de transfert des nutriments du tissu des algues vers le sédiment et/ou la colonne d'eau (Gao *et al.*, 2013 ; Gonzalez *et al.*, 2013 ; Boyer et Fong, 2005).

# Rôle du sédiment : quelques données mobilisables dans le contexte breton

Pour estimer le rôle du sédiment dans la prolifération algale, différentes approches peuvent être utilisées : A- la mesure des stocks de nutriments, B- l'estimation des flux à l'interface et C- la modélisation, qui permet d'intégrer de nombreuses données pour expliquer l'origine des proliférations algales.

## Les données sur les stocks de nutriments contenus dans le sédiment

Les données montrent que les stocks de nutriments contenus dans le sédiment sont importants, même si la relation entre stocks et flux demeure à établir (les références citées dans les points suivants sont issues du rapport de Chevassus *et al.*, (2012).

- 1) Selon la littérature, en supposant une teneur en matière organique du sédiment de l'ordre de 3%, un stock de 1.5 -g N/kg<sup>2</sup> serait disponible ; en extrapolant ce calcul sur un mètre de profondeur, le stock d'azote du sédiment serait de 220 t N/ha ; Il est conclu que le **sédiment stocke des quantités très importantes d'azote**, résultant à la fois des **apports terrigènes sous forme particulaire** et des **dépôts de matière organique** liée à la production primaire en zone littorale, notamment des ulves (Chevassus *et al.* 2012).
- 2) **La teneur en phosphore du sédiment dans la plage de la baie de Lannion sous l'influence du Yar s'élève à 300 mg P/kg de sédiment** (Cann, 1997). Des valeurs de 1 à 1.5 g P total/kg de terre en moyenne sont reportées dans les sols agricoles en Bretagne)<sup>3</sup>. Le stock dans le sédiment serait d'environ 4.5 t P/ha, soit près de 3000 tonnes pour les 6 km<sup>2</sup> de plage, ce qui représente 1500 fois les apports du Yar mesurés en 1991-92. **Cann et Benoit<sup>4</sup> ont mesuré pour la Baie de Saint Brieuc des valeurs moyennes de 220 mg P/kg de sédiment, soit un stock de 11000 (+/- 2000) tonnes de phosphore** en extrapolant au 30 km<sup>2</sup> de la baie, ceci en comparaison des 100 tonnes par an apportées par les rivières. En baie de Morlaix, **il a été montré que le stock de phosphore biodisponible dans le sédiment représente environ 8 fois l'apport de la rivière**. Il a été montré que la concentration du sédiment en phosphore variait selon un gradient décroissant, allant de 1700 mg P/kg en fond d'estuaire à 370 mg P/kg en sortie d'estuaire (Andrieux-Loyer *et al.*, 2008).

2 - En considérant une teneur du sédiment en MO de 3% soit 30 g/kg, que le C représente environ 50% de la matière organique et en appliquant un ratio C/N de 10 pour cette MO, donc N= 30\*0,50\*0,10=1,5 g/kg

3 - Référence issue des mesures faites dans le cadre du Projet Trans P, 2017

# Les données sur les flux à l'interface eau-sédiment

De manière générale, la connaissance des flux est éparse. Les résultats d'études identifiées par le CEVA et réalisées en Bretagne montrent une grande variabilité dans les flux mesurés. Cette variabilité est à la fois spatiale et temporelle (selon les saisons) (voir figures 4 et 5). De plus, la nature des flux est multiple et comporte plusieurs processus différents.

On peut également noter que selon certains auteurs, ces flux peuvent, au moins momentanément, être importants, par rapport aux flux issus des rivières (Andrieux-Loyer *et al.*, 2008).

Concernant les différents phénomènes susceptibles de générer des flux de nutriments à l'interface eau-sédiment (voir figure 1) :

- L'analyse bibliographique montre que le phénomène d'advection n'a jamais été étudié sur les sites à marées vertes français ;
- Quelques études régionales ont mis en avant le phénomène de diffusion ; En ce qui concerne l'orientation des flux, ces études montrent que les flux de nitrates semblent dirigés vers le sédiment, tandis que les flux de phosphates et d'ammonium sont dirigés vers la colonne d'eau. Cependant, les mesures de flux diffusifs n'intègrent pas les effets liés à l'advection et à la remise en suspension des sédiments. En outre, aucune corrélation n'a été mise en évidence entre les flux calculés à partir des gradients de concentration et les flux mesurés, ce qui rend difficile l'établissement de conclusions à partir des mesures de concentrations sédimentaires (CEVA 2015). A noter, par ailleurs, que les études sont relativement anciennes et les flux mesurés pourraient avoir évolué depuis ces mesures.
- Enfin, peu d'études ont abordé les phénomènes de remise en suspension ; elles ne montrent pas de consensus sur l'ampleur des mouvements de nutriments.

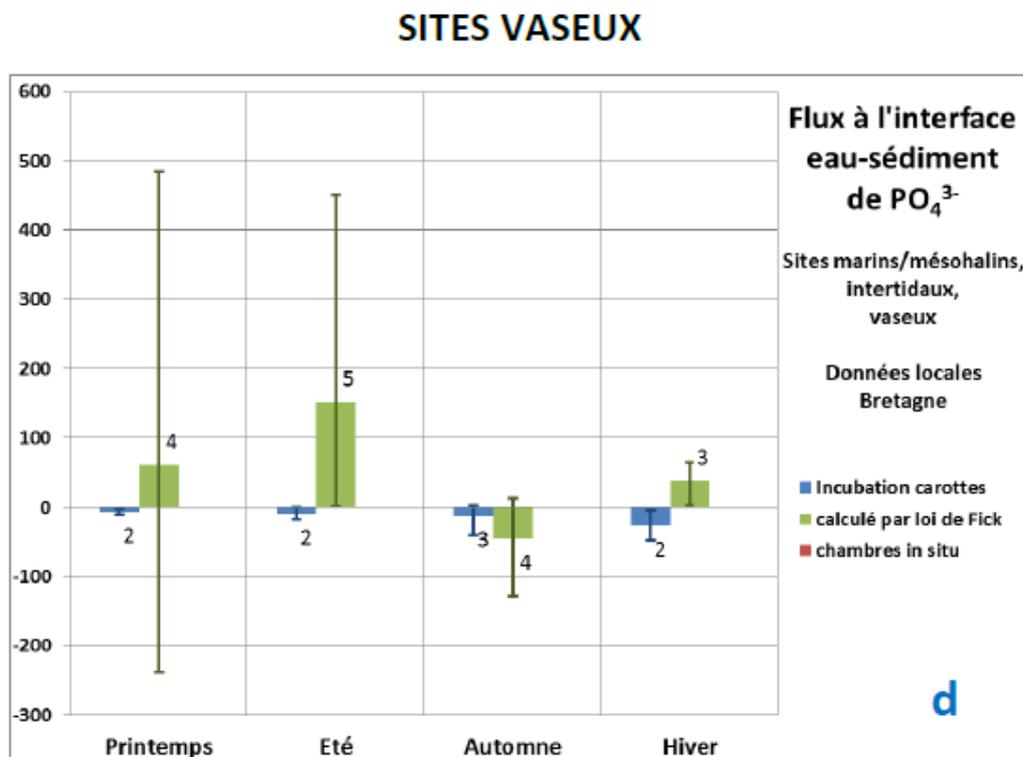


Figure 4 : Flux d'orthophosphates ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{h}$ ) à l'interface eau/sédiment mesurés ou calculés en Bretagne selon différentes méthodes (CEVA, 2015)

## SITES VASEUX

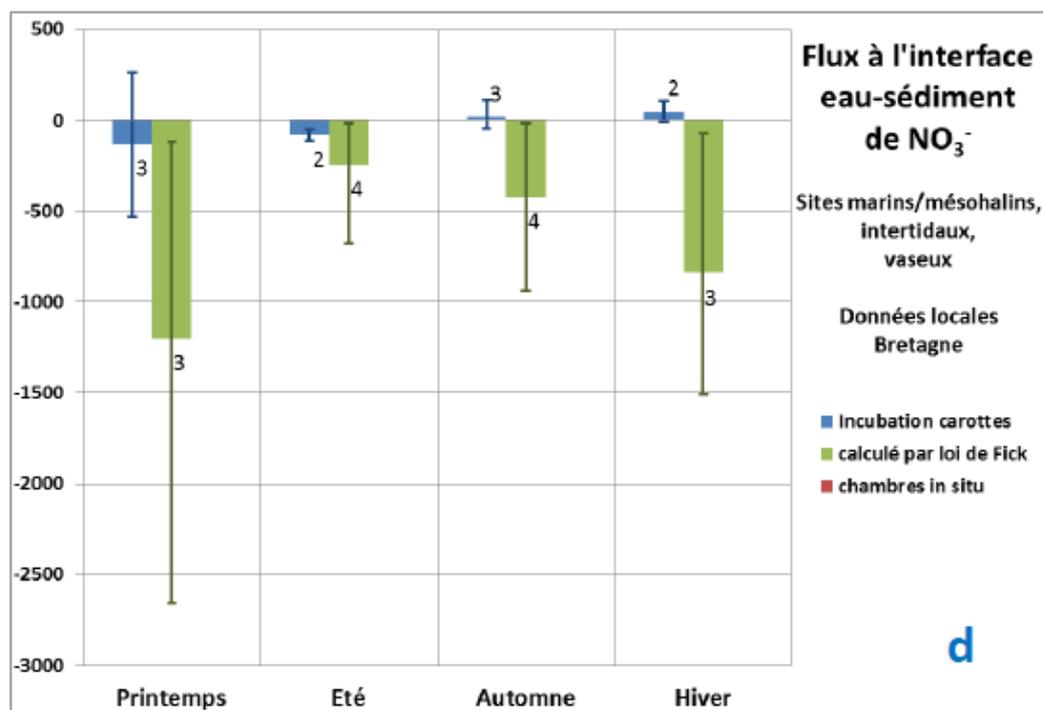


Figure 5 : Flux de nitrates ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{h}$ ) à l'interface eau /sédiment mesurés ou calculés en Bretagne selon différentes méthodes (CEVA, 2015)

## L'intégration des données dans les modèles

En écologie, la modélisation, qui consiste à représenter de manière simplifiée le fonctionnement d'un écosystème, peut être utilisée à la fois comme un outil de validation d'observation, mais aussi comme un outil permettant de prédire l'évolution d'un certain nombre de variables de sorties à partir de modifications de variables d'entrée.

Un modèle écologique Mars 3D Ulves couplant un modèle biologique et un modèle hydrodynamique a été appliqué à un certain nombre de sites par le CEVA, dans le but de simuler les effets de la baisse des flux de nitrates provenant des bassins versant sur les proliférations d'algues vertes (Perrot *et al.* 2014). Les sites ainsi investigués sont :

- la Ria d'Étel (2012) ;
- Estuaire du Blavet, Rade de Lorient (2009) ;
- Estuaire du Blavet, Ria d'Étel et Vasière du Lédano (2008) ;
- Golfe du Morbihan (2015 et 2016).

La mise en œuvre de ces modèles requiert des jeux de données important (flux de nutriment provenant des cours d'eau, des stations d'épuration, données bathymétriques). En ce qui concerne la prise en compte du sédiment, il est possible d'utiliser des valeurs de flux sédimentaires issues de la littérature pour réaliser des expérimentations numériques (comparaison des résultats avec utilisation de valeurs minimales et maximales) ; cela donne des ordres de grandeur quant aux contributions respectives des cours d'eau et du sédiment. Lorsque des données sont disponibles, on peut également recourir à des valeurs mesurées ponctuellement (voir point précédent).

Des modèles décrivant le fonctionnement du sédiment peuvent également être couplés au modèle global. Le module sédimentaire doit simuler à la fois les processus d'érosion/dépôt des sédiments ainsi que l'évolution des variables



Si ces méthodologies permettent de fournir des ordres de grandeur quant aux contributions respectives des cours d'eau et du sédiment, le module sédimentaire utilisé reste très schématique et ne peut prétendre rendre compte pour le site étudié de l'évolution à l'échelle saisonnière des processus de libération et de séquestration des flux de nutriments en nitrate, phosphate et silicate. Il convient cependant de souligner les incertitudes qui existent sur les valeurs de flux de relargage sédimentaires utilisées.

Cependant, au-delà de la question des données décrivant les stocks et flux de nutriments à l'interface eau-sédiment, c'est bien la connaissance du rôle et du fonctionnement du sédiment (aspects biogéochimiques), y compris des mécanismes à l'origine de flux de nutriments (aspects physiques, biologiques), de ses interactions avec les cours d'eau (sédimentologie) ou encore de la biologie des algues qui importe, y compris d'un point de vue opérationnel.

# En conclusion....

## Quels besoins de connaissances pour aller plus loin dans une meilleure compréhension du rôle du sédiment dans les proliférations algales ?

Pour mieux comprendre la contribution du sédiment à l'apport en nutriments des eaux côtières et de transition et donc de manière plus générale mieux comprendre la disponibilité de la source sédimentaire pour la prolifération d'algues vertes et les actions à mettre en œuvre pour les limiter, de nombreuses questions restent en suspens malgré les éléments de réponse recueillis dans la littérature :

- *Quels sont les processus d'enrichissement du sédiment (vaseux-sableux) par les cours d'eau ?*
- *Quels sont les stocks de nutriments dans le sédiment ? Quelle est la variabilité spatiale de ces stocks ?*
- *quels sont les flux de nutriment issus du sédiment ? Comment se comparent-ils à ceux des rivières ? Comment les mesurer pour les quantifier ?*
- *Les tapis d'algues alimentent-ils le sédiment en nutriment ? Quelle est la contribution des algues au cycle des nutriments ?*
- *quels sont les mécanismes à l'origine des flux ? quel est le fonctionnement biogéochimique du sédiment ? Comment représenter-modéliser son fonctionnement ?*
- *Quelle est la contribution réelle du sédiment à différents stades d'une prolifération ; apparition, croissance, maintien etc. Cela renvoie à la biologie des algues ; comment les algues mobilisent-elles les nutriments relargués par le sédiment ?*
- *Quelles sont les réponses de la modélisation en termes de contribution aux proliférations ? Comment le sédiment et son flux évoluera-t-il lors de la phase de diminution de l'eutrophisation ? Quelle influence le sédiment aura-t-il sur le temps de « restauration » des écosystèmes ?*
- *Enfin se pose la question de la biologie des algues et de leur capacité à mobiliser les flux issus du sédiment. Afin de répondre à une partie de ces questions, le CEVA a mis en place des expérimentations in situ et en labo en 2016. Le principe en est d'utiliser les algues comme bio-indicatrices de ces flux et ainsi approcher le flux sédimentaire « utilisable » pour les ulves. Les expérimentations sont encore en cours et devraient permettre d'aboutir à un dispositif d'évaluation de l'importance de ces flux sur les différentes vasières concernées.*

# Références

Andrieux-Loyer F, Philippon X, Bally G, Kerouel R, Youenou A, Le Grand J, 2008. **Phosphorus dynamics and bioavailability in sediments of the Penze Estuary (NW France): in relation to annual P-fluxes and occurrences of *Alexandrium minutum*.** *Biogeochemistry*, **88**, 213-231. [archimer.ifremer.fr/doc/2008/publication-4306.pdf](http://archimer.ifremer.fr/doc/2008/publication-4306.pdf)

Asmus R.M., Jensen M.H., Jensen K., M., Kristensen E., Asmus H., Wille A., 1998. **The role of water movement and spatial scaling for measurement of dissolved inorganic nitrogen fluxes in intertidal sediments.** *Estuarine, Coastal and Shelf science* 46 221-232 <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0272771497902730>

Beck M., Hans-Jürgen Brumsack, 2012. **Biogeochemical cycles in sediment and water column of the Wadden Sea: The example Spiekeroog Island in a regional context.** *Ocean & Coastal Management* 68 (2012) 102e113 <http://link.springer.com/article/10.1023/B:AECO.0000021041.31385.19>

Boyer K., Fong P. (2005). **Macroalgal-mediated transfers of water column nitrogen to intertidal sediments and salt marsh plants,** *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 321 (2005) 59–69

Cann C, 1993. **Etude de l'évolution des flux de phosphore apportés au littoral par un cours d'eau. Exemple du Yar en baie de Lannion.** Rapport CEMAGREF, 72 p.

Cann C, Benoist J-C, 1997. **Evaluation du stock sédimentaire de phosphore en baie de Saint-Brieuc.** Rapport CEMAGEF 97/0216,76 p.

CEVA, 2012. **Application du modèle écologique tri-dimensionnel Mars-Ulves à la détermination des objectifs de qualité nitrates/ulves en milieu vaseux (site de la Ria d'Étel),** Rapport sur le projet 5 du programme CIMAV.

CEVA, 2015. **Contribution du sédiment aux cycles de l'azote et du phosphore en zone côtière- Impact potentiel sur les marées vertes.** Annexe au rapport 2014 du projet 1 du programme CIMAV.

Chevassus au Louis B., Andral B., Femenias A., Bouvier M., 2012. **Bilan des connaissances scientifiques sur les causes de prolifération de macroalgues vertes. Application à la situation de la Bretagne et propositions.** Rapport CGEDD 007942-01, Rapport CGAAER N°11128

Eilola K., Stigebrandt A., 2000. **Modelling filamentous algae mats in shallow bays**

Gonzalez D.J., Smyth A.R., Piehler M.F., McGlathery K.J., 2013. **Mats of the non native macroalga, *Gracilaria vermiculophylla*, alter net denitrification rates and nutrient fluxes on intertidal mudflats,** *Limnology and Oceanography* 58 (6) 2101-2108"

[https://www.researchgate.net/publication/259485897\\_Mats\\_of\\_the\\_nonnative\\_macroalga\\_Gracilaria\\_vermiculophylla\\_alter\\_net\\_denitrification\\_rates\\_and\\_nutrient\\_fluxes\\_on\\_intertidal\\_mudflats](https://www.researchgate.net/publication/259485897_Mats_of_the_nonnative_macroalga_Gracilaria_vermiculophylla_alter_net_denitrification_rates_and_nutrient_fluxes_on_intertidal_mudflats)

Hubas C., 2006. **Rôle des communautés microbiennes dans les flux de matière des sédiments meubles intertidaux.** Thèse de doctorat. Université du Littoral Côte d'Opale" <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01115984/document>

Kamer K., Fong P., Kennison R.L., Schiff K., 2004. **The relative importance of sediment and water column supplies of nutrients to the growth and tissue nutrient content of the green macroalga *Enteromorpha intestinalis* along an estuarine resource gradient.** *Aquatic ecology* Vol.34 Issue 1 pp 45-56

Kamermans P., Erik-Jan Malta, Jacobus M. Verschuure, L. Franca Lentz & Lonneke Schrijvers (1998), **The role of cold resistance and burial for winter survival and spring initiation of an *Ulva* spp.(Chlorophyta) bloom in a eutrophic lagoon (Veerse Meer lagoon, The Netherlands)** *Marine Biology* April 1998, Volume 131, Issue 1, pp 45–51

Martins I and J. C. Marques (2002). **A Model for the Growth of Opportunistic Macroalgae (*Enteromorpha* sp.) in Tidal Estuaries** *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (2002) **55**, 247–257 doi:10.1006/ecss.2001.0900

Mesnager V.a.\*, Nicolas Lecoq b, Issa Sakho c, Arnaud Vennin, **Modelling nutrient profiles at the water-sediment interface from two climatically contrasted estuaries Seine France Somone Sénégal**, *Compte rendu Géosciences* 345 (2013) pp 439 445" <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1631071313001636>

Perrot T., Rossi N., Ménesguen A., Dumas F., 2014. **Modelling green macroalgal blooms on the coasts of Brittany, France to enhance water quality management.** *Journal of marine systems* 132 38-53

Rauch M. 2007, **Processus de minéralisation benthique au sein des systèmes sédimentaires intertidaux de Manche orientale**, thèse de doctorat Université Lille 1 <https://ori-nuxeo.univ-lille1.fr/nuxeo/site/esupversions/d4187215-705c-43f4-8514-c65b4185989c>

Sundbäck, Alison Miles, Stefan Hulth, Leif Pihl, Pia Engström, Erik Selander<sup>3</sup>, Anders Svenson, 2003. **Importance of benthic nutrient regeneration during initiation of macroalgal blooms in shallow bays** *MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES* Vol. 246: 115–126, 2003" [https://www.researchgate.net/publication/200122377\\_Importance\\_of\\_benthic\\_nutrient\\_regeneration\\_during\\_initiation\\_of\\_macroalgal\\_blooms\\_in\\_shallow\\_bays](https://www.researchgate.net/publication/200122377_Importance_of_benthic_nutrient_regeneration_during_initiation_of_macroalgal_blooms_in_shallow_bays)

Trancoso A.R. \*, S. Saraiva, L. Fernandes, P. Pina, P. Leitão, R. Neves (2005). **Modelling macroalgae using a 3D hydrodynamic-ecological model in a shallow, temperate estuary.** *Ecological Modelling* 187 (2005) 232–246

Troell, M., L. Pihl, P. Rönnbäck, H. Wennhage, T. Söderqvist, and N. Kautsky. 2005. **Regime shifts and ecosystem service generation in Swedish coastal soft bottom habitats: when resilience is undesirable.** *Ecology and Society*10(1): 30. [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol10/iss1/art30/>



283 avenue du Général Patton - CS 21101

35711 RENNES Cedex 7



02 99 27 11 62



[creseb@bretagne.bzh](mailto:creseb@bretagne.bzh)



@Creseb\_Bretagne