



HAL
open science

Biodiversité, Structure et Fonctionnement Trophique des communautés à *Laminaria hyperborea*, en conditions naturelles et exploitées, en Bretagne

Jean-Charles Leclerc

► **To cite this version:**

Jean-Charles Leclerc. Biodiversité, Structure et Fonctionnement Trophique des communautés à *Laminaria hyperborea*, en conditions naturelles et exploitées, en Bretagne. Sciences de l'environnement. Paris 6, 2013. Français. NNT: . tel-01108499

HAL Id: tel-01108499

<https://hal.sorbonne-universite.fr/tel-01108499>

Submitted on 22 Jan 2015

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

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

THÈSE

PRÉSENTÉE A

L'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

ÉCOLE DOCTORALE : Sciences de l'environnement d'Ile de France

Par **Jean-Charles LECLERC**

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR

SPÉCIALITÉ : Sciences de l'Environnement

**BIODIVERSITE, STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT
TROPHIQUE DES COMMUNAUTES ASSOCIEES A
LAMINARIA HYPERBOREA, EN CONDITIONS NATURELLES
ET EXPLOITEES, EN BRETAGNE**

Directeur de recherche : Pascal RIERA

Co-directeur de recherche : Dominique DAVOULT

Soutenue le : 6 décembre 2013

Devant la commission d'examen formée de :

M.	Antoine GREMARE	Pr.	Station Marine d'Arcachon	Rapporteur
M.	Mathew A. VANDERKLIFT	Dr.	CSIRO Perth - Wembley	Rapporteur
Mme	Mireille HARMELIN-VIVIEN	Dr.	Institut Méditerranéen d'Océanologie	Examinatrice
M.	Bernard KLOAREG	Pr.	Station Biologique de Roscoff	Examineur
M.	Jacques GRALL	Dr.	Institut Universitaire des Sciences la Mer	Examineur
M.	Pascal RIERA	Dr.	Station Biologique de Roscoff	Directeur de thèse
M.	Dominique DAVOULT	Pr.	Station Biologique de Roscoff	Directeur de thèse

« Une plante carnivore ne peut pas être végétarienne... enfin je crois. »

Jean Carmet, Brèves de comptoir, Palace

Remerciements

Avant d'entrer dans les remerciements dus aux nombreuses personnes m'ayant soutenu d'une manière ou d'une autre au cours de ces cinq années passées à la Station Biologique de Roscoff, je suis particulièrement redevable aux partenaires financiers de ce projet de thèse. Je remercie donc la Région Bretagne et le Centre National de la Recherche Scientifique, qui ont financé ce sujet de thèse pendant trois ans. Diverses analyses effectuées au cours de ce travail ont également bénéficié du support du Parc Naturel Marin d'Iroise ainsi que de son intégration dans le projet d'investissement d'avenir IDEALG.

Il va sans dire que ce travail n'aurait pas été possible sans l'appui personnel et l'encadrement scientifique de mes deux directeurs de thèse qui m'ont toujours laissé une grande marge de manœuvre. Ayant commencé à travailler avec Pascal Riera dans le cadre de mon Master, je le félicite d'avoir accepté de signer pour ces trois ans supplémentaires, durant lesquels notre bureau a souvent ressemblé à la chambre d'un adolescent en crise. Je le remercie tout particulièrement pour son écoute et ses réserves justifiées quant à mes nombreuses élucubrations « pseudo-scientifiques », m'ayant permis de conserver une part de raisonnement logique (je sens que ça pourra me servir...). Ma reconnaissance va également à notre grand timonier, Dominique Davoult, qui a su aussi bien encadrer que recadrer sont thésard lorsque cela était nécessaire. Chacune de nos discussions a toujours eu lieu dans une ambiance à la fois constructive et déconne. Maintenant cette même ambiance au sein de l'équipe « Retroprod » (prochainement rebaptisée « EFEB » en mon absence), son rôle de grand chef décontracte a toujours contribué à donner envie aux étudiants encore indécis, tels que moi-même cinq ans plus tôt, de recruter en benthos.

Je remercie également Bernard Kloareg d'avoir accepté de présider mon jury de thèse, et Claudie de lui avoir trouvé un créneau dans son emploi du temps de directeur.

Toute ma reconnaissance va également à Antoine Grémare et Mathew Vanderklist qui ont accepté d'être rapporteurs de ce manuscrit et de venir de loin pour assister à ma soutenance de thèse. J'appuie ces remerciements pour Mat qui a relevé le défi de rapporter l'ensemble des parties rédigées en français et de faire un long voyage dans le temps pour se rendre à ma soutenance.

Il me tient à cœur de remercier Mireille Harmelin-Vivien qui a accepté, une fois de plus pour un étudiant travaillant sur les laminaires, de venir braver les conditions climatiques hivernales du nord de la Bretagne pour participer à ce jury. Bien qu'accoutumé à cette région, Jacques Grall mérite largement ces remerciements pour sa présence dans ce jury ainsi qu'à mes comités de thèse, ayant amplement contribué à orienter ma réflexion sur l'ensemble des résultats présentés dans cette thèse.

Mes comités de thèse ont également bénéficié des conseils particulièrement enrichissants de Line Le Gal et de Myriam Valero, à qui j'apporte ma reconnaissance pour m'avoir ouvert l'esprit vers une compréhension plus large de la biodiversité. Ces comités ont également été alimentés par des discussions parallèles avec Marine Robuchon, Eric Feunteun et Régis Gallon que je salue comme il se doit.

L'ensemble des données isotopiques présentées dans cette thèse ont été acquises grâce au travail minutieux de Cédric Leroux que je remercie grandement pour ses nombreux conseils techniques et son implication essentielle dans ce travail.

La mise en place des échantillonnages réalisés au cours de cette thèse n'aurait jamais été permise sans la collaboration exceptionnelle de l'ensemble du service mer & observation de la Station Biologique. Je remercie tout d'abord Laurent qui a eu maintes occasions de me voir me ridiculiser dans la grande baignoire et a toujours su garder un esprit de travail à la fois sérieux et détendu, même

en l'absence de palmes à mes pieds ou de chewing-gums dans sa poche. Je remercie également toute la bande des « p'tits baigneurs déjantés » du service ; Fontana, Super-Tomate et Bouba pour leur bonne humeur lors de plongées souvent longues et laborieuses aux cours desquelles certaines questions demeuraient sans réponse : « C'est quoi la manip ? ». Un grand merci également à Nono et Francesco Batzat, Alban, Captain Giloo pour leur présence aux commandes de l'Aurélia sur l'ensemble des manip. Merci aussi à Seb, Régis, Gaétan et Ronan pour la mise à disposition d'aquarium et d'eau courante pour les retours terrains et rinçage du formol. Merci à mes formateurs Classe IB, au Dr Claudepierre qui a finalement accepté de me laisser plonger pour ma dernière année de thèse. Pour la mise en place des manip, je peux également remercier ma mômman qui m'a gentiment prêté sa machine à coudre, m'ayant permis de fabriquer une centaine de sacs d'échantillonnage en moustiquaire.

Par ailleurs, je remercie Martial Laurans pour ses remarques constructives sur les analyses effectuées sur les impacts de l'exploitation des laminaires en Bretagne, Philippe Le Niliot pour la coordination du projet Hyperimp, ainsi que Yves Gladu pour m'avoir accueilli dans son laboratoire et échangé les images qu'il a prises dans le cadre de ce projet. Merci aux goémoniers des familles Tanguy et Le Saout d'avoir travaillé avec nous autour des expérimentations sur les effets de la récolte d'hyperborea à Molène et à Roscoff. Dans le cadre du programme Idealg, j'ai eu l'opportunité d'échanger avec Catherine Leblanc, Sabine Roussel, Philippe Potin et Sylvain Huchette que je salue volontiers.

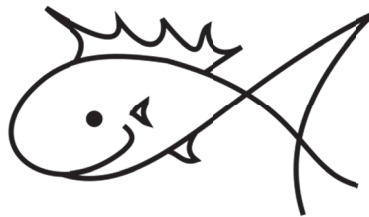
Au-delà de mon affection portée à la plupart des membres de la SBR, je souhaiterais remercier en particulier l'ensemble des membres du couloir benthos qui m'ont donné l'envie de m'implanter au pays de l'oignon rosé durant ces cinq années, et de prolonger l'année à venir pour enseigner. Je remercie tout d'abord Eric qui n'a pas eu peur d'accepter un étudiant à casquette, refoulé d'Intechmer après avoir eu son bac au rattrapage, en Master d'océanographie et en stage à Roscoff. Je remercie Franck qui m'a accepté à ses côtés durant ce stage, m'a formé et donné goût à l'identification de bestioles en multipliant les challenges et les blagues muséum. Ces épisodes d'arrachage de cheveux n'ont eu d'intérêt que par la présence quotidienne de Céline et Caro qui ont m'ont apporté une aide précieuse dans ma formation et contribué à l'ambiance chaleureuse et détendue qui règne dans le labo « deter ». Je suis redevable des nombreuses discussions de fond que j'aie pu avoir avec Fred et Thomas, qui m'accueillent d'ores et déjà dans ma nouvelle équipe. Je remercie également Thierry qui a toujours su animer ce type de discussion et qui, sans le savoir totalement, partage dans son humour un certain nombre de points communs avec ce petit con de 16 ans son cadet. Il m'a par ailleurs été de très bon conseil au cours de ma rédaction. Je salue également les autres membres permanents du couloir et de ses environs, que sont Renaud, Aline, Sophie, Gugu et ses drôles de dames, les chimistes pour leur contribution à cette ambiance...

C'est également aux précaires et anciens membres du couloir que je suis particulièrement redevable. Il est notamment temps de remercier celui qui a largement contribué à m'attirer vers l'écologie trophique, j'ai nommé le Doc qui a toujours soutenu son Junior, même à 10 000 km. En plus d'avoir participé à ma formation isotopique, Gauthier a relu la majorité de mes « proses » et a toujours orienté ma réflexion de façon pertinente... un ami et un co-auteur formidable, quoi ! (y compris en premier auteur...). Je vais néanmoins m'arrêter là afin de préserver l'intégrité physiologique de ses chevilles. Moins sensible de cette partie du corps lorsqu'elle n'oublie pas ses cachets, la mère Noël peut également bénéficier de ces remerciements car elle a largement contribué à mon accueil au sein du couloir benthos ainsi qu'à mon initiation à la langue de Shakespeare, et a été une amie sincère et un soutien de tous les jours sur ces cinq années. Jamais je n'aurais non plus tenu sans les craquages de slip et les pauses clopes partagés avec Caro qui a toujours été à l'écoute de tout ce qui peut passer par la tête d'un thésard qui a la tête prise dans les phares d'une Cadillac violette qui

éclabousse ! J'ajoute un « Euskadi ! » à maman Noisette qui m'a toujours été d'une grande aide sur les plans scientifiques, administratifs, logistiques et nerveux. Je salue également tous les moments partagés dans les labos et aux cafés avec Mancho (qui fait de formidables cookies), Sarah, Sir Jocelyn, le p'tit, Nubi-One & -Two, Cha, Fanny, Doriane, Agnès, Alex, Flo, Manue, Mélanie, Ines, les stagiaires qui ont travaillé pour ou avec moi Marie-Lyne, François, Erwan, Tanguy, Thibaut, Gabin... Au-delà des labos et du couloir, un grand merci à tous ceux que j'ai pu oublier ainsi qu'à toute l'équipe du Gulf Stream dont les qualités de service et des repas ont pu alimenter les neurones d'un fin gourmet pendant cinq ans. Je salue aussi les collègues des formations réalisées à Villefranche et Stareso, qui m'ont permis de tenir dans des régions aux températures particulièrement hostiles...

Mon séjour à Roscoff a également été l'occasion de me forger des amitiés avec des personnalités aussi variées qu'exceptionnelles que je remercie pour tous ces repas, soirées, partie de pêches, verres partagés ensemble, et tout ce qui va avec : Kevin, Stef, Mancho, Raymund, Caro, Ben, Charlotte, Laure, Gauthier, Joce, Guigui, Auré, Régis, Flo, Manue, Sab, Alex, Julie, Sarah, le p'tit, Noisette, Romain Marjo, Adam,... les progénitures actuelles et futures... Je salue également les isotopistes à moustaches et tout particulièrement Pierre qui m'a bien souvent aidé à distance avec ses compétences en langage R (et non l'inverse, Mireille...) et son soutien dans la descente de bière lorsque cette confrérie s'est réunie à deux reprises sur Brest. Je remercie mes amis de Paris qui m'ont bien souvent accueilli à la Capitale et ont donné un tout autre intérêt aux réunions de l'école doctorale, Raph' et ses bémols, Esther et Camille, qui fera bientôt connaître son nom parmi les isotopistes à moustache, indépendamment de ses origines portugaises... Je remercie mes potes d'enfance de la bande des Tatas qui ont toujours été 'Impécab' et d'un soutien exceptionnel, tout particulièrement mon gros O'saumon, Pierrot, Maxouille que j'embrasse sur le fondement.

Je suis également redevable à l'ensemble de ma famille pour être arrivé jusqu'ici. En particulier, je remercie mes grands-parents qui ont été, avec mon parrain, les premiers à m'emmener en marée sur l'estran du Cotentin, mon frère Antoine pour son soutien gastronomique, ses rillettes et son saumon fumé à chaud, ma sœur Charline pour son écoute de toujours, mes neveux et nièces, et enfin mes parents Monette et Pépé qui m'ont toujours soutenu et accompagné contre vents et marées dans mes choix professionnels et personnels...



"I smile because I have no idea what's going on"

TABLE DES MATIERES

Chapitre 1. Introduction	1
1.1. Importance écologique des milieux côtiers	1
1.2. Complexité de l'habitat : cas des milieux côtiers rocheux	1
1.3. Les forêts de laminaires	3
Un biotope remarquable	3
Une ressource trophique majeure	4
Un écosystème menacé ?	5
Contrôles biologiques	5
Une ressource exploitée	7
1.4. <i>Laminaria hyperborea</i>	10
Distribution	10
Cycle de vie	11
Diversité associée	12
1.5. Relations trophiques en écologie, exemples de méthodes d'investigation	13
Analyses des isotopes stables	14
Sources potentielles d'un consommateur	16
Diversité isotopique en écologie	18
1.6. Problématiques et objectifs de l'étude	20
Chapitre 2. Matière organique dans les communautés à <i>Laminaria hyperborea</i> en Bretagne : Origine et Utilisation	23
2.1. Contexte scientifique et résumé	23
2.2. Importance trophique des laminaires pour les communautés associées : Comparaison spatiale des signatures isotopiques	29
<i>"Trophic significance of kelps in kelp communities in Brittany (France) inferred from isotopic comparisons"</i>	
Abstract	29
Introduction	30
Materials & Methods	31
Study sites	31
Sampling and preparation for stable isotope analyses	32
Data analyses	33
Results	34
Discussion	38
Aknowledgements	41
2.3. Variation saisonnière des apports de matière organiques dans les forêts de laminaires, lien entre structure et fonctionnement trophique	43
<i>"Temporal variation in organic matter supply in kelp forests: linking structure to trophic functioning"</i>	
Abstract	43
Introduction	45

Materials & Methods	47
Study site	47
Trophic structure of the community	47
Sampling and preparation for stable isotope analyses	48
Data analyses	50
Results	52
Trophic structure of the community	52
Temporal change in source isotope compositions	56
Temporal change in consumer isotope compositions	58
Temporal change in the species diets	59
Discussion	61
Organic matter sources of the kelp forest	61
Trophic structure and functioning of the kelp forest	63
Aknowledgements	69

Chapitre 3. Structure des communautés associées à *Laminaria hyperborea*, en condition non-impactée en Bretagne **71**

3.1. Contexte scientifique et résumé 71

3.2. Complexité de l'habitat et des communautés associées aux forêts de laminaires: Importance des variations temporelles 75

"Seasonal variation in habitat complexity, diversity and species abundance distributions across kelp forest strata in Laminaria hyperborea communities in Roscoff (France)"

Abstract	75
Introduction	76
Materials & Methods	78
Study site	78
Sampling	78
Data analyses	78
Results	80
Species richness	80
Habitat features	82
Species biomass distribution	83
Discussion	89
Aknowledgements	93
Appendices	94

3.3. Microhabitats associés aux forêts de laminaires: assemblages de faune mobile 105

"Linking occurrence, numerical and biomass abundances to investigate mobile fauna distribution in kelp forest microhabitats: Index of Relative Importance (Pinkas et al., 1971) applied in community ecology"

Abstract	105
Introduction	106
Materials & Methods	108
Study site	108
Sampling	108
Data analyses	109

Results	111
Discussion	117
Aknowledgements	120
Chapitre 4. Les forêts de <i>Laminaria hyperborea</i> en conditions contrastées	121
4.1. Contexte scientifique et résumé	121
4.2. Structure et fonctionnement de deux communautés contrastées en Bretagne Nord	125
<i>"Community, trophic structure and functioning in two contrasting Laminaria hyperborea forests"</i>	
Abstract	125
Introduction	127
Materials & Methods	129
Study sites	129
Community and trophic structure	130
Sampling and preparation for stable isotope analyses	131
Data analyses	133
Results	134
Community structure	134
$\delta^{15}\text{N}$ of the main sources and consumers	141
Discussion	144
Patterns of community, trophic structure and functioning	144
Alternative hypotheses of observed patterns	145
Ecological and management implications	148
Aknowledgements	149
Appendices	150
4.3. Impact du peigne norvégien sur la structure et le fonctionnement trophique des communautés à <i>Laminaria hyperborea</i> à micro-échelle	159
Mesure de l'impact sur la structure de taille	160
Mesure des perturbations à micro-échelle	162
Richesse spécifique	164
Taille et complexité de l'habitat	166
Assemblages d'espèces	167
Compositions isotopiques des sources et des consommateurs	170
Annexe	176
Chapitre 5. Synthèse et perspectives	177
5.1. Voies de transfert trophique majeures et structure du réseau trophique dans les communautés à <i>Laminaria hyperborea</i>	177
Importance des macroalgues pour les brouteurs	177
Importance des macroalgues pour les suspensivores et déposivores	179
Importance du phytoplancton	180
Connectivité trophique - Apports allochtones de matière organique	181
Connectivité trophique - Exports de matière organique	183
Importance des sources animales	183

Soutien de la production secondaire	184
Structure du réseau trophique à micro-échelle	185
5.2. Diversité et structure de communautés associées à <i>Laminaria hyperborea</i>	189
Biodiversité associée	189
Distributions d'abondance de la faune mobile	192
5.3. Perturbations liées à l'exploitation de <i>Laminaria hyperborea</i>	195
Références bibliographiques	199
Annexes	223

Chapitre 1.

INTRODUCTION

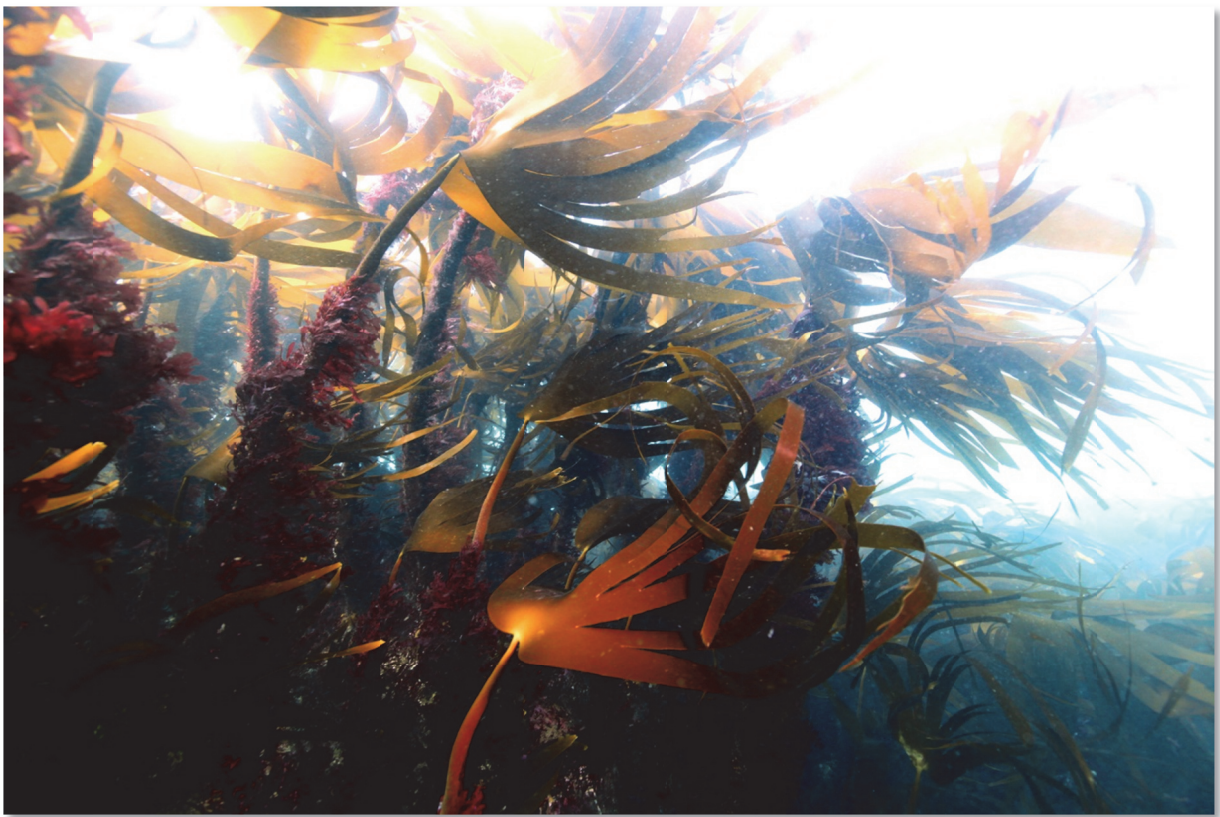


Image : Wilfried Thomas, SBR

1.1. Importance écologique des milieux côtiers

Définis de la zone intertidale aux limites du plateau continental, les milieux côtiers recouvrent 7 % de la surface océanique mondiale. Cette modeste surface est néanmoins caractérisée par une diversité de processus qui confère à ces milieux un rôle important dans les processus biogéochimiques globaux (Gattuso *et al.* 1998). A l'interface du domaine terrestre, les milieux côtiers reçoivent de grandes quantités de matières organiques et de nutriments allochtones en provenance des eaux de ruissellements et des bassins versants. L'interface des milieux côtiers avec le large conduit à d'importants échanges réciproques de matière et d'énergie avec l'océan ouvert. Le domaine côtier représente une zone biologiquement active, dans laquelle 14 à 30 % de la production primaire océanique serait soutenue à la fois par le phytoplancton et par le phytobenthos (Gattuso *et al.* 1998). La part benthique de cette activité biologique est distribuée dans un ensemble diversifié d'écosystèmes dont la structure et/ou le fonctionnement diffèrent (Gray 1997, Boaventura *et al.* 1999, Stachowicz *et al.* 2007, Jenkins *et al.* 2008).

On discrimine classiquement les milieux meubles des fonds rocheux. Bien que cette dichotomie historique soit controversée en raison des gradients et de la connectivité existant entre ces milieux (Airoldi 2003), il reste acceptable de considérer que la majorité de la productivité primaire benthique des substrats durs est réalisée par les macroalgues (Mann 1982a), *i.e.* Phaeophyceae, Rhodophyta, Ulvophyceae. Ces macroalgues sont susceptibles de soutenir une large production secondaire tant par la voie directe (broutage) qu'à travers la voie détritique correspondant à l'assimilation de matière organique particulaire et dissoute dérivée par certains consommateurs (Mann 1982a, Newell *et al.* 1982, Duggins *et al.* 1989, Graham 2004). Par ailleurs, la présence de couvertures macroalgales attribue une complexité structurale additionnelle aux substrats rocheux, susceptibles d'affecter la distribution des espèces associées. Certaines macroalgues peuvent ainsi être considérées comme de véritables espèces ingénieurs favorables à la coexistence d'une faune diversifiée et abondante, présentant une grande variété de niches trophiques (Bertness *et al.* 1999).

1.2. Complexité de l'habitat : cas des milieux côtiers rocheux

Depuis la publication pionnière des frères MacArthur (1961) associant la diversité avicole à la structure stratifiée des forêts terrestres, de nombreuses études écologiques ont tenté d'établir les liens entre la complexité de l'habitat et la répartition intra- et

interspécifiques des niches écologiques à l'échelle locale. Ces études ont porté sur la structure de taille des populations, la biodiversité et la structure des communautés dans les écosystèmes terrestres (Langellotto & Denno 2004, Tews *et al.* 2004, Schmidt & Rypstra 2010, Wardhaugh *et al.* 2013), lotiques (O'Connor 1991, Downes *et al.* 1998, Downes *et al.* 2000, Warfe & Barmuta 2006), et marins (Littler & Littler 1984, McGuinness & Underwood 1986, Dean & Connell 1987b, Dean & Connell 1987c, Blanchard & Bourget 1999, Beck 2000a, Kelaher 2002, Hauser *et al.* 2006, Matias *et al.* 2007). De nombreuses méthodes ont été proposées afin de mesurer la complexité de l'habitat (Jones 1971, McCormick 1994, Beck 2000a, Wilding *et al.* 2007, Warfe *et al.* 2008, Tokeshi & Arakaki 2012, Alexander 2013), cependant aucune d'elle ne peut en intégrer toutes les facettes pouvant varier d'un système, d'un habitat, ou d'un microhabitat à l'autre. Par exemple, la dimension fractale d'un habitat, qui en mesure la somme des surfaces disponibles, sera adaptée à une manipulation expérimentale *ad hoc*, tandis qu'elle ne pourra renseigner sur la répartition spatiale de cette surface dans les trois dimensions (Tews *et al.* 2004, Kovalenko *et al.* 2012, Tokeshi & Arakaki 2012). Afin d'établir un consensus, McCoy & Bell (1991, dans Downes *et al.* 1998) ont proposé de définir les modalités structurelles en trois axes : (1) l'échelle spatiale, (2) le nombre d'éléments physiques distincts et (3) leurs abondances relatives par unité de surface. Récemment, Tokeshi & Arakaki (2012) ont mis en évidence l'importance de deux axes supplémentaires : (4) l'arrangement spatial et (5) la taille des éléments.

Les milieux rocheux côtiers sont caractérisés, à l'échelle locale, par une grande complexité de structures biotiques et abiotiques, dont la dynamique diffère. Les structures abiotiques correspondent à la topographie du substrat et sont caractérisées par différents types de roches et de sédiments, dont la conformation influe sur les assemblages et la distribution des espèces (Littler & Littler 1984, McGuinness & Underwood 1986, Hily & Jean 1997, Airoidi 2003, Le Hir & Hily 2005). Si un platier rocheux est relativement stable dans le temps, les blocs qui le surplombent peuvent être déplacés et retournés en fonction des courants et des activités humaines (chalutage, pêche à pied, chasse sous-marine) (Littler & Littler 1984, Chapman & Underwood 1996, Arzel 1998) tandis que la quantité de sédiments peut varier de manière saisonnière ou stochastique (Littler *et al.* 1983, Gibbons 1988, McQuaid & Dower 1990, Airoidi 2003, Stagnol *et al.* 2013). Les substrats durs accueillent une grande diversité de structures biotiques qui peuvent varier temporellement en fonction du turn-over des organismes qui les bâtissent ou les composent. Ces structures peuvent résulter de bio-concrétions animales comme les coraux, les bancs de moules, les hermelles, certains bryozoaires et certaines éponges (McCormick 1994, Seed 1996, Dubois *et al.* 2002, Bell

2008, Kovalenko *et al.* 2012) et de la diversité des assemblages algaux épilithiques et épiphytiques (Hacker & Steneck 1990, Martin-Smith 1993, Norderhaug 2004, Christie *et al.* 2007). Les structures biotiques comportent par ailleurs un niveau de complexité supplémentaire dû à leur composition chimique (qualité nutritive, composition en métabolites secondaires), susceptible d'affecter l'utilisation en tant que source de nourriture ou en tant qu'habitat par la macrofaune associée (Paul *et al.* 2011, Tokeshi & Arakaki 2012). Cependant, la distribution de la macrofaune semble principalement contrôlée par la structure morphologique des assemblages algaux (e.g. Norderhaug 2004, McDonald & Bingham 2010), pouvant varier au sein d'une même espèce selon les conditions (Hay 1981, Duggins *et al.* 2003).

1.3. Les forêts de laminaires

Un biotope remarquable

Les laminaires, ou « kelps », correspondent aux Phaeophyceae de l'ordre des Laminariales *sensu stricto* (Bolton 2010). Ces algues brunes dominent les substrats rocheux des régions tempérés et boréales côtières (Fig. 1.1), depuis la frange infralittorales jusqu'à soixante mètres selon la luminosité locale. Cette distribution ne tient cependant pas compte de leur présence dans les zones profondes (jusqu'à 200 m) ou d'upwellings des régions tropicales (e.g. Graham *et al.* 2007). Considérées comme les plus grandes structures biogéniques des écosystèmes benthiques (Dayton 1985), les laminaires forment un biotope stratifié appelé communément forêt, par analogie avec le milieu terrestre. Ayant un cycle pluriannuel, les laminaires composent une canopée pérenne influençant les conditions hydrodynamiques et lumineuses des strates inférieures. La diversité de micro-habitats disponibles pour les espèces de macroalgues associées fait des forêts de laminaires un des biotopes les plus complexes des milieux côtiers rocheux (Foster 1975, Norton *et al.* 1977, Dayton 1985, Johnson & Mann 1988, Graham 2004, Christie *et al.* 2007). Par ailleurs, cette diversité de structures biotiques est susceptible d'évoluer de manière différentielle du fait de la coexistence d'espèces de macroalgues aux cycles de vie différents (pérennes, pseudo-pérennes, annuelles).

Au niveau mondial, les laminaires sont relativement peu diversifiées taxonomiquement (112 espèces pour 33 genres, Bolton 2010), mais leur diversité morpho-fonctionnelle est remarquable (Fig. 1.1). Dans l'optique d'en caractériser un premier niveau, Dayton (1985) a proposé une classification fonctionnelle de ces communautés en cinq strates (Canopée flottante, Canopée dressée, Canopée prostrée, Strate gazonnante, Strate

encroûtante), formées pour les trois premières par les laminaires. Les canopées flottantes (10 à 45 m) sont représentées par *Macrocystis* spp. (Côtes ouest-américaines, sud-africaines et sud-australiennes), *Nereocystis luetkeana* (Côtes nord-ouest-américaines), *Ecklonia maxima* (Côtes sud-africaines), et *Alaria fistulosa* (Côtes ouest-américaines et ouest-asiatiques). Les laminaires dressées, possédant un stipe rigide, sont représentées notamment par plusieurs *Laminaria* spp. (Côtes européennes et nord-ouest américaines), *Ecklonia* spp. (Côtes sud-australiennes et néo-zélandaises), *Lessonia* spp. (Côtes sud-américaines). Enfin, les laminaires dites prostrées sont rencontrées principalement dans l'hémisphère Nord et représentées par exemple par de nombreuses *Laminaria* spp. et *Saccharina* spp.

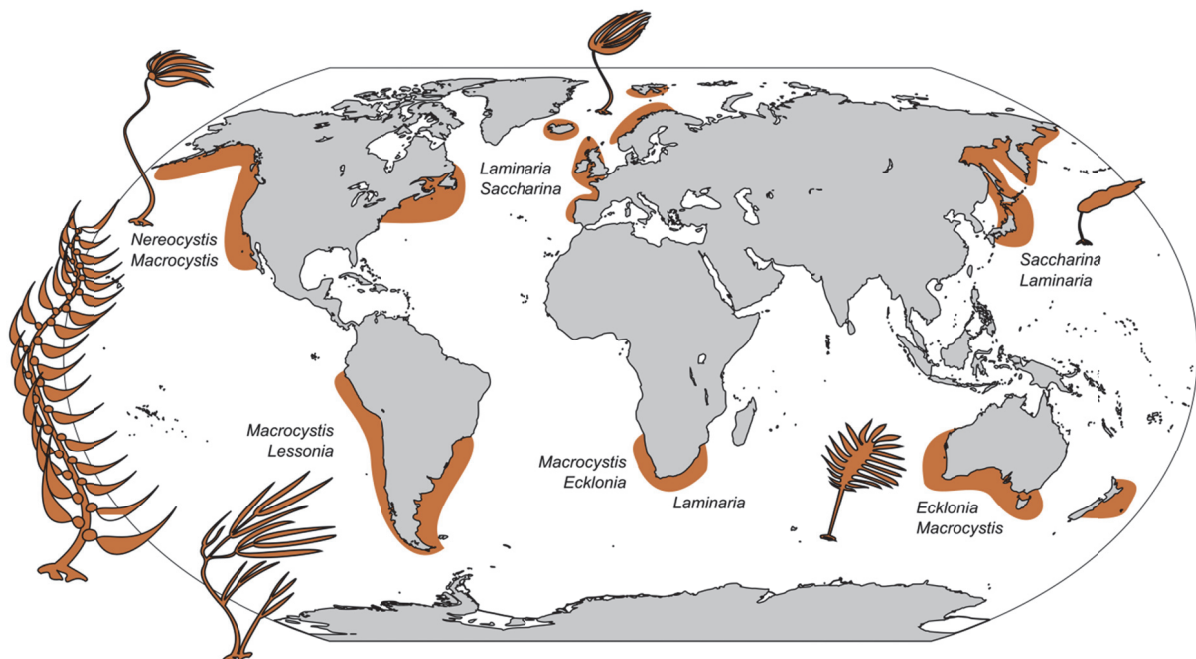


Figure 1.1. Distribution mondiale des forêts de laminaires, et illustration des genres dominants (d'après Raffaelli & Hawkins 1996, Steneck *et al.* 2002, Bolton 2010). Leur occurrence en profondeur dans les régions tropicales (e.g. Graham *et al.* 2007), restant à explorer, n'est pas illustrée.

Une ressource trophique majeure

Au-delà de leur fonction d'habitat, les laminaires représentent une source de matière organique considérable. Au niveau mondial, les laminaires produiraient entre 400 et 1900 gC m⁻² an⁻¹ (Mann 1972), dont 20 à 110 % (80 % en moyenne) seraient libérés sous forme détritique au gré des processus d'érosion et d'arrachage du substrat (Krumhansl & Scheibling 2012). Tandis qu'une partie de cette matière organique peut représenter une ressource substantielle pour les réseaux trophiques associés (Beviss-Challinor & Field 1982, Newell *et al.* 1982, Dunton & Schell 1987, Duggins *et al.* 1989, Norderhaug *et al.* 2003, Schaal *et al.* 2009), l'autre est généralement exportée vers les écosystèmes adjacents, où elle contribue à

modifier leur structure et leur fonctionnement (Linley *et al.* 1981, Lucas *et al.* 1981, Koop *et al.* 1982, Bedford & Moore 1984, Bustamante & Branch 1996, Orr *et al.* 2005, Kaehler *et al.* 2006, Wernberg *et al.* 2006, Vanderklift & Wernberg 2008, Hyndes *et al.* 2012, Krumhansl & Scheibling 2012).

Un écosystème menacé ?

Depuis de nombreuses décennies à travers le monde, des épisodes de dénudation de forêts de laminaires à large échelle ont été observés. Ces épisodes peuvent résulter de facteurs physico-chimiques (Tempêtes, anomalies de température, de salinité, de concentration en nutriments), biotiques (invasion biologiques, herbivores, virus, bactéries), anthropiques (exploitation, aménagement du littoral) ou de leurs interactions (Vasquez 1995, Steneck *et al.* 2002, Connell *et al.* 2008, Lorentsen *et al.* 2010).

Contrôles biologiques

Parmi les facteurs biotiques pouvant expliquer des réductions de masse des forêts de laminaires, l'herbivorie intensive par les oursins est le phénomène le plus reporté dans l'hémisphère Nord. La variabilité spatio-temporelle de ce phénomène est souvent attribuée à des cascades trophiques dont les modalités diffèrent d'un système à l'autre (Tegner & Dayton 2000, Steneck *et al.* 2002).

A titre d'exemple, au Nord-Est du Pacifique (Alaska), un certain nombre de successions de communautés dominées soit par les laminaires (principalement *Laminaria* spp., *Alaria fistulosa*) soit par leur brouteurs, des oursins du genre *Strongylocentrotus* spp. ont été observées au cours du XX^{ème} siècle. Les épisodes décennaux de réduction d'oursins ont pu être reliés à l'augmentation d'abondance locale de son principal prédateur, la loutre de mer *Enhydra lutris*, qui a vu sa taille de population s'accroître à la suite d'application de lois de protection de l'espèce (Estes & Duggins 1995). Malgré les lois en vigueur, de nouvelles zones dénudées de laminaires et dominées par les oursins sont récemment apparues, suite à un nouveau déclin de la population de loutres. La réduction récente des populations d'*Enhydra lutris* pourrait notamment résulter d'un changement progressif du régime alimentaire des orques *Orcinus orca* (Estes *et al.* 1998). Bien qu'attractives, les nombreuses hypothèses explicatives de ce changement faisant intervenir quatre niveaux trophiques restent spéculatives (Schrope 2007). Limité à l'analyse de trois niveaux trophiques relativement stricts, ce type de contrôle en cascade est aujourd'hui bien accepté par la communauté

scientifique, et comprendre ses conséquences sur l'ensemble de l'écosystème est aujourd'hui un enjeu majeur (Steinberg *et al.* 1995, Estes *et al.* 2004, Graham 2004, Byrnes *et al.* 2006, O'Sullivan & Emmerson 2011, Hamilton *et al.* in press). En effet, les nombreuses interactions de type indirect existant entre espèces doivent être prises en compte dans l'analyse de la topologie des réseaux trophiques (Polis *et al.* 2000, Estes *et al.* 2011). A titre d'exemple, le comportement de broutage de *Strongylacentrotus* spp. sera plus agressif en l'absence de leur prédateur, intensifiant leur impact collectif sur les laminaires (Estes *et al.* 2004). En contrepartie, si cet impact provoque la disparition locale des laminaires, les productions primaires et secondaires de la sous-canopée pourront être négativement affectées, laissant les oursins dépourvus de ressource alimentaire (Estes & Duggins 1995, Estes *et al.* 2011).

Au Nord-Ouest de l'Atlantique (Nouvelle Ecosse), des alternances similaires d'écosystèmes dominés par les laminaires (*Saccharina longicruris*, *Alaria esculenta*) ou par son brouteur principal *Strongylacentrotus droebachiensis* ont été observées. L'impact direct de l'oursin vert y a été démontré par des expériences d'exclusion (Breen & Mann 1976, Himmelman *et al.* 1983). Les abondances décroissantes de grands crustacés prédateurs d'oursins comme le tourteau *Cancer irroratus* et le homard *Homarus americanus* ont tout d'abord été mises en cause (Breen & Mann 1976, Lang & Mann 1976, Mann 1982b). Des données sur le taux de prédation, de contenus stomacaux et de production de ces crustacés ont cependant sollicité des hypothèses alternatives (Miller 1985). Ces hypothèses sont aussi nombreuses que les acteurs biotiques et abiotiques qu'elles impliquent, et que leur interactions sont complexes (Bernstein *et al.* 1981, Johnson & Mann 1988, Elner & Vadas 1990, Scheibling & Hamm 1991, Balch & Scheibling 2000, Gagnon *et al.* 2003, Gagnon *et al.* 2004, Steneck *et al.* 2004, Merzouk & Johnson 2011). Il semble notamment que les nombreuses épizooties d'oursins (Scheibling & Stephenson 1984) aient été provoquées cycliquement en réponse à des températures élevées. Par ailleurs, deux études ont récemment montré le rôle conjugué de la température sur la prolifération massive du bryzoaire invasif (en Nouvelle Ecosse) *Membranipora membranacea* sur les lames de *S. longicruris* et de *L. digitata*, réduisant leur productivité jusqu'à les détruire totalement, et du bénéfice qu'en tire l'espèce invasive et compétitrice *Codium fragile* spp. *tomentosoides* (Scheibling & Gagnon 2006, Scheibling & Gagnon 2009).

Au Nord-Est de l'Atlantique, de tels événements ont été reportés en présence conjointe de *Strongylocentrotus droebachiensis* et d'*Echinus esculentus* (Hagen 1983, Sivertsen 1997, Norderhaug & Christie 2009). Ces deux espèces ne semblent cependant pas exercer la même

pression sur les populations de laminaires dominantes (*Saccharina latissima*, *Laminaria digitata*, *Laminaria hyperborea*). A l'instar de leurs homologues outre-Atlantique, les oursins verts européens sont des brouteurs spécialistes qui se nourrissent majoritairement de laminaires, quelle que soit leur taille, et sont amenés, localement, à provoquer leur raréfaction (Hagen 1995, Sivertsen 2006, Norderhaug & Christie 2009). Au contraire de *S. droebachiensis*, l'oursin comestible *E. esculentus* est un consommateur généraliste, capable de brouter et d'assimiler une grande diversité de macroalgues, dont les jeunes sporophytes de laminaires, mais également la faune sessile colonisant ces algues et la roche (Allen 1899, Forster 1959, Comely & Ansell 1988). Tandis que le comportement herbivore d'*E. esculentus* représente une menace potentielle pour certaines populations immatures de laminaires en Europe (Jones & Kain 1967, Sjøtun *et al.* 2006, Norderhaug & Christie 2009), son comportement de prédateur opportuniste suggère une fonction différente dans les réseaux trophiques associés aux communautés à laminaires, susceptible de varier d'un système à l'autre. Sous la limite Sud de distribution de *S. droebachiensis*, et notamment en Bretagne, les laminaires auraient un nombre restreint de brouteurs directs (Fig. 1.2), dont *E. esculentus*, et disposeraient ainsi d'un large potentiel de persistance (Arzel & Castric-Fey 1997, Arzel 1998, Schaal *et al.* 2010, Leblanc *et al.* 2011).



Figure 1.2. *Patella pellucida* sur *Laminaria hyperborea*. Image Jean-Charles Leclerc, SBR

Une ressource exploitée

En Bretagne, les premières utilisations d'algues remonteraient au XII^{ème} siècle (Chapman 1970). Les goémons épaves (dits également d'échouage ou de dérive) étaient alors ramassés sur les plages avant d'être utilisés comme engrais agricole. Malgré une faible teneur en phosphates, ces algues en mélanges pouvaient alimenter les champs d'importantes quantités d'azote, d'éléments traces et d'hormone de croissance (auxines et gibbérellines).

Cette pratique a rapidement été couplée aux premières découpes d'algues de rive sur l'estran. Au XVII^{ème} siècle, les goémons épaves et de rive ont fait l'objet d'un intérêt relatif à leur teneur en soude, rentrant dans les processus de fabrication du verre et de glaçure des poteries. La soude était extraite des cendres de macroalgues séchées, obtenue dans des fours à goémon, localisés principalement sur les côtes de Bretagne Nord (Fig. 1.3). Au XIX^{ème} siècle, les propriétés de concentration d'iode des algues, et plus particulièrement des laminaires, ont ensuite accru l'intérêt qui leur était porté. Les premiers goémoniers de métier étaient alors des pêcheurs spécialisés dans la découpe des goémons de fond (*i.e.* principalement *Laminaria* spp.), dont la flottille se composait de navires à capacités de 10 tonnes de matière fraîche. Cette pêche, particulièrement laborieuse, consistait à découper les algues à l'aide d'une faucille reliée à une longue perche. Les cendres de goémons, après différentes phases de purification, était distillées afin d'en collecter l'iode sous forme gazeuse. Au cours de l'ère industrielle de l'iode jusque dans les années 1950, la production française de cendres de goémons, toutes catégories confondues, aurait fluctué entre 1 et 90 tonnes an⁻¹. Bien que les laminaires fraîches contiennent autour de 5 % de cendres, ces rendements auraient été obtenus à partir de 2 000 à 200 000 tonnes an⁻¹ de masse fraîche.



Figure 1.3. Four à goémon, Porspoder, Finistère. Image Julie Gourvès, Agence des aires marines protégées

À l'échelle mondiale, la deuxième moitié du XIX^{ème} siècle a vu l'apparition de nombreuses méthodes alternatives pour extraire à la fois les composés inorganiques et organiques des laminaires. Parmi ces derniers, les acides alginiques, aux propriétés épaississantes et gélifiantes, ont été isolés et décrits au début du XX^{ème} siècle et plus

particulièrement dans les années 1950. Ces polysaccharides complexes représentent entre 10 et 40 % du poids sec d'algues brunes. Suite au déclin simultané de la demande de l'iode, l'extraction des alginates apparaît comme une perspective salvatrice au métier de goémonier en Bretagne (Chapman 1970, Arzel 1998). Rapidement, par le biais du Comité interprofessionnel du goémon et de l'iode (rebaptisé Comité interprofessionnel des algues marines en 1961, puis devenu la commission algues du Comité régional des pêches en 1993), les goémoniers de fond motorisent leur flottille et abandonnent leurs outils de découpe pour un engin d'arrachage manuel au meilleur rendement, appelé « scoubidou ». Modernisé en 1971 par un système de mécanisation hydraulique, ce système est alors utilisé pour la récolte de *Laminaria digitata* dont la production fluctue autour de $54\,000 \pm 8\,000$ tonnes an^{-1} depuis 1985 (Alban *et al.* 2004, Alban *et al.* 2011), dont la majeure partie localisée dans l'archipel de Molène ($28\,000 \pm 4\,200$ tonnes pour 13-30 navires armés, Données M. Laurans Ifremer). Parmi les solutions proposées pour améliorer le statut de goémoniers, une diversification des activités a été envisagée, plus particulièrement dans une perspective d'exploitation du stock de *Laminaria hyperborea* (Arzel 1998, Alban *et al.* 2011). Les stipes de cette espèce, présentant un rapport plus élevé d'acide l-guluronique sur acide d-mannuronique, confèrent aux alginates qui en sont extraits des propriétés gélifiantes (Chapman 1970). Devant la stagnation de la demande en alginates épaississants et émulsifiants extraits de *Laminaria digitata*, la mise en place d'une exploitation dérogatoire de *Laminaria hyperborea* a été finalisée en 1994 (Arzel & Castric-Fey 1997, Arzel 1998).



Figure 1.4. Peigne norvégien à quai (gauche, Ouest France), en action (Yves Gladu, PNMI)

Après divers essais de pêche réalisés avec l'Ifremer, les goémoniers récoltent désormais *Laminaria hyperborea* au « peigne » norvégien (Fig. 1.4, Veia & Ask 2011). La production officielle, estimée à $4\,200 \pm 3\,300$ tonnes an^{-1} entre les années 1996 et 2010, talonne aujourd'hui les 15 000 tonnes (données M. Laurans, Ifremer) et pourrait doubler dans

les prochaines années face une forte demande industrielle. Sur la période 2006-2012 en Bretagne, onze navires ont été armés pour la récolte de *L. hyperborea*, dont 6 dans l'archipel de Molène (60-80 % de la production) et 3 dans le secteur de Roscoff (5-20 %). Un système de rotation est mis en place, *Laminaria hyperborea* est exploitée de mi-octobre à fin mars tandis que *Laminaria digitata* est exploitée de mi-mai à fin septembre. La plupart des navires concernés sont également armés de dragues à bivalves (e.g. *Pecten maximus*) qu'ils exploitent d'octobre à mars (Alban & Boncoeur 2004).

1.4. *Laminaria hyperborea*

Distribution

Laminaria hyperborea est confinée au nord-est de l'Atlantique, sur la majeure partie des côtes ouest-européennes, du Portugal au nord de la Norvège et sur les côtes Islandaises (Fig. 1.5). Cette étendue latitudinale ($\approx 30^\circ$) semble s'expliquer principalement par un rythme circadien, dont la croissance et la reproduction requièrent une irradiance ainsi qu'une gamme de température minimale (tom Dieck 1992, Sjøtun *et al.* 1993, Schaffelke & Lüning 1994). Cette espèce est distribuée sur une échelle verticale allant de la frange infralittorale jusqu'à une trentaine de mètres de profondeur (Kain-Jones 1971).



Figure 1.5. Distribution biogéographique de *Laminaria hyperborea* (d'après Kain-Jones 1971)

Cycle de vie

Laminaria hyperborea possède un cycle de vie pluriannuel diphasique (Fig. 1.6), sous contrôle endogène de la croissance lié à la photopériode (Schaffelke & Luning 1994), et variable en fonction de la température et la latitude (Sjötun *et al.* 1993). L'espérance de vie, pouvant varier selon l'hydrodynamisme, la température et la latitude, a été estimée, par comptage des lignes de croissance à la base du stipe, entre 10 et 18 ans (Kain 1963, Sjötun *et al.* 1993, Rinde & Sjötun 2005). La croissance des sporophytes adultes (formant la canopée) a lieu principalement en hiver et au printemps, et s'arrête en juillet (Luning 1979). Celle des jeunes individus est généralement retardée de quelques mois dans l'année (Luning 1979). Lors de la croissance, initiée par les jours de courte photopériode (Kain-Jones 1971, Luning 1986), le stipe s'allonge depuis la zone méristématique localisée à la base de lame, puis croit en épaisseur. Une nouvelle lame se forme depuis la zone méristématique, tout en bénéficiant des polysaccharides de l'ancienne (Luning 1969, Luning *et al.* 1973), libérée par la suite de façon mécanique. De même, la production annuelle de nouveaux haptères autour du crampon résulte d'une translocation de polysaccharides à partir du méristème le long du stipe.

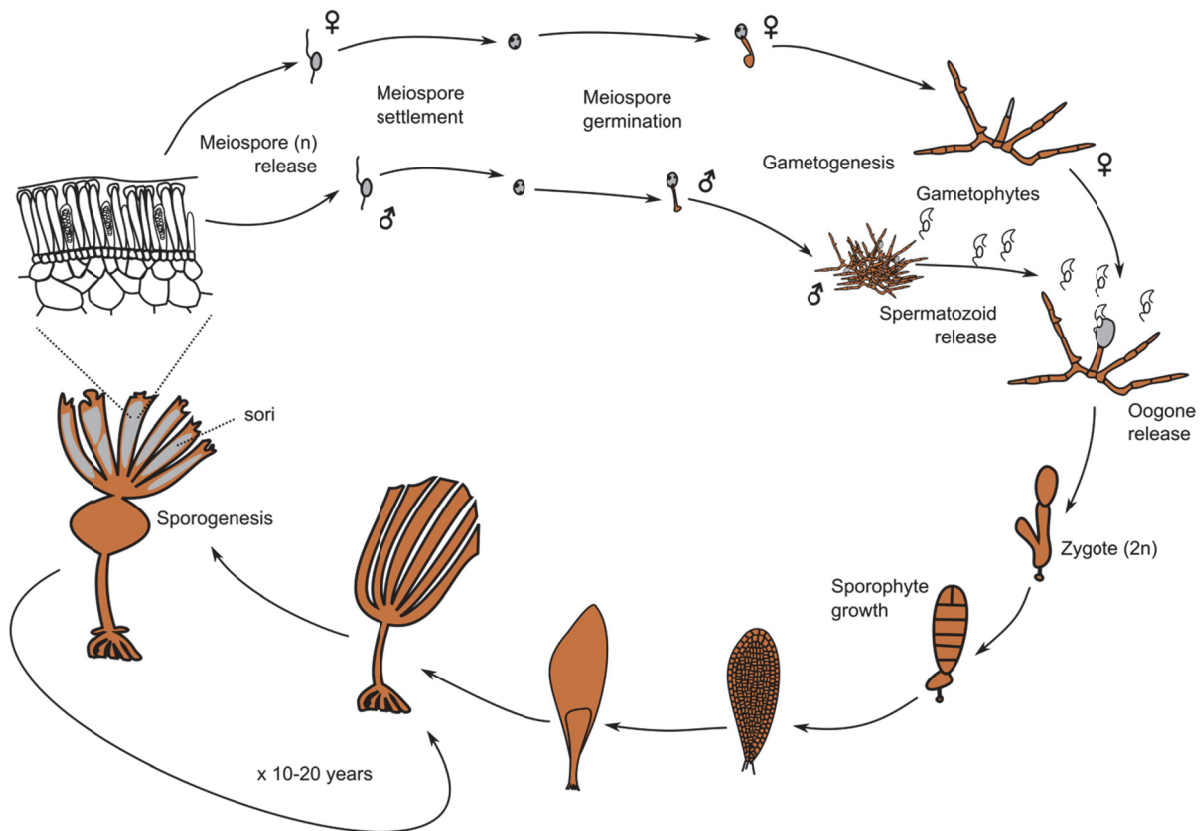


Figure 1.6. Cycle de vie de *Laminaria hyperborea* (d'après Kain-Jones 1971, Bartsch *et al.* 2008)

L'âge à la première reproduction varie entre 15 mois et 5 ans, et dépendrait davantage de la taille des individus que de leur âge (Kain 1975). Des individus entrant en reproduction sont rencontrés de septembre à avril, cependant la majeure partie de la sporogénèse a lieu au mois de janvier (Kain 1975, Bartsch *et al.* 2008), induite par un changement photopériodique (Schaffelke & Lüning 1994). Les méiospores, particulièrement denses, sont ensuite libérés pendant une durée moyenne de 6 semaines, et leur distance de dispersion peut dépasser les 200 m (Fredriksen *et al.* 1995). Suite à leur installation sur un substrat, les méiospores germent en gamétophytes mâles et femelles, dont la croissance n'a jamais été observée *in situ*. En revanche, des gamétophytes des genres *Agarum*, *Alaria* et *Nereocystis* ont récemment été observés sous une forme endophytique au sein des thalles de certaines espèces d'algues rouges au nord-ouest Pacifique (Garbary *et al.* 1999). En Bretagne, des expériences d'éradication de toute forme vivante sur substrat rocheux ont suggéré qu'une partie de la banque gamétophytique de *Laminaria digitata* serait présente sur la roche (Couceiro & Robuchon, en préparation). La gamétogénèse est ensuite induite par la lumière bleue (400-512 nm) avec une température optimale entre autour de 10-11 °C (tom Dieck 1992), tandis qu'elle est retardée avec des températures inférieures. Les gamètes mâles et femelles fusionnent pour produire le zygote qui dérivera (distance de dispersion inconnue) avant de recruter et de se développer en un nouveau sporophyte.

Diversité associée

Au cours de sa croissance, le nouveau sporophyte est progressivement colonisé par de nombreux organismes à mesure qu'il s'élève et que son stipe gagne en rugosité (Walker & Richardson 1955, Kain-Jones 1971, Whittick 1983, Christie *et al.* 1998). L'allongement annuel du stipe augmente la surface disponible pour les algues épiphytes, ainsi que leur accès à la lumière qui peut représenter un facteur limitant de leur croissance sous la canopée (Norton & Milburn 1972, Norton *et al.* 1977). On constate ainsi une augmentation de la richesse et de la biomasse des épiphytes algaux avec l'âge et la taille de *Laminaria hyperborea*, représentés par un total de 30 à 45 espèces à travers l'Europe (Whittick 1983, Schultze *et al.* 1990). Le stipe d'un individu âgé peut abriter, au sein de ces épiphytes, plus de 80 000 individus de faune mobile. Le long des côtes norvégiennes, Christie *et al.* (2003) ont identifié un total de 199 espèces de faune mobile associées aux stipes, avec une moyenne 42 espèces par stipe. De même, la croissance périphérique annuelle des crampons a tendance à augmenter la complexité et le volume habitable par la faune associée (Jones 1971, Moore 1971, Moore 1973c, Edwards 1980, Christie *et al.* 1998, Christie *et al.* 2003), allant jusqu'à

près de 10 000 individus de faune mobile par individu. Les quelques études réalisées sur les crampons de *Laminaria hyperborea* suggèrent que leur complexité favorise une grande diversité de faune mobile. Sur 15 stations le long des côtes anglaises de la Mer de Nord, Moore (1973c) a identifié 389 espèces de macrofaune et de méiofaune associées à ce microhabitat. Contrairement au stipe et au crampon pérennes, la lame annuelle présente une colonisation par les épiphytes algaux et animaux moindre, suivant une succession saisonnière (Choat & Black 1979, Schultze *et al.* 1990, Christie *et al.* 2003). Actuellement, les études prenant en compte l'ensemble de la diversité associée à la sous-canopée des communautés à *Laminaria hyperborea* sont rares et la plupart reposent sur des données d'observations sous-marines limitées aux organismes de grande taille. Néanmoins, ces études rapportent de grandes couvertures et richesses algales, avec près de 100 espèces associées à cette strate (Norton *et al.* 1977, Castric-Fey 1996, Derrien-Courtel *et al.* in press), suggérant un grand potentiel de diversité faunistique.

1.5. Relations trophiques en écologie, exemples de méthodes d'investigation

Une des méthodes les plus utilisées pour comprendre la nature et la force des interactions (trophiques et non-trophiques) liant les organismes entre eux dans les écosystèmes consiste à les manipuler (exclusion/addition) *in situ* ou au sein de mesocosmes (e.g. Menge 1995, O'Gorman & Emmerson 2010), afin de reproduire des réseaux trophiques plus ou moins complexes. Si de telles expérimentations, pouvant être aisément appuyées par des modèles mathématiques, aident à comprendre le rôle de la diversité biologique sur le fonctionnement d'un écosystème, elles nécessitent de solides connaissances sur l'écologie trophique de chaque espèce (Paine 1980).

Les observations des préférences alimentaires sont souvent difficiles à mettre en œuvre *in situ* en milieu marin et sont généralement reproduites en laboratoire (e.g. Watanabe 1984, Dixon & Moore 1997, Thornber *et al.* 2008), où même des sources particulières peuvent être utilisées à l'aide de colorants. Appuyées par une connaissance anatomique des organes de sélection de la nourriture tels que les pièces buccales des crustacés (Dixon & Moore 1997) ou la radula des mollusques gastéropodes (Hawkins *et al.* 1989), de telles études sont fondamentales en écologie trophique. Cependant, cette méthode ne peut ni refléter l'intégralité des préférences alimentaires d'une même espèce, ni leurs variations temporelles et spatiales dans l'écosystème. Pour répondre à cette problématique, une analyse répétée des contenus digestifs permettra de préciser une grande partie des sources ingérées par un

consommateur. Particulièrement répandue, cette méthode permet, sous réserve d'une expertise taxonomique et d'une grande patience, de refléter la diversité des proies (à l'échelle du genre ou de l'espèce) des consommateurs (Gibson 1972, Pihl 1985, Créach *et al.* 1997, Leitão *et al.* 2006), pouvant remettre en cause certaines généralités telles que le caractère prédateur des amphipodes Caprellidae (Guerra-García & Izquierdo 2010). La quantification de ces proies (volume, biomasse, nombre, occurrence) est cependant d'autant plus chronophage qu'elle peut être biaisée par le régime de dégradation des différentes proies (Berg 1979, Hyslop 1980). Paradoxalement, ce régime de dégradation reflète leur assimilation par le consommateur, que ni les observations comportementales ni les contenus digestifs ne peuvent déduire avec certitude sans être complétées par d'autres méthodes.

Dans l'optique de déterminer l'assimilation des proies par les consommateurs, de nombreuses méthodes de traçage trophiques ont été mises au point ces dernières décennies. L'une des plus répandues consiste à identifier les acides gras, synthétisés spécifiquement par certaines sources de nourriture. Les acides gras dits « essentiels » ne peuvent être catabolisés par le consommateur et représentent ainsi un ensemble de marqueurs trophiques d'intérêt. Néanmoins, ces analyses ne seront fiables que si la grande diversité d'acides gras coexistant chez les différents groupes de sources potentielles est prise en compte, et si les modifications possibles de la structure des acides gras lors de la digestion par le consommateur sont élucidées au préalable (Kelly & Scheibling 2012).

Analyse des isotopes stables

Parmi les méthodes de traçage trophique, l'analyse des isotopes stables représente l'une des plus appliquées en écologie trophique (Peterson & Fry 1987, Thompson *et al.* 2005, Martinez del Rio *et al.* 2009). Si les expérimentations de marquage de sources potentielles (et notamment de débris de laminaires) à l'aide d'isotopes instables (e.g. ^3H , ^{14}C , ^{51}Cr) s'est avérée particulièrement efficace pour en déterminer le degré d'assimilation au sein de communautés complexes (Beviss-Challinor & Field 1982, Stuart *et al.* 1982), les mesures d'isotopes stables présents naturellement dans la matière élargissent le champ des perspectives. Les isotopes d'un élément ont un nombre commun de protons, et diffèrent par leur nombre de neutrons, leur conférant une masse différente. Cette dernière propriété permet de les séparer magnétiquement par la méthode de spectrométrie de masse, afin d'en déterminer le ratio. Rapporté à un standard international, ce ratio s'exprime en unité δ :

$$\delta X = [(R_{\text{échantillon}} / R_{\text{standard}}) - 1] \times 10^3$$

où X correspond à l'isotope lourd (e.g. ^{13}C , ^{15}N , ^{34}S) et R correspond au rapport d'abondance entre cet isotope lourd et l'isotope léger dans l'échantillon. Bien que le rapport $R = ^{34}\text{S} / ^{32}\text{S}$ soit un marqueur efficace dans certains écosystèmes (Peterson & Fry 1987, Peterson 1999), la répétabilité des variations naturelles des rapports $R = ^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ et $R = ^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$ justifie davantage la généralisation de leur usage en écologie trophique. Les ratios standards utilisés pour calculer le $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sont respectivement le Pee Dee Belimnite et l'azote atmosphérique.

Au cours de la photosynthèse, les producteurs primaires ont tendance à montrer une assimilation préférentielle en isotopes légers par rapport à leur source de carbone et d'azote minérale. La diversité métabolique et enzymatique de ces producteurs (type de photosynthèse, mécanismes de concentrations), ainsi que celle des sources minérales (e.g. CO_2 , HCO_3^-) résulte en autant de décalages (ou « fractionnement isotopique ») possibles entre les compositions isotopiques de la source inorganique et celle des producteurs primaires (Maberly *et al.* 1992, Raven *et al.* 2002, Hepburn *et al.* 2011). Bien que variable selon les conditions environnementales qui affectent la productivité (lumière, nutriments, hydrodynamisme, température), ces processus métaboliques demeurent conservés taxonomiquement (Hyndes *et al.* 2013). Sur une échelle spatiale et temporelle réduite, les ratios isotopiques des producteurs primaires permettent ainsi de les discriminer.

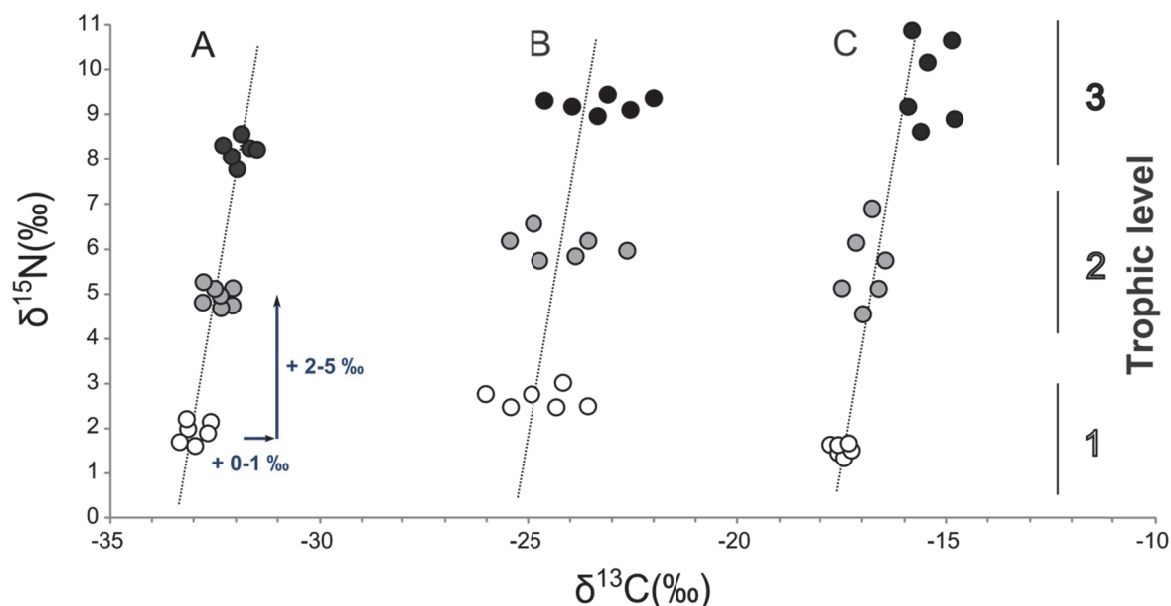


Figure 1.7. Variation des ratios isotopiques au sein d'un réseau trophique théorique composé de trois chaînes linéaires (A, B, C) à trois niveaux, dont les sources primaires diffèrent en $\delta^{13}\text{C}$. La chaîne A repose sur un producteur primaire présentant une faible variabilité isotopique, et dont le consommateur primaire, ainsi que le consommateur secondaire, ont un fractionnement peu variable. Dans la chaîne B, le fractionnement entre les sources minérales et le producteur primaire est variable en $\delta^{13}\text{C}$ et, malgré un fractionnement homogène entre niveaux trophiques, influe sur la variabilité de son consommateur. Dans la configuration C, une grande variabilité du fractionnement en $\delta^{15}\text{N}$ est observée entre le producteur primaire et son consommateur.

Un processus de fractionnement est également observé entre niveaux trophiques (appelé aussi « facteur d'enrichissement trophique ») et correspond à la résultante de l'accumulation et de l'élimination (respiration, excrétion) du consommateur (Fig. 1.7). On observe généralement un enrichissement en isotopes lourds (^{13}C , ^{15}N) dans les tissus d'un consommateur en comparaison de sa source (De Niro & Epstein 1978, De Niro & Epstein 1981). Ce facteur d'enrichissement est particulièrement variable entre espèces, voire même au sein d'une même espèce, mais peut être moyenné selon les besoins par groupes fonctionnels ou taxonomiques à la lumière de récentes revues bibliographiques sur le sujet (Vander Zanden & Rasmussen 2001, Vanderklift & Ponsard 2003, Caut *et al.* 2009).

Les moyennes d'enrichissement en ^{13}C organique observées entre niveaux trophiques sont principalement comprises entre 0 et 2 ‰, les « invertébrés » présentant une moyenne comprise 0 et 1 ‰ (Caut *et al.* 2009). Ce faible fractionnement ainsi que l'importante discrimination du $\delta^{13}\text{C}$ existant entre les producteurs primaires (Fry & Sherr 1984) en font un bon marqueur des sources assimilées par le consommateur. L'enrichissement en ^{15}N est plus important que celui observé pour le carbone. Ce fractionnement varie majoritairement entre 2 et 4,5 ‰ avec une moyenne globale à 3,4 ‰, et dépend de nombreux facteurs tels que le type d'excrétion azotée du consommateur, de son groupe trophique (teneur en protéines de sa nourriture principale) ou taxonomique (Oelbermann & Scheu 2002, Vanderklift & Ponsard 2003, Perga & Grey 2010). L'important fractionnement du $\delta^{15}\text{N}$, dont la variabilité intra- et inter groupes doit être gardée à l'esprit, en fait, parfois, un bon proxy des niveaux trophique (Vander Zanden *et al.* 1997, Post 2002) dans la mesure où la variabilité des sources co-existantes demeure assez faible (Riera *et al.* 2009).

Il est ainsi possible, à l'aide de l'analyse des isotopes stables, de déterminer les sources de nourriture réellement assimilées par un consommateur, selon différents degrés d'intégration dans le temps qui varient en fonction du temps de renouvellement du tissu analysé (e.g. glande digestive, vésicule biliaire, sang, muscles, écaille, otolithes, os). En écologie des communautés, on analyse généralement les tissus musculaires dont les facteurs d'enrichissement sont les plus référencés, et dont le long turn-over permet d'intégrer une information sur quelques semaines à plusieurs mois.

Sources potentielles d'un consommateur

Considérant que le $\delta^{13}\text{C}$ est un bon marqueur des sources primaires assimilées par un consommateur, ce marqueur pourra être utilisé pour en déterminer la contribution dès lors que

seules deux sources sont considérées. Si l'on considère une alimentation basée sur trois sources, la mesure additionnelle du $\delta^{15}\text{N}$ est essentielle à cette estimation, pouvant être résumée par les équations suivantes (Phillips 2001):

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{mélange}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{tissu}} - \Delta^{13}\text{C}_{\text{tissu}}$$

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{mélange}} = \delta^{15}\text{N}_{\text{tissu}} - \Delta^{15}\text{N}_{\text{tissu}}$$

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{mélange}} = (f_1 \times \delta^{13}\text{C}_1) + (f_2 \times \delta^{13}\text{C}_2) + (f_3 \times \delta^{13}\text{C}_3)$$

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{mélange}} = (f_1 \times \delta^{15}\text{N}_1) + (f_2 \times \delta^{15}\text{N}_2) + (f_3 \times \delta^{15}\text{N}_3)$$

$$f_1 + f_2 + f_3 = 1$$

avec $\Delta^{13}\text{C}_{\text{tissu}}$ et $\Delta^{15}\text{N}_{\text{tissu}}$ les fractionnements isotopiques moyens du tissu mesuré sur un consommateur et $\delta^{13}\text{C}_{\text{mélange}}$ et $\delta^{15}\text{N}_{\text{mélange}}$ les signatures théoriques de son alimentation (mélange de sources). f_1 , f_2 et f_3 , sont les proportions respectives des sources potentielles 1, 2 et 3 dans cette alimentation. Les signatures isotopiques du tissu et des sources correspondent aux valeurs moyennes. Afin de résoudre le problème dans le cas où l'addition d'une source potentielle est justifiée, une extension de cette méthode a été par la suite proposée par Phillips & Gregg (2003, programme Isosource). Ce programme génère, à travers une série de calculs itératifs, l'ensemble des contributions possibles de chacune des sources. L'addition d'une source potentielle étant susceptible de générer une solution pour un modèle insolvable (e.g. equicontribution de 2 ou 4 sources), il est possible d'analyser *a posteriori* le degré de résolution du modèle de mélange (Fry 2013a). Bien qu'efficace dans l'absolu, cette méthode de calcul ne tient pas compte des différentes origines de la variabilité inhérente à un mélange naturel de sources de nourriture.

En ce sens, des approches probabilistes ont permis d'incorporer une grande partie de cette variabilité (Moore & Semmens 2008, Parnell *et al.* 2010, Parnell *et al.* 2013). Basée sur les mêmes fondamentaux de calcul qu'Isosource, l'approche bayésienne du modèle SIAR (Stable Isotope Analysis in R, Parnell *et al.* 2010) permet d'intégrer la variabilité associée au fractionnement isotopique et à la signature des sources, ainsi que l'ensemble des valeurs individuelles mesurées pour un consommateur. Bien qu'il soit possible d'induire une variabilité artificielle en utilisant le programme Isosource, la variabilité associée aux probabilités de contributions estimées par SIAR pourra au contraire être reliée à la connaissance des facteurs biologiques influençant les valeurs isotopiques d'un consommateur. L'ensemble de ces méthodes va produire un résultat probabiliste sur la contribution potentielle de chaque source incorporée dans le modèle de mélange. Le choix d'un nombre

raisonnable de sources, ayant une réelle raison de contribuer au régime alimentaire du consommateur, est un prérequis essentiel à leur application (Ward *et al.* 2010, Fry 2013b, Fry 2013a, Semmens *et al.* 2013).

Diversité isotopique en écologie

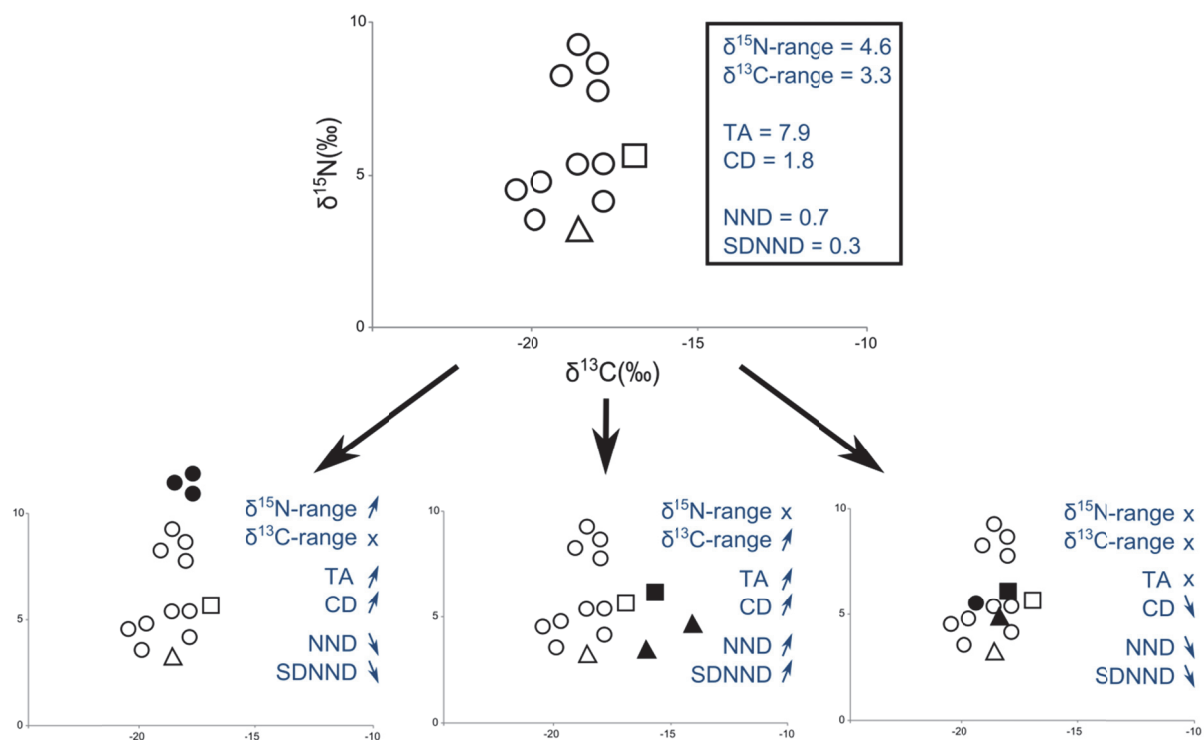


Figure 1.8. Exemples de modifications de la structure isotopique analysée par les métriques de Layman *et al.* (2007) induites par l'addition de nouvelles espèces (symboles noirs) dans une communauté (symboles blancs).

La diversité isotopique d'une population peut refléter, selon la variabilité intra-spécifique du fractionnement, la diversité des sources utilisées à l'échelle locale, ou sur différentes échelles spatio-temporelles. En ce sens, la dispersion du nuage de point d'un échantillon d'une même espèce dans les dimensions isotopiques est susceptible de renseigner sur la niche trophique de l'ensemble de sa population (France 1997, Kline & Pauly 1998, Bearhop *et al.* 2004, Sweeting *et al.* 2005, Araujo *et al.* 2007). A l'échelle de la communauté, la même interprétation est envisageable en considérant le nuage de point de l'ensemble des espèces et a donné lieu à l'application en isotopie de six métriques de quantification de cette dispersion (Fig. 1.8, Layman *et al.* 2007). Les gammes de $\delta^{13}\text{C}$ sont amenées à renseigner sur la diversité des sources trophiques soutenant le réseau trophique tandis que celles de $\delta^{15}\text{N}$ renseignent sur sa hauteur totale (niveaux trophiques). L'aire totale (TA) des points mesurés peut rendre compte de la niche, ou de la diversité isotopique associée au réseau mais reste sensible aux valeurs isotopiques extrêmes, ainsi qu'au nombre de points (Jackson *et al.* 2011).

Une autre mesure moins sensible à ces valeurs est considérée comme la meilleure estimation de la diversité isotopique, il s'agit de la distance euclidienne des points au barycentre (CD). La distance moyenne au plus proche voisin (MNND) caractérise la redondance des niches isotopiques entre les espèces. Enfin, l'écart-type de la MNND (SDNND) rend compte d'une répartition régulière des espèces au sein des niches isotopiques.

L'interprétation des métriques de Layman *et al.*(2007), en tant qu'estimateur de la diversité trophique à l'échelle des communautés, fait l'objet de certaines controverses (Newsome *et al.* 2007, Hoeninghaus & Zeug 2008, Layman *et al.* 2012). Mathématiquement, on note le biais généré, particulièrement pour TA, par la comparaison d'ensembles au nombre de points différents. Bien que des métriques bayésiennes aient été proposées pour pallier à ce problème et par ailleurs intégrer la variabilité des valeurs de chaque espèce (Jackson *et al.* 2011), elles requièrent un nombre conséquent et régulièrement distribué d'échantillons par espèce ce qui, en pratique, représente un véritable défi lorsque l'on travaille à l'échelle d'une communauté. Ecologiquement, si les valeurs isotopiques des différentes sources assimilées ne sont pas discriminables de manière régulière entre elles, ces métriques ne refléteront en rien la réelle diversité trophique (Matthews & Mazumder 2004, Layman *et al.* 2012). Par ailleurs, un ensemble de consommateurs maintenant un régime trophique constant peut voir changer la dispersion de ses valeurs isotopiques en réponse à une variabilité naturelle des sources assimilées ou à la variabilité intra-spécifique inhérente (Barnes *et al.* 2008, Hoeninghaus & Zeug 2008). Considérer ces métriques comme un estimateur de la diversité trophique n'est donc envisageable que si ces limites sont bien appréhendées et que l'interprétation se base sur des analyses complémentaires (Layman & Post 2008, Araújo *et al.* 2011) comme par exemple une analyse des biomasses par groupe fonctionnel de sources et de consommateurs au sein de la communauté. Avec les mêmes contraintes, la classification fonctionnelle de ces groupes peut elle-même être appuyée par regroupement hiérarchique des espèces selon leurs valeurs isotopiques, afin d'affiner l'étude de la structure de communautés complexes (Grall *et al.* 2006, Carlier *et al.* 2007).

1.6. Problématiques et objectifs de l'étude

Au cours de cette thèse, mes recherches ont porté sur la caractérisation et la compréhension de la biodiversité associée aux communautés à *Laminaria hyperborea* en Bretagne. Formant l'un des paysages sous-marins les plus emblématiques de la région, ces macroalgues représentent également une ressource d'intérêt pour l'industrie goémonière. Particulièrement complexe, la structure des communautés et leur fonctionnement trophique demeurent encore peu explorés. Dans la mesure où les modalités d'exploitation de l'espèce sont principalement basées sur des critères liés à sa propre biologie, ce travail s'intègre dans la perspective d'une exploitation durable de l'écosystème.

Les objectifs de ce travail de thèse sont donc (1) d'établir un bilan des structures floristiques et faunistiques, (2) de déterminer les liens trophiques en conditions non perturbées et d'exploitation, (3) d'en déduire les modifications structurelles et fonctionnelles, et (4) d'appréhender le potentiel de stabilité de ces écosystèmes.

Dans le cadre de ce projet, une zone de travail a été définie au sein du Parc Naturel Marin d'Iroise où l'exploitation de *Laminaria hyperborea* est suivie depuis ses débuts (1996). À Roscoff où l'exploitation de cette espèce est plus récente (2007), une zone d'étude non exploitée, d'après nos informations, a également été définie.

Afin d'établir le lien entre biodiversité et fonctionnement trophique, ce travail a fait appel à deux outils principaux que sont la taxonomie et l'analyse des isotopes stables. La caractérisation des espèces au niveau taxonomique le plus fin possible est indispensable à toute attribution fonctionnelle sur la base des connaissances établies par les pairs ou sur la base d'utilisation de marqueurs trophiques. De même, la caractérisation des liens unissant les espèces entre elles et à leur environnement est indispensable à la compréhension de la structure des assemblages observés dans l'écosystème.

Au cours de cette thèse, le travail réalisé a été rédigé sous la forme de cinq articles scientifiques visant à être publiés dans des revues internationales. Deux de ces articles sont actuellement sous presse, tandis que les trois autres seront finalisés et soumis prochainement.

Ce manuscrit s'articule en 5 chapitres, incluant la présente introduction générale. Chacun de ces chapitres est scindé en deux sous-parties complémentaires. Il débute par une brève

présentation du contexte scientifique général dans lequel il s'inscrit, ainsi qu'un résumé rédigé en français des principaux résultats obtenus.

Le second chapitre est orienté vers la compréhension des voies de transferts trophiques majeures et de l'importance relative des sources primaires de matière organique dans les communautés à *Laminaria hyperborea*. Ce chapitre est composé d'une étude, sous presse dans la revue *Marine Biology*, comparant les compositions isotopiques des sources et des consommateurs mesurées sur un site proche de Roscoff et sur un site au Nord de l'archipel de Molène. La seconde partie de ce chapitre est consacrée aux variations saisonnières des apports et de l'utilisation de diverses sources de matière organique au sein d'une même communauté, à proximité de Roscoff. L'article correspondant est actuellement sous presse dans la revue *Marine Ecology Progress Series*.

Le troisième chapitre est axé sur la caractérisation de la structure des communautés associées aux laminaires de la région de Roscoff. Le premier manuscrit relatif à ce chapitre évalue les modifications saisonnières de la structure de l'habitat lié aux macroalgues et des assemblages faunistiques associés. La deuxième partie de ce chapitre vise à proposer un indice permettant de lier différentes mesures de l'abondance des espèces pour en évaluer la distribution au sein d'habitats complexes.

Le quatrième chapitre a pour objectif de comprendre la biodiversité, la structure et le fonctionnement de communautés contrastées en Bretagne. Dans la première partie de ce chapitre, les deux sites privilégiés au cours de cette thèse (Molène et Roscoff) sont comparés afin de comprendre les conséquences potentielles de leurs histoires distinctes. Ce manuscrit est accompagné d'une étude des perturbations relatives à l'extraction de laminaires au peigne norvégien à micro-échelle.

Les résultats présentés dans ces différentes parties sont synthétisés et discutés dans le cinquième chapitre. Cette discussion générale détaille les principales implications de cette thèse et les met en perspective dans un contexte scientifique plus global.

Chapitre 2.

**MATIERE ORGANIQUE DANS LES COMMUNAUTES A
LAMINARIA HYPERBOREA EN BRETAGNE : ORIGINE ET UTILISATION**

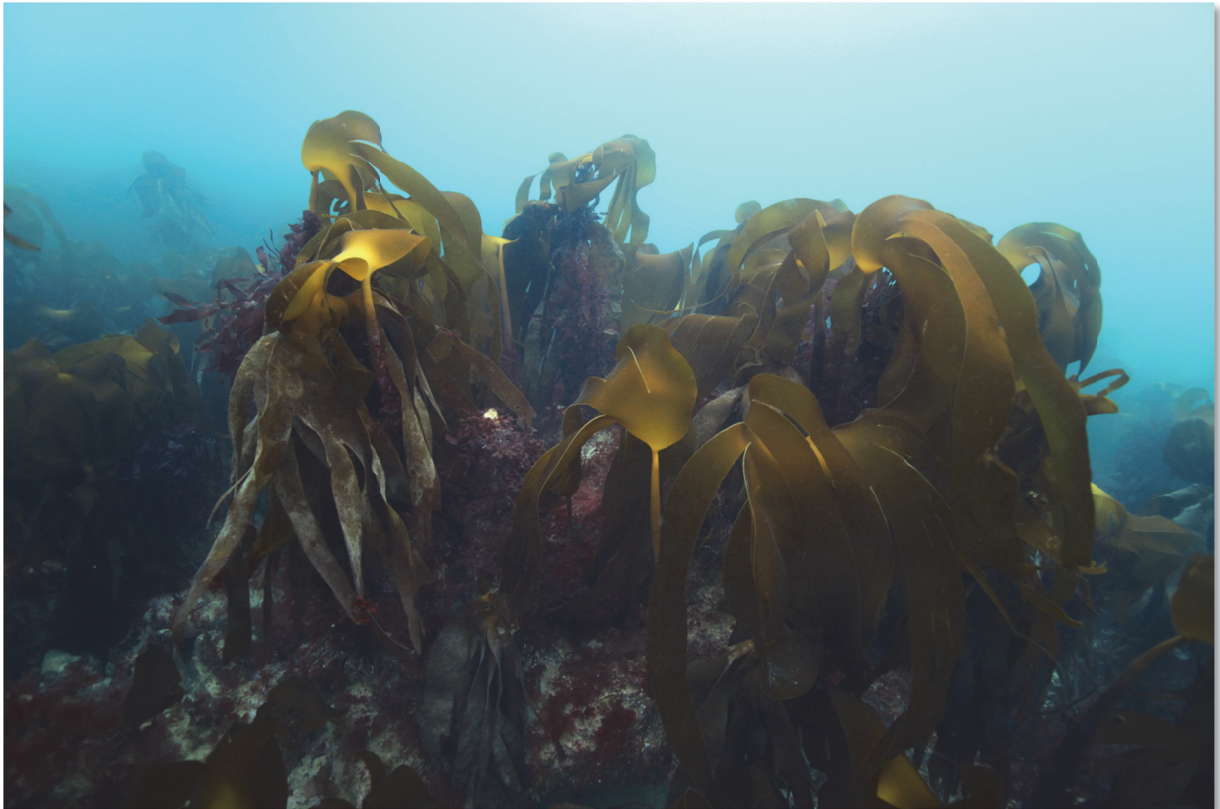


Image : Wilfried Thomas, SBR

2.1. CONTEXTE SCIENTIFIQUE ET RESUME

La complexité structurale des milieux côtiers rocheux est accompagnée d'une grande diversité de sources de matière organique (macroalgues fraîches et détritiques, phytoplancton, biofilms épilithiques, épiphytiques et épipsammiques, sources allochtones), dont le devenir au sein des réseaux trophiques est particulièrement difficile à établir. Les premières mesures de productivité conduites sur les laminaires ont rapidement suggéré leur potentiel de soutien d'une large production secondaire (Sieburth 1969, Mann 1972). Localement, les laminaires représentent la majeure part de la production primaire, avec des taux variant entre 10 et 5600 $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour *Laminaria solidungula* en Alaska et *Lessonia nigressens* au Chili, respectivement (voir Krumhansl & Scheibling 2012 pour revue). A l'échelle de ces communautés, peu d'espèces ont la capacité de consommer ces macroalgues à l'état frais, et plus particulièrement l'ensemble des parties du thalle (Jones & Kain 1967, Dayton 1985, Johnson & Mann 1986, Moen *et al.* 1997, Norderhaug *et al.* 2003). Par conséquent, le broutage direct est susceptible de ne représenter qu'une faible part des transferts énergétiques (Newell *et al.* 1982, Schaal *et al.* 2009). En revanche, de 20 à 110 % de cette production primaire seraient libérés sous forme de matière organique particulaire (MOP) et dissoute (MOD) à travers des processus d'érosion et d'arrachage du substrat, avec une dynamique variant d'une localité à l'autre (Krumhansl & Scheibling 2012, de Bettignies *et al.* 2013). Ce pool de matière organique devient rapidement labile pour plus grande diversité de consommateurs en raison de la remédiation bactérienne qui enrichie le substrat en azote et dégrade les molécules réfractaires et répulsives tels que les phlorotannins (Lucas *et al.* 1981, Duggins & Eckman 1997, Moen *et al.* 1997, Norderhaug *et al.* 2003). La biomasse des consommateurs étant généralement dominée par les suspensivores et les déposivores dans les écosystèmes côtiers, les laminaires pourraient en représenter la base trophique majeure (Mann 1972). L'érosion continue et la production de débris par les laminaires (10 à $2700 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) est en effet à mettre en parallèle avec la production phytoplanctonique côtière qui varie entre 100 à $400 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ dans les zones côtières tempérées mondiales (Antoine *et al.* 1996).

Dans l'optique de déterminer les proportions respectives des sources de matière organique dans le régime alimentaire des suspensivores dans les forêts de laminaires, de nombreuses études ont été menées ces dernières décennies (Beviss-Challinor & Field 1982, Dunton & Schell 1987, Duggins *et al.* 1989, Bustamante & Branch 1996, Kaehler *et al.* 2000, Fredriksen 2003, Schaal *et al.* 2009). La plupart d'entre elles se sont basées sur l'analyse des

isotopes stables, et plus particulièrement du $\delta^{13}\text{C}$, considérant deux sources potentielles : les laminaires (généralement les parties distales des lames), et le « phytoplancton ». La mesure isotopique de ce dernier compartiment à l'état pur étant impossible à obtenir dans les eaux côtières où les débris peuvent représenter plus de 90% de la MOP en suspension (Nadon & Himmelman 2006), ces études ont dû estimer sa signature isotopique. Pour ce faire, elles ont estimé sa valeur isotopique à partir cultures de phytoplancton obtenues en laboratoire, du fractionnement avec le pool de carbone inorganique local, ou de MOP du large, souvent appauvrie en ^{13}C comparée aux laminaires et aux consommateurs. Les conclusions tirées de ces estimations sont donc limitées par cette approximation, qui a en général pour effet d'accentuer la discrimination de ces deux sources potentielles par leur $\delta^{13}\text{C}$ (Fig. 2.1, Miller & Page 2012). Or, la variabilité spatiale et temporelle du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP de surface peut être importante, ne serait-ce qu'en réponse aux variations des communautés et de la productivité phytoplanctonique ; les périodes productives étant localement accompagnées d'un enrichissement de la MOP en ^{13}C (Cifuentes *et al.* 1988, Nadon & Himmelman 2006, Page *et al.* 2008).

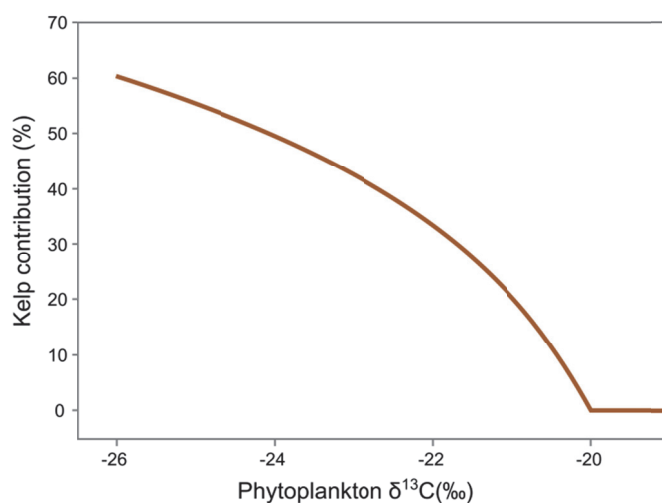


Figure 2.1. Contribution relative des laminaires au $\delta^{13}\text{C}$ des tissus d'un suspensivore (fixé à -19‰) estimé à partir d'une équation de mélange simple à deux sources potentielles: La signature des laminaires est fixée à -16‰ , et celle du phytoplancton varie sur une gamme 6 ‰. Le facteur d'enrichissement trophique est fixé à 1 ‰. Illustration d'après Miller & Page (2012).

Si leurs contributions dans le régime alimentaire des suspensivores estimées par diverses études sont à relativiser vis-à-vis des méthodes d'estimation, les laminaires demeurent une des plus grandes sources potentielles pour les consommateurs associés. Basées sur d'autres techniques d'investigations, telles que l'enrichissement en isotopes radioactifs (^3H , ^{14}C et ^{51}Cr), l'assimilation des débris de laminaires, y compris peu dégradés et en

présence de phytoplancton, dans les réseaux trophiques a clairement été établie (Beviss-Challinor & Field 1982, Stuart *et al.* 1982).

L'ensemble des limites imposées par l'utilisation des modèles isotopiques reflète le besoin d'employer des approches complémentaires en amont. Les variations naturelles des signatures isotopiques des sources offrent des perspectives complémentaires aux modèles de mélange communément appliqués pour définir les sources de matières organiques réellement assimilées par un consommateur. Un consommateur « théorique » se nourrissant d'une seule source, présentant des variations isotopiques marquées sur une certaine échelle spatiale, verra ses propres valeurs isotopiques suivre la même tendance. Cette approche suppose donc un régime homogène du consommateur dans l'espace. De plus, les facteurs environnementaux sont susceptibles de jouer sur le métabolisme du consommateur et donc sur son fractionnement (e.g. Lorrain *et al.* 2002, Emmery *et al.* 2011), et doivent donc être du même ordre sur l'échelle spatiale analysée. Au sein du complexe estuarien de Monteron Bay (Australie), Melville & Connolly (2003) ont notamment pu démontrer l'importance d'un ensemble d'espèces de mangrove en tant que base trophique de la brème à nageoires jaunes *Acanthopagrus australis* et du merlan des sables *Sillago ciliata*, tandis que cette source montrait une faible contribution dans les modèles de mélange. L'analyse des variations spatiales du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ a également permis à Marchais *et al.* (2013) de mettre en évidence l'importance de la resuspension de microalgues épilithiques dans la nutrition de l'huitre creuse *Carassostrea gigas* le long d'un gradient estuarien. En milieu rocheux, Vanderklist & Wernberg (2010) ont pu confirmer la dominance des laminaires (principalement *Ecklonia radiata*) dans l'alimentation de l'oursin *Heliocidaris erythrogramma* sur une large étendue des côtes ouest-australiennes. La multiplication des sites et des stations d'étude a permis à cette analyse de s'appuyer sur une régression partielle intégrant les variabilités des valeurs isotopiques à différentes échelles spatiales, ainsi que sur les écarts observés entre les valeurs de la source théorique et de celle de ces sources potentielles de l'oursin.

Dans la première partie de ce chapitre, nous proposons d'analyser les variations spatiales entre diverses sources de matière organique et un consommateur à l'échelle de l'ensemble d'une communauté. Ces résultats sont tirés de la comparaison de deux communautés à *Laminaria hyperborea* en Bretagne, l'une à proximité de Roscoff, l'autre au Nord de l'archipel de Molène. Bien qu'apparemment contrastées en termes de structure observée fin Mars 2011 (*cf.* Chapitre 4.2), ces communautés partageaient 34 espèces

macroalgales et 147 espèces animales en commun. Une analyse du $\delta^{13}\text{C}$ de certaines de ces espèces et des sources de matière organique a mis en évidence des variations isotopiques marquées entre les deux sites pour un certain nombre de sources et de consommateurs. Notamment, le pool de matière organique particulaire (du sédiment, des crampons, de la roche) déposée et *Laminaria hyperborea* différaient de 2 à 4 ‰ entre ces deux zones, tandis qu'aucune différence n'a été détectée au sein du pool de matière organique de surface. Cette absence de différence spatiale pour la matière en suspension suggère que durant la période au cours de laquelle s'est déroulé l'échantillonnage, les détritiques de laminaires ne contribuent pas significativement à la composition de la MOP de surface. En revanche, les variations spatiales observées dans les pools particuliers sédimentés suggèrent que ces détritiques peuvent représenter la majorité du matériel détritique à proximité du substrat, et qu'il existe donc une micro-stratification dans la composition verticale de la MOP. Parallèlement, sur 19 espèces de consommateurs dont le degré de réplification était suffisant pour effectuer une comparaison statistique, 12 suspensivores, 2 déposivores, 3 prédateurs et un brouteur présentaient des variations cohérentes avec une dominance des laminaires dans leur régime alimentaire. D'après ces résultats, l'analyse des variations spatiales des compositions isotopiques semble prometteuse pour étudier les voies de transferts trophiques au sein des communautés. Localement, l'analyse des variations isotopiques de la POM sur une échelle verticale pourrait de plus permettre d'appréhender les limites de l'application d'un modèle de mélange utilisant la POM de surface.

Tandis qu'il existe une certaine incertitude sur les variations temporelles des taux d'érosion des laminaires en fonction des conditions hydrodynamiques (de Bettignies *et al.* 2013), il est communément accepté que ce processus ne connaît pas d'interruption, y compris dans les zones abritées (Krumhansl & Scheibling 2011, Krumhansl & Scheibling 2012). Néanmoins, certaines espèces de laminaires, comme *Laminaria hyperborea*, voient leur ancienne lame se décrocher de la nouvelle une fois par an, généralement en fin d'hiver (Kain-Jones 1971). Bien qu'une portion des polysaccharides de cette lame soit recyclée par l'ancienne (Luning *et al.* 1973) et par les épiphytes s'y développant, son relargage spontané provoque une brusque augmentation de la disponibilité de cette source aux suspensivores durant cette période de faible production phytoplanctonique. Il est donc possible, en parallèle des changements saisonniers des conditions environnementales, que l'ontogénie des laminaires influence leur contribution aux pools de matière organique et aux régimes alimentaires des consommateurs. Partant de ce constat, il est possible de se demander

comment évolue la composition de ce pool saisonnièrement en prenant en compte les espèces macroalgales accompagnatrices, qui présentent-elles même une grande diversité spécifique et ontogénique (Kain 1982, Whittick 1983). En Europe, les macroalgues associées aux communautés à *Laminaria hyperborea* sont fréquemment représentées par 30 à 45 espèces vivant en épiphyte (Whittick 1983, Schultze *et al.* 1990), et plus du double sur la roche (Norton *et al.* 1977, Castric-Fey 1996). Parmi ces espèces, on rencontre des espèces dites pérennes (e.g. *Palmaria palmata*, *Rhodymenia pseudopalmata*, *Phyllophora crispa*, *Corallina elongata*) qui sont amenées à perdre une partie de leurs frondes en réponse au broutage mais en conservent une large portion, des espèces dites pluriannuelles ou pseudo-pérennes qui conservent leur stipe et larguent l'intégralité de leur frondes au cours de leur reproduction et en réponse au broutage ou à l'épiphytisme (e.g. *Delesseria sanguinea*, *Phycodryis rubens*, *Calliblepharis ciliata*, *Haraldiophyllum bonnemaisonii*), et enfin des espèces éphémères ou annuelles qui disparaissent intégralement de leur substrat au cours de leur reproduction (e.g. *Ulva rigida*, *Asparagopsis armata*). Ces algues représentent également un ensemble complexe de sources potentielles pour les boteurs, dont les modalités d'utilisation sont amenées à changer en fonction de leur position verticale, de leur morphologie, de leur composition biochimique (qualité nutritive, métabolites secondaires), et de leur abondance saisonnière.

Dans la deuxième partie de ce chapitre, nous proposons de suivre la structure trophique, approchée par des biomasses mesurées au niveau spécifique, d'une communauté à *Laminaria hyperborea* à quatre périodes de l'année, afin de déterminer les processus de croissance et de senescence que subissent les macroalgues sur la zone étudiée (Roscoff). Ces résultats ont été complétés par des analyses isotopiques réalisées fin-novembre (intégrant la période automnale) et fin-mars (intégrant la fin de la période hivernale). Entre ces deux périodes de faible production phytoplanctonique, il a été possible d'étudier les variations temporelles des valeurs isotopiques des sources de matière organique et des consommateurs échantillonnés (soit 16 sources et 38 taxa animaux). Cette analyse a notamment montré que les variations isotopiques du pool de matière organique déposée semblaient suivre les processus de senescences différentielles des macroalgues. Considérer le pool de matière organique déposée dans un modèle de mélange créerait donc une redondance avec les autres sources potentielles, *i.e.* les macroalgues. A l'inverse, les valeurs isotopiques du pool de matière en suspension ont montré une variation indépendante des macroalgues lors de leur senescence, tendant à confirmer la stratification de l'abondance des détritux au sein de la colonne d'eau, et la possibilité de considérer ces mesures dans un modèle de mélange.

D'après les mesures de biomasses, les algues rouges subissent une importante senescence automnale avec un taux de relargage comparable à la productivité phytoplanctonique à cette période. D'après les modèles de mélanges réalisées sur trois sources potentielles (POM en suspension, laminaires, algues rouges annuelles et pluriannuelles), les algues rouges pourraient atteindre jusqu'à 50 % de la contribution au régime de certains suspensivores (e.g. 0.1 à 17 % pour *Jassa falcata*) et jusqu'à 60 % du régime de certains dépositivores (e.g. 0.1 à 18 % pour *Eupolytnia nesidendis*). Ces analyses ont également mis en évidence que les laminaires représentent la plus grande part du régime alimentaire potentiel de ces espèces à cette période (43 à 95 % pour *J. falcata*, 18 à 90 % pour *E. nesidendis*) et que le relargage de l'ancienne lame à la fin de l'hiver augmente leur contribution (de 5 à 10 % pour *J. falcata*, 4 à 17 % pour *E. nesidendis*), en parallèle de la reprise de croissance des algues rouges. Au cours de la fin de l'hiver, cette reprise de croissance semble au contraire augmenter leur disponibilité pour certains brouteurs tels que *Platynereis dumerilii* et *Helcion pellucidum* qui les consomment davantage de manière directe.

2.2. IMPORTANCE TROPHIQUE DES LAMINAIRES POUR LES COMMUNAUTES ASSOCIEES : COMPARAISON SPATIALE DES SIGNATURES ISOTOPIQUES

Trophic significance of kelps in kelp communities in Brittany (France) inferred from isotopic comparisons

J.-C. Leclerc, P. Riera, C. Leroux, L. Lévêque, M. Laurans, G. Schaal, D. Davoult

Article sous presse dans la revue *Marine Biology*

Abstract: The relative contribution of kelps and other food sources to the diet of consumers in shallow coastal communities has been hotly debated in recent years. It has been suggested that considering proxies instead of phytoplankton isotopic signatures can lead to an overestimation of kelp contribution through isotopic mixing models. We analysed spatial patterns in carbon isotopic ratios of the dominant primary sources and consumers at two subtidal sites in Brittany (France) prior to the anticipated 2011 phytoplankton bloom to determine which of kelp and phytoplankton is the dominant food source in *Laminaria hyperborea* forests. We found simultaneous spatial variations for consumers, kelps and deposited particulate organic matter, suggesting that kelp derived organic matter is a key component of associated food webs for at least part of the year.

Keywords: *Laminaria hyperborea*, kelp, food web, $\delta^{13}\text{C}$, spatial covariation

Corresponding author:
J-C Leclerc
leclercjc@gmail.com
Tel : +33 (0)2.98.29.23.77
Fax : +33 (0)2.98.29.23.24

C Leroux - L Lévêque
CNRS, FR 2424
Station Biologique de Roscoff,
Place Georges Teissier
29680 Roscoff, France

J-C Leclerc - P Riera - C Leroux - L
Lévêque - D Davoult
UPMC Univ Paris 06
Station Biologique de Roscoff,
Place Georges Teissier
29680 Roscoff, France

M Laurans
IFREMER
Laboratoire de Biologie Halieutique
Centre Bretagne
BP 70
29280 Plouzané, France

J-C Leclerc - P Riera - D Davoult
CNRS, UMR 7144 AD2M
Station Biologique de Roscoff,
Place Georges Teissier
29680 Roscoff, France

G Schaal
UMR 6539, LEMAR, Institut Universitaire
Européen de la Mer
Place Nicolas Copernic
29280 Plouzané, France

Introduction

Stable isotopes have been used increasingly over the last few decades to characterize the relative contribution of kelp and phytoplankton to the diet of suspension feeders in shallow coastal communities in polar, sub-polar, and cold temperate seas (Dunton & Schell 1987, Duggins *et al.* 1989, Bustamante & Branch 1996, Fredriksen 2003, Schaal *et al.* 2009). Yet, the composition of Particulate Organic Matter (POM) is still debated, because many sources within phytoplankton and phytobenthos can contribute to this heterogeneous pool (Nadon & Himmelman 2006, Miller & Page 2012). In their review of isotope-based evidence of contribution of phytoplankton and kelp to the diet of marine suspension feeders, Miller & Page (2012) concluded that most published studies have overestimated the kelp contribution due to the utilization of proxies (e.g. offshore POM, diatom cultures) rather than phytoplankton itself. They argued that small scale variability in phytoplankton stable isotope signature nearby kelp beds could invalidate the “proxy approach”, leading to a gap between estimated and actual isotopic signatures of phytoplankton. While the use of proxies to estimate phytoplankton stable isotope signal is controversial, spatial covariation of isotope composition between sources and consumers (Melville & Connolly 2003, Vanderklift & Wernberg 2010) may provide additional evidence of trophic links between kelps and suspension feeders. For example, inferences about the ability of suspension feeders to select kelp derived particles within the POM could be made if the isotopic signals of suspension feeders inhabiting two distant kelp forests varied with kelp regardless of POM signals.

In Europe, kelp forests are dominated by *Laminaria hyperborea* (Gunnerus) Foslie at depths up to to 34 m (Kain 1971) with a productivity of 600 to 1000 g C m⁻² yr⁻¹ in Norway (Abdullah & Fredriksen 2004). Kelp individuals can reach up to 3.5 m in length with a frond, stipe, and holdfast characterized by different architectural properties and epibionts (Moore 1973c, Schultze *et al.* 1990, Christie *et al.* 2003). The kelp canopy also shelters an important diversity of seaweed and fauna on the surrounding substratum (Norton *et al.* 1977). In Norway, some trophic pathways within *Laminaria hyperborea* forests have been described which highlight the trophic role of kelp derived POM as primary sources, through feeding experiments and the “proxy approach” (Fredriksen 2003, Norderhaug *et al.* 2003). Although epiphytic red algae have not been explicitly described as an important trophic resource, they appeared to form microhabitats used by mobile macrofauna, which are prey for large predators (Norderhaug *et al.* 2005).

In the present study, we characterized the trophic significance of *Laminaria hyperborea* in kelp communities prior to the usual diatom bloom period in Western Brittany (France). We hypothesized that kelp fragmentation can compensate for phytoplankton in the diet of benthic consumers during poorly productive periods. To test this hypothesis, we compared spatial patterns in carbon isotopic ratios of the dominant primary sources and consumers at two subtidal sites at the end of winter to determine which of kelps and phytoplankton is the dominant food source in kelp communities.

Materials & Methods

Study sites

The study sites were located near Roscoff and in the Molène archipelago (Fig. 1), along the northwestern coast of Brittany. The Roscoff site ($48^{\circ}43.556\text{N}$, $4^{\circ}01.415\text{W}$) is a dense boulder field with some coarse interstitial sediment, situated 1 km from the shore and 2.5 m below chart datum. The Molène site ($48^{\circ}25.089\text{N}$, $4^{\circ}54.742\text{W}$) is located within the “Parc Naturel Marin d’Iroise”, at ≈ 70 km west of the Roscoff site. It consists of a flat rocky reef with dense boulders and coarse interstitial sediment, located 3.5 km to the nearest shore (Molène Island) and 9.0 m below chart datum.

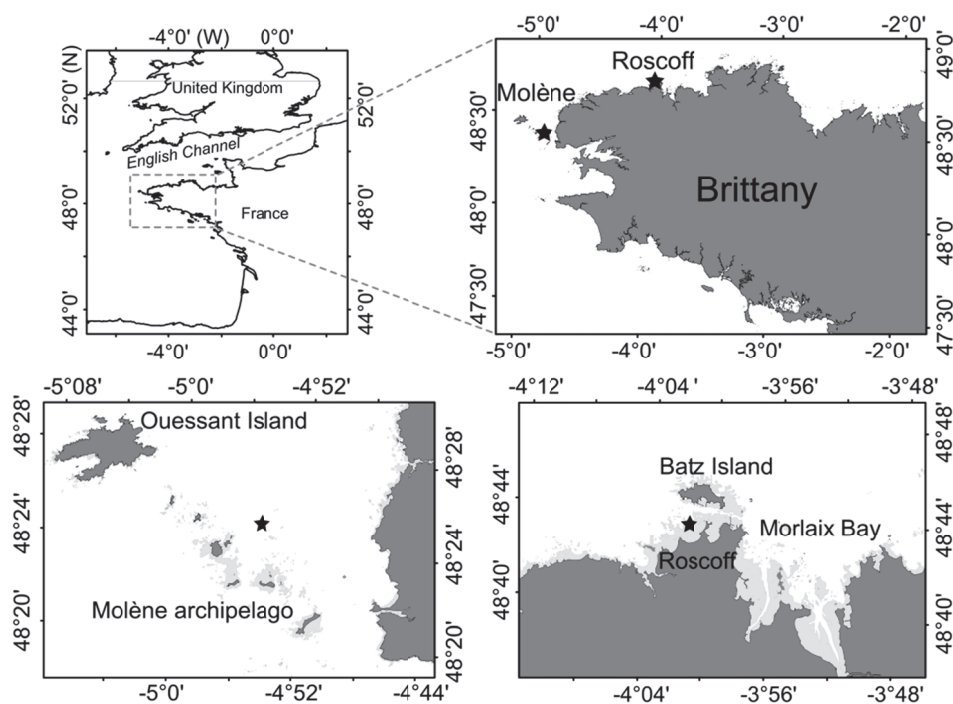


Fig. 1 Location of the two study sites in the Molène archipelago and Roscoff, Brittany (France).

Sampling and preparation for stable isotope analyses

Sampling was performed by scuba divers at the end of March 2011. At each sampling site, three replicates of seawater (5 L) were collected with a Niskin bottle below the surface (– 1 m) to measure the suspended particulate organic matter (POM). Sediment organic matter (SOM) was obtained by scraping the first centimetre of interstitial sediment in 200 mL containers (3 replicates). Small rocks (3 replicates with a diameter of 10-20 cm) were collected to sample epilithic biofilms (rock organic matter, ROM). Additional kelp holdfasts (3 replicates) were also brought to the laboratory to extract the associated organic matter (holdfast organic matter, HOM). The SOM, ROM and HOM were considered as the components of the deposited particulate organic matter pool (hereafter termed deposited POM pool). The most abundant macroalgae and consumer species were collected (1-mm mesh bags) from three stipe/laminas samples, three holdfasts and from the surrounding substratum. At each sampling occasion, zooplankton tows (200 μm) were conducted for 10 min at 1 m below the surface water for copepod isotope analyses.

In the laboratory, seawater samples (suspended POM) were filtered on pre-combusted Whatman® GF/F (0.7 μm). Sediment samples were shaken in filtered seawater (0.20 μm) to suspend the SOM. Rock blocks were gently brushed in filtered seawater (0.20 μm) to suspend ROM (Goll  ty *et al.* 2010). HOM was scraped off the holdfast base using a similar smooth brush in filtered seawater (0.20 μm). This step was done rapidly to minimize extracellular polymeric substance (EPS) released by holdfast which could change isotopic signature of the HOM. Suspended SOM, ROM and HOM were separately sieved on 63 μm and filtered on 0.7 μm GF/F. Each filter was then rapidly acidified (HCl, 1 N) to remove any carbonate, rinsed with distilled water and dried at 60 °C for 48 h.

Macroalgae were sorted by species, washed and stored in plastic bags at – 30 °C until preparation and analyses. *L. hyperborea* samples were separated according to the different thallus parts, namely old lamina (distal part), young lamina (formed during winter), stipe (close to meristematic zone) and EPS. EPS were extracted from stipe pieces cut longitudinally, which were placed above large glass pillboxes and exposed 1 h to ambient temperature (\approx 15 °C). EPS samples were directly dried at 60 °C (48 h) before grinding. Zooplankton samples were placed within opaque test tube except for the top tenth of the tube. A cold light source was placed at the top and copepods attracted by the light were sorted from the living material using a pipette and kept in 0.20 μm filtered seawater for 3 h to allow gut clearance (Feuchmayr & Grey 2003). Macro-consumers were starved overnight in 0.20 μm

filtered seawater to allow evacuation of their digestive contents. The samples were then stored in glass containers at $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ until preparation and analyses.

Macroalgae pieces were scraped with a scalpel, rinsed with freshwater to remove epiphytes, and rapidly acidified (HCl, 1 N). Whenever possible, isotope analyses of consumers were conducted on muscular tissue to minimize isotope variability and to reflect integrative assimilation of sources by consumers (De Niro & Epstein 1978, Pinnegar & Polunin 1999). Most samples were prepared at the individual level. To obtain enough material for accurate stable isotope analyses, a few samples were pooled (Copepoda, Nematoda, *Odontosyllis ctenostoma*, *Rissoa parva*, *Barleeia unifasciata*, *Janira maculosa* and colonial taxa; Bryozoa and Ascidiacea, species authorities are provided in Tables 1 and 2). Each sample was then quickly acidified (HCl, 1 N), rinsed with distilled water and dried at $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ for 48 h. Dried samples were crushed with a mortar and a pestle and put in tin capsules before isotope analyses.

Carbon isotope ratios were determined using a Flash EA CN analyser coupled with a Finnigan Delta Plus mass spectrometer, via a Finnigan Con-Flo III interface. Data are expressed in the standard δ unit (De Niro & Epstein 1978).

$$\delta^{13}\text{C} = \left[\left(\frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{sample}}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{reference}}} \right) - 1 \right] \times 10^3$$

These abundances were calculated in relation to the certified reference materials Vienna Pee Dee Belemnite-limestone (V-PDB). The V-PDB was achieved using in-house protein standards, calibrated against NBS-19 reference material. The standard deviation of repeated measurements of $\delta^{13}\text{C}$ of NBS-19 was 0.10 ‰ versus V-PDB.

Data analyses

Spatial variation in $\delta^{13}\text{C}$ (between Roscoff and Molène) was analysed for species sampled at the two sites using two-tailed statistic tests. $\delta^{13}\text{C}$ species means were compared by Student t-test. A Wilcoxon-Mann-Whitney U-test was applied for EPS, *Hiatella arctica*, and *Asterina gibbosa* since no data transformation corrected for the lack of homoscedasticity in the data (Fisher tests). The $\delta^{13}\text{C}$ spatial variation was also analysed at the trophic group level, except for macroalgae and their consumers that displayed large $\delta^{13}\text{C}$ ranges and could not be treated as single isotopic groups. These analyses were conducted on the entire data set which reflects the isotope distribution of the whole community. Mean $\delta^{13}\text{C}$ of trophic groups were compared between sites by Student t-test or Wilcoxon-Mann-Witney U-test. Freeware R statistical package was used for these statistical analyses (R Development Core Team 2012).

Results

Table 1 $\delta^{13}\text{C}$ (‰, \pm SD) and C/N (\pm SD) of the main primary sources of the *Laminaria hyperborea* forests of Roscoff and Molène

Primary sources	Roscoff		Molène	
	$\delta^{13}\text{C} \pm \text{SD}$	n C/N \pm SD	$\delta^{13}\text{C} \pm \text{SD}$	n C/N \pm SD
Rhodophyceae				
<i>Callophyllis laciniata</i> (Hudson) Kützing	-35.3 \pm 0.3	3 6.4 \pm 0.0	-36.0 \pm 0.1	3 7.2 \pm 0.1
<i>Corallina elongata</i> J.Ellis & Solander	-23.2 \pm 0.2	3 10.6 \pm 0.0		
<i>Delesseria sanguinea</i> (Hudson) J.V.Lamouroux	-35.1 \pm 0.1	3 6.9 \pm 0.2	-35.4 \pm 0.1	3 7.3 \pm 0.2
<i>Dilsea carnosa</i> (Schmidel) Kuntze	-22.9 \pm 0.7	3 10.0 \pm 0.5		
<i>Heterosiphonia plumosa</i> (J.Ellis) Batters			-34.9 \pm 0.4	6.3 \pm 0.2
<i>Palmaria palmata</i> (L.) Weber & Mohr	-18.3 \pm 2.0	5 8.3 \pm 0.3	-24.8 \pm 0.7	5 8.8 \pm 0.4
<i>Phycodrys rubens</i> (L.) Batters	-36.7 \pm 0.3	5 6.4 \pm 0.2	-37.0 \pm 0.2	5 6.6 \pm 0.3
<i>Plocamium cartilagineum</i> (L.) P.S.Dixon	-35.4 \pm 0.4	3 10.8 \pm 0.6		
<i>Rhodymenia pseudopalmata</i> (J.V.Lamouroux) P.C.Silva	-37.4 \pm 0.5	3 7.8 \pm 0.2	-35.8 \pm 0.4	3 7.8 \pm 0.2
Phaeophyceae				
<i>Cystoseira</i> sp. C.Agardh	-19.7 \pm 0.9	3 16.9 \pm 0.8		
<i>Ectocarpus</i> sp. Lyngbye	-13.7 \pm 0.3	3	-13.8 \pm 0.3	3
<i>Laminaria hyperborea</i> [(Gunnerus) Foslie] Juvenile	-18.6	1 12.1	-27.3 \pm 0.2	3 13.5 \pm 1.6
<i>Laminaria hyperborea</i> Stipe	-17.6 \pm 0.5	3 20.9 \pm 1.4	-19.9 \pm 0.8	5 22.0 \pm 2.3
<i>Laminaria hyperborea</i> EPS	-16.1 \pm 0.8	3 10.9 \pm 2.6	-15.9 \pm 0.0	3
<i>Laminaria hyperborea</i> Old lamina	-15.9 \pm 0.4	3 13.9 \pm 0.8	-18.5 \pm 2.2	6 13.7 \pm 3.4
<i>Laminaria hyperborea</i> Young lamina	-15.2 \pm 1.2	5 10.9 \pm 0.6	-19.2 \pm 1.5	5 12.6 \pm 1.3
<i>Saccorhiza polyschides</i> (Lightfoot) Batters	-19.2 \pm 0.6	3 8.8 \pm 0.2	-22.8 \pm 0.1	3 12.2 \pm 0.5
Ulvophyceae				
<i>Ulva rigida</i> C.Agardh	-17.3 \pm 0.5	3 9.1 \pm 0.0		
OM pool				
HOM	-18.1 \pm 0.1	3	-20.7 \pm 0.4	3 4.8 \pm 0.0
POM	-21.3 \pm 0.4	3	-21.3 \pm 0.3	3 4.8 \pm 0.2
ROM	-19.3 \pm 0.3	3	-21.4 \pm 0.4	3
SOM	-19.6 \pm 0.3	3	-21.2 \pm 0.2	3 6.0 \pm 0.5

Primary sources $\delta^{13}\text{C}$ varied between Roscoff and Molène (Table 1, Fig. 2). An overall trend of ^{13}C enrichment was observed in Roscoff compared to Molène for most of the samples analysed. Within brown algae, the dominant kelp *Laminaria hyperborea* was ^{13}C -enriched by 3.1 ‰ in Roscoff compared to Molène (Student t-test, $t_{22} = 5.15$, $P < 0.001$) and this trend was obvious for adult parts, except for decaying old lamina ($P = 0.06$) and EPS ($P = 0.70$). The other kelp *Saccorhiza polyschides* was also ^{13}C -enriched by 4 ‰ in Roscoff compared to Molène. Among the particulate organic matter sources, the surface POM did not vary between sites while the deposited POM pool was ^{13}C -enriched by 2.1 ‰ ($t_{16} = 7.79$, $P < 0.001$) in Roscoff compared to Molène. This trend was confirmed for each deposited POM components (HOM, SOM, and ROM) (Fig. 2). For red algae, different spatial variations were observed according to species. Among subtidal species, *Phycodrys rubens* and *Callophyllis laciniata* signature did not differ, *Rhodymenia pseudopalmata* was ^{13}C -depleted by 2 ‰, while *Delesseria sanguinea* was poorly (< 1 ‰) ^{13}C -enriched in Roscoff compared to Molène. The

more ubiquitous species *Palmaria palmata* was ^{13}C -enriched by 6 ‰ in Roscoff compared to Molène.

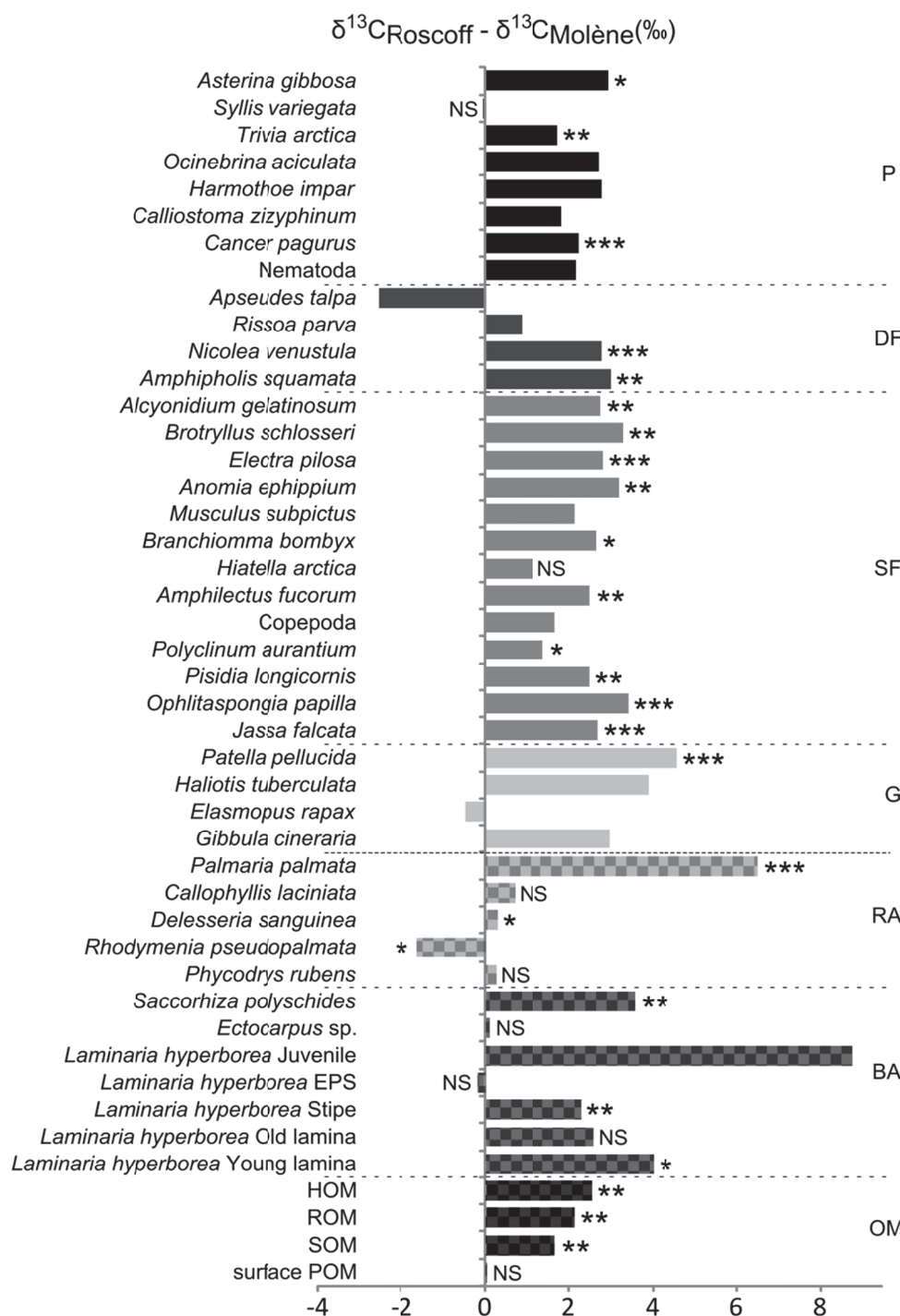


Fig. 2 Spatial variation of $\delta^{13}\text{C}$ of the main primary sources and consumers, between Roscoff and Molène. Trophic groups: particulate organic matter pool (POM, grid dark grey), brown algae (BA, grid medium grey), red algae (RA, grid clear grey), grazers (G, clear grey), suspension feeders (SF, medium grey), deposit feeders (DF, dark grey), and predators (P, black). Mean difference significances are summarized by *** ($P < 0.001$), ** ($P < 0.01$), * ($P < 0.05$), NS ($P > 0.05$), derived from Student or Mann-Whitney tests, according to homoscedasticity of the data.

Table 2 $\delta^{13}\text{C}$ (‰, \pm SD) of the main consumers of the *Laminaria hyperborea* forests of Roscoff and Molène, according to their trophic group (TG): grazer (G), suspension feeders (SF), deposit feeders (DF) and predators (P).

Consumer taxa	TG	Roscoff		Molène	
		$\delta^{13}\text{C} \pm \text{SD}$	<i>n</i>	$\delta^{13}\text{C} \pm \text{SD}$	<i>n</i>
	Porifera				
<i>Amphilectus fucorum</i> Esper	SF	-18.5 \pm 0.0	3	-21.0 \pm 0.3	3
<i>Halichondria panicea</i> Pallas	SF			-21.3 \pm 0.2	3
<i>Ophlitaspongia papilla</i> Bowerbank	SF	-17.3 \pm 0.0	3	-20.7 \pm 0.2	5
<i>Phorbas plumosus</i> Montagu	SF	-17.8 \pm 0.2	3		
<i>Sycon ciliatum</i> Fabricius	SF			-20.1 \pm 0.4	3
	Nematoda				
Nematoda spp.	P	-15.5	1	-17.6	1
	Nemertea				
<i>Lineus longissimus</i> Gunnerus	P	-17.4	1		
	Annelida				
<i>Branchiomma bombyx</i> Dalyell	SF	-17.2 \pm 0.2	3	-19.8 \pm 0.6	3
<i>Eupolymnia nesidensis</i> Delle Chiaje	DF	-17.3 \pm 0.6	10		
<i>Nicolea venustula</i> Montagu	DF	-16.6 \pm 0.3	5	-19.4 \pm 0.4	3
<i>Nicolea zostericola</i> Örsted	DF	-17.5 \pm 0.1	3		
<i>Pista elongata</i> Moore	DF	-16.8	1		
<i>Harmothoe impar</i> Johnston	P	-16.1	1	-18.8 \pm 0.2	5
<i>Leonnates glauca</i> Claparède	P			-19.0 \pm 0.1	3
<i>Odontosyllis ctenostoma</i> Claparède	P			-18.6 \pm 0.1	5
<i>Platynereis dumerilii</i> Audouin & Milne Edwards	G	-23.3 \pm 3.2	10		
<i>Syllis columbretensis</i> Campoy	P	-16.2	1		
<i>Syllis variegata</i> Grube	P	-16.7 \pm 0.2	3	-16.6	1
<i>Trypanosyllis zebra</i> Grube	P	-16.9 \pm 1.3	2		
	Crustacea				
Copepoda	SF	-18.9	1	-20.6 \pm 0.3	3
<i>Gnathia dentata</i> G. O. Sars	P	-12.5	1		
<i>Janira maculosa</i> Leach	DF			-17.4	1
<i>Apseudes talpa</i> Montagu	DF	-16.9	1	-14.4	1
<i>Elasmopus</i> sp. Costa	G	-21.5	1	-21.1 \pm 0.4	3
<i>Gammaropsis maculata</i> Johnston	G	-22.5 \pm 1.6	3		
<i>Jassa falcata</i> Montagu	SF	-15.9 \pm 0.4	5	-18.6 \pm 0.4	5
<i>Leucothoe spinicarpa</i> Abildgaard	DF			-16.8 \pm 0.1	3
<i>Maera inaequipes</i> Costa	DF	-20.9 \pm 0.1	3		
<i>Eualus occultus</i> Lebour	P			-15.7	1
<i>Cancer pagurus</i> L.	P	-14.5 \pm 0.3	5	-16.8 \pm 0.2	3
<i>Galathea squamifera</i> Leach	DF			-18.2 \pm 0.6	3
<i>Necora puber</i> L.	P	-15.5 \pm 0.3	3		
<i>Pisidia longicornis</i> L.	SF	-16.0 \pm 0.3	3	-18.5 \pm 0.5	3
<i>Porcellana platycheles</i> Pennant	SF	-14.9	1		
	Mollusca				
<i>Acanthochitona crinita</i> Pennant	P			-22.7 \pm 0.9	3
<i>Barleeia unifasciata</i> Montagu	DF	-17.8	1		
<i>Bittium reticulatum</i> da Costa	DF	-17.3	1		
<i>Calliostoma zizyphinum</i> L.	P	-15.5 \pm 0.3	3	-17.4	1
<i>Gibbula cineraria</i> L.	G	-13.6 \pm 0.0	3	-16.5	1
<i>Haliotis tuberculata</i> L.	G	-22.7 \pm 1.7	5	-26.6	1
<i>Ocenebra erinacea</i> L.	P	-17.0	1		

<i>Ocinebrina aciculata</i> Lamarck	P	-15.3	1	-18.0 ± 0.1	2
<i>Patella pellucida</i> L.	G	-13.7 ± 0.3	5	-18.3 ± 0.3	5
<i>Rissoa parva</i> Récluz	DF	-16.1	1	-17.0 ± 0.7	3
<i>Tricolia pullus</i> L.	G	-18.6 ± 0.1	3		
<i>Trivia arctica</i> Pulteney	P	-16.2 ± 0.2	3	-17.9 ± 0.4	3
<i>Anomia ephippium</i> L.	SF	-17.0 ± 0.4	3	-20.1 ± 0.3	5
<i>Hiatella arctica</i> L.	SF	-18.4 ± 0.1	3	-19.5 ± 0.5	3
<i>Musculus subpictus</i> Cantraine	SF	-18.1	1	-20.2 ± 0.6	4
	Bryozoa				
<i>Alcyonidium gelatinosum</i> L.	SF	-18.1 ± 0.8	3	-20.8 ± 0.6	3
<i>Crisia eburnea</i> L.	SF			-20.8 ± 0.2	3
<i>Electra pilosa</i> L.	SF	-17.2 ± 0.4	3	-20.0 ± 0.2	3
	Echinodermata				
<i>Amphipholis squamata</i> Delle Chiaje	DF	-14.6 ± 0.5	3	-17.6 ± 0.2	3
<i>Asterias rubens</i> L.	P			-18.7 ± 0.4	3
<i>Asterina gibbosa</i> Pennant	P	-17.2 ± 0.7	3	-20.1 ± 0.3	5
<i>Echinus esculentus</i> L.	P			-16.7 ± 0.4	3
<i>Marthasterias glacialis</i> L.	P			-18.7 ± 0.1	3
<i>Psammechinus milliaris</i> Müller	P			-23.0	1
	Chordata				
<i>Botryllus schlosseri</i> Pallas	SF	-18.0 ± 0.4	3	-21.3 ± 0.1	3
<i>Distomus variolosus</i> Gaertner	SF			-21.4 ± 0.3	5
<i>Polyclinum aurantium</i> Milne-Edwards	SF	-18.8 ± 0.5	3	-20.2 ± 0.4	3

As for primary sources, consumer $\delta^{13}\text{C}$ (Table 2) displayed important site-to-site variations (Fig. 2). Within grazers, *Patella pellucida* was ^{13}C -enriched in Roscoff by 4 ‰ compared to Molène. Suspension feeder mean $\delta^{13}\text{C}$ was enriched by 3.1 ‰ in Roscoff ($t_{103} = 14.98$, $P < 0.001$). This trend was confirmed at the species level for every species tested, except for *Hiatella arctica* ($P = 0.10$). Among suspension feeders, significant enrichment by 1 ‰ were observed for *Polyclinum aurantium*, and by 2-4 ‰ for *Jassa falcata*, *Ophlitaspongia papilla*, *Pisidia longicornis*, *Amphilectus fucorum*, *Branchiomma bombyx*, *Anomia ephippium*, *Electra pilosa*, *Botryllus schlosseri* and *Alcyonidium gelatinosum*. Deposit feeders were also ^{13}C -enriched in Roscoff compared to Molène at the trophic group level ($U = 242$, $N_1 = 20$, $N_2 = 38$, $P < 0.05$) and at the species level (Fig. 2). ^{13}C -enriched values between Roscoff and Molène by 3 ‰ were observed for *Amphipholis squamata* and *Nicolea venustula*. Similar trend was highlighted for predators ($U = 95$, $N_1 = 37$, $N_2 = 40$, $P < 0.001$) with significant ^{13}C -enriched values in Roscoff by 2-3 ‰ compared to Molène in *Cancer pagurus*, *Trivia arctica* and *Asterina gibbosa*.

Discussion

To date, most studies investigating the contribution of kelp detritus to the diet of suspension feeders through a spatial approach compared kelp forest areas with bare substratum (Page *et al.* 2008) or offshore and inshore areas (Kaehler *et al.* 2006, Nadon & Himmelman 2006). Although these studies yielded some convincing results, some of their conclusions were recently challenged by the meta-analysis of Miller and Page (2012). Our approach, which considered two sites with comparable biological communities and ecological characteristics, but whose primary producer and consumer isotopic signatures differ, adds a new perspective to this debate.

Macroalgae $\delta^{13}\text{C}$ can be affected by the availability and isotope composition of the dissolved inorganic carbon pool, the isotope discrimination factor of the enzyme responsible for carbon fixation and the intracellular concentration of CO_2 or HCO_3^- (e.g. Maberly *et al.* 1992, Raven *et al.* 2002). In the present study, two groups of red algae were differentiated according to their $\delta^{13}\text{C}$ in both sites. The first group (-38.0 to -34.4 ‰) included *Delesseria sanguinea*, *Phycordrys rubens*, *Callophyllis laciniata*, *Plocamium cartilagineum*, *Rhodomenia pseudopalmata* and *Heterosiphonia plumosa*. These purely subtidal species are restricted to diffusive CO_2 uptake with lack of CO_2 concentration mechanism during photosynthesis (Maberly *et al.* 1992, Raven *et al.* 2002, Hepburn *et al.* 2011) and did not display important spatial variation of $\delta^{13}\text{C}$ between the two sites. The second group, composed of *Dilsea carnosa*, *Palmaria palmata* and *Corallina elongata*, exhibited more ^{13}C -enriched values (-25.5 to -15.5 ‰). These species are characterized both by active uptake of HCO_3^- and by CO_2 concentration mechanisms, often leading to higher intra- and interspecific variability of carbon isotope ratios (Maberly *et al.* 1992, Hepburn *et al.* 2011). Active uptake of HCO_3^- and CO_2 concentration mechanisms were also reported for the kelps *Laminaria hyperborea*, and *Saccorhiza polyschides* (Maberly *et al.* 1992), which displayed marked $\delta^{13}\text{C}$ differences between the two sites as well. As these sites were located in a region characterized by well mixed water (Birrien *et al.* 1991, Hoch & Garreau 1998), dissolved inorganic matter carbon isotope ratios (unmeasured) and temperature were likely similar. The $\delta^{13}\text{C}$ spatial variability observed in the different macroalgae species may reflect differences in the use (uptake/concentration) of $\text{CO}_2/\text{HCO}_3^-$ between sites, which differed in depth and hydrodynamic conditions. The Roscoff site was shallower and more sheltered than the Molène site (Hoch & Garreau 1998). Across a similar depth range, Hepburn *et al.* (2011)

found intraspecific ^{13}C -depleted values of macroalgae in deeper low light compared to shallower high light environments, suggesting light limitation of active carbon and an increased reliance on CO_2 . Likewise, we found an important ^{13}C -enrichment with *Laminaria hyperborea* age in Molène where juveniles were ^{13}C -depleted by 8 ‰ compared to adults as already described in Norway (Fredriksen 2003). In Roscoff, the only juvenile kelp measured was ^{13}C depleted by 2 ‰ compared to adults. Again, this could be explained by a higher light availability in Roscoff, resulting in greater light resource partitioning among the kelp forest strata (Norton *et al.* 1977, Middelboe *et al.* 2006). In a laboratory experiment testing the effect of light intensity ($4\text{-}50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Wiencke and Fischer (1990) found simultaneous increases in growth rate (by 4-8 % day^{-1}) and ^{13}C -enrichments (by 10-20 ‰) in *Laminaria* spp.

In the present study, the analysis of spatial covariation of isotope composition between sources and consumers provided a convincing tool to infer trophic relationships as previously reported (Melville & Connolly 2003, Vanderklift & Wernberg 2010). For instance, the blue-rayed limpet *Patella pellucida*, consistently reported as a direct kelp grazer (Dauby *et al.* 1998, Fredriksen 2003, Leblanc *et al.* 2011), was ^{13}C -enriched by 1 ‰ compared to kelp at both sites. Moreover, both *Patella pellucida* and young fronds of *Laminaria hyperborea* on which the gastropod lives displayed enriched $\delta^{13}\text{C}$ values by 4 ‰ in Roscoff compared to Molène. While this emblematic grazer can easily be linked to its food source using isotopic spatial covariation, indirect consumption by suspension feeders through microheterotrophic intermediates (Newell *et al.* 1982, Norderhaug *et al.* 2003) is more difficult to highlight.

Kelps have often been proposed as the main primary carbon source for consumers in kelp forests from stable isotope analyses (Dunton & Schell 1987, Duggins *et al.* 1989, Fredriksen 2003, Norderhaug *et al.* 2003, Schaal *et al.* 2009). Phytoplankton isotopic composition in coastal waters is difficult to assess, creating uncertainty in mixing models around the contribution of phytoplankton and kelp derived organic matter to the diet of suspension feeders (Miller & Page 2012). In our study, $\delta^{13}\text{C}$ of POM consumers (suspension and deposit feeders) were enriched by 2-3 ‰ in Roscoff compared to Molène. Within the particulate organic pool, the deposited POM (SOM, HOM, and ROM), which was slightly ^{13}C -depleted compared to consumers, displayed site-to-site $\delta^{13}\text{C}$ variation similar to both suspension and deposit feeders. Owing to strong tidal currents affecting the western English Channel, this deposited heterogeneous pool, once resuspended, should represent an important trophic source for these consumers (Leblanc *et al.* 2011, Schaal *et al.* 2012) and be supplied

by several organic matter sources upon which macroalgae might be dominant (Newell *et al.* 1982, Norderhaug *et al.* 2003, Nadon & Himmelman 2006, Leblanc *et al.* 2011). At the end of March in Northern Brittany, phytoplankton production is minimal (the diatom bloom normally takes place from mid-April to November, Wafar *et al.* 1983, Sournia & Birrien 1995, Hoch & Garreau 1998) and should not represent a significant part of the deposited POM pool. Although this was suggested by comparable surface POM $\delta^{13}\text{C}$ between sites, according to the regional hydrodynamics, this cannot be stated without further replication of the surface POM. Moreover, *L. hyperborea* predominantly grows during winter, when a new frond forms from the meristematic zone until complete release of the old frond in spring (Kain 1963, Luning 1979). This released material might become quickly available to consumers owing to bacterial communities associated with *L. hyperborea* (Bengtsson *et al.* 2010). Aerobic bacterial degradation has been shown to induce increase in *Laminaria hyperborea* nitrogen content and decrease in phlorotannins (Moen *et al.* 1997, Norderhaug *et al.* 2003, Norderhaug *et al.* 2006). Similar bacterial blooms occurring during kelp (*Ecklonia maxima* (Osbeck) Papenfuss and *Laminaria pallida* Greville) fragmentation lead to a succession of flagellates and ciliates (Linley *et al.* 1981, Stuart *et al.* 1981) which could also add to the benthic organic matter pool and associated food web. In the present study, the similar spatial variability exhibited by *L. hyperborea* and deposited organic matter pools (i.e. HOM, ROM, SOM) suggests that kelp constitutes an important fraction of these pools, mostly supplied during the end of the winter. Assuming comparable phytoplankton communities during winter at the two study sites, the absence of covariation of kelps and surface POM signals would mean that kelp derived organic matter does not necessarily contribute to POM near the surface (Miller & Page 2012, Leclerc *et al.*, unpubl. data). Should kelp-derived organic matter be the major part of the diet of suspension and deposit-feeders diet, which feed upon the pool of suspended POM, then the contribution of kelp detritus to the POM might be restricted to deeper water (Schaal G., unpubl. data). The similar spatial variation of kelps and deposited POM between the two sites supports this hypothesis. Such small scale variability of suspended POM stable isotope ratios has already been reported for intertidal rocky shores (Takai *et al.* 2004). Consequently, in kelp forests, surface POM might be predominantly constituted of phytoplankton, while kelp and benthic originating detritus might be restricted to deeper waters. Considering local suspended POM isotopic signal in mixing models as a phytoplankton proxy to analyse the diet of kelp forest suspension feeders might therefore be an acceptable approach, depending on system studied (Miller *et al.* 2013).

In conclusion, analyses of spatial covariation of stable isotope compositions of an entire community appeared to be an interesting perspective to infer the main trophic pathways involved in food webs. Between two distant sites, at the end of the winter, we found concomitant carbon isotope variations among consumers, kelps and deposited particulate organic matter, suggesting that kelp derived organic matter represents a key component of associated food webs. The vertical stratification in the contribution of kelps to the pool of suspended organic matter might partially explain the mixed results in the literature. A detailed characterization of such stratification is an important step toward a more accurate understanding of the functioning of kelp communities. The approach presented could be used as an additional step before using and interpreting mixing models.

Acknowledgements

We are grateful to all the team of the “Service Mer & Observation SBR”, especially Y Fontana, W Thomas, M Camusat & N Guidal, and to P. Le Niliot (PNMI) for the sampling set up. We also thank three anonymous reviewers for constructive comments that helped improve the manuscript. This work was supported by the Iroise Marine Natural Park (PNMI) and the Brittany Regional Council.

2.3. VARIATION SAISONNIERE DES APPORTS DE MATIERE ORGANIQUE DANS LES FORETS DE LAMINAIRES, LIEN ENTRE STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT TROPHIQUES

Temporal variation in organic matter supply in kelp forests: linking structure to trophic functioning

Jean-Charles Leclerc^{1,2,*}, Pascal Riera^{1,2}, Cédric Leroux^{1,3}, Laurent Lévêque^{1,3},
Dominique Davoult^{1,2}

Article sous presse dans la revue *Marine Ecology Progress Series*

¹UPMC Univ Paris 06, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier,
29680 Roscoff, France

²CNRS, UMR 7144 AD2M, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier,
29680 Roscoff, France

³CNRS, FR 2424, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier,
29680 Roscoff, France

*leclercjc@gmail.com

ABSTRACT: Owing to their productivity, kelps may be the main primary carbon source for consumers in coastal areas. Their contribution has often been compared to that of phytoplankton, but the potential involvement of the red algae associated with kelp forests has been overlooked. All these three primary sources have distinct life cycles and may contribute to the particulate organic matter pool differently according to season. In the present study, we characterised the trophic structure of a pristine *Laminaria hyperborea* forest off the coast of Brittany (France) in terms of the organic carbon biomass of the main primary producers and consumer trophic groups at four sampling dates over one-year period. Senescence of many red algae species occurred during their resting period (*i.e.* before November), whereas the kelp regrowth period (*i.e.* before March) was accompanied by the fragmentation of old lamina. During these periods, when phytoplankton biomass is comparable, stable isotope analyses ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) were conducted in an attempt to link structure to trophic functioning. By combining analyses of temporal variability in primary source and consumer isotopic ratios and using mixing models, we inferred changes in the trophic significance of macroalgae in the

associated food web. Decaying kelp laminae were a major contributor to the particulate organic matter pool and the fragmentation of old lamina promoted their contribution to the diet of deposit- and suspension-feeders in March. Growth of red algae enhanced direct grazer consumption in March, while their senescence contributed significantly to primary consumer diets in November via indirect consumption.

KEY WORDS: *Laminaria hyperborea*, Trophic structure, Stable isotopes, Biomass, Temporal patterns, Subtidal

Running page head: Organic matter supply in kelp forests

INTRODUCTION

Kelp forests are one of the most emblematic ecosystems in the marine environment. Their dense canopies harbour high biodiversity and host complex biological interactions (Newell *et al.* 1982, Steneck *et al.* 2002, Christie *et al.* 2003, Graham 2004). Kelp forests are often compared to terrestrial counterparts in term of stratification and productivity (Steneck *et al.* 2002). Kelp forests produce 400 to 1900 gC m⁻² yr⁻¹ (Mann 1972), values that are comparable to terrestrial rates, with net primary production of 238 gC m⁻² yr⁻¹ on average in boreal forests and 1098 gC m⁻² yr⁻¹ in tropical evergreen forest (Melillo *et al.* 1993). In these marine and terrestrial forest ecosystems, only a few grazers feed directly on the main primary producer (Fittkau & Klinge 1973, Newell *et al.* 1982). Both systems are also characterised by seasonal senescence. Senescence of macroalgae and terrestrial plants supplies large amounts of organic matter to consumers through microbial processes (Linley *et al.* 1981, Lucas *et al.* 1981, Hairston & Hairston 1993). However, the organic matter pool of kelp and terrestrial forests differs in energetic content and degradability. Drifting macroalgae are quickly degraded by microheterotrophs and largely exported to adjacent ecosystems (Linley *et al.* 1981, Lucas *et al.* 1981, Koop *et al.* 1982, Bustamante & Branch 1996, Wernberg *et al.* 2006, Vanderklift & Wernberg 2008, Krumhansl & Scheibling 2012); they therefore have a rapid turnover and a reduced standing crop (Bedford & Moore 1984, Harrold & Reed 1985, Bustamante & Branch 1996). In contrast, terrestrial litter has a high cellulose content, resulting in slow turnover and a large standing crop (Fittkau & Klinge 1973, Hairston & Hairston 1993). Unlike that of terrestrial environments, the composition of the particulate organic matter (POM) pool in coastal environments is still a subject of debate, because many sources belonging to phytoplankton and the phytobenthos may be involved (Nadon & Himmelman 2006, Miller & Page 2012). According to Mann (1972), seaweed productivity is expected to balance that of phytoplankton in a coastal strip extending several kilometres from the shore.

For the estimation of the contribution of kelp-derived carbon to associated and adjacent food webs, stable isotope analyses have proved useful (Dunton & Schell 1987, Duggins *et al.* 1989, Bustamante & Branch 1996, Fredriksen 2003, Schaal *et al.* 2010). The contribution of kelp has mostly been studied on suspension-feeders, the usual dominant trophic group (i.e. 30 to 70 % of the consumer biomass in coastal environments, e.g. Miller & Page 2012). In a recent review (Miller & Page 2012) of worldwide phytoplankton and kelp $\delta^{13}\text{C}$ measurements (e.g. Dunton & Schell 1987, Duggins *et al.* 1989, Fredriksen 2003), it has

been suggested that the contribution of kelp suspension-feeder diet is overestimated in most studies due to the proxy estimations of $\delta^{13}\text{C}$ values (e.g. offshore POM, diatom cultures), rather than using phytoplankton itself.

Seasonal variability in the contribution of kelp to the understory food web has often been overlooked. Organic matter release may vary according to the life cycles of the kelp species and those of its associated macroalgae (Kain 1963, Whittick 1983, Maggs & Hommersand 1993, Sjøtun *et al.* 1996, Wernberg & Goldberg 2008). Habitat architecture determined by the macroalgae themselves may also change throughout the year. Seasonality is therefore expected to affect trophic structure and consumer. One way to characterise ecosystem trophic structure and functioning is to study biomass measurements in conjunction with stable isotope analyses. In addition to realistic isotopic mixing models (Parnell *et al.* 2010, Fry 2013a), temporal covariation in stable isotope values between sources and consumers may be analysed as spatial covariation to infer their trophic link (e.g. Vanderklift & Wernberg 2010).

In Europe, kelp forests are dominated by *Laminaria hyperborea*, a species encountered from 0 to 34 m depth (Kain 1971). Densities of at least 10 canopy-height individuals and a number of smaller individuals per square meter have been estimated in Norway with a production of 600 to 1000 $\text{gC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ (Abdullah & Fredriksen 2004). Kelp individuals can reach up to 3.5 m in length and can be considered as a habitat of their own composed of three stratified parts: the lamina, the stipe, and the holdfast (Kain 1963). Macroalgal epiphytes develop all along the entire thallus, and making up a high amount of biomass (Whittick 1983) with different structural features. The associated complex communities are differently distributed among these microhabitats (Schultze *et al.* 1990, Christie *et al.* 2003, Christie *et al.* 2007), with high diversity observed within the holdfasts (Moore 1973c). Communities associated with the surrounding substratum are still overlooked and would be interesting to study (Norton *et al.* 1977). In Norway, some trophic pathways found in *Laminaria hyperborea* forests and have been described, demonstrating the trophic role of kelp particles as a major ultimate carbon source (Fredriksen 2003, Norderhaug *et al.* 2003). Although the associated epiphytes have not been explicitly described as an important trophic resource, their role as a habitat for mobile macrofauna, which are prey for large predators has been highlighted (Norderhaug *et al.* 2005).

The present study aimed to characterise the organic matter supply in the food web associated with a *Laminaria hyperborea* forest. The biomass of the dominant primary sources were analysed throughout one year to identify growing and senescing processes, which are expected to influence their direct and indirect consumption. We explored whether macroalgae life cycles and the turnover of particulate organic matter pool cause changes in the stable isotope compositions of these primary sources. Once characterised, these changes were linked to temporal variability in consumer signatures at the trophic group and species level. These analyses were combined with mixing models performed on primary consumer species sampled at both periods to describe and identify any temporal changes in the main trophic pathways found in this kelp forest.

MATERIALS & METHODS

Study site

The study site was located near Roscoff (48°43.556N, 4°01.415W). It is a dense, sheltered boulder field with some coarse interstitial sediment, situated 2.5 m below chart datum. During autumn 2010, *Laminaria hyperborea* densities were measured within 0.25 m² horseshoe quadrats (60 replicates), for three stipe-length classes: 0-10 cm, 10-40 cm, > 40 cm. Densities were estimated at 16.9 ± 11.4 individuals m⁻² (\pm SD), largely dominated by adults (stipe > 40 cm, 13.1 ± 6.6 ind. m⁻²).

Trophic structure of the community

Sampling was performed by scuba-divers in mid-November 2010, late March 2011, late June 2011 and mid-September 2011. At each sampling occasion, five *L. hyperborea* adults were collected in 1 mm mesh bags (Christie *et al.* 2003). Few mobile species inhabit the lamina (Norton *et al.* 1977, Christie *et al.* 2003); therefore the stipe and its adjoining lamina were collected in the same and the holdfast was collected separately. The surrounding substratum was sampled in 0.1 m² quadrats using an air pump connected to a 1 mm mesh collector (five replicates).

In the laboratory, each bag was carefully rinsed with seawater over a 500 μ m sieve. Bag contents were fixed in their entirety with a buffered formaldehyde solution (3 %). Fauna and flora were sorted according to origin (stipe/lamina, holdfast or rock substratum) and their ash-free dry mass (AFDM) determined at the species level (Crisp 1984). AFDM was then

converted into organic carbon mass according to the taxon considered (algal families and fauna sub-phyla) using the extensive data base compiled by Brey et al. (2010).

Trophic structures were established according to kelp densities of the study site. A square meter was composed of 13 average *L. hyperborea* adults (representing 0.2 m² cover) and 8 average quadrats (for the remaining surface, 0.8 m²). The particulate organic carbon (POC) concentration data were provided by the “*Service d’Observation en Milieu Littoral (SOMLIT), INSU-CNRS, Roscoff Biological Station (SBR)*”. These concentrations (μg.L⁻¹) were converted to g m⁻² given the homogenous mid-tide water column above the study site (7.5 m).

Sampling and preparation for stable isotope analyses

Stable isotope analyses were performed on additional samples collected in mid-November 2010 and in late March 2011. At each sampling occasion, three replicates of seawater (5 L) were collected with a Niskin bottle below the surface (- 1 m) to assess the suspended particulate organic matter (site POM). Sediment organic matter (SOM) was obtained by scraping the first centimetre of interstitial sediment into 200 mL containers (3 replicates). Large rocks (3 replicates with a volume of approximately 1 L) were collected to sample epilithic biofilms (rock organic matter, ROM). Additional kelp holdfasts (3 replicates) were also brought back to the laboratory to extract the associated organic matter (holdfast organic matter, HOM). SOM, ROM and HOM were considered as the components of the deposited POM pool (called deposited POM hereafter). Surface offshore (5 km offshore, Astan Station, 48°46.666N, 3°56.250W) and nearshore POM data (Estacade Station, 48°43.933N, 3°58.966) were provided by “SOMLIT, INSU-CNRS, SBR”. These data were derived from measurements taken three times a month, approximately 30, 15 and 0 days before the sampling dates. Site, nearshore, and offshore POM were considered as the components of the suspended POM pool (suspended POM). Suspended and deposited POM pools were finally considered as the total particulate organic matter pool (called the OM pool hereafter). The most abundant macroalgae and consumer species were collected (1 mm mesh bags) from three stipe/lamina samples, three holdfasts, and from the surrounding substratum. Additional samplings were performed for zooplankton and large predator isotope analyses. At each sampling occasion, baited traps were left overnight at the study site and zooplankton tows (200 μm) were conducted for 10 min at approximately 1 m below the water surface.

In the laboratory, seawater samples (POM) were filtered on pre-combusted Whatman® GF/F filters (0.7 µm). Sediment samples were stirred in filtered seawater (0.20 µm) to suspend the SOM. Sampled large blocks were gently brushed using a smooth brush in filtered seawater (0.20 µm) to suspend ROM (Golléty *et al.* 2010). HOM was also brushed from within the holdfast base in filtered seawater (0.20 µm). Brushing was brief to minimise the release of extracellular polymeric substances (EPS) by the holdfast which could bias the isotope signature of the HOM. Suspensions of SOM, ROM and HOM were sieved separately on 63 µm and filtered on 0.7 µm GF/F. Each filter was then briefly acidified (1 N HCl) to remove any carbonate, rinsed with distilled water and dried at 60 °C for 48 h.

Macroalgae were sorted by species, washed, and stored in plastic bags at – 30 °C until preparation and analysis. *L. hyperborea* samples were separated according to the different thallus parts, namely old lamina (distal part), young lamina (formed during winter), stipe (close to the meristematic zone), and EPS. EPS were extracted from stipe pieces cut longitudinally, which were placed above large glass containers and maintained for 1 h at ambient temperature. EPS samples were directly dried at 60 °C (48 h) before grinding. Zooplankton samples were placed in a test tube from which light was excluded except for the top tenth of the tube. A cold light source was placed at the top and copepods attracted by the light were sorted from the living material using a pipette and kept in 0.20 µm filtered seawater for 3 h to allow gut clearance (Feuchmayr & Grey 2003). Macro-consumers were starved overnight in 0.20 µm filtered seawater to allow evacuation of their digestive contents. The samples were then stored in glass containers at – 30 °C until preparation and analysis.

Macroalgae pieces were scraped with a scalpel, rinsed with freshwater to remove any epiphytes and then briefly acidified (1 N HCl). Whenever possible, consumer isotopic analyses were conducted on muscle tissue to minimise isotope variability and to reflect integrative assimilation of sources by consumers (De Niro & Epstein 1978, 1981, Pinnegar & Polunin 1999). Most samples were prepared at the individual level. To obtain enough material for accurate stable isotope analyses, a few samples were pooled (Copepoda, Nematoda, *Odontosyllis ctenostoma*, *Rissoa parva*, *Barleeia unifasciata*, *Chauvetia brunnea*, *Janira maculosa*, and colonial taxa; Bryozoa and Ascidiacea). Each sample was then briefly acidified (1N HCl), rinsed with distilled water and dried at 60 °C for 48 h. Special treatments were performed for calcareous organisms (e.g. *Corallina*, *Amphipholis*) to avoid changes induced by longer acidifications (Mateo *et al.* 2008). $\delta^{13}\text{C}$ measurements were conducted on acidified

samples, whereas $\delta^{15}\text{N}$ measures were conducted on untreated ones. Once dried, samples were crushed with a mortar and a pestle then put in tin capsules before mass-spectrometry analyses.

Carbon and nitrogen isotope ratios were determined using a Flash EA CN analyser coupled with a Finnigan Delta Plus mass spectrometer, via a Finnigan Con-Flo III interface. Data are expressed in the standard δ unit.

$$\delta X = [(R_{\text{sample}} / R_{\text{reference}}) - 1] \times 10^3$$

where X is the element in question, $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ for carbon and ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$ for nitrogen. These abundances were calculated in relation to the certified reference materials Vienna Pee Dee Belemnite-limestone (V-PDB) and atmospheric dinitrogen (at-air). The V-PDB and at-air scales were obtained using in-house protein standards, calibrated against NBS-19 and IAEA N3 reference materials. The standard deviation of repeated measurements of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of laboratory standards was 0.10 ‰ versus V-PDB and 0.05 ‰ versus at-air, respectively.

Data analyses

The biomass of the dominant primary producers were compared among sampling dates using one-way analyses of variance (ANOVA) to infer growth and loss throughout the year (Kain 1963, Luning 1979, Whittick 1983, Breda & Foster 1985). When necessary, biomass data were log-transformed to achieve normality and homoscedasticity prior to analyses. ANOVAs were followed by Student-Newman-Keuls (SNK) post-hoc tests for comparisons of the mean biomass when appropriate. Temporal biomass variations of *L. hyperborea* were considered separately for the whole individual and for the lamina alone. Red algae biomass was assessed among sampling dates according to their substratum (rock or kelp). Complementary analyses were conducted on the pooled biomasses of both annual and pseudo-perennial red algae species (Delesseriaceae, Kallymeniaceae, Cystocloniaceae, and Dumontiaceae), hereafter called senescent red algae.

Between November and March, isotope variation were analysed at different levels. Winter changes were interpreted from isotope differences between November and March at the species level. Changes in $\delta^{13}\text{C}$ and in $\delta^{15}\text{N}$ of consumers sampled at both time points were analysed using one-tailed statistical tests. When homoscedasticity condition was fulfilled (Fisher tests), species $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ means were compared using Student's t -test. Otherwise, a Wilcoxon-Mann-Whitney U -test was applied. The isotope temporal variability was also

analysed at the trophic group level. These analyses were conducted on the entire data set which reflected the isotope distribution of the whole community according to sampling date. Mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values for trophic groups were compared using Student's *t*-test or the Wilcoxon-Mann-Whitney *U*-test, depending on the homoscedasticity of the data.

In order to strengthen these analyses, Bayesian isotope mixing models (SIAR, Parnell *et al.* 2010) were used to infer the feasible contribution of the main primary sources to the diet of species sampled at both sampling dates. Average invertebrate (whole body) trophic enrichment factors (\pm SD) were considered for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values according to Caut *et al.* (2009). Different potential sources were tested according to trophic groups and sampling dates. Mixing models for particle-feeder (suspension- and deposit-feeder) species were run for three primary sources in November: kelp, senescent red algae, and suspended POM. In March, a period during which senescent red algae grow and are not expected to release organic matter (see Results), only kelp and suspended POM were studied. Kelp data were derived from measurements of old *L. hyperborea* lamina (distal parts) while senescent red algae were represented by old tissues of Delesseriaceae species and *Callophyllis laciniata*. Although some species-specific isotope changes are expected to occur during degradation (e.g. Hill & McQuaid 2009), macroalgal detritus was assumed to have the same isotope composition and variability as old tissues (as shown for kelp $\delta^{13}\text{C}$, Stephenson *et al.* 1986). Site POM data were compiled with offshore and nearshore Roscoff POM "SOMLIT" measurements to reflect the potential spatio-temporal variability of suspended POM (e.g. Cresson *et al.* 2012, Miller & Page 2012) in Roscoff coastal waters. Mixing models for grazer species were run, for both sampling dates, for three primary sources: kelp, senescent red algae and perennial red algae. Kelp data were derived from measurements of the overall *L. hyperborea* parts (except EPS successfully measured in March only) while perennial red algae were represented by *Palmaria palmata*, *Rhodomenia pseudopalmata* and *Corallina elongata*. Feasible contributions were discussed according to biomass data and isotope temporal covariations of sources and consumers to infer the dominant trophic pathways occurring in the kelp forest and their potential temporal changes.

The freeware R statistical environment was used for all statistical (R Development Core Team 2012) and SIAR analyses (Parnell & Jackson 2011).

RESULTS

Trophic structure of the community

Table 1. Standing crop (gC.m⁻²) ranges (mean value) of primary sources and consumers in the *Laminaria hyperborea* forest based on densities per square meter (13 adults + 0.80 m² of rocky substratum). For each sampling date, Carbon mass were obtained from the conversion of AFDM data using the global data bank virtual handbook (Brey et al. 2010).

	NOVEMBER	MARCH	JUNE	SEPTEMBER
Primary sources				
<i>Laminaria hyperborea</i>	366.1-901.9 (700.9)	367.9-651.9 (525.3)	630.6-1215.9 (934.7)	592.2-1201.5 (930.2)
Phaeophyceae (others)	0.1-4.2 (1.3)	0.0-20.0 (9.2)	0.4-87.3 (18.6)	0.1-2.0 (1.0)
Rhodophyta	5.9-62.2 (35.2)	23.0-109.6 (53.7)	73.7-155.0 (106.6)	29.7-126.4 (74.9)
Ulvophyceae	0.0-0.2 (0.2)	0.0-0.2 (0.1)	0.0-0.9 (0.3)	0.0-0.1 (0.1)
COP	0.9-1.8 (1.4)	0.7-1.2 (0.9)	1.3-1.5 (1.4)	1.2-1.8 (1.4)
Consumers				
Suspension-feeders	3.8-29.8 (18.4)	3.5-13.0 (7.9)	8.5-24.0 (15.2)	6.8-17.7 (10.5)
Deposit-feeders	0.8-1.6 (1.1)	0.5-1.9 (1.2)	0.8-2.2 (1.5)	1.0-1.8 (1.3)
Grazers	0.4-4.2 (1.8)	0.1-2.6 (1.0)	1.1-5.3 (2.3)	0.6-3.7 (2.3)
Predators	2.5-11.3 (7.1)	0.4-4.1 (1.5)	1.3-3.2 (2.2)	0.6-3.7 (1.8)

At the study site, biomass decreased with increasing trophic levels at all sampling dates (Table 1).

Primary producers were dominated by *Laminaria hyperborea* kelp (from 95 %C in November to 88 % C in early June), which reached up to 1216.0 gC m⁻² in June. *L. hyperborea* individuals with comparable stipe length (one-way ANOVA, $F_{3,16} = 3.23$, $p = 0.05$), displayed greater biomass in June and September compared to November and March ($F_{3,16} = 4.38$, $p < 0.05$, SNK: N = M < J = S). Lamina biomass (standardized by stipe biomass) decreased marginally from November to March (SNK, $P = 0.056$), period during which the old lamina decays and a new lamina grows actively ($F_{3,16} = 9.48$, $p < 0.001$, SNK: N = M < J < S), as confirmed by the temporal change in % ash ($F_{3,16} = 13.07$, $p < 0.001$, SNK: N > M = J < S). Red algae were the second largest primary producers in terms of biomass, ranging from 4.8 % C in November to 10 % C in March. Biomass of senescent red algae species (Delesseriaceae, Kallymeniaceae, Cystocloniaceae, and Dumontiaceae) was on average 6.2, 26.7, 42.7 and 35.5 gC m⁻² in November, March, June and September, respectively. The lowest richness in red algae species was encountered in November (35 species) compared to the other sampling dates (54-57 species). Among red algae, biomass was dominated by epiphytic species represented mostly by *Palmaria palmata* (6.3-46.5 %), *Rhodymenia pseudopalmata* (11.4-23.2 %) and many Delesseriaceae species (14.4-26.7 %). Total biomass of epiphytic red algae was significantly lower in November and March than in June and September ($F_{3,16} = 3.61$, $p <$

0.05, SNK: $N = M < J = S$). The same pattern was observed for epiphytic senescent red algal species ($F_{3,16} = 5.66$, $p < 0.01$, SNK: $N = M < J = S$). The dominant epilithic algal species were *Callophyllis laciniata* (1.5-8.2 %), *Phyllophora crispa* (2.8-6.3 %), and *Corallina elongata* (1.2-3.0 %). Epilithic red algae increased in biomass from November to June and was stable between June and September ($F_{3,16} = 7.37$, $p < 0.01$, SNK: $N < M < J = S$). In this group, the lowest biomass of senescent red algae was observed in November and increased 14 fold until June-September ($F_{3,16} = 16.97$, $p < 0.001$, SNK: $N < M < J = S$).

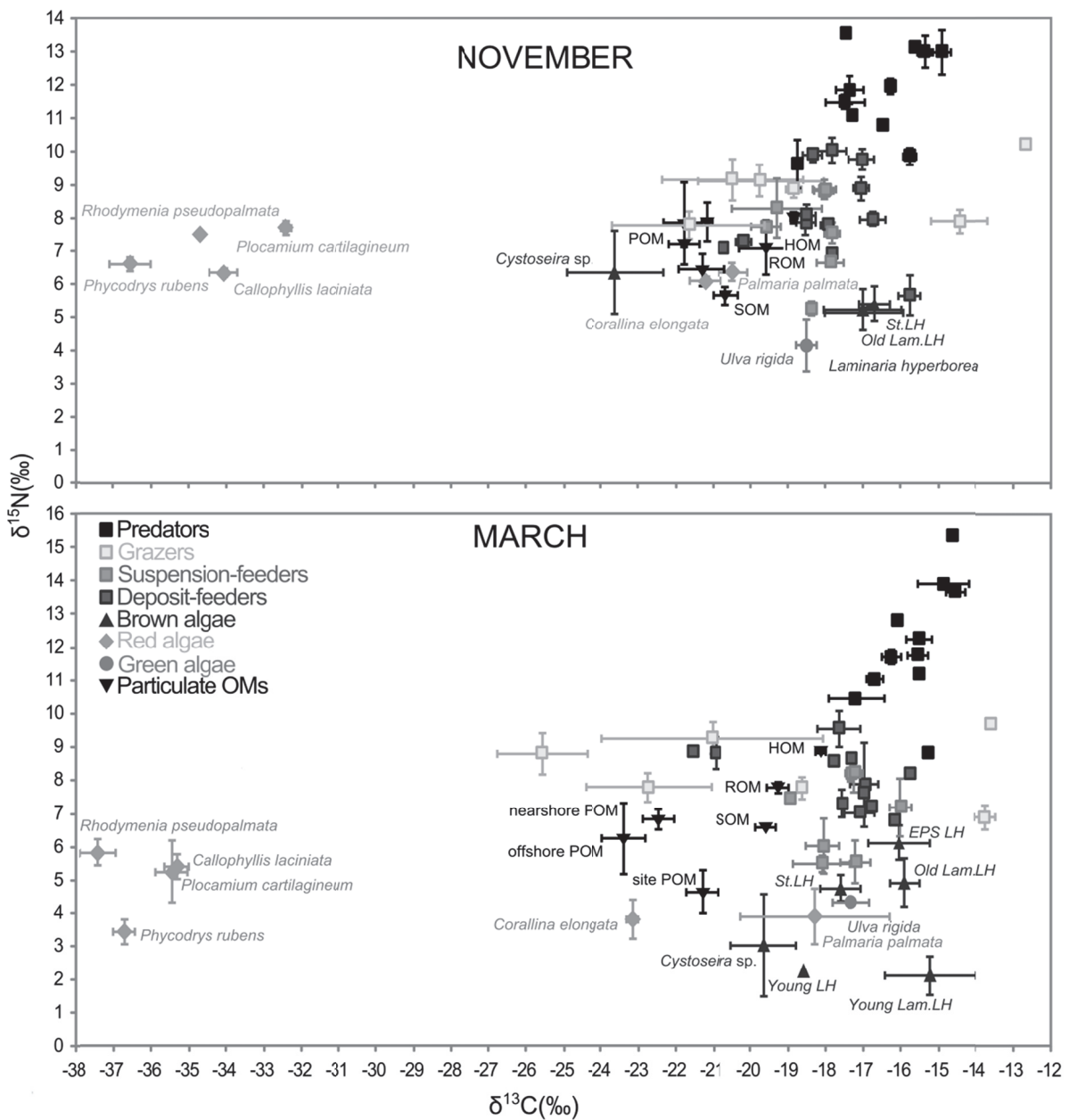


Fig. 1. Scatterplot of the mean $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) values (\pm S.D.) of the main sources of organic matter (macroalgae and OM pool) and consumers (grazers, deposit-feeders, suspension-feeders and predators) within the *Laminaria hyperborea* forest in November 2010 and March 2011. Only species sampled at both dates are shown.

Compared to macroalgae, POM only accounted for 0.1-0.2 %C of the standing stock at each sampling dates.

Suspension-feeders dominated consumer biomass (64.6-71.7 %) and were represented by 93 to 104 taxa according to sampling dates. Deposit-feeders (48-58 taxa) and grazers (19-25 taxa) represented only 3.9-10.0 % and 6.3-14.5% of consumer biomass, respectively. Predators (46-76 taxa) accounted for 10.2 to 25 % of the biomass. Consumer biomass was highest in November (28.5 gC m⁻²) and lowest in March samples (11.2 gC m⁻²).

Table 2. $\delta^{13}\text{C}$ (‰), $\delta^{15}\text{N}$ (‰) ranges, and C:N ratios (\pm SD) of the main primary sources in the *Laminaria hyperborea* forest, according to their habitat (Hab): water column (W), rock substratum (R), holdfast (H), stipe (S) and lamina (L).

Organic matter sources	Hab	n	NOVEMBER				MARCH			
			$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	C:N \pm SD	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	C:N \pm SD	
SOM	R	3	-21.0 to -20.3	5.4 to 5.9		3	-19.8 to -19.3	6.5 to 6.6		
ROM	R	3	-20.3 to -18.9	6.5 to 8.0		3	-19.5 to -18.9	7.6 to 7.8		
HOM	H	3	-18.9 to -18.8	7.8 to 8.2		3	-18.3 to -18.0	8.8 to 8.9		
POM (surface)	W	3	-22.2 to -21.4	7.1 to 7.2		3	-21.8 to -21.0	4.0 to 5.2		
POM (bottom)	W	3	-21.2 to -21.0	7.4 to 8.5						
POM (nearshore)	W	3	-22.0 to -20.8	5.9 to 6.7	7.5 \pm 0.6	3	-22.9 to -22.1	6.5 to 7.0	6.5 \pm 0.3	
POM (offshore)	W	3	-22.4 to -21.4	7.0 to 9.0	4.7 \pm 0.3	3	-24.0 to -22.9	5.5 to 7.4	6.6 \pm 0.1	
Rhodophyceae										
<i>Apoglossum ruscifolium</i>	S	3	-32.1 to -31.8	6.0 to 6.7	7.4 \pm 0.7					
<i>Callophyllis laciniata</i>	R	5	-34.6 to -33.7	6.2 to 6.5	7.3 \pm 0.4	3	-35.7 to -35.1	5.0 to 5.6	6.4 \pm 0.0	
<i>Corallina elongata</i>	R	3	-21.5 to -20.7	6.0 to 6.2	9.6 \pm 0.1	3	-23.3 to -23.0	3.2 to 4.2	10.6 \pm 0.0	
<i>Cryptopleura ramosa</i>	S	3	-34.5 to -33.7	6.1 to 6.6	7.4 \pm 0.5					
<i>Delesseria sanguinea</i>	R					3	-35.1 to -35.0	5.1 to 5.6	6.9 \pm 0.2	
<i>Dilsea carnosa</i>	R					3	-23.7 to -22.4	4.9 to 5.6	10 \pm 0.5	
<i>Palmaria palmata</i>	S	5	-21.0 to -20.0	6.1 to 6.7	9.1 \pm 0.6	5	-20.0 to -15.5	2.9 to 5.2	8.3 \pm 0.3	
<i>Phycodryis rubens</i>	S	5	-37.1 to -35.9	6.3 to 6.9	7.8 \pm 0.6	5	-37.0 to -36.2	2.9 to 3.9	6.4 \pm 0.2	
<i>Plocamium cartilagineum</i>	R	3	-32.5 to -32.3	7.5 to 7.9	11.1 \pm 0.7	3	-35.8 to -35.0	4.2 to 6.0	10.8 \pm 0.6	
<i>Polysiphonia</i> sp.	S	3	-30.3 to -30.1	5.3 to 5.7	8.4 \pm 0.6					
<i>Rhodymenia pseudopalmata</i>	S	3	-34.7 to -34.6	7.5 to 7.6	7.3 \pm 0.1	3	-38.0 to -37.1	5.6 to 6.3	7.8 \pm 0.2	
Phaeophyceae										
<i>Cystoseira</i> sp.	R	5	-24.9 to -22.3	5.2 to 7.7	17.1 \pm 0.9	3	-20.6 to -18.9	2.0 to 4.8	16.9 \pm 0.8	
<i>Ectocarpus</i> sp.	L					3	-14.0 to -13.5	2.9 to 3.2		
<i>L. hyperborea</i> Young lamina	R					5	-16.5 to -14.0	1.4 to 2.7	10.9 \pm 0.6	
<i>L. hyperborea</i> Old lamina	R	5	-17.0 to -16.2	4.8 to 5.8	18.2 \pm 2.4	3	-16.3 to -15.6	4.4 to 5.7	13.9 \pm 0.8	
<i>L. hyperborea</i> Stipe	R	5	-18.2 to -16.1	4.5 to 5.6	24.0 \pm 0.1	3	-18.2 to -17.1	4.4 to 5.1	20.9 \pm 1.4	
<i>L. hyperborea</i> EPS	R					3	-17.0 to -15.6	5.5 to 6.5	10.9 \pm 2.6	
<i>L. hyperborea</i> Juvenile	R					1	-18.6	2.2	12.1	
<i>Saccorhiza polyschides</i>	R					3	-19.8 to -18.7	2.2 to 3.6	8.8 \pm 0.2	
Ulvophyceae										
<i>Cladophora</i> sp.	L	3	-17.4 to -17.1	6.1 to 6.5	10.9 \pm 1.2					
<i>Ulva rigida</i>	L	3	-18.7 to -18.2	3.2 to 4.7	9.9 \pm 0.7	3	-17.9 to -16.9	4.3 to 4.4	9.1 \pm 0.0	

Table 3. $\delta^{13}\text{C}$ (‰), $\delta^{15}\text{N}$ (‰) ranges of the main consumers in the *Laminaria hyperborea* forest, according to their habitat (Hab): water column (W), rock (R), holdfast (H), and stipe (S); and to their trophic group (TG): grazer (G), suspension-feeders (SF), deposit-feeders (DF) and predators (P).

Consumer Taxon	TG	NOVEMBER				MARCH			
		Hab	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Hab	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Porifera									
<i>Amphilectus fucorum</i>	SF					H	3	-18.5 to -18.4	5.1 to 5.7
<i>Haliclona simulans</i>	SF	H	3	-18.0 to -17.8	7.1 to 7.3				
<i>Halichondria panicea</i>	SF	R	3	-18.2 to -17.9	9.3 to 9.9				
<i>Ophlitaspongia papilla</i>	SF	S	5	-18.3 to -17.8	8.6 to 9.0	S	3	-17.4 to -17.3	7.9 to 8.4
<i>Phorbas plumosus</i>	SF					S	3	-17.9 to -17.6	7.2 to 7.9
Bryozoa									
<i>Alcyonidium gelatinosum</i>	SF	S	3	-18.5 to -18.2	5.0 to 5.5	S	3	-18.8 to -17.3	5.2 to 5.7
<i>Crisia denticulata</i>	SF	S	3	-18.2 to -18.0	5.7 to 5.9				
<i>Electra pilosa</i>	SF	S	3	-18.1 to -17.4	6.6 to 6.7	S	2	-17.5 to -16.9	5.1 to 6.0
Nematoda									
Nematoda species	P	H	3	-17.7 to -17.0	11.4 to 12.3	H	1	-15.5	11.2
		S	1	-18.2	10.5				
Nemertea									
<i>Lineus longissimus</i>	P					H	1	-17.4 to -17.4	13.2 to 13.2
Annelida									
<i>Amphiglena mediterranea</i>	SF	S	3	-18.3 to -18.0	6.4 to 7.0				
<i>Branchiomma bombyx</i>	SF	H	3	-18.2 to -17.7	8.5 to 9.1	H	3	-17.3 to -16.9	7.6 to 8.8
<i>Eupolymnia nesidensis</i>	DF	S	5	-18.3 to -17.3	9.7 to 10.7	S	5	-17.4 to -16.4	6.5 to 9.3
		H	5	-18.6 to -18.0	9.7 to 10.1	H	5	-18.5 to -16.9	8.9 to 10.2
<i>Nicolea zostericola</i>	DF		3	-15.9 to -15.4	5.2 to 6.4	R	3	-17.6 to -17.4	6.8 to 7.7
<i>Nicolea venustula</i>	DF						3	-16.9 to -16.3	8.9 to 9.0
<i>Pista elongata</i>	DF		3	-17.2 to -16.8	8.5 to 9.1	R	1	-16.8	7.2
						S	3	-17.7 to -17.1	7.7 to 9.8
<i>Platynereis dumerilii</i>	G	S	5	-23.3 to -18.4	8.9 to 9.7	S	5	-26.9 to -23.8	8.3 to 9.5
		H	5	-22.5 to -18.0	8.6 to 9.4	H	5	-24.1 to -17.1	8.7 to 10.0
<i>Odontosyllis ctenostoma</i>	P	H	3	-16.9 to -16.6	11.5 to 12.2				
<i>Syllis variegata</i>	P	S	1	-16.5	10.8	S	3	-16.9 to -16.5	10.9 to 11.2
<i>Syllis columbretensis</i>	P					S	1	-16.2	9.9
<i>Trypanosyllis zebra</i>	P					S	2	-17.8 to -15.9	11.3 to 11.6
<i>Harmothoe</i> sp.	P	H	3	-17.3 to -17.2	10.9 to 11.2	H	1	-16.1 to -16.1	12.8 to 12.8
Mollusca									
<i>Acanthochiton crinita</i>	P	H	3	-16.9 to -16.3	11.9 to 12.1				
<i>Barleeia unifasciata</i>	DF	R	3	-18.7 to -18.2	7.7 to 8.4	R	1	-17.8	8.6
<i>Bittium reticulatum</i>	DF	H	3	-18.7 to -18.2	7.6 to 8.2	H	1	-17.3	8.7
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	P	R	3	-16.3 to -16.2	11.8 to 12.1	R	2	-15.7 to -15.3	11.7 to 11.8
<i>Chauvetia brunnea</i>	DF	H	3	-17.2 to -16.8	9.3 to 9.7				
<i>Gibbula cineraria</i>	G		3	-12.7 to -12.6	10.1 to 10.3	S	3	-13.6 to -13.5	9.6 to 9.8
<i>Haliotis tuberculata</i>	G	R	8	-26.3 to -19.8	6.9 to 8.5	R	5	-25.6 to -21.3	7.4 to 8.5
<i>Jujubinus striatus</i>	DF	H	3	-17.3 to -16.6	9.4 to 10.0	H	1	-15.7 to -15.7	8.2 to 8.2
<i>Lacuna parva</i>	G	R	6	-31.2 to -19.3	6.5 to 9.0				
<i>Rissoa parva</i>	DF	H	5	-16.9 to -16.2	7.5 to 8.0				
		R	5	-17.1 to -16.3	7.7 to 8.2	R	1	-16.1	6.8
<i>Tricolia pullus</i>	G	R	3	-19.0 to -18.6	8.7 to 9.2	R	3	-18.6 to -18.5	7.5 to 8.3
		S	1	-16.7	11.9				
<i>Trivia arctica</i>	P	R	3	-18.1 to -17.0	11.3 to 11.6	R	3	-16.5 to -17.0	11.5 to 11.9
<i>Ocenebrina aciculata</i>	P	H	3	-15.9 to -15.6	9.6 to 10.1	R	1	-15.3	8.8
<i>Ocenebra erinaceus</i>	P					R	1	-17.3	9.9
<i>Patella pellucida</i>	G	S	5	-15.3 to -13.5	7.7 to 8.3	S	5	-14.2 to -13.4	6.5 to 7.2
<i>Anomia ephippium</i>	SF					S	3	-17.5 to -16.6	6.0 to 7.3
<i>Hiattella arctica</i>	SF					H	2	-18.5 to -18.3	6.3 to 6.5
<i>Musculus subpictus</i>	SF	H	5	-18.7 to -18.2	6.3 to 7.4	R	1	-18.8	4.7
Arthropoda									
Copepoda species	SF	SW	3	-19.8 to -19.1	7.6 to 7.8	SW	1	-18.9	7.5

<i>Dynamene magnitorata</i>	G	R	3	-13.6 to -13.1	3.9 to 6.2				
<i>Gnathia dentata</i>	P					S	1	-12.5	11.1
<i>Janira maculosa</i>	DF	H	3	-17.8 to -17.4	9.7 to 10.1				
<i>Apeudes talpa</i>	DF	H	3	-17.8 to -17.7	6.8 to 7.1	H	1	-16.9	7.6
<i>Aora spinicornis</i>	DF	S	3	-21.7 to -21.5	5.5 to 6.3				
<i>Apherusa bispinosa</i>	DF					S	1	-17.4	5.3
<i>Elasmopus rapax</i>	DF	R	3	-22.1 to -19.7	4.3 to 6.5				
		H	1	-20.7	7.1	H	1	-21.5	8.8
<i>Gammaropsis maculata</i>	G					S	1	-23.6	6.2
						H	1	-21.4	6.7
<i>Jassa falcata</i>	SF	S	5	-18.0 to -17.2	6.6 to 7.3	S	5	-16.4 to -15.5	5.6 to 6.2
<i>Leucothoe spinicarpa</i>	DF	S	3	-17.9 to -17.2	8.2 to 8.5				
<i>Lysianassa ceratina</i>	P	R	3	-19.1 to -19.1	10.1 to 10.3				
<i>Maera inaequipes</i>	DF	H	3	-20.4 to -20.0	7.2 to 7.5	H	2	-21.0 to -20.8	8.5 to 9.2
<i>Cancer pagurus</i>	P	R	5	-15.2 to -14.6	12.2 to 13.6	R	5	-14.9 to -14.3	13.6 to 13.8
<i>Eualus occultus</i>	P	H	3	-17.6 to -17.3	11.3 to 12.8				
<i>Homarus gammarus</i>	P					R	1	-16.2	14.4
<i>Necora puber</i>	P	R	3	-15.6 to -15.2	12.5 to 13.5	R	3	-15.8 to -15.1	12.2 to 12.3
<i>Pilumnus hurtellus</i>	P	H	3	-18.0 to -17.5	9.9 to 10.4				
<i>Pisidia longicornis</i>	SF	H	3	-2.4 to -18.4	7.5 to 9.3	H	3	-16.3 to -15.6	6.5 to 8.2
<i>Porcellana platycheles</i>	SF					H	1	-14.9 to -14.9	7.4 to 7.4
<i>Achelia echinata</i>	DF	S	3	-18.1 to -17.8	7.8 to 7.8	S	2	-17.4 to -16.8	6.9 to 7.1
Echinodermata									
<i>Amphipholis squamata</i>	DF	S	3	-16.0 to -15.7	7.4 to 7.6	S	3	-15.2 to -14.1	7.5 to 8.1
<i>Antedon bifida</i>	SF	R	3	-18.2 to -17.7	7.8 to 8.5				
<i>Asterina gibbosa</i>	P	S	3	-18.8 to -18.7	8.9 to 10.3	S	3	-17.7 to -16.7	10.3 to 10.6
	P	R	5	-18.5 to -18.2	9.8 to 10.1				
Chordata									
<i>Botryllus schlosseri</i>	SF	S	3	-18.1 to -17.6	7.3 to 7.9	S	3	-18.4 to -17.6	5.2 to 6.8
<i>Didemnum maculosum</i>	SF	H	3	-19.9 to -18.7	4.4 to 6.7				
<i>Polyclinum aurantium</i>	SF					R	2	-19.2 to -18.5	7.0 to 7.2
<i>Ciliata mustela</i>	P	R	1	-15.6	13.1	R	3	-15.3 to -14.1	13.8 to 14.1
<i>Conger conger</i>	P					R	1	-14.4	16.4
<i>Parablennius gattorugine</i>	P					R	1	-16.3	14.5
<i>Taurulus bubalis</i>	P	R	1	-17.4	13.6	R	1	-14.6	15.4

Temporal changes in source isotope compositions

Primary sources were mostly discriminated by their $\delta^{13}\text{C}$ values (Table 2) with depleted values for red algae (-38.0 to -15.5 ‰) compared to brown algae (-24.9 to -13.5 ‰), whereas the OM pool showed intermediate $\delta^{13}\text{C}$ values (Fig. 1). Within this OM pool, the deposited POM (-21.0 to -18.0 ‰) was distinguished from the suspended POM (-24.0 to -20.8 ‰). $\delta^{13}\text{C}$ values also distinguished between two distinct groups of red algae. The first group, composed of *Dilsea carnosa*, *Palmaria palmata* and *Corallina elongata*, displayed enriched $\delta^{13}\text{C}$ values (-23.7 to -15.5 ‰) compared to the other red algae. The second group (-38.0 to -30.1 ‰) was composed of subtidal species such as several Delesseriaceae species, *Callophyllis laciniata*, *Plocamium cartilagineum*, *Rhodymenia pseudopalmata*, and *Polysiphonia* sp.

Between the November and March sampling dates, in the OM pool, the deposited POM and suspended POM pools showed contrasting variations in isotope signatures (Fig. 2).

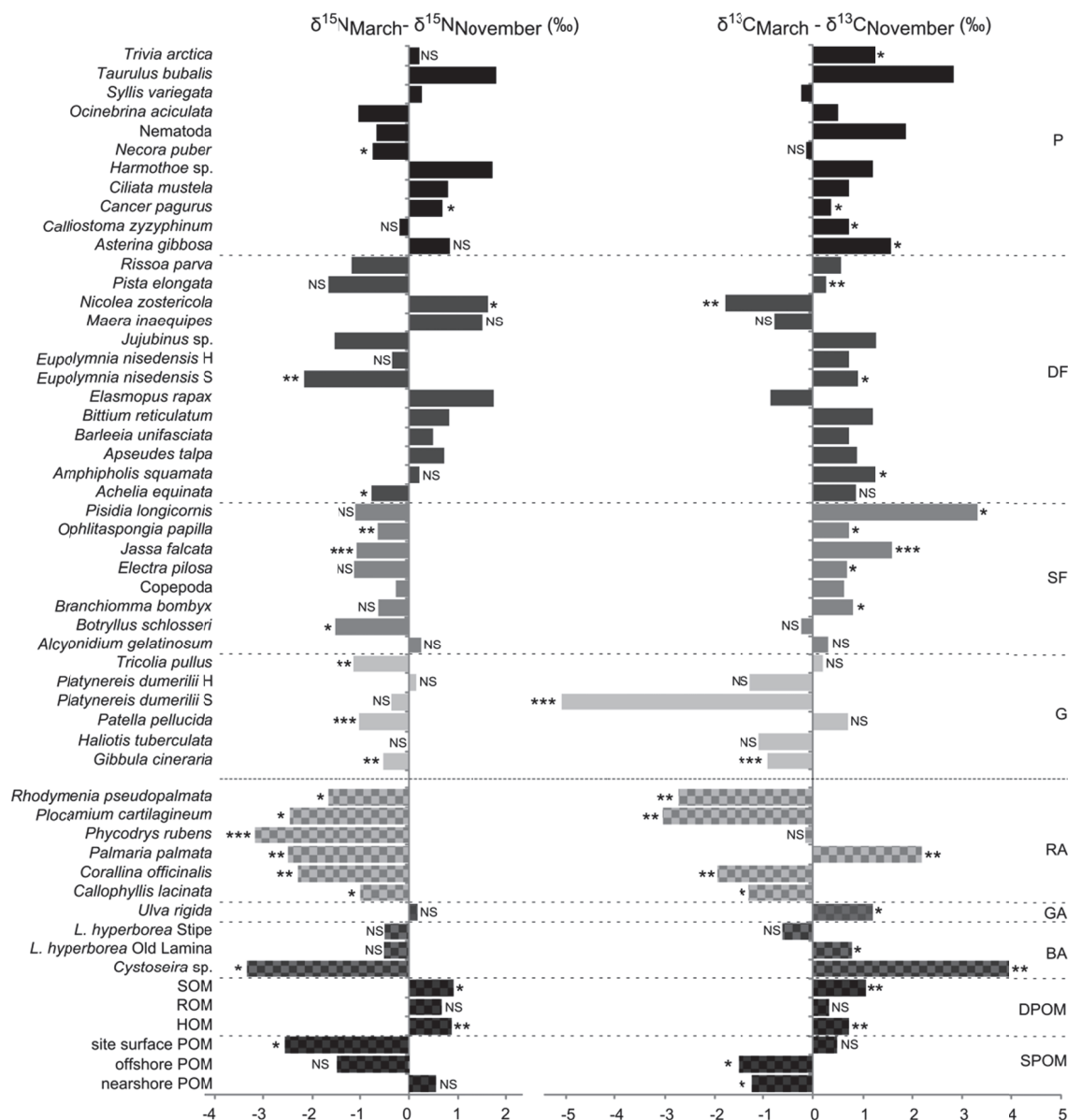


Fig. 2. Winter changes (March – November) in the mean $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) values of primary sources and consumers sampled at both dates. Trophic groups: particulate organic matter pool (DPOM, SPOM), brown algae (BA), green algae (GA), red algae (RA), grazers (G), suspension-feeders (SF), deposit-feeders (DF) and predators (P). Significance of mean difference is indicated: *** ($P < 0.001$), ** ($P < 0.01$), * ($P < 0.05$), NS ($P > 0.05$), as determined from Student or Mann-Whitney tests, according to the homoscedasticity of the data.

The suspended POM pool $\delta^{13}\text{C}$ decreased by 0.8 ‰ (Student's t -test, $t = -1.99$, $p < 0.05$) owing mostly to change in nearshore and offshore POM. For suspended POM, $\delta^{15}\text{N}$ decreased by 1.2 ‰ ($t = 2.52$, $p < 0.05$), which can be attributed to site depletion (3 ‰). Conversely, deposited POM $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ means did not significantly differ between the two sampling dates (Mann-Whitney test, $U = 36$, $p = 0.12$) but SOM and HOM showed significant enrichment in both $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ (1 ‰). For brown algae $\delta^{13}\text{C}$ values did not increase significantly ($U = 76$, $p = 0.12$). However, at the species level (Fig. 2), *Cystoseira* sp. and old

blades of *L. hyperborea* became more ^{13}C -enriched. A depletion in ^{15}N was observed between November and March ($t = -4.47$, $p < 0.001$), which can be attributed to *Cystoseira* sp. (Fig. 2). Red algae were more ^{15}N -depleted in March compared to November ($U = 32$, $p < 0.001$). This trend was also observed at the species level (Fig. 2). The overall red algal $\delta^{13}\text{C}$ values did not vary between sampling dates ($t = 0.14$, $p = 0.89$) due to large species-specific variation. Significant depletions in ^{13}C (1-3 ‰) were however observed for *Corallina elongata*, *Callophyllis laciniata*, *Plocamium cartilagineum* and *Phycodryis rubens*. In contrast, *Palmaria palmata* became ^{13}C -enriched during winter.

Temporal changes in consumer isotopic compositions

Most consumer $\delta^{13}\text{C}$ values were close to OM pool and kelp values in November and in March (Fig. 1). Grazer species were particularly distinctive with regard to their $\delta^{13}\text{C}$ values (– 31.2 to – 13.4 ‰, Table 3), whereas suspension-feeders (– 19.9 to – 14.9 ‰) and deposit-feeders displayed intermediate ranges (– 21.5 to 10.7 ‰).

Neither the $\delta^{13}\text{C}$ nor the $\delta^{15}\text{N}$ values of grazers varied significantly between sampling dates (Student t-tests, $p > 0.33$). However, at the species level (Fig. 2), significant depletions in ^{13}C were observed for *Platynereis dumerilii* living on stipes and for *Gibbula cineraria*. These two species and *Tricolia pullus* also displayed ^{15}N depletion. Suspension-feeders displayed lower $\delta^{15}\text{N}$ values in March than in November ($t = -2.26$, $p < 0.05$) and their $\delta^{13}\text{C}$ values significantly increased during winter ($U = 572$, $p < 0.001$). These patterns were also highlighted at the species level (Fig. 2). ^{15}N depletion was significant for *Botryllus schlosseri*, *Jassa falcata*, and *Ophlitaspongia papilla* and ^{13}C enrichment was significant for these species and also for *Pisidia longicornis* and *Branchiomma bombyx*. For the overall deposit-feeder group, the $\delta^{15}\text{N}$ values did not change during winter ($U = 889$, $p = 0.83$) due to contrasting species-specific variations. For instance, terebellids *Eupolyornia nesidensis* living on the stipe was more ^{15}N -depleted in March than in November, whereas *Nicolea zostericola* was more enriched. Deposit-feeder $\delta^{13}\text{C}$ values significantly increased ($t = 1.98$, $p < 0.05$) during winter. This trend was significant for terebellids *Eupolyornia nesidensis* (stipe) and *Pista elongata*, and contrasted with *Nicolea zostericola* $\delta^{13}\text{C}$ values, which decreased. Predators became ^{13}C -enriched ($t = 4.90$, $p < 0.001$) and ^{15}N -enriched ($U = 661$, $p < 0.05$) during winter. Similar ^{13}C enrichments were found for *Calliostoma zizyphinum*, *Trivia arctica*, *Cancer pagurus* and *Asterina gibbosa*. Only *Cancer pagurus* became significantly

^{15}N -enriched between November and March and a significant ^{15}N depletion was observed for *Necora puber*.

Temporal changes in the species diets

Table 4. Range (expressed as 1st-99th percentiles) of feasible contributions (mean, %) of the dominant organic matter sources according to SIAR mixing models: kelp, senescent red algae (Sen-RA) and suspended POM (SPOM) to the diet of particle-feeder species (suspension- and deposit-feeders) sampled in both November and March.

		Kelps	Sen-RA	S-POM
Suspension-feeders	Date			
<i>Jassa falcata</i> <i>n</i> = 5	November	42.6 - 94.6 (73.1)	0.1 - 17.1 (4.7)	0.7 - 54.2 (22.2)
	March	54.3 - 99.4 (82.6)		0.6 - 45.6 (17.3)
<i>Pisidia longicornis</i> <i>n</i> = 3	November	12.0 - 89.3 (51.5)	2.9 - 47.1 (12.0)	1.7 - 76.3 (36.5)
	March	23.2 - 99.0 (71.8)		1.0 - 76.8 (28.2)
<i>Ophlitaspongia papilla</i> <i>n</i> = 3	November	11.1 - 89.3 (54.8)	0.1 - 49.4 (10.6)	1.7 - 72.4 (34.6)
	March	23.3 - 95.2 (61.7)		4.8 - 76.7 (38.3)
<i>Branchiomma bombyx</i> <i>n</i> = 3	November	10.6 - 89.6 (54.8)	0.1 - 49.6 (10.6)	2.0 - 72.5 (34.6)
	March	24.0 - 95.3 (62.4)		4.6 - 76.0 (37.6)
<i>Alcyonidium gelatinosum</i> <i>n</i> = 3	November	15.2 - 92.2 (60.0)	0.1 - 44.4 (9.0)	0.9 - 73.1 (31.0)
	March	18.8 - 95.4 (58.9)		4.6 - 81.2 (41.1)
<i>Electra pilosa</i> <i>n</i> = 3	November	15.9 - 93.5 (63.3)	0.1 - 46.3 (8.3)	0.8 - 68.4 (28.0)
	March	25.5 - 97.8 (66.8)		2.2 - 74.5 (33.2)
Deposit-feeders				
<i>Eupolymnia nesidensis</i> H <i>n</i> = 5	November	26.3 - 86.2 (56.6)	0.1 - 18.1 (4.7)	4.1 - 69.7 (38.7)
	March	32.9 - 89.1 (60.3)		10.9 - 67.1 (39.7)
<i>Eupolymnia nesidensis</i> S <i>n</i> = 5	November	25.7 - 89.8 (60.1)	0.1 - 19.4 (4.3)	2.8 - 68.4 (35.5)
	March	42.2 - 95.4 (69.2)		4.5 - 57.8 (30.7)
<i>Nicolea zostericola</i> <i>n</i> = 3	November	5.8 - 97.1 (60.6)	0.1 - 59.8 (13.9)	0.4 - 74.5 (25.5)
	March	23.9 - 94.9 (61.1)		5.1 - 76.1 (38.9)
<i>Amphipholis squamata</i> <i>n</i> = 3	November	7.5 - 96.0 (56.9)	0.1 - 58.4 (14.8)	0.7 - 73.8 (28.3)
	March	16.2 - 97.1 (65.1)		0.6 - 83.7 (28.4)
<i>Maera inaequipes</i> <i>n</i> = 3-2	November	14.4 - 81.7 (50.7)	0.6 - 41.3 (13.4)	1.6 - 77.4 (35.9)
	March	1.8 - 92.6 (39.3)		7.3 - 98.1 (60.7)
<i>Achelia echinata</i> <i>n</i> = 3-2	November	13.8 - 90.9 (58.3)	0.1 - 47.6 (10.0)	1.3 - 69.6 (31.6)
	March	9.3 - 97.7 (60.4)		2.2 - 90.7 (39.6)

Although the range of feasible contributions to the diet of suspension feeder species was wide for each potential source (particularly for species with $n < 5$, Table 4) and reflected a substantial uncertainty, these sources can be ranked, and temporal change in their utilisation can be inferred with regard to 1st percentile, 99th percentile and mean, simultaneously. According to mixing models and among the three primary sources considered (*i.e.* suspended POM, red algae and kelp), the feasible contribution estimated for *Laminaria hyperborea* (Table 4) suggested that kelp was the main trophic resource for the overall suspension-feeders at both sampling dates (11.1-99.4%). Between November and March, the feasible contribution of kelp consistently increased (with regard to 1st percentile, 99th percentile and mean) for all

suspension-feeders, except *Alcyonidium gelatinosum*. This increasing contribution of kelp between sampling dates was minimal for *Electra pilosa* (by 3.5-9.6 %) and maximal for *Pisidia longicornis* (9.8-20.3 %). Organic matter derived from senescent red algae appeared to represent a significant part of suspension-feeder diets in November (0.0-49.6 %). Suspended POM was the second main food source for the overall suspension-feeder species (0.7-81.2 %). Between November and March, suspended POM decreased in the contribution to *Jassa falcata* diet (by 0.1-8.6 %), whereas its contribution slightly increased in the diet of the other suspension-feeder species (by 1.3-10 %), except *Pisidia longicornis*.

The feasible contribution of kelp, among the other potential sources, suggested that *Laminaria hyperborea* was the main trophic resource for most deposit-feeder species (Table 4). Red algae contributed significantly to the diet of deposit-feeders in November, and suspended POM was their second main food sources at both dates. Between November and March, the contribution of kelp increased consistently in the diet of *Eupolymnia nesidensis* living either on stipe or within holdfast (by 2.9-16.5 %) and in the diet of *Amphipholis squamata* (by 1.1-8.2 %). For the other species, the contribution of kelp did not change between sampling dates whereas the contribution of suspended POM increased by 0.9-24.8 %.

Table 5. Range (expressed as 1st-99th percentiles) of feasible contributions (mean, %) of the dominant organic matter sources according to SIAR mixing models: kelp, senescent red algae (Sen-RA) and perennial red algae (Per-RA) to the diet of grazer species sampled in both November and March.

Grazers	Date	Kelp	Sen-RA	Per-RA
<i>Platynereis dumerilii</i> S n = 5	November	19.7 - 80.8 (53.3)	0.6 - 41.1 (15.2)	1.5 - 65.9 (31.5)
	March	9.1 - 57.5 (39.7)	13.6 - 54.9 (39.4)	0.5 - 60.6 (20.9)
<i>Platynereis dumerilii</i> H n = 5	November	21.4 - 84.8 (57.5)	0.4 - 38.8 (12.5)	1.2 - 64.5 (29.9)
	March	8.8 - 94.7 (43.7)	0.5 - 45.6 (17.3)	1.0 - 75.7 (31.2)
<i>Haliotis tuberculata</i> n = 8-5	November	33.3 - 74.2 (55.6)	2.4 - 34.4 (18.9)	1.3 - 53.9 (25.4)
	March	13.4 - 70.2 (47.0)	3.1 - 45.4 (25.8)	1.0 - 64.3 (27.1)
<i>Gibbula cineraria</i> n = 3	November	1.5 - 88.3 (37.2)	0.5 - 71.2 (27.1)	1.2 - 81.3 (35.7)
	March	1.7 - 94.7 (43.7)	0.3 - 69.6 (22.4)	0.8 - 84.0 (33.3)
<i>Tricolia pullus</i> n = 3	November	7.1 - 89.4 (53.2)	0.4 - 56.2 (16.6)	0.9 - 71.9 (30.2)
	March	4.8 - 89.6 (52.4)	0.4 - 57.5 (17.3)	0.9 - 74.5 (30.3)
<i>Patella pellucida</i> n = 5	November	0.0 - 100.0		
	March	0.0 - 100.0		

According to the mixing models, which reflected both direct and indirect consumptions, kelp was the main trophic resource for grazer species (Table 5) during the sampling dates. Between November and March, kelp contribution to the diet of *Platynereis dumerilii* and *Haliotis tuberculata* decreased while contribution of senescent red algae

increased. This trend was particularly evident for individuals of *Platynereis dumerilii* living on the stipe, whose consumption of senescent red algae increased by 13.0-24.2 %.

DISCUSSION

Organic matter sources of the kelp forest

The dominant primary producer *Laminaria hyperborea* was ^{13}C -enriched compared to other primary sources. Isotope analyses on kelp have suggested that they become enriched in heavy isotopes with age. Fredriksen (2003) described a similar pattern in Norway for both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. In the present study, only one juvenile kelp individual (both ^{13}C - and ^{15}N -depleted compared to adults) was measured in spring. In addition, we observed ^{15}N enrichment between young and old blades while $\delta^{13}\text{C}$ values remained similar. There are reports that the latter is highly variable among individuals and even within a single blade (Stephenson *et al.* 1984, Dunton & Schell 1987). For a given macroalgal species, the isotope signature can be affected by many factors such as depth, light partitioning, and nutrient availability (Foley & Koch 2010, Hepburn *et al.* 2011). Although active tidal hydrodynamics most likely prevent nutrient limitation in the Roscoff area (Wafar *et al.* 1983), light levels may have influenced the isotopic signal because high variation in light is expected particularly in kelp forest strata (Norton *et al.* 1977).

Senescent red algae associated with the kelp forest appeared to decay in November until new growth commences before March and continues to June-September. Although our sampling regime does not provide conclusive evidence, these patterns may represent seasonal variation as reported for *L. hyperborea* epiphytes in Scotland (Whittick 1983). Epiphytic senescent red algae persist as vegetative stages in November (especially Delesseriaceae species such as *Phycodrys rubens*) and this persistence may explain why their increase from November to March was not significant (SNK: $p = 0.06$). Nonetheless, recruitment and regeneration in this group are however expected to occur during winter (Whittick 1983, Breda & Foster 1985). The biomass of senescent epiphytic red algae reached values four fold higher in June and September than in November. The biomass of many epilithic species also greatly increased from November to June, particularly *Delesseria sanguinea*, *Callophyllis laciniata*, *Calliblepharis ciliata* and *Dilsea carnosa*. Over the year, pseudo-perennial and annual red algae associated with the kelp forest are thus expected to grow and multiply from winter to summer until senescence in autumn (Breda & Foster 1985). Furthermore, the ^{13}C and ^{15}N depletions observed in red algae in March compared to November suggest that heavy isotopes

are stored during the growth of new algal tissue found between the newly formed and old fronds (Raven *et al.* 2002).

Contribution of kelp to its associated food web may vary seasonally due to the erosion rate (Krumhansl & Scheibling 2011), exudation (Abdullah & Fredriksen 2004), and fragmentation processes. During winter, *L. hyperborea* regrows a new blade, which extends from the meristematic zone near the stipe until the old blade is shed (Kain 1963, Luning 1979). This decaying blade may quickly become palatable to consumers via bacterial processes. Bacterial communities display higher cell densities (by a factor of 10^5 to 10^6) on non-growing compared to newly formed blades (Bengtsson *et al.* 2010). Aerobic bacterial degradation is expected to induce an increase in *L. hyperborea* nitrogen content and a decrease in phlorotannins (Moen *et al.* 1997, Norderhaug *et al.* 2003, Norderhaug *et al.* 2006). Similar bacterial blooms occurring during kelp (*Ecklonia maxima* and *Laminaria pallida*) fragmentation lead to a succession of flagellates and ciliates (Linley *et al.* 1981, Stuart *et al.* 1981) which may also supply the benthic food web. In the present study, *L. hyperborea* lamina biomass (12.4 - 48.9 gC) was estimated at 161.5 to 636.2 gC m⁻² in November, indicating that, 1300.0 to 4900.0 mgC m⁻² d⁻¹ is expected to be shed into the surrounding waters during kelp fragmentation in the winter. During the same period in the Roscoff area, phytoplankton productivity ranges from 1.0 to 25.0 mgC m⁻³ d⁻¹ (Wafar *et al.* 1983). Considering the whole water column of the study site (7.5 m on average), the phytoplankton may thus have produced 7.5 to 187.5 mgC m⁻² d⁻¹. Therefore, during winter, contribution of kelp primary carbon sources for consumers is likely to exceed that of phytoplankton at the study site and in adjacent areas.

Suspended POC may serve as a proxy for the whole OM pool in the well-mixed waters of the studied area, and represented only 0.2 % of primary carbon. In the present study, we discriminated suspended POM from deposited POM pools by their contrasting isotope variation between the two studied sampling dates. Among the deposited POM pool, HOM was the component the most enriched in both ¹³C and ¹⁵N, indicating to what extent holdfasts trap sediment organic matter and act as shelters for bacterial communities (Moore 1972, Schaal *et al.* 2012). In addition, owing to the complex communities associated with holdfasts, HOM is likely composed of primary sources, decaying fauna and faecal pellets (Moore 1972, Bevis-Challinor & Field 1982, Dixon & Moore 1997), that all have different ¹³C and ¹⁵N enrichment. In contrast, SOM was the most ¹³C- and ¹⁵N-depleted component of the deposited POM pool. The coarse sediment found among the boulders appeared to be relatively

oxygenated and contained mostly sparse, small debris derived from macroalgae (Leclerc J-C, pers. obs.). Among the deposited POM, both HOM and SOM became more ^{13}C -enriched ($\approx 1.0\text{‰}$) over winter suggesting the dominance of kelp-derived organic matter, probably in greater quantities that derived from the associated red algae.

The suspended POM pool and kelp isotope signatures varied independently from one sampling date to the other. ^{13}C -enriched values observed in site POM may result from a greater contribution of kelp detritus in nearshore waters (Fredriksen 2003, Schaal *et al.* 2010) compared to the offshore waters (differences of 1.1 ‰ in November and 2.1 ‰ in March). However, the phytoplankton proportion of site POM may have higher $\delta^{13}\text{C}$ values than offshore POM independently of the presence of kelp beds (Miller & Page 2012, Miller *et al.* 2013). Between sampling dates and sites, chlorophyll *a* concentrations were similar ($\approx 0.6\ \mu\text{g L}^{-1}$, SOMLIT data) and corresponded to the usual non-diatom-bloom period in the Roscoff area (Sournia & Birrien 1995, Wafar *et al.* 2004) compared to 1.0-3.0 $\mu\text{g L}^{-1}$ in diatom blooms, which occur from May to September (Sournia & Birrien 1995, Romari & Vaultot 2004). This does not exclude any change in phytoplankton composition (dominated by nano- and pico-plankton), affecting the POM isotope values (Sachs *et al.* 1999, Miller & Page 2012, Miller *et al.* 2013), among sites or sampling dates (Not *et al.* 2004, Romari & Vaultot 2004, Wafar *et al.* 2004).

Trophic structure and functioning of the kelp forest

Suspension-feeders became ^{13}C -enriched between November and March as demonstrated for the components of the deposited POM pool (SOM and HOM). Once re-suspended by currents and biotic process, this POM pool may be an important food source for suspension-feeders (Dixon & Moore 1997, Schaal *et al.* 2012). As explained above, observations and temporal variation in isotopic signals suggest that organic matter derived from macroalgae and macrofauna contribute greatly in the deposited POM. This potential source has not been considered in the isotope mixing model conducted to estimate suspension-feeder diets. This choice aims to prevent redundancy in outputs and allow better resolved two- or three-primary source models (e.g. Fry 2013a for review). In contrast, suspended POM and kelp isotope signals varied independently between sampling dates, during winter kelp fragmentation. Suspended POM isotope values may therefore reflect the variable phytoplankton communities (Miller *et al.* 2013, Leclerc *et al.* in press-b) in the study area. According to the mixing models, suspended POM ranked second as the primary source

in the diets of suspension-feeders during the sampling dates (1-81 %) and its contribution to the diet may change differently between November and March according to the species analysed. These contrasting variations may reflect species-specific selectivity facing a change in the OM pool composition (including phytoplankton communities, Wafar *et al.* 1983, Not *et al.* 2004) between November and March, periods during which [chlorophyll *a*] was similar (SOMLIT). Kelp-derived organic matter exceeded the suspended POM in the feasible diet of associated suspension-feeder species (up to 42-99 % in *Jassa falcata* diet) during these periods and consistently increased between November and March for each species analysed, except *Alcyonidium gelatinosum*. This pattern was also suggested by the concomitant ^{13}C enrichment of kelp, deposited POM and suspension-feeder values. Kelp erosion occurs throughout the year and is responsible for continuous and highly variable release of particulate and dissolved organic matter (Krumhansl & Scheibling 2012). This phenomenon can compensate for phytoplankton sources during poorly productive periods and be enhanced by kelp fragmentation at the end of winter. Moreover, kelp exudation of DOM (mostly carbohydrates and phenols) is higher during the most productive period (spring to summer in Norway, Abdullah & Fredriksen 2004). The contribution of DOM via micro-heterotrophs to the suspension-feeder diet cannot be excluded and may vary seasonally (Lucas *et al.* 1981, Newell *et al.* 1982, Abdullah & Fredriksen 2004). In the present study, $\delta^{13}\text{C}$ values of *L. hyperborea* EPS (-17.0 to -15.6 ‰, in the same range as adult thallus parts) suggest that this component may contribute partially to the food web. Moreover, EPS C:N was lower (10.9 ± 2.6) than of the stipe (20.9 ± 1.4) or old lamina (13.9 ± 0.8) and showed higher $\delta^{15}\text{N}$ values (5.5 to 6.5 ‰). These results indicated bacterial activity that may increase kelp palatability (see Lucas *et al.* 1981). For example, kelp tissue incubated in sterile seawater for 10 days shows a significant decrease in the C:N ratio (from 10.5 to 5.4 for *Ecklonia maxima* and from 5.9 to 2.3 for *Laminaria pallida*). Finally, red algae biomass was lower in November due to the senescence of many species, as highlighted by the trophic structure (Table 1). During autumn, although some part of these algae may be directly consumed by grazers (e.g. *Lacuna parva*) (Ockelmann & Nielsen 1981, this study: Table 3), high amount of material is expected to be shed in the water column (Newell *et al.* 1982). A comparison of November (2010) and September (2011) senescent red algae standing stocks shows that a biomass loss of 3.5 to 89.0 gC m^{-2} can be expected during the early autumn (September-November), corresponding to 58.3-1448.3 $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$. This amount is comparable to phytoplankton productivity, ranging from 75.0 to 300.0 $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ during this period (Wafar *et al.* 1983). During autumn, organic matter derived from senescent red algae may represent a significant part of the

suspension-feeder diets as suggested by the feasible contributions of this pool estimated for the November sampling date (0-50 % depending on species). According to our observations and biomass analyses, organic matter derived from red algae is expected to be negligible in the OM pool during the winter regrowth and up until summer. Most of the red algae-derived material shed before November is probably partially exported, degraded and consumed before March and should not be considered as a potential source in March.

Both biomass and stable isotope analyses suggest that kelp-derived organic matter dominates the diet of suspension-feeders inhabiting this sheltered study site. Hydrodynamics are known to influence to what extent kelp contribute to the food web through organic matter exportation, retention (e.g. Schaal *et al.* 2009) and potential kelp dislodgment during winter storms. Although the latter was not observed during our survey, the present estimations cannot be extrapolated from one site to another in the Roscoff area. Temporal patterns described in this study also suggest that these estimations should be interpreted with regard to the sampling date. Particular caution is also needed due to the use of isotope values from macroalgal old tissue (in spite of detritus) in the mixing models (Hill & McQuaid 2009). Furthermore, suspension-feeder species could be identified by their $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, which encompass high ranges (5.0 and 5.5 ‰, respectively) as observed in several studies (e.g. Nyssen *et al.* 2002). In addition to natural fractionation variability (Vanderkluft & Ponsard 2003, Caut *et al.* 2009), these species may be able to differentiate among and select a mix of food sources within the whole OM pool (Levinton 1972, Nadon & Himmelman 2006, Schaal *et al.* 2010). For instance, sponges (^{15}N -enriched compared to other suspension-feeders) can retain small particles ($< 10 \mu\text{m}$), such as bacteria, more efficiently (see Bell 2008 for review). Bayesian mixing models, by integrating the isotope variability of sources and the uncertainty in trophic enrichment factors, help to estimate the primary source utilisation by suspension-feeders but cannot determine such selectivity. This issue may partially explain the overlapping ranges among feasible contributions of potential sources to the diet of the different species analysed.

Most deposit-feeder species became ^{13}C -enriched between November and March. This result confirms that deposit-feeders rely on deposited organic matter mainly derived from macroalgae; the origin of this pool may vary through time, depending on the relative contributions of kelp versus red algae. According to the mixing models, kelp may represent the dominant part in the diet of deposit-feeder species during the sampling dates and senescent red algae contributed significantly in November. The suspended POM ranked

second as the primary source in the deposit-feeder diets, indicating an important reliance on phytoplankton, which can result from flexible suspension-feeding activity and deposit-feeding on settled particles (Beviss-Challinor & Field 1982, Dixon & Moore 1997). Among deposit-feeders, species-specific variation in $\delta^{15}\text{N}$ appeared during winter (Fig. 2), likely resulting from different feeding strategies adopted within this complex trophic group (Levinton 1972). For instance, both terebellid annelids *Eupolyornia nesidensis* and *Nicolea zostericola* displayed marked intra and inter-seasonal differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values. According to the mixing models, *Eupolyornia nesidensis* living either on stipe or holdfast increased their consumption of kelp while *Nicolea zostericola* promoted their reliance on the suspended POM between November and March. These variations reflect the plasticity in feeding strategies of this annelid family but caution is needed on associated estimations. Terebellid diets include diatoms, small invertebrates and DOM (Fauchald & Jumars 1979) and their selectivity within the OM pool can vary seasonally (Grémare 1988). Among deposit-feeder species, omnivory (including coprophagous behaviour) can be substantial (Beviss-Challinor & Field 1982, Dixon & Moore 1997), and challenges inferences using mixing models which cannot reflect the actual diversity of potential sources.

Grazing may vary over time due to growth and senescence processes highlighted by biomass analyses and according to grazer densities. According to the mixing models, kelp may represent the dominant part of the diet of grazer species during the sampling dates, but the distinction between direct and indirect consumptions is uncertain. Grazers can feed upon the deposited POM, on drift seaweeds, or be restricted to macroalgae external cells and to the biofilms that grow on macroalgae, including bacteria feeding on derived DOM. The latter behaviour is expected, for instance, for *Gibbula cineraria* (Steneck & Watling 1982) whose feasible diet was poorly resolved (Table 5). Unlike this species, the blue-rayed limpet *Patella pellucida* is a known direct kelp grazer living on kelp blades (Dauby *et al.* 1998, Fredriksen 2003, Schaal *et al.* 2010, Leblanc *et al.* 2011, Leclerc *et al.* in press-b). The observation of over 560 individuals on one kelp lamina in November, and observed enriched $\delta^{13}\text{C}$ values confirmed these reports; therefore kelp was considered as its exclusive potential source (Table 4). Among grazers, the annelid *Platynereis dumerilli* living either on the kelp stipe or within the holdfast showed similar isotope ratios in November. In November, a similar diet can thus be expected among individuals wherever they settle within thin-walled tube; this diet most likely of a mix consists of diverse macroalgae and organic material selected from the OM pool (Rasmussen 1973, Fauchald & Jumars 1979, Bedford & Moore 1984) dominated by kelp

debris, as the mixing models tend to confirm. In March, *Platynereis dumerilli* individuals living on the stipe became significantly ^{13}C -depleted compared to November and compared to individuals inhabiting the holdfast. This depletion reflects an increasing grazing activity on newly formed epiphytic red algae, represented by the senescent class in the mixing models. This trend was less evident for individuals collected within holdfast and indicates intra-specific variability in microhabitat utilisation. The cryptic ormer *Haliotis tuberculata* (4-14 ind. 50 m^{-2} on the undersurface of boulders in late January 2013, Leclerc et al. unpubl. data), whose biomass has been underestimated by our sampling of the upper surface of boulders, showed a similar increase in grazing activity on senescent red algae in March. Depleted $\delta^{13}\text{C}$ values observed for many grazers in March (which could unfortunately not all be measured in November) suggested higher grazing pressure during red algae growth (Cronin & Hay 1996). Given that senescent red algae should not contribute to the OM pool in March, ranges of feasible contribution of senescent red algae to the diet of these grazer species may reflect their actual direct consumption of newly formed red algae.

Predators may belong to at least two trophic levels according to their $\delta^{15}\text{N}$ range (4.7 ‰ in autumn), considering the average trophic enrichment factors for fish muscles and invertebrate whole body tissue (3.2 and 2.5 ‰, respectively, Sweeting *et al.* 2007, Caut *et al.* 2009). High $\delta^{15}\text{N}$ ranges and temporal variation observed in primary consumers and producers prevent realistic estimation of the trophic positions because several trophic scales probably overlap within the food web (Riera 1998). Likewise, predator $\delta^{13}\text{C}$ values were slightly enriched compared to the dominant primary consumers suggesting that most of these species feed within the kelp forest they inhabit. This appears the case even for highly mobile fish (Norderhaug *et al.* 2005) such as *Taurulus bubalis* and *Ciliata mustela*. The significant increase in $\delta^{13}\text{C}$ in both the predator group and at the specific level during winter supports this hypothesis. For instance, *Calliostoma zizyphinum*, *Trivia arctica* and Nematoda, all thought to feed on encrusting suspension-feeders, were clearly more ^{13}C -enriched in March than in November. This trend was also significant for the edible crab *Cancer pagurus* which forages on mobile fauna.

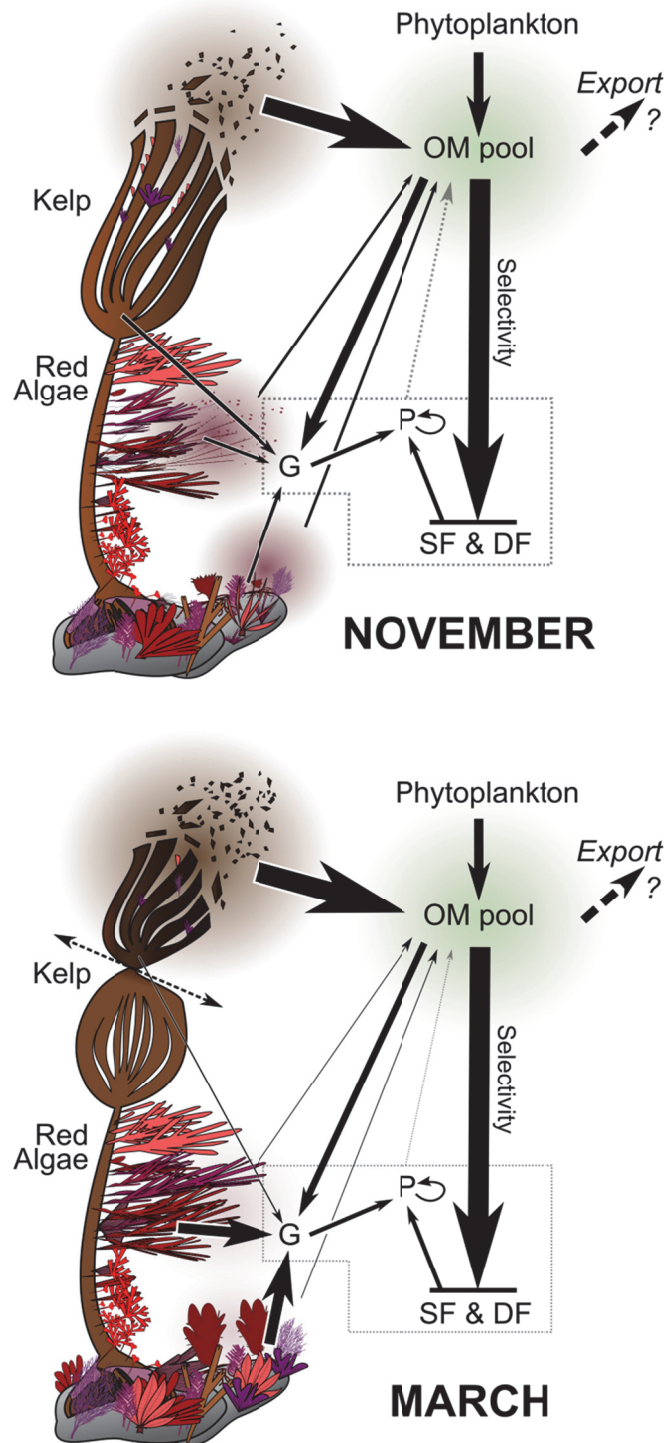


Fig. 3. Simplified main trophic transfers according to sampling date (November and March). Arrowhead widths represent hypothetical interaction intensities. A question mark indicates the export process for which the intensity is unknown. Dotted grey arrows represent consumer excretion: deposit-feeders (DF), suspension-feeders (SF), grazers (G) and predators (P).

Our observations and trophic structure analyses of kelp forest in Brittany suggest that red algae contribute a high amount of the OM pool before November. Winter regrowth, particularly pronounced in epilithic red algae (Fig. 3), appears to induce changes in isotope composition and increased palatability. This change promoted their direct consumption in March, due to the trophic plasticity of some grazers. Conversely, direct grazing on kelp was higher in November when the blue-rayed limpet *Patella pellucida* was observed in high densities on old lamina before it was shed. During winter, the shedding of the old lamina appears to increase the kelp contribution to the OM pool, whereas red algae no longer contribute. The dominance of kelp in the suspension-feeder diets was enhanced in March compared to November, despite similar phytoplankton biomass. The same variability in reliance on kelp-derived organic matter within the deposited POM also applies to several highly selective deposit-feeder species. During winter, suspension- and deposit-feeders, that dominate primary consumer biomass, and predators became ^{13}C -enriched, providing clear evidence that predators feed in the kelp forest that they inhabit. Finally, the present study demonstrated that macroalgal biomass, turn-over and life cycle should be considered when addressing the potential trophic pathways involved in kelp forests and adjacent areas.

Acknowledgements. We would like to thank LM-LJ Noël, G Schaal and three anonymous reviewers for their improving comments on the manuscript, and C Engel-Gautier for English reviewing. We also thank F Gentil and C Broudin for help with animal identification, and P Cresson for help with R language. We are especially grateful to the marine operations staff at the Roscoff Biological Station (*Service Mer & Observation SBR*), especially Y Fontana, W Thomas, M Camusat & N Guidal for the sampling set-up. We also thank the “SOMLIT-SBR” staff who provided additional data on POM from the area. This work benefited from the support of the the Iroise Natural Marine Park (PNMI), the Brittany Regional Council and the French Government through the National Research Agency with regards to an investment expenditure programme IDEALG which reference is stated as ANR-10-BTBR-04.

Chapitre 3.

**STRUCTURE DES COMMUNAUTES ASSOCIEES A *LAMINARIA HYPERBOREA*
EN CONDITION NON-IMPACTEE EN BRETAGNE**

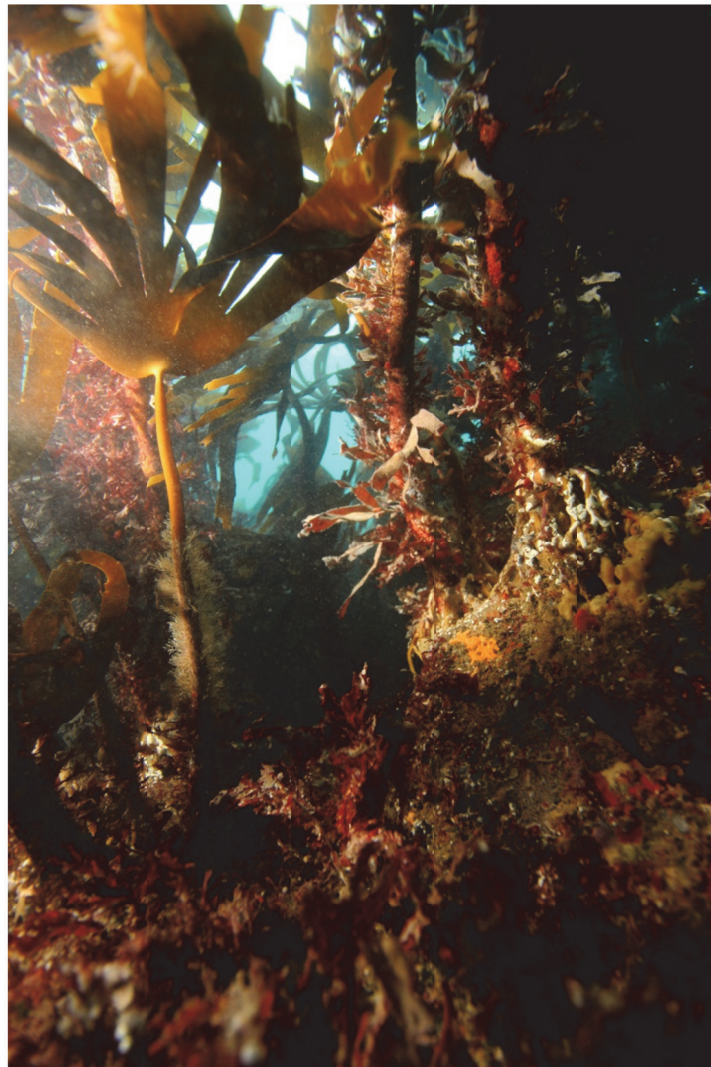


Image : Yann Fontana, SBR

3.1. CONTEXTE SCIENTIFIQUE ET RESUME

A l'instar de l'ensemble des forêts de laminaires, les communautés à *Laminaria hyperborea* représentent un habitat complexe dont la biodiversité associée n'a pas encore été explorée dans sa totalité. D'une longueur totale pouvant atteindre près de quatre mètres, le thalle de cette espèce représente, à lui seul, un habitat pour des communautés algales et animales diversifiées (Norton *et al.* 1977, Schultze *et al.* 1990, Christie *et al.* 2003). En Norvège, ce thalle stratifié abrite des assemblages de faune mobile contrastés entre la lame, les algues épiphytes associées au stipe et les crampons ramifiés (Christie *et al.* 2003). Des données de présence/absence acquises à travers l'Europe confirment ce patron de distribution à plus grande échelle pour les communautés de macroalgues et de faune fixée (Moore 1973b, Norton *et al.* 1977, Schultze *et al.* 1990). Sur le substrat environnant, des macroalgues diversifiées et abondantes peuvent être rencontrées localement (Norton *et al.* 1977, Derrien-Courtel *et al.* in press) et accentuer l'hétérogénéité de l'écosystème. Néanmoins, la distribution des espèces de macrofaune à ce niveau reste peu connue. L'essor actuel de l'exploitation de *Laminaria hyperborea* en Bretagne rend encore plus crucial le besoin de caractériser l'ensemble des communautés associées à cette espèce. Dans cette optique, le présent chapitre dresse un bilan des structures floristiques et faunistique rencontrés dans ces paysages sous-marins remarquables en conditions non perturbées.

D'après les études réalisées sur les forêts de laminaires à l'échelle mondiale, la structuration spatiale des macroalgues apparait essentielle à la complexification de l'habitat exploité par la macrofaune (Hacker & Steneck 1990, Graham 2004, Norderhaug 2004, Hauser *et al.* 2006, Christie *et al.* 2009). Au cours de cette thèse, un suivi saisonnier réalisé à proximité de Roscoff, de novembre 2010 à septembre 2011, a mis en évidence d'importantes variations temporelles de la biomasse macroalgale. Dans le chapitre précédent, ces variations ont été analysées sur le plan trophique, démontrant ainsi l'influence du cycle de vie des macroalgues sur leur consommation directe et/ou indirecte. L'ontogénie des macroalgues peut également influencer la structure de l'habitat et la distribution des espèces animales associées (Martin-Smith 1993, Prathep *et al.* 2003). En particulier, il est possible d'émettre l'hypothèse que les assemblages faunistiques associés aux crampons pérennes subissent moins de variations saisonnières que les assemblages associés aux macroalgues annuelles ou pluriannuelles.

La première partie de ce chapitre est une étude des variations temporelles de la diversité et de la structure des assemblages algaux et animaux au sein des communautés à *Laminaria hyperborea* à proximité de Roscoff, sur la période 2010-2011. Au cours de ce suivi, un total de 100 espèces macroalgales et 387 espèces de macrofaune a été identifié. Les richesses spécifiques de macroalgues, de faune mobile et de faune fixée étaient plus grandes au niveau des crampons et de la roche. La richesse et les biomasses des espèces algales présentaient des variations saisonnières propres à chacune des strates (lame, stipe, crampon, roche). Ces variations étaient marquées davantage au niveau de la sous-canopée (crampon, roche). La biomasse macroalgale totale ainsi que sa répartition entre catégories morpho-fonctionnelles ont permis d'estimer la taille de l'habitat et d'en caractériser la structure. Tandis que les stipes conservaient une biomasse épiphytique relativement constante sur l'année, d'importantes variations saisonnières de la taille de l'habitat ont été observées au niveau de la sous-canopée. Au cours de l'année, la richesse de faune mobile était plus variable que celle de la faune fixée. Davantage d'espèces de faune mobile ont été rencontrées en Juin et Septembre, lorsque la biomasse macroalgale de la sous-canopée était maximale. Malgré de faibles variations de la structure épiphytique associée au stipe, des changements de distribution de faune mobile ont également été observés à ce niveau. D'après ces résultats, il semble que les modifications saisonnières de la structure de l'habitat formé par les macroalgues n'expliquent pas pleinement les changements de distribution des espèces animales observés. Ces observations sont finalement discutées en fonction des variations saisonnières d'apports autochtones de matière organique ainsi que des variations plus imprévisibles d'apports allochtones de sédiments. Ces variations contribuent à modifier la structure des communautés et le fonctionnement trophique des forêts de laminaires.

Sur un plan plus méthodologique, la seconde partie de ce chapitre discute des méthodes de mesures de l'abondance des espèces animales. D'après l'ensemble des données acquises sur la distribution des espèces de faune mobile au sein d'une forêt de *Laminaria hyperborea* à Roscoff, il est possible de définir les strates associées comme des microhabitats distincts. Cette classification a pu être établie à partir d'analyses multivariées basées sur l'indice de similarité de Bray-Curtis, quelle que soit la mesure utilisée pour caractériser la distribution des espèces, *i.e.* l'occurrence, la biomasse ou l'abondance numérique. Ces mesures diffèrent néanmoins en termes d'information apportée sur la distribution d'abondance des espèces et ne définissent pas uniformément les espèces caractéristiques de chacune de strates. Un contraste est notamment observé entre les patrons de dominance

analysés par la biomasse ou par le nombre d'individus. Par ailleurs, ce contraste a pour conséquence d'affecter l'interprétation des différences de régularité (estimée par l'indice de Piélou) entre microhabitats. Afin de synthétiser l'information fournie par ces mesures contrastées quant à la distribution des espèces de faune mobile, nous proposons d'appliquer l'indice d'importance relative (IRI, Pinkas *et al.* 1971), initialement créé pour l'écologie trophique, en écologie des communautés. Cet indice repose sur des mesures de l'abondance relative, *i.e.* dépendant de l'abondance des autres espèces dans un même échantillon, et non de l'abondance d'une même espèce dans les autres échantillons. L'usage de l'IRI requiert donc une discrimination préalable des assemblages à caractériser. À titre d'exemple, l'indice établit *Platynereis dumerilii* comme une des espèces les plus importantes de chacun des microhabitats de la forêt de *Laminaria hyperborea* étudiée à Roscoff mais ne lui attribue aucune strate préférentielle. En raison de la difficulté liée à la standardisation des mesures d'abondance au sein d'habitats complexes et stratifiés (e.g. par unité de surface, de volume, de dimension fractale) tels que les forêts de laminaires, classifier les microhabitats par l'abondance relative des espèces est une approche généralement recommandée, justifiant l'utilisation de cet indice. Dans le cadre de l'étude des communautés à *Laminaria hyperborea* de Roscoff (272 espèces de faune mobile), cet indice a permis d'identifier les espèces les plus importantes au sein des différents microhabitats, soit 13 espèces sur les stipes, 26 au sein des crampons, et 23 sur la roche environnante. À travers une définition des groupes fonctionnels de chacune des espèces, cet indice offre des perspectives d'analyse de la répartition des niches écologiques à micro-échelle.

3.2. COMPLEXITE DE L'HABITAT ET DES COMMUNAUTES ASSOCIEES AUX FORETS DE LAMINAIRES : IMPORTANCE DES VARIATIONS TEMPORELLES

Seasonal variation in habitat complexity, diversity and species abundance distributions across kelp forest strata in *Laminaria hyperborea* communities in Roscoff (France)

Jean-Charles Leclerc^{1,2,*}, Pascal Riera^{1,2}, Laurent Lévêque^{1,3}, Dominique Davoult^{1,2}

Manuscrit en préparation pour la revue *Helgoland Marine Research*

¹UPMC, Univ Paris 06, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, 29680 Roscoff, France

²CNRS UMR 7144 AD2M, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, 29680 Roscoff, France

³CNRS FR 2424, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, 29680 Roscoff, France

*leclercjc@gmail.com

Abstract. Several studies have highlighted the influence of the habitat complexity on species abundance distribution and on the taxonomic diversity at local scale. The habitat complexity tends to partition among diverse physical niches available to organisms. In benthic ecosystems, complex habitats can mediate water motion and retain particulate organic matter which represents the main trophic resource of associated communities. Kelp forests represent a complex biotope, stratified in several microhabitats with different structural features. Since these microhabitats consist mostly of biogenic structure characterised by species-specific life cycles, their complexity is expected to change through time. In the present study, we analysed the macroalgal and macrofaunal composition at four points of the year in a kelp forest in Roscoff (Brittany, France). In this kelp forest dominated by *Laminaria hyperborea*, 487 taxa (100 macroalgae and 387 fauna) were identified, with an apparent stratification in abundance distributions. During the survey, differential variations in habitat features were observed across kelp forests strata. The epiphytic habitat was relatively stable through time while epilithic structures appeared particularly dynamic in term of size and complexity. Owing to the strong abundance variability experienced by the mobile fauna, additional factors such as seasonal and stochastic organic matter supplies were discussed.

Keywords. Biodiversity, Habitat size, Complexity, Biomass, Kelp, Sediments, Seasonality

Introduction

In ecological communities, habitat features may affect the diversity and abundance distribution of species (Seed & O'Connor 1981, McGuinness & Underwood 1986, Gee & Warwick 1994, Downes *et al.* 1998, Beck 2000b, Tews *et al.* 2004, Le Hir & Hily 2005, Tokeshi & Arakaki 2012). At local scale, the physical complexity of an habitat is generated by the diversity, the spatial arrangement, the size and the density of structural elements (Tokeshi & Arakaki 2012). In aquatic ecosystems (see Kovalenko *et al.* 2012 for review), habitat complexity is thought to protect organisms from environmental factors, including physical forces (e.g. water motions), and mediate biological interactions (e.g. predation pressure). Furthermore, this complexity is expected to enhance the availability of particle food materials, which represents the main trophic resource for benthic communities, dominated by particle-feeders. These overall properties influence individual, biomass, energy and size distributions of species (*sensu* Morlon *et al.* 2009) and therefore, their realised niche.

At local scale, the rocky shore complexity results from both abiotic and biogenic structures, which temporal dynamics differ. Abiotic structures are composed of diverse kinds of rock and interstitial sediments, whose features affect species abundance distributions (Littler & Littler 1984, McGuinness & Underwood 1986, Hily & Jean 1997, Airoidi 2003). Although bed rocks are quite stable through time, some boulders can move and be overturned due to water motion and human activities (Littler & Littler 1984, Chapman & Underwood 1996, Arzel 1998), and the amounts of sediment can vary according to stochastic deposition events (Littler *et al.* 1983, Gibbons 1988, McQuaid & Dower 1990, Airoidi 2003). Hard substrata support several biogenic structures which, unlike abiotic structures, may fluctuate according to the differential turn-over of engineering organisms. Biogenic structures can consist of animal concretions such as corals, mussel beds, bryozoans, sponges and tube worm reefs (McCormick 1994, Seed 1996, Dubois *et al.* 2002, Bell 2008, Kovalenko *et al.* 2012), or by the diversity of epilithic and epiphytic seaweed assemblages (Hacker & Steneck 1990, Martin-Smith 1993, Norderhaug 2004, Christie *et al.* 2007). Disregarding their chemical complexity (nutritional value, secondary metabolites) which may influence their utilisation by fauna as trophic resource and habitat (Paul *et al.* 2011, Tokeshi & Arakaki 2012)(but see Norderhaug 2004, Hacker & Steneck 1990), the seaweed morphological complexity can vary among species and conditions (Hay 1981, Duggins *et al.* 2003) and their composition have striking influence on faunal distribution. In kelp forests, perennial species form a large canopy thought to protect the lower levels from hydrodynamics and to influence light intensity and

wavelength, therefore providing a range of suitable stratified habitats for a high diversity of understory and epiphytic seaweeds (Foster 1975, Norton *et al.* 1977, Dayton 1985, Johnson & Mann 1988, Graham 2004, Christie *et al.* 2007). Consequently, kelp forest habitat may be one of the most complex biotope of temperate rocky shores. Furthermore, seaweed species have distinct life cycles, and the forming-microhabitats, as their direct and indirect availability as food resource (Leclerc *et al.* in press), may vary throughout the year according to growth and senescence processes (Whittick 1983, Martin-Smith 1993, Prathep *et al.* 2003).

In Europe, subtidal kelp forests are dominated by *Laminaria hyperborea*, a species encountered at depth up to about thirty meters (Kain 1971). Kelp individuals may live for about fifteen years (Kain 1963), can reach up to 3.5 m in length and can be considered as a habitat of their own composed of three stratified parts: the holdfast, the stipe and the lamina (Kain 1963). Macroalgal epiphytes develop all along the entire thallus, and making up a high amount of biomass (Whittick 1983) with different structural features. The associated complex communities are differently distributed among these microhabitats (Schultze *et al.* 1990, Christie *et al.* 2003, Christie *et al.* 2007), with high diversity observed within the perennial holdfasts (Jones 1973, Moore 1973c). Each winter, a new ring of haptera is produced at the top level of holdfast and grows in length until it reaches the rock surface (Kain 1963), therefore promoting the complexity of the forming-microhabitat. During the same period, stipe expands in width and length, which, although does not change its own complexity, increases the surface available to colonisation by epiphytes (Kain 1982), while the flat and smooth lamina is totally renewed (Kain 1976a, Luning 1986). In *Laminaria hyperborea* forests, habitat complexity and communities associated with the diverse understory seaweeds (Norton *et al.* 1977) remain largely overlooked. Since both epilithic and epiphytic seaweeds are composed of perennial, pseudo-perennial and annual seaweeds, complexity of the kelp forest strata may encompass differential patterns, expected to influence faunal diversity and abundance distribution throughout the year (Seed & O'Connor 1981, Dean & Connell 1987a, Martin-Smith 1993).

In the present study, we analysed the diversity and the biomass abundance distributions of macroalgal and macrofaunal species across the strata of *Laminaria hyperborea* forest in Roscoff (Brittany, France), at four dates throughout the 2010-2011 period. Temporal patterns in seaweed richness and species-specific biomass were linked to change in the size and complexity of the forming-habitat, hypothesised to alter differently conditions experienced by sessile and mobile macrofauna.

Materials and methods

Study site

The study site was located near Roscoff (48°43.556N, 4°01.415W), France. It is a dense, sheltered boulder field with some coarse interstitial sediment, situated 2.5 m below chart datum. At the study site, during autumn 2010, *Laminaria hyperborea* densities were measured within 0.25 m² horseshoe quadrats (60 replicates), for three stipe length classes: 0-10 cm, 10-40 cm, > 40 cm. Densities were estimated at 16.9 ± 11.4 individuals m⁻² (\pm SD), largely dominated by canopy plants (stipe > 40 cm, 13.1 ± 6.6 ind. m⁻²).

Sampling

Sampling was performed by scuba-divers during mid-November 2010, late March 2011, late June 2011 and mid-September 2011. At each sampling occasion, five *L. hyperborea* adults were collected in 1 mm mesh bags (Christie *et al.* 2003). Few mobile species inhabit laminae (Norton *et al.* 1977, Christie *et al.* 2003); therefore stipe and its adjoining lamina were collected in the same bag and the holdfast was collected separately. The surrounding substratum was sampled in 0.1 m² quadrats using an air pump connected to a 1 mm mesh collector (five replicates).

In the laboratory, each bag was carefully rinsed with seawater over a 500 μ m sieve. Bag contents were fixed in their entirety with a buffered formaldehyde solution (3 %) and container were kept to obscurity in order to limit macroalgae fading. Although formaldehyde limited secretion of alginic acids by kelp and facilitated processing, the few alginic acids secreted from stipe tended to counteract the buffering effect and to dissolve some mollusc shells. Stipe samples were then analysed first. Sessile species were separated from their substratum (seaweeds, stipe, lamina, dissected haptera) using a scalpel under a dissecting microscope. Fauna and flora were sorted according to origin (stipe/lamina, holdfast or rock substratum) and their ash-free dry mass (mgAFDM, Crisp 1984) determined at the species level whenever possible (see Results and Appendix 1 and 2).

Data analyses

Macroalgal, sessile fauna and mobile fauna species richness were compared among sampling dates and strata using two-way analyses of variance (ANOVA), for which the orthogonal factors 'date' and 'stratum' were fixed. No data transformation was required for

these analyses given the homoscedasticity in the data (Levene's tests). Note that comparisons among strata have to be taken with precaution owing to the differences of sample units. For instance, adult holdfasts covered a surface ranging from 0.01 to 0.03 m² while rock samples were invariably of 0.1 m². Nonetheless, since the same protocol was used at each sampling date, such analyses allow consistent inferences on temporal changes in richness across all strata. When appropriate, ANOVAs were followed by Student-Newman-Keuls (SNK) post-hoc tests which interpretations were focused on consecutive sampling dates.

In order to analyse whether habitat size/type vary among seasons across strata, seaweed biomass (AFDM) were pooled in four morpho-functional classes given their branching and roughness degree: Bushy, split leaf-like, smooth leaf-like and crustose. These biomasses were differently standardised according to the stratum studied (lamina/stipe, holdfast and surrounding substratum). Biomass of epiphytic seaweed was standardised either by lamina, stipe or holdfast biomass, while epilithic seaweed biomass abundance unit was unchanged (0.1 m² for rock samples). For each stratum, a non-parametric two-way analysis of variance (Scheirer-Ray-Hare test) (Sokal & Rohlf 1995) was used to determine whether there was a difference in the habitat size among sampling dates and habitat type (i.e. differences biomass repartition among morpho-functional classes). This non-parametric procedure was chosen because no data transformation corrected for the lack of homoscedasticity in the data (Levene's tests).

Seasonal variation in species biomass distribution was analysed separately for the different strata for which different standardisations were used. Biomass of epiphytic seaweed was standardised either by lamina, stipe or holdfast biomass, while epilithic seaweed biomass was unchanged (0.1 m²). Biomass of fauna species found on stipe/lamina was standardised by stipe biomass. Lamina biomass was not taken into account since it changes throughout the year through growing and senescent processes and because few fauna species inhabit this stratum (Christie *et al.* 2003). Biomass of fauna species found within and on holdfast was standardised by holdfast biomass. Biomass of fauna species found on the rock samples was unchanged (0.1 m²). Similarities among samples were estimated using the Bray-Curtis Similarity Index (Clarke & Warwick 2001) calculated on standardised biomass data, previously log (X+1) transformed. Prior analyses, occasional species (found in less than 5 % of samples) were removed. Differences among sampling dates were analysed using permutational multivariate analyses of variance (PERMANOVA, Anderson 2001, Anderson *et al.* 2008), followed, when appropriate, by pair-wise procedures. When this procedure

highlighted significant differences between two consecutive sampling dates, species biomass contributions to observed dissimilarities were estimated using similarity percentage (SIMPER) analyses (Clarke & Warwick 2001). Only biomass of species found in the first 50 % of cumulated pair-wise dissimilarities ($\bar{\delta}i$ %), for ratio $\bar{\delta}i:SD > 1$ (Clarke & Warwick 2001) in at least one pair-wise comparison, were considered consistent enough to be explored among seasons.

Results

Species richness

During the survey, a total of 100 macroalgal taxa and 387 macrofaunal taxa (106 sessile, 281 mobile) were identified from samples and *in situ* observations (Appendix A and B).

Table 1. Results of two-way ANOVAs used to determine whether the species richness differed among sampling date (D; N: November, M: March, J: June, S: September) and habitat (Hab.; L: lamina, S: stipe, H: holdfast, R: rock). Significant *P*-values (< 0.05) are in bold. Student-Newman-Keuls are summarised.

Richness	Macroalgae			Sessile fauna			Mobile fauna		
	<i>DF</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>DF</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>DF</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
D	3	35.4	<0.001	3	3.4	0.024	2	10.9	<0.001
Hab.	3	161.1	<0.001	3	171.1	<0.001	3	25.6	<0.001
D × Hab.	9	8.4	<0.001	9	0.8	0.653	6	2.1	0.069
Res.	64			64			48		
SNK interpretations :			SNK interpretations :			SNK interpretations :			
Lamina : N = M = J = S			D : N < M = J = S			D : N > M < J = S			
Stipe : N = M < J > S			Hab : L < S < H = R			Hab : S/L < H = R			
Holdfast : N < M < J > S									
Rock : N < M = J > S									

There was a significant interaction in macroalgal diversity between the stratum and the dates (Table 1). There was an overall increase in macroalgal richness from the lamina to the bottom (SNK: L < S = H < R, from March to September), except in November when macroalgal richness was reduced on holdfast (SNK: L = H < S = R). On lamina, 23 macroalgal species were encountered on total and the mean richness (S = 4) did not differ among sampling dates (Table 1, Fig. 1). On stipe, 52 seaweed species were identified, the mean richness being higher in June (S = 22) compared to the other sampling dates (S = 14-17). On holdfast, 65 seaweed species were encountered during the survey. The macroalgal richness increased from November (S = 6) to June (S = 23), and then decreased (S = 15 in

September). The surrounding rock was the more diverse stratum, with on total 86 macroalgal species identified during the survey. The epilithic macroalgal richness varied among sampling dates (Table 1), ranging from $S = 15$ in November to $S = 33-37$ in March-June (Fig. 1). Epilithic macroalgal richness decreased between June and September, as epiphytic richness of stipe and holdfast.

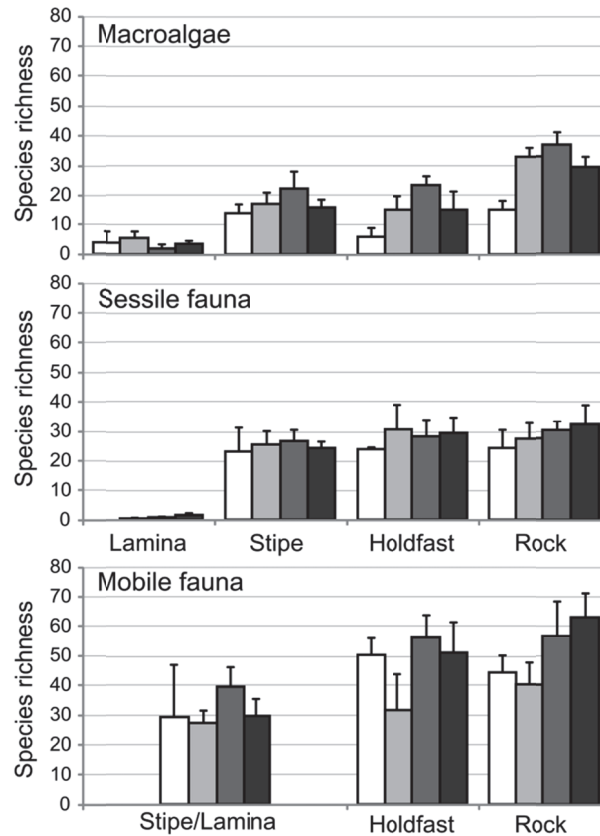


Figure 1. Macroalgal and macrofauna species (sessile and mobile taxa) richness (mean \pm SD) according to strata and sampling dates (white bars: November 2010, clear grey bars: March 2011, dark grey bars: June 2011, black bars: September 2011).

The mean sessile fauna richness differed among the kelp individual strata, with a gradual increase from the lamina to the holdfast (Table 1, Fig. 1). On total, 5 species occurred on laminae, 61 on stipes and 82 on and within holdfasts. With 71 species on total, sessile fauna richness of the surrounding substratum did not differ from that of holdfast. The overall sessile fauna richness changed significantly among sampling dates (Table 1), due solely to the lower richness in November compared to September.

Mobile fauna richness differed among strata and among sampling dates. On total, 127 species were found on stipes and adjoining laminae, 164 within holdfasts and 204 on the surrounding substratum. On average, stipe and adjoining lamina sheltered less diverse mobile fauna than sub-canopy strata, *i.e.* holdfast and rock which displayed similar richness (Table

1). Across the overall strata, this richness was minimal in March and maximal in June-September, with intermediate value in November (SNK).

Habitat features

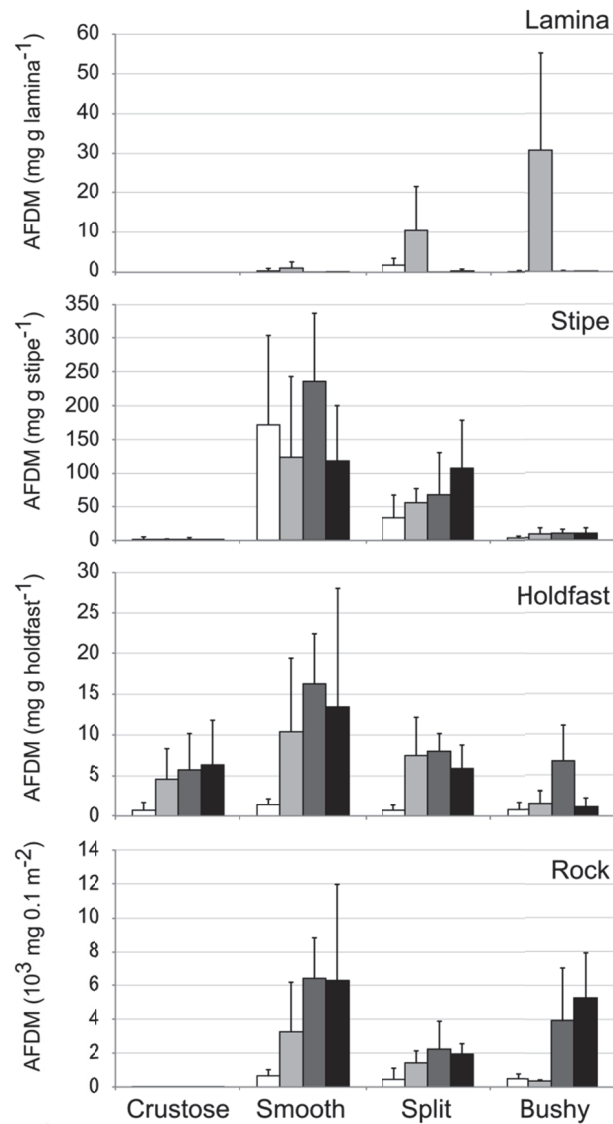


Figure 2. Biomass (mean standardised AFDM \pm SD) of morpho-functional groups of seaweeds according to strata and sampling dates (white bars: November 2010, clear grey bars: March 2011, dark grey bars: June 2011, black bars: September 2011). Note that units and scales differ among strata.

During the survey, sampled kelp individual were characterised by a mean stipe length of 85.5 ± 15.1 cm (\pm S.D) comparable among sampling periods (one-way ANOVA, $F_{3,16} = 3.23$, $P = 0.05$) and were aged of 6.2 ± 1.6 years ($F_{3,16} = 0.396$, $P = 0.757$). Lamina biomass (standardized by stipe biomass) decreased marginally from November to March (SNK, $P = 0.056$), period during which the old lamina decays and a new lamina grows actively ($F_{3,16} = 9.48$, $p < 0.001$, SNK: $N = M < J < S$), as reflected by the reduction in % ash ($F_{3,16} = 13.07$, p

< 0.001 , SNK: $N > M = J < S$). On lamina, the morpho-functional structure of epiphytic algae varied among sampling dates and biomass was not equally distributed across functional groups (Scheirer-Ray-Hare test, Table 1). Biomass was dominated by bushy and split leaf-like seaweeds (Fig. 2), abundant on March senescing old-lamina. On stipe, the epiphytic forming-habitat did not vary among sampling dates but biomass significantly differed among functional groups (Table 1), dominated by split ($33\text{-}108 \text{ mg g stipe}^{-1}$) and smooth leaf-like ($119\text{-}236 \text{ mg g stipe}^{-1}$) seaweeds (Fig. 2). On holdfast, the epiphytic biomass differed among sampling dates and among morpho-functional groups (Table 1). This biomass was reduced in November ($4 \text{ mg g holdfast}^{-1}$) compared to the other sampling dates ($24\text{-}37 \text{ mg g holdfast}^{-1}$), and was roughly dominated by split leaf-like, smooth leaf-like and encrusting seaweeds. On the rock substratum, the epilithic biomass also differed among sampling dates and among morpho-functional groups (Table 1). Crustose algae have probably been underestimated by our sampling protocol, and epilithic sampled biomass was dominated by split leaf-like, smooth leaf-like and bushy seaweeds (Fig. 2). The epilithic biomass was reduced in November ($1.5 \times 10^3 \text{ mg } 0.1 \text{ m}^{-2}$), particularly compared to June-September sampling dates ($\approx 13.0 \times 10^3 \text{ mg } 0.1 \text{ m}^{-2}$).

Table 2. Results of Scheirer-Ray-Hare tests used to determine whether there was a change in habitat size (seaweed biomass) among sampling date (D) and habitat type (FG: morpho-functional groups) for each stratum. Significant P -values (< 0.05) are in bold.

	LAMINA			STIPE			HOLDFAST			ROCK		
	DF	H	P	DF	H	P	DF	H	P	DF	H	P
D	3	10.737	<0.025	3	1.316	>0.5	3	20.030	<0.001	3	18.434	<0.001
FG	3	19.784	<0.001	4	84.160	<0.001	5	58.155	<0.001	5	55.018	<0.001
D \times FG	9	8.158	>0.1	12	1.118	$P > 0.99$	15	6.952	>0.95	15	13.342	>0.5
Res.	64			80			96			96		

Species biomass distribution

Macroalgae

On lamina, the seaweed biomass structure significantly differed among sampling dates (PERMANOVA, Pseudo- $F_{3,14} = 3.44$, P (perm) < 0.001), with an important growth of *Hinckia hincksiae* and *Cryptopleura ramosa* (seaweed species authorities are provided in Appendix 1) on the senescing lamina between November and March (SIMPER results, Table 2), absent in June. The dissimilarity between June and September was mainly explained by the growth of *Cryptopleura ramosa* and the biomass loss of *Callithamnion tetragonum*.

Table 3. Results from SIMPER analyses of Bray-Curtis similarity among consecutive sampling dates for biomass of seaweeds associated with the different kelp forest strata. Seaweed average abundances (Ab.) are differently standardized across strata (see Material and Methods) and log (X+1) transformed. Relative contributions of species to the dissimilarity ($\bar{\delta}_i$ %) between consecutive sampling dates are presented depending on PERMANOVA results. Values in bold: Seaweed abundances and contribution to dissimilarity for species found in the cut-off level of 50 % in pair-wise comparisons. Phy: Phylum (Och: Ochrophyta, Rho: Rhodophyta).

	Phy	NOVEMBER		MARCH		JUNE		SEPTEMBER	
		Ab.	$\bar{\delta}_i$ %Nov-Ma	Ab.	$\bar{\delta}_i$ %Mar-Jun	Ab.	$\bar{\delta}_i$ %Jun-Sep	Ab.	$\bar{\delta}_i$ %Sep-Nov
LAMINA									
<i>Hincksia hincksiae</i>	Och	0.0	45.8	2.9	41.6	0.0	1.8	0.0	-
<i>Cryptopleura ramosa</i>	Rho	0.8	33.6	2.0	42.0	0.0	39.3	0.2	-
<i>Callithamnion tetragonum</i>	Rho	0.0	2.8	0.2	5.9	0.1	26.9	0.0	-
STIPE									
<i>Palmaria palmata</i>	Rho	3.8	-	3.8	-	4.4	-	3.1	-
<i>Phycodryas rubens</i>	Rho	2.7	-	3.3	-	3.3	-	3.9	-
<i>Rhodymenia pseudopalmata</i>	Rho	3.1	-	3.3	-	3.8	-	3.4	-
<i>Cryptopleura ramosa</i>	Rho	1.3	-	2.7	-	2.2	-	2.9	-
<i>Membranoptera alata</i>	Rho	0.9	-	1.2	-	1.2	-	1.3	-
<i>Apoglossum ruscifolium</i>	Rho	0.9	-	1.8	-	2.0	-	1.9	-
<i>Lomentaria articulata</i>	Rho	0.6	-	1.7	-	2.1	-	1.8	-
HOLDFAST									
Corallinale - <i>Peyssonnelia</i> complex	Rho	0.4	14.8	1.6	-	1.8	7.1	1.7	-
<i>Callophyllis laciniata</i>	Rho	0.4	12.8	1.4	-	1.5	11.7	1.3	-
<i>Cryptopleura ramosa</i>	Rho	0.0	12.5	0.9	-	1.0	5.8	1.0	-
<i>Polyneura bonnemaisonii</i>	Rho	0.0	7.7	0.8	-	1.5	11.7	0.0	-
<i>Rhodymenia pseudopalmata</i>	Rho	0.6	8.2	0.8	-	0.3	4.7	0.6	-
<i>Apoglossum ruscifolium</i>	Rho	0.2	8.2	0.9	-	1.0	5.3	0.8	-
<i>Heterosiphonia plumosa</i>	Rho	0.1	1.6	0.1	-	0.9	6.8	0.1	-
<i>Ulva rigida</i>	Chl	0.0	1.6	0.1	-	0.7	5.1	0.0	-
ROCK									
<i>Delesseria sanguinea</i>	Rho	2.0	5.6	4.6	4.6	2.6	4.2	3.3	4.1
<i>Erythroglossum laciniatum</i>	Rho	0.0	5.3	3.5	2.5	1.7	2.1	0.0	0.0
<i>Dilsea carnosa</i>	Rho	1.1	5.0	3.3	5.0	3.9	4.6	1.9	2.9
<i>Polyneura bonnemaisonii</i>	Rho	0.4	4.9	3.7	3.8	3.8	4.3	1.4	1.9
<i>Cryptopleura ramosa</i>	Rho	0.8	4.6	3.8	2.1	5.3	1.3	5.1	5.7
<i>Rhodophyllis divaricata</i>	Rho	0.0	4.5	3.1	1.8	3.6	3.8	0.5	0.6
<i>Plocamium cartilagineum</i>	Rho	2.3	4.4	3.2	1.8	4.2	1.2	3.7	4.0
<i>Callophyllis laciniata</i>	Rho	3.2	4.0	4.9	2.5	4.7	2.3	4.6	3.3
<i>Kallymenia reniformis</i>	Rho	0.6	4.0	3.0	2.6	3.7	2.5	4.9	5.7
<i>Sphaerococcus coronopifolius</i>	Rho	2.4	3.6	1.1	5.6	4.6	4.7	5.2	4.6
<i>Phyllophora crispa</i>	Rho	4.7	3.3	6.6	1.3	6.2	1.4	7.1	3.4
<i>Calliblepharis ciliata</i>	Rho	3.5	3.2	5.3	3.1	7.7	2.4	7.1	4.9
<i>Dictyota dichotoma</i>	Och	0.0	0.7	0.5	3.9	3.3	2.6	2.1	2.8
<i>Heterosiphonia plumosa</i>	Rho	1.9	2.5	3.4	3.8	6.5	2.5	8.1	8.1
<i>Gymnogongrus crenulatus</i>	Rho	0.0	0.9	0.6	3.4	2.8	3.5	0.0	0.0
<i>Calliblepharis jubata</i>	Rho	0.0	2.4	1.7	3.3	3.5	3.6	1.5	2.0
Corallinale - <i>Peyssonnelia</i> complex	Rho	0.8	2.7	2.7	2.8	0.6	1.3	0.7	1.3
<i>Asparagopsis armata</i>	Rho	0.4	1.6	1.1	2.7	3.2	2.2	2.3	2.7
<i>Acrosorium ciliolatum</i>	Rho	1.7	2.8	3.2	2.7	5.3	2.2	3.8	3.0
<i>Ceramium pallidum</i>	Rho	0.2	0.3	0.0	2.6	2.1	2.2	1.0	1.1
<i>Cystoseira baccata</i>	Och	0.9	1.2	0.0	0.0	0.0	3.7	3.0	3.5
<i>Phycodryas rubens</i>	Rho	0.0	1.5	1.1	2.2	1.3	2.5	1.6	2.1
<i>Rhodymenia pseudopalmata</i>	Rho	1.1	2.8	2.1	2.5	1.4	2.4	2.0	2.4
<i>Chondria dasyphylla</i>	Rho	1.0	2.1	1.6	2.4	2.7	2.0	3.7	3.6

On stipe, the seaweed biomass distribution did not differ between sampling dates (Pseudo- $F_{3,16} = 1.34$, P (perm) = 0.20). Throughout the year, *Palmaria palmata*, *Rhodymenia pseudopalmata*, *Lomentaria articulata* and four Delesseriaceae: *Phycodrys rubens*, *Apoglossum rusCIFolium*, *Membranoptera alata* and *Cryptopleura ramosa* were found on all stipe samples and accounted on average to 90 % of the epiphytic biomass.

On holdfast, the epiphytic species biomass distribution varied among sampling dates (Pseudo- $F_{3,16} = 3.03$, P (perm) < 0.001), specifically between November and March, and between June and September (pair-wise tests). The main dissimilarity between November and March was due to the growth of the Corallinale/*Peyssonnelia* complex, *Callophyllis laciniata*, *Rhodymenia pseudopalmata* and *Apoglossum rusCIFolium* (Table 2). These species also contributed, with *Polyneura bonnemaisonii*, *Heterosiphonia plumosa* and *Ulva rigida*, to the dissimilarity between June and September owing to their biomass loss.

On the rock substratum, the seaweed species biomass distribution differed among sampling dates (Pseudo- $F_{3,16} = 3.49$, P (perm) < 0.001) and these differences were significant for all consecutive sampling dates (pair-wise tests). Epilithic biomass was minimal in November for the dominant species (Table 2), including 11 species which grew during winter and accounted for the first 50 % of the dissimilarity between November and March. The main dissimilarity between March and June was explained by the growth of several species, whereas the dissimilarity between June and September was due either to the growth or to the senescence among the dominant species (Table 3). For instance, during the survey, biomass peaked in June for *Calliblepharis ciliata*, *Dilsea carnosa*, *Polyneura bonnemaisonii*, *Rhodophyllis divarica*, *Dictyota dichotoma* and *Acrosorium ciliolatum*, and in September for *Kallymenia reniformis*, *Sphaerococcus coronopifolius* and *Heterosiphonia plumosa*.

Sessile fauna

On stipe, the biomass distribution of sessile fauna species did not differ significantly among sampling dates (PERMANOVA, Pseudo- $F_{3,16} = 1.47$, P (perm) = 0.064), in spite of variations in abundance observed for the dominant species (Table 4). Biomass was dominated by bryozoans (e.g. *Electra pilosa*, *Alcyonidium gelatinosum*) and ascidians growing on epiphytes (e.g. *Trididemnum* sp. and *Botryllus schlosseri*), and sponges (e.g. *Ophlitaspongia papilla*) and bryozoans growing on stipe itself (e.g. *Phaeostachys spinifera*, *Crisia denticulata* and *Celleporina calciformis*).

Table 4. Results from SIMPER analyses of Bray-Curtis similarity among consecutive sampling dates for biomass of sessile fauna associated with the different kelp forest strata. Fauna average abundances (Ab.) are differently standardized across strata (see Material and Methods) and log (X+1) transformed. Relative contributions of species to the dissimilarity ($\bar{\delta}_i$ %) between consecutive sampling dates are presented depending on PERMANOVA results. Values in bold: Species abundances and contribution to dissimilarity for species found in the cut-off levels of 50 % in pair-wise comparisons. Phy: Phylum (Por: Porifera, Bry: Bryozoa, Cho: Chordata).

		NOVEMBER		MARCH		JUNE		SEPTEMBER	
	Phy	Ab.	$\bar{\delta}_i$ %Nov-Mai	Ab.	$\bar{\delta}_i$ %Mar-Jun	Ab.	$\bar{\delta}_i$ %Jun-Sep	Ab.	$\bar{\delta}_i$ %Sep-Nov
STIPE/LAMINA									
<i>Alcyonidium gelatinosum</i>	Bry	1.5	-	0.8	-	1.6	-	1.9	-
<i>Ophlitaspongia papilla</i>	Por	2.0	-	1.2	-	1.4	-	1.5	-
<i>Phaeostachys spinifera</i>	Bry	1.1	-	1.4	-	1.7	-	1.5	-
<i>Crisia denticulata</i>	Bry	1.0	-	0.5	-	0.5	-	0.6	-
<i>Halisarca dujardinii</i>	Por	0.8	-	0.5	-	0.4	-	0.8	-
<i>Electra pilosa</i>	Bry	0.6	-	0.2	-	1.4	-	0.2	-
<i>Celleporina caliciformis</i>	Bry	0.4	-	0.4	-	0.4	-	0.8	-
HOLDFAST									
<i>Myxilla</i> sp.	Por	2.1	-	1.6	-	1.9	-	1.4	-
<i>Didemnum maculosum</i>	Cho	1.9	-	1.7	-	2.2	-	1.6	-
<i>Haliclona</i> sp.	Por	1.1	-	1.2	-	1.8	-	1.2	-
<i>Amphilectus fucorum</i>	Por	1.9	-	1.8	-	2.0	-	1.0	-
<i>Microporella ciliata</i>	Bry	0.2	-	0.5	-	0.4	-	0.5	-
ROCK									
<i>Dysidea fragilis</i>	Por	3.6	-	4.3	9.6	0.6	-	1.9	5.8
<i>Amphilectus fucorum</i>	Por	2.6	-	3.7	7.9	0.7	-	1.1	5.7
<i>Phorbas plumosus</i>	Por	4.4	-	2.3	6.7	2.1	-	3.3	6.0
<i>Haliclona</i> sp.	Por	2.0	-	1.8	3.9	0.8	-	0.2	4.9
<i>Electra pilosa</i>	Bry	0.0	-	0.2	3.8	1.8	-	0.5	1.2
<i>Halichondria</i> sp.	Por	3.4	-	3.9	3.5	3.0	-	4.8	3.5
<i>Alcyonidium hirsutum</i>	Bry	0.0	-	0.0	3.1	1.3	-	4.8	3.5
<i>Escharella</i> sp.	Bry	0.0	-	0.8	3.0	1.3	-	1.5	2.9
<i>Aplidium pallidum</i>	Cho	0.8	-	1.0	2.9	1.0	-	2.2	3.5
<i>Myxilla</i> sp.	Por	3.1	-	4.0	2.8	4.4	-	5.2	5.4
<i>Molgula citrina</i>	Cho	1.0	-	1.7	1.6	2.0	-	3.3	5.0
<i>Styela rustica</i>	Cho	1.8	-	2.7	2.2	2.2	-	2.8	3.4
<i>Microporella ciliata</i>	Bry	1.1	-	1.9	2.1	1.4	-	2.5	3.2

Holdfast associated sessile fauna biomass was dominated by sponges (e.g. *Myxilla* sp., *Haliclona* sp. and *Amphilectus fucorum*) and Ascidians (*Didemnum maculosum*), and species biomass distribution did not change significantly among sampling dates (Pseudo- $F_{3,16} = 1.28$, P (perm) = 0.126).

On the surrounding substratum, the biomass distribution among sessile fauna species varied during the survey (Pseudo- $F_{3,16} = 2.40$, P (perm) < 0.001), particularly between March and June (pairwise tests). This change was mainly explained by a dramatic biomass decrease of some of the dominant epilithic sponge species (i.e. *Dysidea fragilis*, *Amphilectus fucorum*), and by the growth of epiphytic bryozoan species (e.g. *Electra pilosa*, *Alcyonidium hirsutum* and *Escharella* sp.).

Mobile fauna

On stipe and adjoining lamina, the biomass distribution of mobile fauna species differed among sampling dates (Pseudo- $F_{3,16} = 3.29$, P (perm) < 0.001), and pairwise tests indicated differences between all consecutive dates. The major part of these dissimilarities was explained by differential change in abundance of the dominant species (Table 5). Among gastropods, the biomass of *Calliostoma zizyphinum* and *Patella pellucida* was maximal in November, while *Gibbula cineraria* biomass peaked in June. The annelid *Platynereis dumerilii* decreased in biomass between November and March and increased until June.

Like on stipe, the biomass distribution of the mobile fauna inhabiting holdfast changed throughout the year (Pseudo- $F_{3,16} = 3.35$, P (perm) < 0.001). Among the species which mainly contributed to the dissimilarities between consecutive sampling dates, some abundance patterns were observed (Table 5). Among annelids, terebellid (e.g. *Polycirrus medusa*, *Eupolytnia nesidensis*, *Nicolea venustula*) and sabellid species (e.g. *Branchiomma bombyx*) were more abundant either in November or March, while the biomass of nereid (e.g. *Platynereis dumerilii*) and polynoid species (e.g. *Lepidonotus clava*) increased from March to September. The temporal biomass patterns of *Pilumnus hirtellus* and *Asterina gibbosa* were less consistent throughout the year (two peaks), likely resulting from the large range of body-size found among these species which can strongly vary from one holdfast to another.

On the rock substratum, the biomass distribution of mobile fauna species changed throughout the year (Pseudo- $F_{3,16} = 4.08$, P (perm) < 0.001). Among the 37 species which accounted for the first 50 % of pair-wise dissimilarities between consecutive sampling dates, species-specific temporal patterns were highlighted, even intra-phylum (Table 5). Most gastropods reached a maximal biomass in September (*Lacuna parva*, *Barleeia unifasciata*, *Nassarius incrassatus*, *Rissoa parva*, *Bittium reticulatum*, *Tricolia pullus* and *Acanthochitona crinita*), except *Gibbula cineraria*, *Tricolia pullus* (in June) and *Trivia arctica* (in November). During the survey, two bivalves occurred for the first time in June and represented a significant part of the mobile fauna biomass, namely *Abra* sp. (uncertainly identified as *A. alba*) and *Nucula* sp. (*N. sulcata*). Among crustaceans, maximal biomasses were observed either in June (e.g. *Achaeus cranchii*, *Necora puber*, *Aora spinicornis*) or in September (e.g. *Anapagurus hyndmanii*, *Hippolyte varians*, *Cymodoce* sp., *Dexamine spinosa*, *Eualus cranchii*, *Eurynome spinosa*, *Stenostoma lancifer*, *Philocheras fasciatus* and *Ampithoe ramondi*). Biomass of the dominant pycnogonids (*Nymphon gracile*, *Endeis spinosa* and

Achelia echinata) peaked in September. The dominant annelids were terebellid and their biomass peaked either in March (*Eupolyornia nesidensis*), or in September (*Pista elongata*). Among the dominant echinoderms, *Asterina gibbosa* was more abundant in November, *Amphipholis squamata* biomass peaked in March, while *Antedon bifida* and *Ocnus lacteus* biomasses peaked in September.

Table 5. Results from SIMPER analyses of Bray-Curtis similarity among consecutive sampling dates for biomass of mobile fauna associated with the different kelp forest strata. Fauna average abundances (Ab.) are differently standardized across strata (see Material and Methods) and log (X+1) transformed. Relative contributions of species to the dissimilarity ($\bar{\delta}_i$ %) between consecutive sampling dates are presented depending on PERMANOVA results. Values in bold: Species abundances and contribution to dissimilarity for species found in the cut-off levels of 50 % in pair-wise comparisons. Phy: Phylum (Ann: Annelida, Mol: Mollusca, Art: Arthropoda, Ech: Echinodermata, Sip: Sipunculida).

	Phy	NOVEMBER		MARCH		JUNE		SEPTEMBER	
		Ab.	$\bar{\delta}_i$ %Nov-Ma	Ab.	$\bar{\delta}_i$ %Mar-Jun	Ab.	$\bar{\delta}_i$ %Jun-Sep	Ab.	$\bar{\delta}_i$ %Sep-Nov
STIPE/LAMINA									
<i>Gibbula cineraria</i>	Mol	0.6	19.5	1.1	27.0	1.2	20.3	0.9	15.0
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	Mol	1.2	19.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	19.0
<i>Patella pellucida</i>	Mol	1.4	18.9	0.2	3.2	0.2	20.0	1.0	16.6
<i>Platynereis dumerilii</i>	Ann	0.3	4.4	0.1	13.4	0.6	6.2	0.6	8.3
<i>Asterina gibbosa</i>	Ech	0.7	12.4	0.4	7.5	0.5	11.1	0.7	14.4
HOLDFAST									
<i>Pilumnus hirtellus</i>	Art	3.5	12.3	1.0	8.0	1.6	5.1	1.1	10.1
<i>Polycirrus medusa</i>	Ann	0.7	4.2	1.1	5.3	0.0	0.2	0.1	2.6
<i>Platynereis dumerilii</i>	Ann	1.1	2.7	0.6	5.1	1.6	3.0	2.2	4.5
<i>Branchiommia bombyx</i>	Ann	0.7	2.6	1.2	2.3	0.7	1.3	0.8	1.6
<i>Eupolyornia nesidensis</i>	Ann	1.4	2.6	0.9	1.9	0.9	1.1	1.0	1.8
<i>Asterina gibbosa</i>	Ech	0.1	2.3	0.6	2.7	0.1	2.4	0.6	2.1
<i>Nicolea venustula</i>	Ann	1.0	1.9	1.0	2.8	0.8	2.2	0.6	1.9
<i>Pisidia longicornis</i>	Art	0.9	1.6	0.6	2.7	1.0	2.1	0.8	1.1
<i>Lepidonotus clava</i>	Ann	0.4	1.7	0.0	2.0	0.4	2.3	0.5	2.1
<i>Ocnus lacteus</i>	Ech	0.1	0.5	0.1	1.6	0.3	1.3	0.1	0.4
ROCK									
<i>Lacuna parva</i>	Mol	1.9	4.1	0.0	2.3	1.6	1.6	2.8	2.3
<i>Trivia arctica</i>	Mol	1.4	3.3	1.0	1.5	0.0	1.6	1.3	2.2
<i>Eupolyornia nesidensis</i>	Ann	1.2	2.8	2.5	1.7	1.6	1.0	1.6	0.7
<i>Antedon bifida</i>	Ech	2.1	2.8	1.8	1.6	0.9	1.7	2.2	1.6
<i>Barleeia unifasciata</i>	Mol	1.4	2.6	2.4	2.3	2.9	1.6	3.6	2.9
<i>Anapagurus hyndmanni</i>	Art	1.2	2.5	0.4	1.0	1.0	1.3	1.8	2.0
<i>Amphipholis squamata</i>	Ech	0.6	2.5	1.8	0.8	1.6	0.7	1.1	0.7
<i>Nassarius incrassatus</i>	Mol	0.0	2.4	1.1	1.9	1.1	2.0	1.7	2.1
<i>Rissoa parva</i>	Mol	3.0	2.3	1.9	1.2	1.7	2.0	3.0	1.0
<i>Gibbula cineraria</i>	Mol	0.0	1.9	0.9	2.7	2.5	2.2	2.0	2.4
<i>Lysianassa ceratina</i>	Art	0.9	1.8	1.3	2.0	1.6	1.7	1.4	0.9
<i>Pista elongata</i>	Ann	2.0	1.8	2.3	1.3	3.1	1.3	4.1	2.7
<i>Chauvetia brunnea</i>	Mol	1.3	1.7	1.5	0.8	1.6	1.0	2.2	1.3
<i>Achaeus cranchii</i>	Art	0.3	0.5	0.0	3.8	2.8	3.2	1.1	1.4
<i>Nymphon gracile</i>	Art	0.0	1.0	0.5	2.1	1.9	1.1	2.6	3.4
<i>Asterina gibbosa</i>	Ech	4.4	1.7	3.7	2.1	2.4	2.0	3.9	0.9
<i>Hippolyte varians</i>	Art	0.0	0.0	0.0	2.0	1.4	1.6	1.8	2.4
<i>Bittium reticulatum</i>	Mol	2.8	1.7	2.8	1.9	3.9	0.7	3.9	1.4
<i>Abra</i> sp.	Mol	0.0	0.0	0.0	1.9	1.5	1.7	0.6	0.7

<i>Endeis spinosa</i>	Art	0.5	1.0	0.0	1.8	1.1	2.5	2.2	2.6
<i>Necora puber</i>	Art	0.0	0.0	0.0	1.8	1.4	1.2	0.6	0.8
<i>Nephasoma minutum</i>	Sip	0.3	0.7	0.2	1.8	1.4	0.6	1.4	1.5
<i>Nucula</i> sp.	Mol	0.0	0.0	0.0	1.7	1.4	1.5	0.0	0.0
<i>Tricolia pullus</i>	Mol	1.3	1.6	1.5	1.6	2.3	1.1	2.3	1.2
<i>Aora spinicornis</i>	Art	0.3	0.5	0.1	1.5	1.1	0.6	0.7	0.6
<i>Amphicteis gunneri</i>	Ann	0.0	0.0	0.0	1.5	1.3	1.5	0.4	0.5
<i>Pirimela denticulata</i>	Art	0.2	0.5	0.0	1.4	1.0	0.8	0.9	1.2
<i>Eualus cranchii</i>	Art	0.4	0.7	0.0	0.0	0.0	2.3	1.8	1.9
<i>Cymodoce</i> sp.	Art	0.0	0.0	0.0	0.4	0.3	2.3	2.1	2.6
<i>Dexamine spinosa</i>	Art	0.3	0.9	0.3	1.2	1.0	1.7	2.0	2.3
<i>Eurynome spinosa</i>	Art	0.3	0.8	0.2	1.2	0.9	1.6	1.4	1.5
<i>Achelia echinata</i>	Art	0.3	0.6	0.1	0.1	0.0	1.6	1.3	1.5
<i>Stenosoma lancifer</i>	Art	0.4	1.0	0.2	0.8	0.5	1.4	1.4	1.5
<i>Ocnus lacteus</i>	Ech	0.8	0.8	0.6	0.6	0.5	1.4	1.6	1.1
<i>Philocheras fasciatus</i>	Art	0.0	0.6	0.3	0.8	0.4	1.4	1.1	1.4
<i>Acanthochitona crinita</i>	Mol	0.0	1.1	0.5	1.3	1.0	1.4	1.6	2.2
<i>Amphioe ramondi</i>	Art	0.0	0.7	0.4	1.0	0.8	1.1	1.1	1.5

Discussion

Across the strata of the *Laminaria hyperborea* forest, among the overall 487 species identified during the survey, 161 species (33 seaweeds, 48 sessile fauna, 90 mobile macrofauna) were found throughout the year in samples. Although microhabitats features vary throughout the year, the variety of perennial structure found in kelp forests, including kelp itself, may maintain a constant richness threshold.

On the rocky substratum, as on holdfast, seaweed biomass was minimal in November and most species appeared to decay, as a results of autumn senescence prior winter reproduction (Kain 1982, Whittick 1983). The seaweed species richness and biomass increased in concert from November to June. Between June and September, the epilithic seaweed biomass remained similar for all functional categories, despite a reduction in seaweed richness and the biomass loss of several species (Table 3). June-September period was also characterised by the highest mobile fauna species richness, which can be favoured by this large seaweed biomass. There was no interaction between the sampling date and the functional group biomass, suggesting that the habitat size changed throughout the year, with comparable distribution among functional groups *i.e.* comparable first-order complexity. However, the non-linear relationship between seaweed biomass and complexity can differ among functional groups (Gee & Warwick 1994) and biomass distribution among functional groups does not reflect their spatial arrangement (Tokeshi & Arakaki 2012), therefore complexity likely changed seasonally. Furthermore, increasing habitat size can indirectly promote the habitat complexity and heterogeneity, for example, by retaining the sediment and

associated species (Gibbons 1988, McQuaid & Dower 1990). Among the numerous species contributing to the differences in macrofauna distribution between sampling dates, the psammophilic bivalves *Abra* sp. and *Nucula* sp. and ampharetid annelid *Amphicteis gunneri* were patchily abundant in June, indicating supply and local burial of fine sediment. This burial may have smothered some epilithic sponge species and affect their survival (Littler *et al.* 1983, Maldonado *et al.* 2008), but overall no exclusion of intolerant macroalgal and fauna species occurred, indicating an apparent moderate scouring on most established species (Airoldi 2003). Deterrent effect of sediment may have been compensated by the number of refuge for epiphytic and epifaunal species provided by the understory macroalgal biomass. Complex microhabitats are often selected preferentially by settlers and young development stages (Lee *et al.* 2004) as they provide good refuge against predators and physical disturbance (Jones 1971, Dean & Connell 1987c, Lee *et al.* 2004). In the present study, juveniles of the velvet crab *Necora puber* were found abundant among macroalgae of the sub-canopy in June-September, whereas cryptic adults, abundant under boulders at the study site throughout the year (Leclerc *et al.* unpub. data) were never sampled during the rest of the year. This result suggests that temporal variation of species richness is raised by the nursery role of the understory seaweeds, well-described for large and complex kelp holdfasts (Christie *et al.* 2003).

Holdfast represents a perennial and complex habitat on its own (Moore 1973c, Edwards 1980, Christie *et al.* 2003) and temporal variation in epiphytic biomass, which represents less than 4 % of holdfast biomass, may be negligible in terms of change in structural complexity. The biomass distribution of the dominant sessile faunal species (sponges and ascidians), found among haptera, remained similar throughout the year. Although these sessile species were highly frequent in most samples (see Appendix 2), dominance patterns (particularly for sponges) appeared variable from one holdfast to another, and may have biased inferences about their seasonal variations. Furthermore, owing to their habitat function and to their capability to retain organic matter (Costello & Myers 1987, Wulff 2006), sponges may also play a key functional role in mobile fauna distribution. This role differs among sponge species and their stochastic distribution should be taken into account for future research. Although this role has not been considered to standardise abundances in the present study, we found consistent temporal variations in richness and biomass distribution of mobile fauna, likely involving further factors.

On stipe, the seaweed richness (including algal epiphytes growing on others) varied with sampling dates, while the biomass distribution remained unchanged owing to the dominance of perennial red algae such as *Palmaria palmata* and *Rhodomenia pseudopalmata* (Norton *et al.* 1977, Whittick 1983, Schultze *et al.* 1990). Therefore, epiphytic habitat was constant in term of size and dominated by moderately complex seaweed, *i.e.* smooth and split leaf like seaweeds. The latter category, dominated on stipe by Delesseriaceae, however showed a non-significant biomass increase from November to September (Fig. 2), which illustrates the growth occurring after winter reproduction until late summer and the rapid decline expected during autumn with a persistence as vegetative stage (Whittick 1983). Even at this stage, Delesseriaceae were highly encrusted by colonial, probably dormant (Coma *et al.* 2000), epifauna before the following algal growth (Seed & O'Connor 1981). Several bryozoan species can have marked orientation of growth, in the direction of the growing edge of macroalgal frond (Ryland 1977). Nonetheless, the biomass distribution of sessile fauna, including species growing on either epiphyte or on stipe itself, did not change significantly among sampling date. On the contrary, the biomass distribution of mobile macrofauna changed throughout the year, with species-specific temporal patterns, as observed within holdfasts.

On lamina, the algal richness was low compared to the other strata and did not differ among sampling dates as observed in several study, likely resulting from the ephemeral character of the lamina (Norton *et al.* 1977, Schultze *et al.* 1990), with an active growth by algal epiphytes occurred on the senescing lamina during the winter before its shedding. Among mobile fauna known to live mainly on lamina, the biomass of the blue-rayed limpet *Patella pellucida* changed according to lamina biomass, independently of epiphytes. This temporal pattern results from the synchrony between the limpet life cycle and that of the annual lamina on which it directly feeds (Toth & Pavia 2002, Leblanc *et al.* 2011, Leclerc *et al.* in press-b), with recruitments occurring in spring on newly-formed lamina and growth until winter (Graham & Fretter 1947).

Given the temporal change in biomass distribution experienced by mobile macrofauna on stipe and within holdfast, whose habitat features remained similar throughout the year; these species may be influenced by further factors. Between November and March, mobile fauna richness and biomass of several species decreased, indicating winter mortality. In cold and temperate waters, both temperature and food availability may explain winter mortality (and dormancy) of poikilotherm species dominating benthic communities (Coma *et al.* 2000).

In Roscoff shallow well-mixed waters, temperature usually ranges from 8 in February to 16 °C in August, and diatom bloom ($1.0\text{-}3.0 \mu\text{g L}^{-1}$) normally takes place from mid-April to November (Wafar *et al.* 1983, Sournia & Birrien 1995). However, at the study site, large amounts of organic matter are supplied by kelp and red algae during autumn and by kelp throughout the winter, and can compensate for phytoplankton during these poorly productive period ($\approx 0.6 \mu\text{g L}^{-1}$) (Leclerc *et al.* in press-a). In the present study, several deposit- and suspension-feeder species (*Polycirrus medusa*, *Branchiomma bombyx*, *Nicolea venustula*, *Eupolymnia nesidensis* and *Amphipholis squamata*) found within holdfast and on the rock peaked in March, suggesting a winter growth. Moreover, the biomass composition and the species richness of sessile fauna (dominated by suspension-feeders) were not influenced by the winter period. Collectively, these results suggest that, even though winter temperature reduces particle-feeder activity, the amounts of food provided by surrounding macroalgae and decaying animals may compensate for this seasonal effect. Unlike particle-feeders, grazer species need fresh macroalgae and may be differently affected according to their food preferences and trophic plasticity (Miller-Rushing *et al.* 2010). The autumn senescence of several red algae species reduced their availability and may affect specialised grazers, such as the snail *Lacuna parva* (Ockelmann & Nielsen 1981, Leclerc *et al.* in press-a) whose biomass dramatically decreased during winter, without considering egg capsules found on *Phycodryx rubens* in March. Unlike this snail, *Platynereis dumerilii* is less selective and feeds either on growing or drift macroalgae (Rasmussen 1973, Bedford & Moore 1985). This trophic plasticity may partly explain why *P. dumerilii* lost biomass to a smaller extent than *L. parva* between November and March. Stable isotope analyses conducted on *P. dumerilii* have suggested that their grazing activity upon red algae increased during their growth, starting before March (Leclerc *et al.* in press-a). Given that *P. dumerilii* gained biomass as red algae grew and that any loss of macroalgal biomass was apparently low from March to September, this grazing behaviour may remain until autumnal senescence of red algae.

Kelp forests may represent interesting fields for research dealing with successions. Across kelp forest strata, species biomass distribution may vary according to reproductive synchrony at the community level and successions in utilisation of habitat and trophic resources. A well-known example is the match between the life cycle of the specialised kelp grazer *Patella pellucida* and that of the annual lamina. While the dominant red algae are expected to reproduce and to grow during winter, when the algal cover and grazer densities are reduced on stipe and rock (Kain 1976b, Kain 1982), they seem to be rapidly colonised by

sessile and mobile fauna, and preferentially consumed by several grazers. Although grazers may contribute to the biomass loss of red algae at the end of their growth, natural senescence generally follows summer period, as occurring with the dominant kelp *Laminaria hyperborea*. Senescence supplies large amount particulate organic matter derived from macroalgae, which can compensate for the reduction in temperature and phytoplankton production at this period. Hence in such kelp forests, although varying seasonally or stochastically (e.g. sediment inputs), continuous organic matter availability sustains a great secondary production and contribute, with habitat complexity, to the local persistence of the associated biodiversity. Our results suggest that seasonal change in macroalgae biomass, i.e. in associated features, influences species distribution. Nonetheless, a number of perennial structures, including kelp and associated seaweeds, are found in kelp forests, and temporal change in macroalgae biomass may affect species distribution, primarily, as direct and indirect food resource.

Acknowledgements. We would like to thank thank F Gentil, C Broudin and G Abidbol for help with animal identification, and M-L Ciriani for help with biomass analyses. We are especially grateful to the marine operations staff at the Roscoff Biological Station (*Service Mer & Observation SBR*), especially Y Fontana, W Thomas, M Camusat & N Guidal for the sampling set-up. This work benefited from the support of the Brittany Regional Council and the French Government through the National Research Agency with regards to an investment expenditure programme IDEALG which reference is stated as ANR-10-BTBR-04.

Appendix A. Macroalgae identified during the survey across the different strata (Lamina, Stipe, Holdfast and Rock). Relative occurrence in samples is indicated: x: 1-6 samples, xx: 7-13 samples, xxx: 14-20 samples. °: species identified underwater by scuba-divers.

Taxon	LAMINA	STIPE	HOLDFAST	ROCK
Rhodophyta				
<i>Acrosorium ciliolatum</i> (Harvey) Kylin, 1924		xxx	xxx	xxx
<i>Aglaothamnion bipinnatum</i> (P.L.Crouan & H.M.Crouan) Feldmann & G.Feldmann, 1948		x		
<i>Aglaothamnion tenuissimum</i> (Bonnemaison) Feldmann-Mazoyer, 1941		x		
<i>Aglaothamnion gallicum</i> (Nägeli) Halos ex Ardré, 1970		x	x	x
<i>Aglaothamnion priceanum</i> Maggs, Guiry & Ruess, 1991	x	x	x	x
<i>Ahnfeltia plicata</i> (Hudson) E.M.Fries, 1836				
<i>Anthamionella</i> Lyle, 1922		x	x	x
<i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turner) J.Agardh, 1898	x	xxx	xxx	xxx
<i>Asparagopsis armata</i> Harvey, 1855 [<i>Falkenbergia rufo-lanosa</i> (Harvey) F.Schmitz, 1897]			x	xxx
<i>Audouinella</i> Bory de Saint-Vincent, 1823		x		x
<i>Boergeseniella fruticulosa</i> (Wulfen) Kylin, 1956		x	x	x
<i>Bonnemaisonia asparagoides</i> (Woodward) C.Agardh, 1822		x	xx	x
<i>Brongniartella byssoides</i> (Goodenough & Woodward) F.Schmitz, 1893				
<i>Calliblepharis ciliata</i> (Hudson) Kützing, 1843			x	xxx
<i>Calliblepharis jubata</i> (Goodenough & Woodward) Kützing, 1843			x	xx
<i>Callithamnion tetragonum</i> (Withering) S.F.Gray, 1821	x	x	x	x
<i>Callithamnion</i> Lyngbye, 1819		xx	xxx	xxx
<i>Callophyllis laciniata</i> (Hudson) Kützing, 1843				
<i>Ceramium ciliatum</i> (J.Ellis) Ducluzeau, 1806	x		x	x
<i>Ceramium virgatum</i> Roth, 1797				
<i>Ceramium pallidum</i> (Nägeli ex Kützing) Maggs & Hommersand, 1993	x	xx	xx	xx
<i>Chondracanthus Kützing, 1843</i> [<i>C. teedei</i> (Mertens ex Roth) Kützing, 1843]				
<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C.Agardh, 1817		x	x	xxx
<i>Chylocladia verticillata</i> (Lightfoot) Blanding, 1928				
Corallinale - <i>Peyssonnelia</i> Decaisne, 1841 - complex		xxx	xxx	xx
<i>Cryptopleura ramosa</i> (Hudson) L.Newton, 1931	xx	xxx	xx	xxx
<i>Dasya hutchinsiae</i> Harvey, 1833		x	x	x
<i>Delesseria sanguinea</i> (Hudson) J.V.Lamouroux, 1813		x	x	xx
<i>Dilsea carmosa</i> (Schmidel) Kuntze, 1898				
<i>Ellisolandia elongata</i> (J.Ellis & Solander) K.R.Hind & G.W.Saunders, 2013			x	xxx
<i>Erythrogllossum laciniatum</i> (Lightfoot) Maggs & Hommersand, 1993			x	xx
<i>Furcellaria lumbricalis</i> (Hudson) J.V.Lamouroux, 1813			x	x
<i>Gastroclonium ovatum</i> (Hudson) Papenfuss, 1944				
<i>Gigartina pistillata</i> (S.G.Gmelin) Stackhouse, 1809			x	x
<i>Gymnogongrus crenulatus</i> (Turner) J.Agardh, 1851				

Appendix B. Macrofauna identified during the survey across the different strata (Lamina/Stipe, Holdfast and Rock). Relative occurrence in samples is indicated: x: 1-6 samples, xx: 7-13 samples, xxx: 14-20 samples. °: species identified underwater by scuba-divers.

Taxon	STIPE & LAMINA	HOLDFAST	ROCK
Foraminifera			
<i>Miniacina miniacea</i> (Pallas, 1766)	x	x	
Foraminifera indet.	xxx	xxx	xxx
Porifera			
<i>Amphilectus fucorum</i> (Esper, 1794)	x	xx	xx
<i>Axinella</i> Schmidt, 1862			x
Calcarea indet.		x	
<i>Clathrina</i> Gray, 1867		xxx	x
<i>Dysidea fragilis</i> (Montagu, 1818)		xx	xx
<i>Grantia compressa</i> (Fabricius, 1780)	x	x	
<i>Guancha lacunosa</i> (Johnston, 1842)		x	
<i>Halichondria (Halichondria) bowerbanki</i> Burton, 1930		x	
<i>Halichondria (Halichondria) panicea</i> (Pallas, 1766)	x	x	x
<i>Halichondria</i> Fleming, 1828	x	xx	xxx
<i>Haliclona (Haliclona) simulans</i> (Johnston, 1842)			
<i>Haliclona</i> Grant, 1836	x	xxx	xx
<i>Halisarca dujardini</i> Johnston, 1842	xxx	xxx	xxx
<i>Hymeniacidon perlevis</i> (Montagu, 1818)		x	
<i>Leuconia</i> Grant, 1833	x	xxx	x
<i>Leucosolenia</i> Bowerbank, 1864		x	
<i>Mycale (Carmia) macilenta</i> (Bowerbank, 1866)		x	
<i>Myxilla (Myxilla) incrustans</i> (Johnston, 1842)	x	xx	xxx
<i>Myxilla (Myxilla) rosacea</i> (Lieberkühn, 1859)		xxx	xx
<i>Ophlitaspongia papilla</i> Bowerbank, 1866	xxx	x	
<i>Phorbis plumosus</i> (Montagu, 1818)	x	x	xx
<i>Suberites</i> Nardo, 1833			x
Suberitidae Schmidt, 1870			x
<i>Sycon ciliatum</i> (Fabricius, 1780)	xx	xx	xx
<i>Tethya aurantium</i> (Pallas, 1766)		x	x
<i>Tethya citrina</i> Sarà & Melone, 1965		x	x
Cnidaria			
<i>Amphisbetia operculata</i> (Linnaeus, 1758)	x		x
Athenaria indet.			x
<i>Dynamena pumila</i> (Linnaeus, 1758)	xx	x	x
<i>Kirchenpaueria</i> Jickeli, 1883		x	
<i>Opercularella lacerata</i> (Johnston, 1847)		x	
<i>Orthopyxis integra</i> (MacGillivray, 1842)	x		
<i>Sertularella polyzonias</i> (Linnaeus, 1758)	x	x	x
<i>Sertularia</i> Linnaeus, 1758		x	
<i>Urticina felina</i> (Linnaeus, 1761)			x
Platyhelminthes			
<i>Comoplana agilis</i> (Lang, 1884)	x		
<i>Cycloporus papillosus</i> (Sars in Jensen, 1878) Lang, 1884	x		
<i>Stylochoplana maculata</i> (Quatrefage, 1845)	xx	x	

Sipuncula

Nephasoma (Nephasoma) minutum (Keferstein, 1862) x xx xxx

Entoprocta

Pedicellina nutans Dalyell, 1848 x

Bryozoa

Aetea anguina (Linnaeus, 1758) x x xxx

Alcyonidium gelatinosum (Linnaeus, 1761) xxx xx

Alcyonidium hirsutum (Fleming, 1828) xxx x

Amathia lendigera (Linnaeus, 1758) x xx x

Bicellariella ciliata (Linnaeus, 1758) x x

Bowerbankia pustulosa Ellis & Solander, 1786 x

Bugula Oken, 1815 x x

Caberea boryi (Audouin, 1826) x x

Callopora lineata (Linnaeus, 1767) xx xxx x

Callopora rylandi Bobin & Prenant, 1965 x

Callopora Gray, 1848 x

Cellepora pumicosa (Pallas, 1766) x x

Celleporella hyalina (Linnaeus, 1767) xxx xx xx

Celleporina caliciformis (Lamouroux, 1816) xxx xx x

Crisia aculeata Hassall, 1841 x x x

Crisia denticulata (Lamarck, 1816) xxx xxx xxx

Crisia eburnea (Linnaeus, 1758) x x x

Crisidia cornuta (Linnaeus, 1758) x x

Disporella hispida (Fleming, 1828) x

Electra pilosa (Linnaeus, 1767) xxx x xx

Escharella Gray, 1848 x xx xx

Escharoides coccinea (Abildgaard, 1806) x xxx xx

Filicrisia geniculata (Milne Edwards, 1838) x x x

Flustrellidra hispida (O. Fabricius, 1780) xxx x x

Haplopoma impressum (Audouin, 1826) xxx x xxx

Hippothoa Lamouroux, 1821 x x

Membranipora membranacea (Linnaeus, 1767) x

Membraniporella nitida (Johnston, 1838) x

Microporella ciliata (Pallas, 1766) xx xxx xxx

Patinella verrucaria (Linnaeus, 1758) xx x

Phaeostachys spinifera (Johnston, 1847) xxx xx xx

Plagioecia patina (Lamarck, 1816) x x

Plagioecia sarniensis (Norman, 1864) x

Plesiothoa gigerium (Ryland & Gordon, 1977) xxx xxx

Ramphonotus minax (Busk, 1860) x

Schizomavella auriculata (Hassall, 1842) x

Schizomavella hastata (Hincks, 1862) x

Schizomavella linearis (Hassall, 1841) x xx

Schizomavella Canu & Bassler, 1917 x

Scruparia chelata (Linnaeus, 1758) x x

Scrupocellaria reptans (Linnaeus, 1758) x x xx

Scrupocellaria scrupea Busk, 1852 x

Scrupocellaria scruposa (Linnaeus, 1758) x x

Tubulipora plumosa Thompson in Harmer, 1898 x x x

Turbicellepora magnicostata (Barroso, 1919) x

Vesicularia spinosa (Linnaeus, 1758) x x x

Annelida

Ctenodrilidae Kennel, 1882		x	x
<i>Proscoloplos cygnochaetus</i> Day, 1954	x	x	
<i>Notomastus latericeus</i> Sars, 1851		x	x
<i>Heterocirrus</i> Grube, 1855		x	
<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius, 1780)		xx	xx
<i>Nicomache maculata</i> Arwidsson, 1911		x	xx
<i>Nicomache (Loxochona) trispinata</i> Arwidsson, 1906	x	x	x
<i>Orbinia latreillii</i> (Audouin & Milne-Edwards, 1833)			x
<i>Arenicolides ecaudata</i> (Johnston, 1835)		x	x
<i>Branchiomaldane vincenti</i> Langerhans, 1881	x		
<i>Micromaldane ornithochaeta</i> Mesnil, 1897			x
<i>Aonides oxycephala</i> (Sars, 1862)		x	x
<i>Dipolydora</i> Verrill, 1881	x	xx	x
<i>Malacoceros fuliginosus</i> (Claparède, 1870)			x
<i>Scolelepis (Parascolelepis) tridentata</i> (Southern, 1914)		xx	x
<i>Scolelepis (Scolelepis) foliosa</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)			x
<i>Spio filicornis</i> (Müller, 1776)		x	
<i>Amphiglena mediterranea</i> (Leydig, 1851)	xxx	xx	xx
<i>Bispira volutacornis</i> (Montagu, 1804)			x
<i>Branchiomma bombyx</i> (Dalyell, 1853)	xxx	xxx	xx
<i>Branchiomma lucullanum</i> (Delle Chiaje, 1828)	x		x
<i>Fabricia sabella</i> (Ehrenberg, 1836)	x	x	x
<i>Jasmineira elegans</i> Saint-Joseph, 1894	x	xx	xx
<i>Parasabella langerhansi</i> (Knight-Jones, 1983)	x	xxx	x
<i>Pseudopotamilla reniformis</i> (Bruguière, 1789)		x	
<i>Sabella discifera</i> Grube, 1874	x	x	x
<i>Apomatus similis</i> Marion & Bobretzky, 1875		x	
<i>Protula tubularia</i> (Montagu, 1803)		x	
<i>Salmacina</i> Claparède, 1870	xx	x	x
<i>Spirobranchus triqueter</i> (Linnaeus, 1758)	x	x	
<i>Spirorbis corrugatus</i> (Montagu, 1803)	x		
<i>Spirorbis</i> Daudin, 1800	xxx	xx	xxx
<i>Sabellaria spinulosa</i> Leuckart, 1849		x	x
<i>Amphicteis gunneri</i> (M. Sars, 1835)			x
<i>Amphitrite johnstoni</i> Malmgren, 1865		x	x
<i>Amphitrite rubra</i> (Risso, 1826)		x	
<i>Axionice maculata</i> (Dalyell, 1853)			x
<i>Eupolymnia nebulosa</i> (Montagu, 1818)			x
<i>Eupolymnia nesidensis</i> (Delle Chiaje, 1828)	xx	xxx	xxx
<i>Nicolea venustula</i> (Montagu, 1818)	xxx	xxx	xxx
<i>Nicolea zostericola</i> Örsted, 1844	xx	x	xx
<i>Pista elongata</i> Moore, 1909	xxx	xx	xxx
<i>Polycirrus aurantiacus</i> Grube, 1860	x	x	x
<i>Polycirrus medusa</i> Grube, 1850		xx	
<i>Thelepus setosus</i> (Quatrefages, 1866)		x	x
<i>Trichobranchus glacialis</i> Malmgren, 1866	x	x	x
<i>Eunice torquata</i> Quatrefages, 1866			x
<i>Lumbrineris funchalensis</i> (Kinberg, 1865)	x	x	x
<i>Lysidice ninetta</i> Audouin & Milne-Edwards, 1833		xx	x
<i>Marphysa fallax</i> Marion & Bobretzky, 1875		x	
<i>Nematonereis unicornis</i> (Grube, 1840)		x	
<i>Ophryotrocha dubia</i> Hartmann-Schröder, 1974		x	
<i>Leonnates glauca</i> (Claparède, 1870)	x	xx	x

<i>Nereis pelagica</i> Linnaeus, 1758		x	
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)		x	
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1834)	xxx	xxx	xxx
<i>Amblyosyllis formosa</i> (Claparède, 1863)	x	xx	x
<i>Autolytus (Autolytus)</i> - Myrianida Milne Edwards, 1845		x	x
<i>Eurysyllis tuberculata</i> Ehlers, 1864	xx	x	x
<i>Eusyllis blomstrandii</i> Malmgren, 1867	x		x
<i>Eusyllis assimilis</i> Marenzeller, 1875	x		
<i>Exogone (Exogone) naidina</i> Örsted, 1845	x	x	x
<i>Haplosyllis spongicola</i> (Grube, 1855)	x	x	x
<i>Myrianida prolifera</i> (O.F. Müller, 1788)		x	
<i>Nudisyllis pulligera</i> (Krohn, 1852)	x	x	x
<i>Odontosyllis ctenostoma</i> Claparède, 1868	xxx	xxx	xxx
<i>Pionosyllis lamelligera</i> Saint Joseph, 1887	x	xx	x
<i>Pionosyllis</i> Malmgren, 1867		x	
<i>Proceraea aurantiaca</i> (Claparède, 1868)	x	x	
<i>Salvatoria</i> Mc Intosh, 1885		x	
<i>Syllis armillaris</i> (O.F. Müller, 1776)	x	x	
<i>Syllis columbretensis</i> (Campoy, 1982)	xxx	xxx	x
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	x	xx	x
<i>Syllis krohni</i> Ehlers, 1864		x	
<i>Syllis prolifera</i> Krohn, 1852		x	x
<i>Syllis variegata</i> Grube, 1860	x	xxx	x
<i>Syllis vittata</i> Grube, 1840		x	
<i>Syllis</i> Lamarck, 1818 (<i>S. compacta</i> ? Gravier, 1900)	x	x	
<i>Trypanosyllis (Trypanosyllis) coeliaca</i> Claparède, 1868		x	x
<i>Trypanosyllis zebra</i> (Grube, 1840)	x	xx	x
<i>Eulalia aurea</i> Gravier, 1896		x	
<i>Eulalia bilineata</i> (Johnston, 1840)		x	
<i>Eulalia expusilla</i> Pleijel, 1987		x	
<i>Eulalia tripunctata</i> McIntosh, 1874		x	x
<i>Eumida sanguinea</i> (Örsted, 1843)		x	x
<i>Mysta picta</i> (Quatrefages, 1866)		x	
<i>Notophyllum foliosum</i> (Sars, 1835)			x
<i>Phyllodoce bruneoviridis</i> Saint-Joseph, 1898		x	
<i>Sphaerodoropsis minuta</i> (Webster & Benedict, 1887)		x	
<i>Harmothoe extenuata</i> (Grube, 1840)	x	xx	x
<i>Harmothoe impar</i> (Johnston, 1839)		xx	x
<i>Harmothoe spinifera</i> (Ehlers, 1864)		x	
<i>Lepidonotus clava</i> (Montagu, 1808)		x	
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839		x	x
<i>Sthenelais boa</i> (Johnston, 1833)	x		x
<i>Subadyte pellucida</i> (Ehlers, 1864)	x	x	x
Nemertea			
<i>Oerstedia dorsalis</i> (Abildgaard, 1806)	xx	x	xx
<i>Cephalothrix</i> Örsted, 1843		xx	x
<i>Lineus ruber</i> (Müller, 1774)		x	x
<i>Micrura</i> Ehrenberg, 1871		xx	x
<i>Cyanophthalma cordiceps</i> (Friedrich, 1933)	x	xxx	x
<i>Tetrastemma herouardi</i> (Oxner, 1908)	x		
<i>Tubulanus</i> Renier, 1804		x	

Mollusca

<i>Acanthochitona crinita</i> (Pennant, 1777)	x	xx	xx
<i>Callochiton septemvalvis</i> (Montagu, 1803)		x	x
<i>Aplysia punctata</i> (Cuvier, 1803)	x	x	x
Doridacea	x		
<i>Alvania beanii</i> (Hanley in Thorpe, 1844)		x	x
<i>Alvania cancellata</i> (da Costa, 1778)			x
<i>Alvania punctura</i> (Montagu, 1803)			x
<i>Barleeia unifasciata</i> (Montagu, 1803)	xxx	xx	xxx
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	x	xxx	xxx
<i>Calliostoma zizyphinum</i> (Linnaeus, 1758)	x	x	x
<i>Cerithiopsis barleei</i> Jeffreys, 1867		x	x
<i>Cerithiopsis tubercularis</i> (Montagu, 1803)	x	x	xx
<i>Chauvetia brunnea</i> (Donovan, 1804)	xx	x	xxx
<i>Chrysallida pellucida</i> (Dillwyn, 1817)			x
<i>Crisilla semistriata</i> (Montagu, 1808)	x	xxx	xx
<i>Diodora graeca</i> (Linnaeus, 1758)		x	x
<i>Eatonina fulgida</i> (Adams J., 1797)			x
<i>Gibbula cineraria</i> (Linnaeus, 1758)	xxx	x	xx
<i>Gibbula umbilicalis</i> (da Costa, 1778)			x
<i>Haliotis tuberculata</i> Linnaeus, 1758			o
<i>Jujubinus</i> Monterosato, 1884	x	x	xxx
<i>Lacuna parva</i> (da Costa, 1778)	xx	x	xxx
<i>Lamellaria latens</i> (Müller O. F., 1776)	x	xx	xx
<i>Lamellaria perspicua</i> (Linnaeus, 1758)			x
<i>Mangelia costata</i> (Pennant, 1777)			x
<i>Manzonina crassa</i> (Kanmacher, 1798)		x	xx
<i>Nassarius incrassatus</i> (Strøm, 1768)	x		xx
<i>Nassarius reticulatus</i> (Linnaeus, 1758)			x
<i>Ocenebra erinaceus</i> (Linnaeus, 1758)			x
<i>Ocenebrina aciculata</i> (Lamarck, 1822)		xx	xx
<i>Odostomia unidentata</i> (Montagu, 1803)		x	x
<i>Onoba semicostata</i> (Montagu, 1803)	x	x	xx
<i>Patella pellucida</i> Linnaeus, 1758	xxx	xx	xx
<i>Philine punctata</i> (J. Adams, 1800)			x
<i>Pleurobranchus</i> Cuvier, 1804	x	x	
<i>Pusillina inconspicua</i> (Alder, 1844)	x		x
<i>Raphitoma linearis</i> (Montagu, 1803)			x
<i>Raphitoma purpurea</i> (Montagu, 1803)			x
<i>Retusa truncatula</i> (Bruguère, 1792)			x
<i>Rissoa guerinii</i> Récluz, 1843			x
<i>Rissoa lilacina</i> Récluz, 1843		x	xx
<i>Rissoa membranacea</i> (J. Adams, 1800)	x	x	xx
<i>Rissoa parva</i> (da Costa, 1778)	xx	xxx	xxx
<i>Tectura virginea</i> (O. F. Müller, 1776)	x	x	xx
<i>Tricolia pullus</i> (Linnaeus, 1758)	xx	xxx	xxx
<i>Trivia arctica</i> (Pulteney, 1799)	x	x	x
<i>Trivia monacha</i> (da Costa, 1778)	x	x	
<i>Turbonilla lactea</i> (Linnaeus, 1758)			x
<i>Vitreolina philippi</i> (de Rayneval & Ponzi, 1854)	x		
<i>Abra</i> Lamarck, 1818 - <i>Abra alba</i> (W. Wood, 1802)			x
<i>Acanthocardia echinata</i> (Linnaeus, 1758)			x
<i>Aequipecten opercularis</i> (Linnaeus, 1758)			x
<i>Anomia ephippium</i> Linnaeus, 1758	xxx	xxx	xx

<i>Hiatella arctica</i> (Linnaeus, 1767)		x	x
<i>Irus irus</i> (Linnaeus, 1758)			x
<i>Kellia suborbicularis</i> (Montagu, 1803)		x	x
<i>Loripes lucinalis</i> (Lamarck, 1818)			x
<i>Mimachlamys varia</i> (Linnaeus, 1758)			x
<i>Modiolula phaseolina</i> (Philippi, 1844)	x		
<i>Musculus discors</i> (Linnaeus, 1767)	x	x	xx
<i>Musculus subpictus</i> (Cantraine, 1835)		x	x
<i>Nucula</i> Lamarck, 1799 - <i>Nucula sulcata</i> Bronn, 1831			x
<i>Parvicardium pinnulatum</i> (Conrad, 1831)			x
<i>Rhomboidella prideauxi</i> (Leach, 1815)		x	xx
Tellinidae Blainville, 1814			x
<i>Timoclea ovata</i> (Pennant, 1777)			x
Nematoda			
Nematoda indet.	xx	xxx	x
Arthropoda			
<i>Verruca stroemia</i> (O.F. Müller, 1776)	xx	xx	x
<i>Anthura gracilis</i> (Montagu, 1808)			x
<i>Astacilla dilatata</i> Sars, 1882		x	
<i>Astacilla danmoniensis</i> (Stebbing, 1874)	x		x
<i>Calathura norvegica</i> (Sars, 1872)		x	x
<i>Cymodoce</i> Leach, 1814			xx
<i>Dynamene bidentata</i> (Adams, 1800)			x
<i>Dynamene magnitorata</i> Holdich, 1968	x	x	x
<i>Gnathia dentata</i> (Sars G.O., 1872)		x	
<i>Gnathia maxillaris</i> (Montagu, 1804)		x	
<i>Idotea balthica</i> (Pallas, 1772)			x
<i>Janira maculosa</i> Leach, 1814	xx	xxx	x
<i>Stenosoma lancifer</i> Miers, 1881	x	x	xx
<i>Nebalia bipes</i> (Fabricius, 1780)			x
<i>Bodotria</i> Goodsir, 1843			x
<i>Praunus inermis</i> (Rathke, 1843)	x	x	x
<i>Apseudopsis latreillii</i> (Milne-Edwards, 1828)			x
<i>Apseudes talpa</i> (Montagu, 1808)	x	xx	x
<i>Abludomelita gladiosa</i> (Bate, 1862)			x
<i>Ampelisca spinipes</i> Boeck, 1861		x	x
<i>Amphilocheus neapolitanus</i> Della Valle, 1893			x
<i>Ampithoe gammaroides</i> (Bate, 1856)	x	x	
<i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826	x		xx
<i>Aora spinicornis</i> Afonso, 1976	xx	xx	xxx
<i>Apherusa bispinosa</i> (Bate, 1857)	x	x	xx
<i>Apherusa cirrus</i> (Bate, 1862)	x		x
<i>Apherusa jurinei</i> Milne-Edwards, 1830	x	x	x
<i>Apherusa ovalipes</i> Norman & Scott, 1906	x		x
<i>Apohyale prevostii</i> (Milne-Edwards, 1830)			x
<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814	x	x	x
<i>Caprella fretensis</i> Stebbing, 1878	x	x	x
<i>Crassikorophium bonellii</i> (Milne Edwards, 1830)	x		
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	x		xx
<i>Dexamine thea</i> Boeck, 1861	x	x	
<i>Elasmopus</i> Costa, 1853	x	xxx	x
<i>Ericthonius punctatus</i> (Bate, 1857)		x	x

<i>Gammarella fucicola</i> (Leach, 1814)			X
<i>Gammaropsis maculata</i> (Johnston, 1828)	XX	XX	
<i>Iphimedia obesa</i> Rathke, 1843	X	X	X
<i>Jassa falcata</i> (Montagu, 1808)	XXX	XX	X
<i>Jassa pusilla</i> (Sars, 1894)	X		
<i>Leucothoe spinicarpa</i> (Abildgaard, 1789)	XX	XX	X
<i>Lysianassa ceratina</i> (Walker, 1889)	X	XX	XXX
<i>Maera grossimana</i> (Montagu, 1808)	X		X
<i>Maera inaequipes</i> (Costa, 1857)	X	XXX	X
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)	X		
<i>Metopa bruzelii</i> (Goes, 1866)			X
<i>Microprotopus longimanus</i> Chevreux, 1887			X
<i>Nannonyx spinimanus</i> Walker, 1895	X	X	X
<i>Photis longicaudata</i> (Bate & Westwood, 1862)		X	
<i>Phtisica marina</i> Slabber, 1769			X
<i>Podocerus variegatus</i> Leach, 1814			X
<i>Tritaeta gibbosa</i> (Bate, 1862)	X		
<i>Urothoe brevicornis</i> Bate, 1862	X		
<i>Achaeus cranchii</i> Leach, 1817			X
<i>Anapagurus hyndmanni</i> (Bell, 1846)		X	XXX
<i>Atelecyclus rotundatus</i> (Olivi, 1792)			X
<i>Cancer pagurus</i> Linnaeus, 1758			O
<i>Carcinus maenas</i> (Linnaeus, 1758)			X
<i>Ebalia tuberosa</i> (Pennant, 1777)			X
<i>Eualus cranchii</i> (Leach, 1817 [in Leach, 1815-1875])	X	X	X
<i>Eualus occultus</i> (Lebour, 1936)	X	X	
<i>Eualus pusiolus</i> (Krøyer, 1841)		X	
<i>Eurynome spinosa</i> Hailstone, 1835		X	XX
<i>Galathea nexa</i> Embleton, 1834		X	X
<i>Galathea squamifera</i> Leach, 1814			O
<i>Hippolyte varians</i> Leach, 1814 [in Leach, 1813-1814]	X	X	XX
<i>Homarus gammarus</i> (Linnaeus, 1758)			O
<i>Hyas coarctatus</i> Leach, 1816			X
<i>Lophozozymus incisus</i> (H. Milne Edwards, 1834)			O
<i>Macropodia deflexa</i> Forest, 1978			X
<i>Necora puber</i> (Linnaeus, 1767)			X
<i>Pagurus bernhardus</i> (Linnaeus, 1758)	X		X
<i>Pagurus cuanensis</i> Bell, 1846			X
<i>Pagurus pubescens</i> Krøyer, 1838			X
<i>Palaemon serratus</i> (Pennant, 1777)			O
<i>Philocheras fasciatus</i> (Risso, 1816)	X		X
<i>Pilumnus hirtellus</i> (Linnaeus, 1761)	X	XXX	XX
<i>Pirimela denticulata</i> (Montagu, 1808)			XX
<i>Pisa armata</i> (Latreille, 1803)			X
<i>Pisa tetraodon</i> (Pennant, 1777)			X
<i>Pisidia longicornis</i> (Linnaeus, 1767)	X	XXX	XX
<i>Processa edulis crassipes</i> Nouvel & Holthuis, 1957			X
<i>Xantho pilipes</i> A. Milne-Edwards, 1867			
<i>Achelia echinata</i> Hodge, 1864	X		X
<i>Achelia hispida</i> Hodge, 1864	XX	X	XX
<i>Ammothella longipes</i> (Hodge, 1864)	X		
<i>Anoplodactylus angulatus</i> (Dohrn, 1881)			X
<i>Callipallene brevirostris</i> (Johnston, 1837)	X		X
<i>Endeis spinosa</i> (Montagu, 1808)	X	X	XX

<i>Nymphon gracile</i> Leach, 1814	x		xx
Echinodermata			
<i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje, 1828)	xxx	xx	xxx
<i>Antedon bifida</i> (Pennant, 1777)	x		xxx
<i>Aslia lefevrii</i> (Barrois, 1882)		x	x
<i>Asterina gibbosa</i> (Pennant, 1777)	xxx	xx	xxx
<i>Henricia sanguinolenta</i> (O.F. Müller, 1776)			x
<i>Ocnus lacteus</i> (Forbes & Goodsir, 1839)	x	xx	xxx
<i>Ophiothrix fragilis</i> (Abildgaard, in O.F. Müller, 1789)	x	x	x
<i>Ophiura albida</i> Forbes, 1839			x
<i>Pawsonia saxicola</i> (Brady & Robertson, 1871)	x		
Chordata			
<i>Aplidium pallidum</i> (Verrill, 1871)	xxx	x	xx
<i>Aplidium punctum</i> (Giard, 1873)	x	x	xx
<i>Aplidium turbinatum</i> (Savigny, 1816)	x	x	
<i>Aplidium</i> Savigny, 1816 (<i>A. elegans</i> (Giard, 1872))		x	x
<i>Archidistoma aggregatum</i> Garstang, 1891	x		
<i>Ascidia mentula</i> Müller, 1776		xx	x
<i>Botryllus schlosseri</i> (Pallas, 1766)	xxx	x	xx
<i>Dendrodoa grossularia</i> (Van Beneden, 1846)	xx	xx	x
<i>Didemnum maculosum</i> (Milne-Edwards, 1841)	xxx	xxx	xxx
<i>Diplosoma listerianum</i> (Milne-Edwards, 1841)			x
<i>Distomus variolosus</i> Gaertner, 1774	xxx	xx	x
<i>Lissoclinum perforatum</i> (Giard, 1872)	x	xx	x
<i>Molgula citrina</i> Alder & Hancock, 1848	xx	xxx	xxx
<i>Molgula tubifera</i> (Orstedt, 1844)	x	x	
<i>Morchellium argus</i> (Milne-Edwards, 1841)			x
Polyclinidae Milne-Edwards, 1841		x	
<i>Polyclinum aurantium</i> Milne-Edwards, 1841	x	xxx	xxx
<i>Pyura</i> Molina, 1782	x	x	x
<i>Styela rustica</i> Linnaeus, 1767	x	xxx	xxx
<i>Trididemnum</i> Della Valle, 1881	xxx		xx
<i>Ciliata mustela</i> (Linnaeus, 1758)			o
<i>Conger conger</i> (Linnaeus, 1758)			o
<i>Cynoglossus</i> Hamilton, 1822			o
<i>Labrus bergylta</i> Ascanius, 1767			o
<i>Labrus mixtus</i> Linnaeus, 1758			o
<i>Lepadogaster lepadogaster</i> (Bonnaterre, 1788)			o
<i>Parablennius gattorugine</i> (Linnaeus, 1758)			o
<i>Taurulus bubalis</i> (Euphrasen, 1786)			o
<i>Trisopterus luscus</i> (Linnaeus, 1758)			o

3.3. MICROHABITATS ASSOCIES AUX FORETS DE LAMINAIRES :

ASSEMBLAGES DE FAUNE MOBILE

Linking occurrence, numerical and biomass abundances to investigate mobile fauna distribution in kelp forest microhabitats: Index of Relative Importance (Pinkas *et al.*, 1971) applied in community ecology

Jean-Charles Leclerc^{1,2,*}, Dominique Davoult^{1,2}, Laurent Lévêque^{1,3},

Jacques Grall⁴, Pascal Riera^{1,2}

Manuscrit en préparation pour la revue *Biodiversity and Conservation*

¹UPMC, Univ Paris 06, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, 29680 Roscoff, France

²CNRS UMR 7144 AD2M, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, 29680 Roscoff, France

³CNRS FR 2424, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, 29680 Roscoff, France

⁴ UMR 6539, LEMAR, Institut Universitaire Européen de la Mer, Place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané, France

*leclercjc@gmail.com

Abstract. Several measurements of species abundance can help to identify indicator species in communities. The most common are the numerical abundance, the biomass abundance as well as occurrence in samples. Owing to the absence of consistent relationships among these currencies at the community level, the estimations of species importance across communities can be altered by the choice of measurement unit. In the present study, we investigated, among microhabitats found in kelp forests, whether these units may provide contrasting information. In order to summarise these results, we propose to use the index of relative importance (IRI, Pinkas *et al.* 1971) to characterise the most important species of these microhabitats. To our knowledge, this index has never been applied to community ecology. The IRI considers the relative numerical and biomass abundances of a species compared to other species and the occurrence within a set of samples. Since abundances measurements are not compared among samples, this index needs a strong gradient in the data structure to be used.

Key words. SAD, Numerical abundance, Biomass, Occurrence, IRI, Kelp forests

Introduction

Identifying indicator species is a major challenge of community ecology and biodiversity conservation management (Legendre & Legendre 1998, Magurran 2004). This approach depends on the measurement unit, *i.e.* numerical abundance, biomass abundance, and occurrence in samples reflected by presence/absence data. Hierarchical and non-hierarchical classification procedures are commonly used to cluster samples (objects) into “groups” or “site/habitat groups” (Q-mode analyses), disregarding the *a priori* classification. Symmetrical approach can produce additional cluster among species (descriptors, R-mode analyses) which can be linked to groups of samples; therefore identifying characteristic assemblages. For that purpose, several ordination procedures have been proposed such as Correspondence Analyses, Detrended Correspondence Analyses, Principal Coordinates Analyses, or non-Metric Multidimensional Scalings. The multidimensional ordinations of species or samples can be strengthened through various agglomerative and divisive clustering methods (Legendre & Legendre 1998). These methods are applied on dissimilarity or distance matrix calculated on either raw/transformed data or dimensional coordinates resulting from ordination procedure (Legendre & Legendre 1998). In symmetrical approach, indicator species can be inferred from their relative contribution to the discriminant dimensions when a metric approach is used (Legendre & Legendre 1998), while it can be explored by similarity percentage analyses when a non-metric approach is considered (SIMPER, Clarke & Warwick 2001). The SIMPER procedure estimates the contribution of species to the similarity (Bray-Curtis index) between samples of one group, or to the dissimilarity between two groups of samples given a strong gradient between these groups. By using SIMPER procedure with quantitative data, species occurrence in samples is not directly taken into account. However, the variability in intra-group similarity can help to infer whether a species is found at a consistent abundance throughout (Clarke & Warwick 2001). Using an alternative approach, combining numerical abundance and occurrence has been proposed by Dufrêne et Legendre in their seminal paper (1997) introducing the indicator value index (IndVal). IndVal values are obtained for each of the successive hierarchical clustering levels of complex contingency tables. This asymmetrical approach provides a powerful mean to characterise indicator species across ecological communities, regardless the gradient strength in the data structure. However, since IndVal is calculated from both inter- and intra-group occurrence (“fidelity”) and abundance (“specificity”), this index should not be applied when abundance measurements cannot be accurately standardised to the same unit among samples. This issue

is particularly challenging in studies dealing with stratified microhabitats, including biogenic structures, whose breadth is difficult to estimate (e.g. percent cover, wet or dry weight, surface area, empty versus bio-volume, fractal dimension... see Jones 1971, McGuinness & Underwood 1986, Dean & Connell 1987b, Gee & Warwick 1994, Norderhaug 2004, Kostylev *et al.* 2005, Le Hir & Hily 2005, Wilding *et al.* 2007, Tokeshi & Arakaki 2012).

There are strong arguments in literature in favour of integrative analyses of species abundance distribution measurements (Tokeshi 1993, McGill *et al.* 2007, Morlon *et al.* 2009, Henderson & Magurran 2010) and indicator species determination should also benefit from such approaches. To our knowledge, there is no currency commonly applied in community ecology, that combines together information of occurrence with numerical and biomass abundance of species in samples. In the present paper, we investigated the species distributions in different stratified microhabitats featuring a NE Atlantic kelp forest, from occurrence, numerical, and biomass abundance data. These currencies provide contrasting information and we therefore propose to use a simplified index which combines them in order to identify accurate indicator mobile fauna species according to their relative importance in the assemblages (IRI, Pinkas *et al.* 1971, see also Hyslop 1980). Since the Index of Relative Importance has been initially developed for fish species-specific trophic ecology, its application in community ecology implies a relevant definition of the habitats studied. Although these variables are α -standardised within defined groups and do not reflect the actual β -“specificity” and β -“fidelity” (Duf rene & Legendre 1997, Tichy & Chytr y 2006) which consider these parameters across groups, the IRI presents interesting perspective to combine information on species distribution (Morlon *et al.* 2009, Henderson & Magurran 2010). The present study illustrates how the IRI can be used in complex ecosystems such as kelp forests. In such stratified ecosystems, abundance measurements are difficult to standardise among microhabitat samples, therefore α -specificity-based index can provide a fencing perspective. Since the user has confidence in his microhabitat-group definition, the asymmetrical application of IRI helps to summarise contrasting information in order to identify the most important species in an assemblage.

Materials and methods

Study site

The study site was located in the southern western channel near Roscoff (48°43.556N, 4°01.415W), France. The habitat is a dense, sheltered boulder field with some coarse interstitial sediment, situated 2.5 m below chart datum. At these depths in Europe, rocky shores are commonly dominated by the kelp species *Laminaria hyperborea* (Gunnerus) Foslie. Kelp individuals can reach up to 3.5 m in length and can be considered as a habitat of their own composed of three stratified parts: the lamina, the stipe and the holdfast (Kain 1963). Macroalgal epiphytes develop all along the entire thallus, making up a high amount of biomass (Whittick 1983) with various structural features. At the study site, lamina epiphytic biomass was dominated by the filamentous brown algae (*Ectocarpus* sp.), stipe epiphytes were dominated par the red algae *Palmaria palmata* (smooth leaf-like) on the uppermost part, *Phycodryis rubens* and *Cryptopleura ramosa* (both split leaf-like) on the middle part and *Rhodomenia pseudopalmata* (smooth leaf-like) on the lower part. Branching holdfasts are dominated by crustose Corallinales / *Peyssoniella* species together with smooth leaf-like *Callophyllis laciniata*. The rock substratum has a heterogeneous topography (crevices, pits, sediment patches) and allow the development of abundant and diverse red algae such as the perennial *Phyllophora crispa* (rigid/rough leaf-like), *Calliblepharis ciliata* (rough leaf-like), *Dilsea carnosa* (smooth leaf-like), *Corallina elongata* and *Heterosiphonia plumosa* (both bushy). . In previous studies, the faunal communities were found differently distributed among these lamina, stipe and holdfast (Schultze *et al.* 1990, Christie *et al.* 2003, Christie *et al.* 2007) while communities associated with the surrounding substratum have been mostly overlooked (Norton *et al.* 1977).

At the study site, during autumn 2010, *Laminaria hyperborea* densities were measured within 0.25 m² horseshoe quadrats (60 replicates), for three stipe length classes: 0-10 cm, 10-40 cm, > 40 cm. Densities were estimated at 16.9 ± 11.4 individuals m⁻² (\pm SD), largely dominated by canopy plants (stipe > 40 cm, 13.1 ± 6.6 ind. m⁻²).

Sampling

Sampling, replicated four times throughout a year, was performed by scuba-divers during mid-November 2010, late March 2011, late June 2011 and mid-September 2011. At

each sampling occasion, five *L. hyperborea* adults were collected in 1 mm mesh bags (Christie *et al.* 2003). Few mobile species inhabit laminae (Norton *et al.* 1977, Christie *et al.* 2003); therefore stipe and its adjoining lamina were collected in the same bag while the holdfast was collected separately. The surrounding substratum was sampled in 0.1 m² quadrats using an air pump connected to a 1 mm mesh collector (five replicates).

In the laboratory, each bag was carefully rinsed with seawater over a 500 µm sieve. Bag contents were fixed in their entirety with a buffered formaldehyde solution (3 %). Finally, mobile fauna was sorted according to origin (stipe/lamina, holdfast or rock substratum), identified, counted, and weighted (ash free dry mass, Crisp 1984) at the species level (except for Nematoda).

Data analyses

Species richness (S), numerical abundance (NA), biomass abundance (BA) and mean individual body mass ($B = BA / NA$) were considered amongst microhabitats (stipe/lamina, holdfast and rock) using one-way analyses of variance (ANOVA). Prior ANOVA, the homoscedasticity of the data was tested using Cochran C-tests. Numerical abundance raw data violated the homoscedasticity hypothesis; therefore a log-transformation of these data was performed to ensure homoscedasticity (Sokal & Rohlf 1995). ANOVAs were followed by Student-Newman-Keuls post-hoc tests for comparisons among habitats when appropriate. It should be noted that units differed among samples of stipe, holdfast and surrounding substratum; therefore such inter-habitat comparisons of BA, NA, and S were mainly of data description, and further interpretation should be avoided. Conversely, the mean body mass B, even calculated from NA and BA data, provided additional information on species habitat use, disregarding any measure of habitat size and complexity. Unlike the species richness and abundance measurements, the evenness in abundance distribution can be accurately compared among these habitats (e.g. Magurran 2004). The Pielou estimates of evenness J' was calculated from biomass and numerical abundance data in order to highlight any contrasting information on species distribution among habitat according to abundance distribution currencies. Comparison among samples was permitted by assuming that species J' was unbiased by the number of species and that species abundance distribution was properly assessed by our sampling strategy within each microhabitat. Any contrast in evenness J' according to the variable used (two modalities) and to the habitat (three modalities) was compared using a two-way ANOVA. Although J' data transformation (arc-sin) was not

sufficient to achieve homogeneity of variances (Cochran C-test), ANOVA was considered sufficiently robust to analyse untransformed data since the design was balanced and samples were large ($n = 20$) for each modality (Sokal & Rohlf 1995, Underwood 1997). Freeware R statistical environment was used for these statistical analyses (R Development Core Team 2012).

Mobile fauna assemblages were analysed from occurrence, abundance, and biomass data, according to their microhabitats (stipe/lamina, holdfast and rock), using PRIMER 6 (Plymouth Routine in Multivariate Ecological Research) software. Species numerical and biomass abundances were standardised by their respective total for each sample (%NA and %BA). Similarity among samples was estimated using the Bray-Curtis Similarity Index (Clarke & Warwick 2001) for each dataset. Samples were ordinated by a non-metric Multidimensional Scaling (nMDS) while their differences among microhabitats (fixed factor) were analysed by permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA, Anderson 2001, McArdle & Anderson 2001, Anderson *et al.* 2008). Considering each variable separately, the contributions of each species to intra-group similarities were estimated from similarity percentage (SIMPER) analyses (Clarke & Warwick 2001).

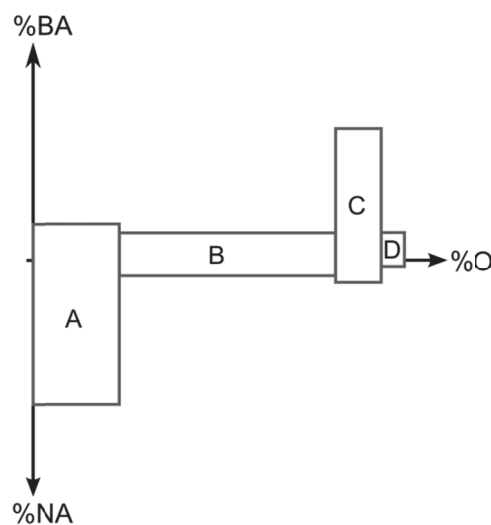


Figure 1 Graphical representation of specific IRI components: Occurrence (%O), Numerical (%N), and Biomass (% W) percentages.

The Index of Relative Importance, IRI' (Pinkas *et al.* 1971) was determined for each species found in a group of sample, and calculated as follows:

$$\text{IRI}' = (\% \text{NA} + \% \text{BA}) \times \% \text{O}$$

where %NA and %BA are the relative percentage of numerical abundance and the relative percentage of biomass abundance, respectively, in a group of samples. %O is the percentage

of occurrence of a species in a group of samples. Note that the original index (IRI) used the volumetric percentage (%VA instead of %BA in IRI'), assuming that %VA is directly proportional to %BA (Hyslop 1980, Cortès 1997, White *et al.* 2007). The IRI' of the different species were expressed as percentages according to Cortès (1997) recommendations in order to promote comparisons among habitats. This also permitted comparisons of species contributions estimated from IRI' and from SIMPER analyses (intra-group similarity) using presence/absence, numerical, and biomass abundance. Cumulative contributions to the Bray-Curtis similarity in %BA, %NA and occurrence data were compared one to another and with the cumulated %IRI' by *k*-dominance plots following Warwick (1986, see also Tokeshi 1993, Magurran 2004, Morlon *et al.* 2009). Such representation illustrates the number of species responsible of a fixed threshold in intra-group contribution, i.e. the number of indicator species per group, with regard to the abundance measurement.

The IRI' can be illustrated (Fig. 1) by the surface area resulting from the disposition of three axes (%NA, %MA and %O) on the same plan. In this trivial example, the species A is numerically abundant but represents a relative small proportion of the total biomass, due to its small size (low body-mass. The important %NA and the relatively low %O together suggest a patch distribution. Species A distribution contrasts with the widespread species B (high %O), represented by relatively low %N and %M. Species C is particularly abundant in term of biomass and therefore has an important body mass regarding the low %N. Finally, species D is the less important species owing to lower %N, %M, and %O compared to other species.

Results

Strong structures were observed among microhabitats for each variable considered (Fig. 2). Different assemblages of mobile fauna were observed among stipe, holdfast, and rock according to occurrence data (Fig. 2a, PERMANOVA, $Pseudo-F_{2,57} = 12.7$, $P < 0.001$). Mobile fauna species were also differently distributed among these strata according to their relative numerical (Fig. 2b, $Pseudo-F_{2,57} = 29.6$, $P < 0.001$) and biomass abundances (Fig. 2c, $Pseudo-F_{2,57} = 18.5$, $P < 0.001$).

Across kelp forest microhabitats, 272 mobile fauna species were identified during the samplings (131 on stipe + lamina, 169 in holdfast and 213 on the surrounding substratum). Holdfast and rock samples had comparable species richness while it significantly differed from the stipe species richness (Fig. 3D, ANOVA, $F_{2,57} = 15.20$, $P < 0.001$). On average, 220

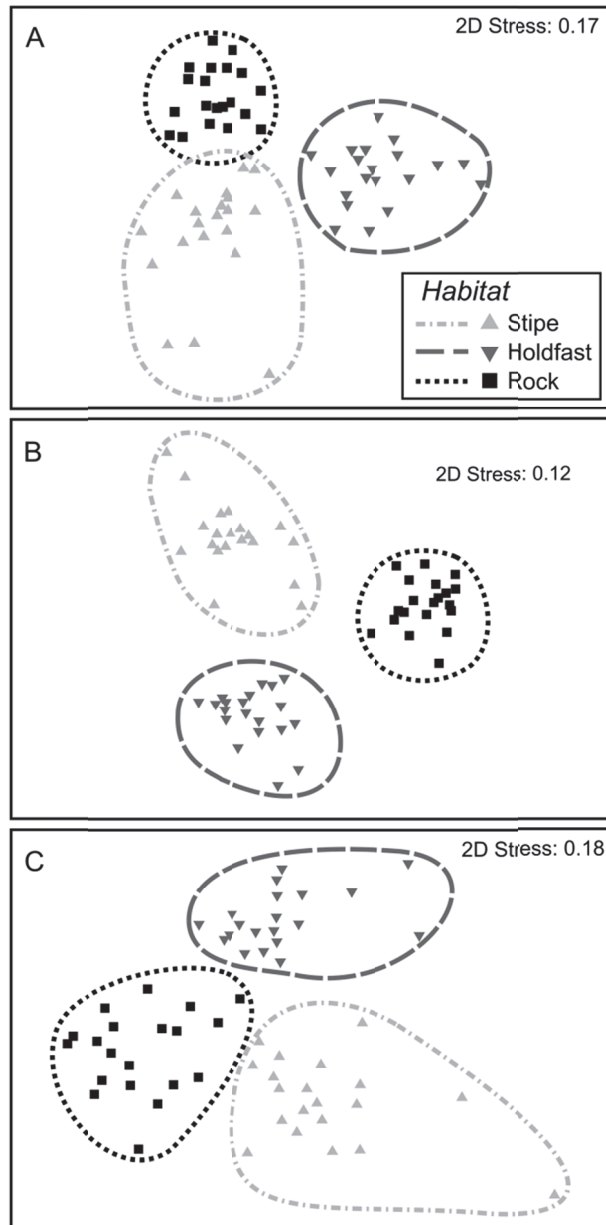


Figure 2 Non-metric Multidimensional Scaling (nMDS) of samples according to their corresponding microhabitat (Stipe, Holdfast, Rock) in kelp forest. Ordinations were based on Bray-Curtis similarity based on species occurrence (A), numerical percentages (B), and biomass percentages (C).

individuals were encountered on stipe and within holdfast, an abundance almost half what was found on 0.1 m² of rocky substratum (Fig. 3A, $F_{2,57} = 7.14$, $P < 0.01$). The biomass abundance was on average significantly two-fold higher within holdfast compared to stipe while it was intermediate on the rock (Fig. 3B, ANOVA, $F_{2,57} = 6.16$, $P < 0.001$). Regardless differing units among samples, these gaps between numerical and biomass abundances among microhabitats can be roughly explained by the larger mean body-mass of species sheltered within holdfasts compared to species found on stipes and on the surrounding substratum (Fig. 3C, ANOVA, $F_{2,57} = 6.14$, $P < 0.001$).

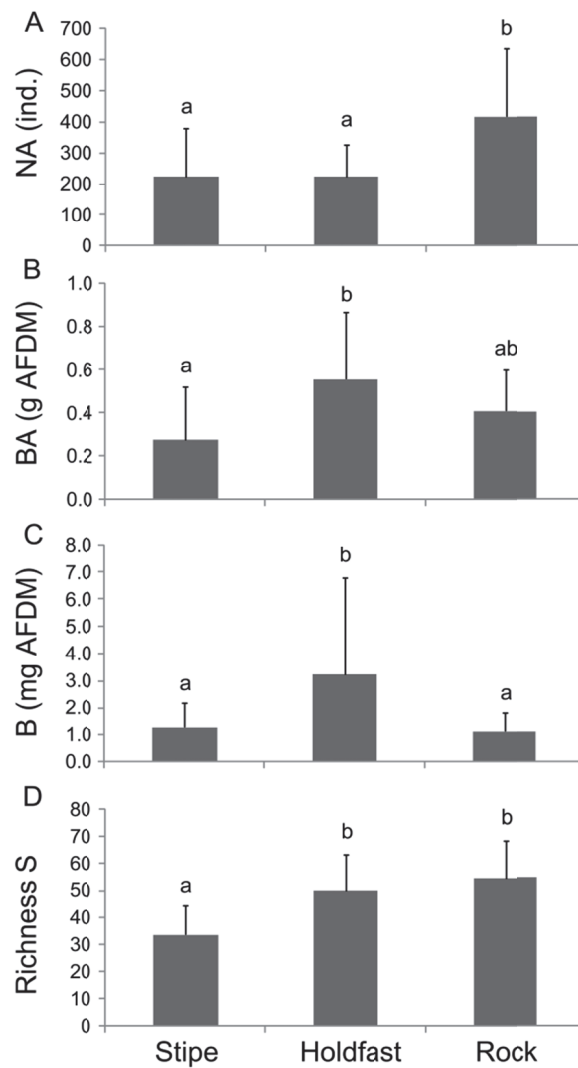


Figure 3 Numerical abundance (A), biomass abundance (B), individual mean body mass (C), species richness S (D) for each microhabitat found in the kelp forest. Results of Student-Newman-Keuls post-hoc tests are indicated above bars.

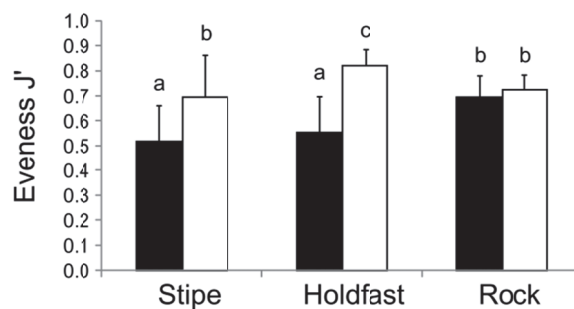


Figure 4 Piélou's evenness calculated either from biomass abundance or from numerical abundance for each microhabitat found in the kelp forest. Groups sharing the same superscript letter are not significantly different (SNK tests).

When Piélou evenness are compared among the factors microhabitats and abundance measurements used to calculate it (Fig. 4), the latter explained 72.7 % of the variance in the two way ANOVA (Table 1). Moreover a significant interaction was found between these two

factors, meaning that the abundance measurement may hamper comparisons of evenness among microhabitats. The greatest evenness in biomass abundance was found on the rock substratum whereas the greatest evenness in numerical abundance was found within holdfast.

Table 1 Results of analysis of variance testing for differences in Pielou evenness (J') among kelp forest strata and between the variable (biomass or numerical abundance) used to calculate it. Homoscedasticity hypothesis was not met (Cochran C-test, $C_{19} = 0.37$, $P < 0.01$).

Source of variation	<i>df</i>	MS	<i>F</i>	<i>P</i>
Habitat	2	0.119	8.588	<0.001
Variable	1	0.739	53.536	<0.001
Habitat×Variable	2	0.145	10.527	<0.001
Res.	114	0.0138		

SNK interpretations:

Using Biomass abundance: J' Rock > Holdfast = Stipe

Using Numerical abundance : J' Holdfast > Rock = Stipe

These contrasts in species evenness according to the different currencies can be illustrated from cumulative contribution curves (Fig. 5). On stipe (131 species), the first 7 species contributed to 90% of the stipe sample-similarity in relative biomass abundance (Fig. 5A), whereas this threshold was reached by the 14th species when considering numerical abundance and by the 35th species (present on 35 % of stipe samples) considering occurrence data. Within holdfast (169 species), cumulative contribution curves clearly differed from each other (Fig. 5B), with cumulated contribution to the similarity in %BA consistently above the cumulated contribution to the similarity in %NA. The 90% threshold was reached by the 16th species and by the 32nd species, when considering biomass and numerical abundance, respectively. Using presence/absence data, this threshold was reached by 52nd species (45 %O). On the surrounding substratum (Fig. 5C), although the cumulative contribution to the similarity in %NA curve was above the other, these curve almost overlapped. The 90 % threshold was reached by the 17th species using numerical data and by the 23rd species using biomass. Owing to important species fidelity among rock substratum samples, the first 52 species accounted to 90% of intra-group similarity estimated from presence/absence data. For all strata, the cumulated %IRI' curve fell among the others (Fig. 5) as a result of the combining properties of this index.

On stipe + lamina, 13 species accounted for the first 90 %IRI' (Table 1). The most important species were three grazers; *Patella pellucida*, *Gibbula cineraria* and *Platynereis dumerilii*, that displayed contrasted dominance according to the variable considered. For instance, although *Gibbula cineraria* dominated the biomass (32.6 %), it occurred on 75 % of

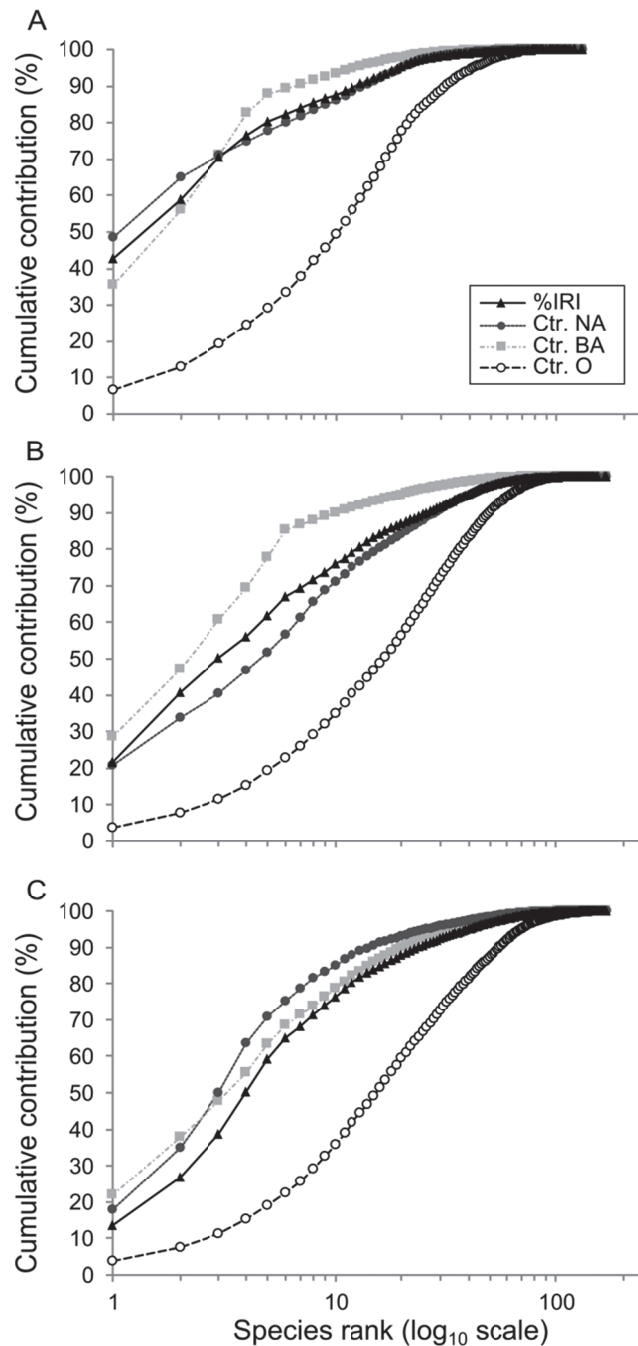


Figure 5 Cumulative %IRI' and cumulative contributions to intra-group Bray-Curtis similarity according to species presence/absence (Ctr. O), biomass abundance (Ctr. BA) and numerical abundance Ctr. NA) within microhabitats found in kelp forests: stipe + lamina (A), holdfast (B) and rock (C). Species are ranked from the most to least dominant in terms of either Ctr. O, Ctr. NA, Ctr. BA or %IRI'.

samples and represented only 1.2 % of numerical abundance. Apart from large bodied predators *Asterina gibbosa* and *Calliostoma zzyphinum*, the remaining dominant species ranged between 1.5 and 3.6 %NA and occurred at least in 50 % of stipe samples. Within holdfast, the first 90 %IRI' was represented by 26 species and this index summarised contrasting information. For instance, the most important species was the crab *Pilumnus*

hirtellus, found in 85% of holdfast samples. This large body-massed predator accounted for 39 %BA, and only for 0.7 %NA. Information was less contrasted among variables for the annelids *Platynereis dumerilii*, *Eupolymnia nesidensis*, *Branchiomma bombyx*, and *Nicolea venustula*. Most of the remaining species were small body-massed, numerically abundant, and commonly found in samples (55-100 %O). Finally, on the rocky substratum, the first 90%IRI' were represented by 23 species, among which the more important were deposit-feeders such as *Bittium reticulatum*, *Barleeia unifasciata*, *Rissoa parva*, and *Pista elongata*.

Table 1 Most important mobile fauna species (90 %IRI') ranked by their respective %IRI' within kelp forest strata (Stipe + Lamina, Holdfast, Rock). Main trophic groups (TG) corresponds to suspension-feeders (SF), deposit-feeders (DF), grazers (G), sessile fauna predators (sfP), mobile fauna-predators (mfP). %NA: percentage of numerical abundance, %BA: percentage of biomass abundance, %O: percentage of occurrence across samples within a group, Values in brackets: corresponding contribution to intro-group Bray-Curtis similarity.

Species / Habitat	TG	%NA (ctr)	%BA (ctr)	%O (ctr)	%IRI'
STIPE					
<i>Patella pellucida</i>	G	45.6 (48.5)	20.8 (20.6)	100.0 (6.5)	42.7
<i>Gibbula cineraria</i>	G	1.2 (0.9)	32.6 (35.4)	75.0 (3.2)	16.3
<i>Platynereis dumerilii</i>	G	11.2 (6.5)	6.8 (11.5)	100.0 (6.5)	11.6
<i>Asterina gibbosa</i>	sfP	1.1 (1.1)	11.4 (15.0)	75.0 (3.2)	6.0
<i>Anomia ehippium</i>	SF	3.6 (6.1)	2.3 (5.3)	100.0 (6.5)	3.8
<i>Jassa falcata</i>	SF	2.9 (3.6)	0.6 (0.8)	85.0 (4.3)	1.9
<i>Barleeia unifasciata</i>	G	2.8 (3.0)	0.7 (1.1)	85.0 (4.3)	1.9
<i>Nicolea venustula</i>	DF	1.3 (1.4)	1.0 (1.5)	85.0 (4.3)	1.3
<i>Amphiglena mediterranea</i>	SF	1.8 (2.3)	0.2 (0.3)	85.0 (4.6)	1.1
<i>Pista elongata</i>	DF	1.5 (1.3)	0.8 (0.9)	75.0 (3.2)	1.1
<i>Lacuna parva</i>	G	2.8 (0.7)	0.6 (0.3)	50.0 (1.2)	1.1
<i>Calliostoma ziziphinum</i>	sfP	0.1 (0.1)	10.0 (1.0)	15.0 (0.1)	1.0
<i>Amphipholis squamata</i>	DF	1.5 (1.5)	0.2 (0.4)	80.0 (3.7)	0.9
HOLDFAST					
<i>Pilumnus hirtellus</i>	mfP	0.7 (0.9)	39.0 (28.6)	85.0 (2.7)	21.5
<i>Platynereis dumerilii</i>	G	17.9 (20.6)	13.5 (18.5)	95.0 (3.3)	19.1
<i>Eupolymnia nesidensis</i>	DF	8.3 (13.2)	6.8 (13.6)	100.0 (3.8)	9.6
<i>Branchiomma bombyx</i>	SF	4.4 (6.3)	4.8 (8.6)	100.0 (3.8)	5.9
<i>Nicolea venustula</i>	DF	4.7 (6.6)	5.1 (7.6)	90.0 (3.1)	5.7
<i>Pisidia longicornis</i>	SF	3.2 (5.1)	4.9 (8.4)	100.0 (3.8)	5.2
<i>Rissoa parva</i>	DF	3.3 (4.2)	0.3 (0.4)	100.0 (3.8)	2.3
<i>Nematoda spp.</i>	sfP	3.9 (4.7)	0.1 (0.1)	90.0 (3.0)	2.3
<i>Syllis variegata</i>	sfP	3.1 (4.7)	0.4 (0.7)	100.0 (3.8)	2.2
<i>Anomia ehippium</i>	SF	2.7 (3.3)	0.9 (1.2)	95.0 (3.5)	2.1
<i>Dipolydora sp.</i>	DF	3.8 (1.3)	0.2 (0.1)	65.0 (1.6)	1.6
<i>Polycirrus medusa</i>	DF	0.5 (0.5)	3.1 (1.5)	70.0 (1.8)	1.6
<i>Maera inaequipes</i>	DF	2.8 (2.0)	0.4 (0.4)	75.0 (2.0)	1.5
<i>Alvania semistriata</i>	DF	2.6 (2.4)	0.2 (0.2)	75.0 (2.2)	1.3
<i>Janira maculosa</i>	DF	1.8 (1.9)	0.2 (0.3)	90.0 (2.9)	1.1
<i>Syllis columbretensis</i>	sfP	1.5 (1.7)	0.2 (0.2)	85.0 (2.6)	0.9
<i>Odontosyllis ctenostoma</i>	sfP	1.4 (1.1)	0.3 (0.3)	80.0 (2.2)	0.9
<i>Parasabella langheransi</i>	SF	1.5 (1.0)	0.2 (0.2)	75.0 (1.9)	0.8
<i>Bittium reticulatum</i>	DF	1.1 (1.1)	0.3 (0.4)	75.0 (1.9)	0.7
<i>Asterina gibbosa</i>	sfP	0.3 (0.2)	1.7 (1.2)	45.0 (0.7)	0.6

<i>Leucothoe spinicarpa</i>	mfP	1.3 (0.8)	0.1 (1.0)	60.0 (1.3)	0.6
<i>Pista elongata</i>	DF	1.0 (1.1)	0.2 (0.3)	70.0 (1.8)	0.5
<i>Ocnus lacteus</i>	SF	0.6 (0.5)	0.7 (0.7)	65.0 (1.5)	0.5
<i>Elasmopus</i> sp.	G	0.8 (1.0)	0.2 (0.3)	75.0 (2.0)	0.5
<i>Micrura</i> sp.	mfP	0.5 (0.6)	0.6 (0.6)	70.0 (1.8)	0.5
<i>Nephasoma minutum</i>	DF	1.1 (0.4)	0.2 (0.1)	55.0 (1.0)	0.5
ROCK					
<i>Bittium reticulatum</i>	DF	11.5 (15.0)	8.8 (15.7)	100.0 (3.8)	13.7
<i>Barleeia unifasciata</i>	DF	16.4 (17.1)	5.5 (7.9)	90.0 (3.0)	13.2
<i>Rissoa parva</i>	DF	14.5 (17.8)	3.5 (5.3)	100.0 (3.8)	12.1
<i>Pista elongata</i>	DF	10.9 (13.7)	6.4 (9.9)	100.0 (3.8)	11.7
<i>Asterina gibbosa</i>	sfP	1.3 (1.8)	12.7 (22.0)	95.0 (3.5)	8.9
<i>Platynereis dumerilii</i>	G	5.0 (7.1)	3.5 (7.6)	100.0 (3.8)	5.7
<i>Antedon bifida</i>	SF	2.8 (1.8)	2.5 (2.4)	90.0 (3.0)	3.2
<i>Tricolia pullus</i>	G	3.0 (3.0)	1.9 (3.0)	95.0 (3.4)	3.1
<i>Amphipholis squamata</i>	DF	3.2 (4.3)	0.8 (1.3)	100.0 (3.8)	2.7
<i>Chauvetia brunnea</i>	DF	2.6 (3.5)	1.3 (2.4)	95.0 (3.4)	2.5
<i>Lacuna parva</i>	G	2.0 (1.2)	2.6 (1.8)	75.0 (1.9)	2.3
<i>Eupolytnia nesidensis</i>	DF	1.3 (1.6)	1.5 (2.2)	95.0 (3.4)	1.7
<i>Anapagurus hyndmanni</i>	mfP	1.4 (0.8)	1.0 (0.8)	80.0 (2.2)	1.3
<i>Lysianassa ceratina</i>	mfP	0.9 (0.8)	1.1 (1.2)	80.0 (2.4)	1.1
<i>Achaeus cranchii</i>	mfP	0.1 (0.1)	4.1 (0.9)	35.0 (0.4)	1.0
<i>Gibbula cineraria</i>	G	0.3 (0.1)	2.7 (1.8)	45.0 (0.6)	0.9
<i>Nymphon gracile</i>	mfP	0.9 (0.4)	1.3 (1.3)	60.0 (1.1)	0.9
<i>Ocnus lacteus</i>	SF	0.7 (0.7)	0.5 (0.7)	95.0 (3.4)	0.8
<i>Amphiglena mediterranea</i>	SF	0.5 (0.4)	1.2 (0.4)	65.0 (1.6)	0.8
<i>Aora spinicornis</i>	DF	1.0 (1.0)	0.2 (0.2)	85.0 (2.6)	0.7
<i>Endeis laevis</i>	mfP	0.4 (0.2)	1.8 (0.6)	50.0 (0.8)	0.7
<i>Dexamine spinosa</i>	DF	0.7 (0.2)	0.7 (0.4)	55.0 (0.9)	0.5
<i>Nephasoma minutum</i>	DF	0.5 (0.5)	0.5 (0.5)	80.0 (2.2)	0.5

Discussion

In ecological communities, numerical and biomass abundances are obviously linked but the strength of this relationship cannot be easily predicted within a community (Morlon *et al.* 2009), even more considering a set of samples examining a reduced range of body size (Tokeshi 1993, White *et al.* 2007). This relationship may depend on the local-scale division of resource that can be influenced by either the species range distribution or the individual body size spectra, varying within and across taxonomic or functional groups (Jonsson *et al.* 2005, White *et al.* 2007) as well as within and across habitats. In local communities, equivocal links between numerical, biomass abundance and body mass strongly support comprehensive analyses for future ecological research (Cohen *et al.* 2003, Jonsson *et al.* 2005, McGill *et al.* 2007, Morlon *et al.* 2009, Henderson & Magurran 2010).

In the present study, microhabitats associated with kelp forests were shown to display different species assemblages and distributions according to presence/absence, biomass and

numerical abundance data. The canopy (stipe/lamina) had the lower species richness when compared to the bottom (holdfast and rock). On the bottom, species abundance and richness may be promoted by habitat complexity that enhances organic matter retention and prevents species from physical and biological stresses (Hauser *et al.* 2006, Christie *et al.* 2007, Kovalenko *et al.* 2012). This is supported by our results on the diversity of small body-sized deposit-feeder species dominating the rocky substratum in terms of numerical abundance and occurrence in samples. In contrast, the top level (Stipe/lamina), upon which epiphytic macroalgae are less complex than epilithic counterparts, was dominated by large grazer species (Table 1) found in low abundance in holdfast and on the rock (Christie *et al.* 2007).

As highlighted by cumulated contribution curves, selecting the 90 % threshold does not allow the determination of the same number of characteristic species according to the abundance unit. On stipe, the low evenness in biomass induced the selection of 7 dominant species using this measurement of abundance. Among these large body-massed species, only *Branchiomma bombyx* was excluded by the 90%IRI' threshold since it accounted to less than 1%NA and 75%O. On stipe, by considering the numerical abundance which is more evenly distributed, the 90%IRI' threshold allowed to select the small body-sized species *Jassa falcata*, *Barleeia fasciata*, *Amphiglena mediterranea*, *Amphipholis squamata*, *Pista elongata*, which displayed an important fidelity to this habitat (occurrence) and includes well-known particle-feeders of this kelp strata (Schultze *et al.* 1990, Christie *et al.* 2003, Norderhaug *et al.* 2003, Christie *et al.* 2007). On stipe, *Lacuna parva* did not account for the NA and BA 90% thresholds while this species was included in the occurrence threshold. Although *L. parva* was not encountered throughout the year, this species appeared to reproduce mainly within this microhabitat as several egg capsules were encountered on Delesseriaceae in March and to be, with *Platynereis dumerilii*, the main red algae grazers of epiphytic red algae (Leclerc *et al.* in press-a). Within holdfast, as on stipe, evenness in biomass was lesser than evenness in numerical abundance due to the importance of large body-sized species. Among these species, important particle-feeders were missed by the 90%NA threshold, *i.e.* *Polycirrus medusa* and *Ocnus lacteus* which were encountered in 65-70 % of the samples. Alternatively, the 90%NA threshold included 21 small body-sized taxa which were missed by the 90%BA threshold, including 15 taxa considered as important by the IRI' such as several deposit-feeders (e.g. *Janira maculata*, *Elasmopus* sp., *Maera inaequipes*, *Rissoa parva*, *Alvania semistriata*, *Bittium reticulatum*, *Dipolydora* sp., *Pista elongata*), suspension-feeders (e.g. *Parasabella langheransi*, *Jasminera elegans*) and predators (e.g. *Leucothoe spinicarpa*, *Syllis variegata*, *S.*

columbretensis, *Micrura* sp., *Nematoda* spp.). Most of these species are important components of kelp holdfast according to previous studies from Europe (Jones 1971, Norton 1971, Moore 1973c, Norton *et al.* 1977, Schultze *et al.* 1990, Hauser *et al.* 2006, Schaal *et al.* 2010, Gestoso *et al.* 2012). Unlike large body-massed species (e.g. *Pilumnus hirtellus*) which preferentially inhabit large available space within the holdfast base, small body-sized species can occur within smaller interstices formed by intertwined haptera in greater numerical abundance in most holdfast samples.

By considering the species fidelity to a single defined habitat, the asymmetrical use of the IRI' provides more consistent definition of indicator species. In symmetrical approach such as *IndVal*, fidelity is considered for the classification of groups (Dufrêne & Legendre 1997, Mouillot *et al.* 2002). In the present study, the importance of fidelity to a microhabitat can be illustrated by cumulated contribution to similarity curves (Fig. 5). On the surrounding substratum, species biomass and numerical distributions were characterized by comparable evenness; therefore their cumulated contribution to intra-group similarity almost overlapped (Fig. 5C). Most of the dominant species either in biomass or numerical abundances were also found in a great number of rock samples (%O, Table 1). By taking into account this important fidelity, the cumulated %IRI' curve approach the cumulated contribution to occurrence similarity among rock samples (Fig. 5C), greater than it does for stipe and holdfast samples (Fig. 5A,B). However, the IRI' is based on intra-group specificity (%NA, %BA) and fidelity (%O) which strongly differs from *IndVal* index which investigates specificity and fidelity across groups. Using the IRI' approach, the specificity is thus linked to the relative abundance of other species and requires an appropriate sampling effort among well-defined (*a priori*) groups and a strong gradient in the data structure. This issue has been previously addressed (Belbin & McDonald 1993, Dufrêne & Legendre 1997, Legendre & Legendre 1998) and must be considered before using the IRI'. As an example from the present study, the annelid *Platynereis dumerilii* was found to be one of the most important species in all microhabitats of kelp forests and, hence poorly contributed to their discrimination. Nonetheless, species relative abundance currencies, thought dependent of the absolute abundance of other species, should be required when the habitat size cannot be standardized across samples. Otherwise, quantitative abundance should be avoided and *IndVal* approaches solely based on the species fidelity (presence/absence data) across group of samples should be preconized to characterize discriminating species (Chytrý *et al.* 2002).

In conclusion, occurrence, biomass and numerical abundances highlighted contrasting patterns of species distribution across microhabitats found in kelp forests. Although all these abundance measurements strongly discriminated these microhabitats each other, they did not identify the same species as dominant. In order to summarize this information, we proposed to use the IRI' (Pinkas *et al.* 1971) which identified the most important species in these well-discriminated sub-communities. This intuitive index represents a first step towards integrating different currencies used in community ecology.

Acknowledgements. We would like to thank thank F Gentil and C Broudin for help with animal identification. We are especially grateful to the marine operations staff at the Roscoff Biological Station (*Service Mer & Observation SBR*), especially Y Fontana, W Thomas, M Camusat & N Guidal for the sampling set-up. This work benefited from the support of the Brittany Regional Council and the French Government through the National Research Agency with regards to an investment expenditure programme IDEALG which reference is stated as ANR-10-BTBR-04.

Chapitre 4.

LES FORETS DE *LAMINARIA HYPERBOREA* EN CONDITIONS CONTRASTEES

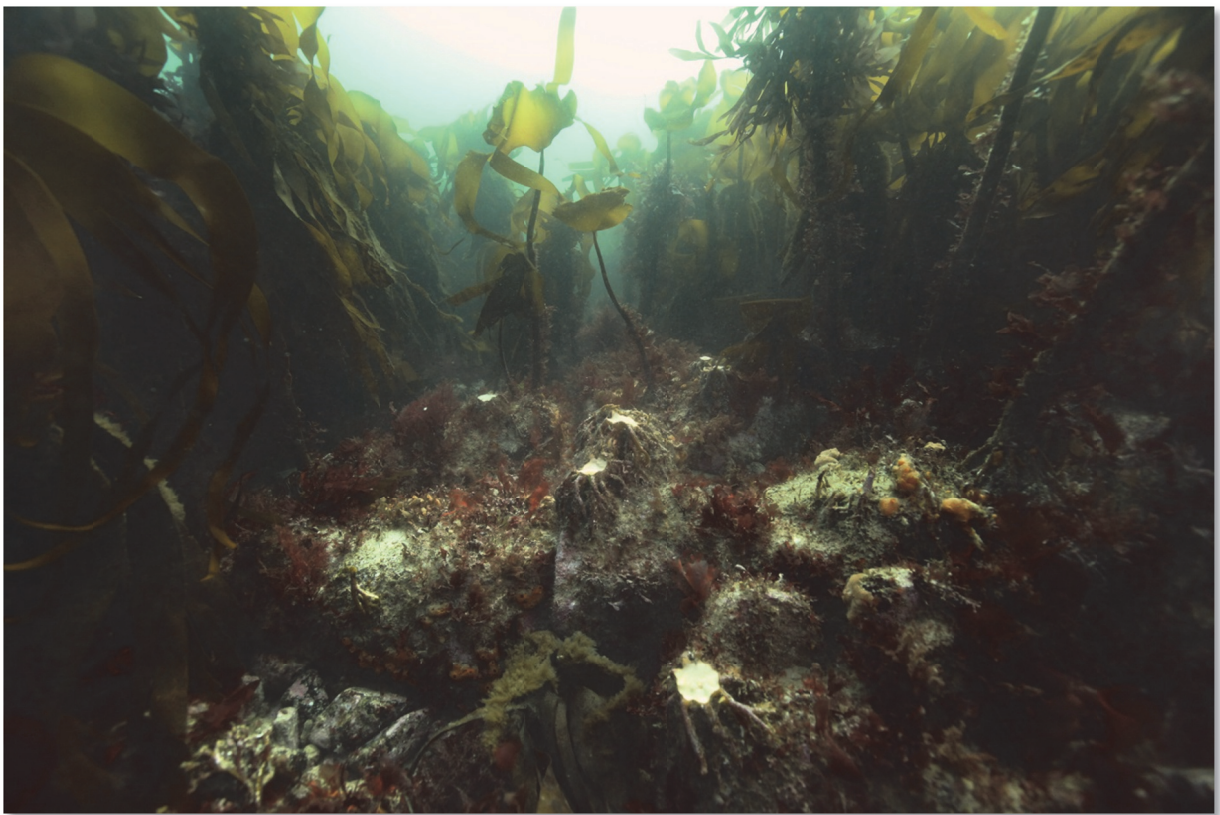


Image Wilfried Thomas, SBR

4.1. CONTEXTE SCIENTIFIQUE ET RESUME

Au cours des dernières décennies, différentes menaces pesant sur les forêts de laminaires ont été décrites à travers le monde suite à l'observation d'épisodes de dénudation à grande échelle (Vasquez 1995, Steneck *et al.* 2002, Connell *et al.* 2008, Lorentsen *et al.* 2010). Parmi les multiples facteurs pouvant intervenir dans ces phénomènes, les proliférations d'oursins du genre *Strongylocentrotus* en sont l'un des plus emblématiques. Dans l'hémisphère nord, à l'échelle locale, ces contrôles trophiques des populations de laminaires ont été observés le long des côtes pacifiques de la Californie jusqu'en Alaska (Estes & Duggins 1995, Steinberg *et al.* 1995, Graham 2004) et le long des côtes atlantiques dans le Maine, en Nouvelle Ecosse et en Norvège (Scheibling 1986, Sivertsen 1997). Les réductions massives des population de *Laminaria hyperborea* norvégiennes semblent avoir impliqué conjointement *Strongylocentrotus droebachiensis* et *Echinus esculentus*, qui possèdent des fonctions différentes dans l'écosystème (Hagen 1983, Norderhaug & Christie 2009). Contrairement à *S. droebachiensis*, *E. esculentus* est un consommateur généraliste qui se nourrit aussi bien de juvéniles de laminaires que d'autres macroalgues ou de faune sessile (Allen 1899, Forster 1959, Comely & Ansell 1988). L'espèce boréale *S. droebachiensis* présente une limite sud de distribution sur les côtes danoises (Norderhaug & Christie 2009) tandis que *E. esculentus* est présent sur l'ensemble des côtes atlantiques européennes. En Bretagne, *E. esculentus* semble être la seule espèce capable d'exercer un certain contrôle sur les populations de laminaires (Jones & Kain 1967, Arzel 1998, Sjøtun *et al.* 2006, Leblanc *et al.* 2011). Le régime alimentaire opportuniste de cette espèce questionne néanmoins sur sa fonction dans l'ensemble du réseau trophique et son impact au niveau des communautés stratifiées des forêts de laminaires (Hagen 1983, Emmerson & Yearsley 2004, Schmitz *et al.* 2004, Bruno & O'Connor 2005, O'Gorman & Emmerson 2009).

Depuis sa mise en place il y a près de vingt ans en Bretagne, l'exploitation de *Laminaria hyperborea* se base sur un système de rotation de 4 à 5 ans. Etabli d'après des études réalisées en Norvège, cette période de « jachère » permettrait localement à la production de l'espèce de se stabiliser entre deux périodes d'exploitation consécutives (Sjøtun *et al.* 1993, Sjøtun & Fredriksen 1995, mais voir Rinde & Sjøtun 2005). En Norvège, cette période de stabilisation est accompagnée d'une recolonisation importante des macroalgues épiphytes vivant sur les stipes ainsi que des espèces de faune mobile associées à ces microhabitats (Christie *et al.* 1998, Waage-Nielsen *et al.* 2003). Les impacts à court et à long termes de l'exploitation de *Laminaria hyperborea* sur les sous-strates demeurent toutefois

inconnus. D'après les analyses présentées dans le chapitre précédent, ces strates abritent une grande diversité de macroalgues, de macrofaune sessile et mobile en condition non perturbée, et qu'il est nécessaire de caractériser sous régime d'exploitation en Bretagne.

Dans la première partie de ce chapitre, nous présentons une comparaison de la diversité, de la structure et du fonctionnement trophique entre deux communautés à *Laminaria hyperborea* en mars 2011. La première communauté correspond à notre site d'étude localisé à proximité de Roscoff. D'après les informations dont nous disposons sur ce site, les laminaires y auraient été épargnées de toute exploitation par les goémoniers de la région. La seconde communauté correspond à un site au nord de l'archipel de Molène, où les laminaires ont été exploitées 4 à 5 ans plus tôt. Des observations répétées sur ces sites ont suggéré que les grands échinodermes de la sous-canopée, tels que *Marthasterias glacialis* et *Echinus esculentus* étaient abondants à Molène, tandis qu'ils étaient rares, voire absents à Roscoff. Cette tendance a été confirmée par un comptage complémentaire des espèces de mégafaune effectué en janvier 2013 sur ces sites. Des analyses du $\delta^{15}\text{N}$ ainsi que des observations de contenus digestifs conduites sur ces échinodermes ont mis en évidence leur fonction de grands prédateurs omnivores dans l'écosystème. En parallèle, la comparaison des communautés associées à ces deux sites a mis en évidence d'importants contrastes en termes de structure et de fonctionnement. Tandis que les strates supérieures étaient caractérisées par des assemblages et des biomasses de macroalgues épiphytes similaires, la sous-canopée montrait des différences particulièrement marquées de ces composantes. De même, la biomasse de consommateurs vivant sur la roche, et plus particulièrement des suspensivores sessiles, était particulièrement réduite à Molène comparée à Roscoff. Influençant la complexité de l'habitat, de tels contrastes semblent également influencer la distribution de l'ensemble des espèces associées à la sous-canopée. Dans ce chapitre, ces différences sont discutées à travers une série d'hypothèses d'alternatives ou complémentaires visant à être testées à l'avenir. D'après nos résultats, nous suggérons que les effets de l'exploitation des laminaires à l'échelle de l'ensemble des strates caractérisant ces écosystèmes en Bretagne doivent faire l'objet de suivis à plus long terme, dans une optique d'exploitation durable pour les communautés associées.

La seconde partie de ce chapitre rapporte les résultats préliminaires acquis sur une expérimentation visant à déterminer les perturbations provoquées par le peigne norvégien à micro-échelle. Cette étude a été réalisée dans le cadre du programme Hyperimp, dont le Parc Naturel Marin d'Iroise était partenaire. Notre étude s'est focalisée sur un suivi comparatif

entre la diversité taxonomique, la structure et le fonctionnement trophique rencontrés au sein d'une trace de peigne et à plusieurs mètres en dehors de cette trace. A cette échelle, un an après expérimentation, aucune différence marquée de complexité structurale des macroalgues, de diversité taxonomique et d'assemblages n'a été constatée sur la roche entre ces deux conditions. Des différences ont cependant été observées entre les pieds de laminaires ayant survécu au passage de peigne et les pieds plus âgés rencontrés en dehors. Hors trace, les laminaires plus âgées accueillait notamment une plus grande richesse spécifique de faune fixée et de faune mobile, avec des différences d'assemblages au niveau des stipes. Lors de son passage sur la roche, le peigne semble toutefois avoir mis à nu une partie du substrat rocheux par son action mécanique. Après un an, on observe notamment une plus forte abondance de cirripèdes et d'ascidies coloniales épilithiques au sein de la trace de peigne. Certaines espèces de suspensivores présentaient également des différences marquées de $\delta^{13}\text{C}$ entre les deux conditions. Par ailleurs, ces changements étaient apparemment dépendants de la strate où ces espèces ont été prélevées. Au niveau de la sous-canopée, le pool de matière organique déposée sur la roche et dans le sédiment et certains suspensivores (*Didemnum maculosum*, *Hiatella arctica* et *Branchiomma bombyx*) étaient plus appauvris en ^{13}C dans la trace de peigne qu'en dehors. Au contraire, certains consommateurs (*Anomia ephippium* et *Jassa falcata*) étaient davantage enrichis en ^{13}C au niveau des stipes épargnés par le peigne. Les perturbations liées au peigne norvégien sur la structure de la canopée et sur la structure fonctionnelle des suspensivores semblent donc induire des modifications de la composition du pool de matière organique à micro-échelle.

4.2. STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DE DEUX COMMUNAUTES CONTRASTEES EN BRETAGNE NORD

Community, trophic structure and functioning in two contrasting

Laminaria hyperborea forests

**Jean-Charles Leclerc, Pascal Riera, Martial Laurans, Cédric Leroux, Laurent Lévêque,
Dominique Davoult**

Manuscrit soumis dans la revue *Estuarine, Coastal and Shelf Science*

Corresponding author:

J-C Leclerc

leclercjc@gmail.com

Tel : +33 (0)2.98.29.23.77

Fax : +33 (0)2.98.29.23.24

J-C Leclerc - P Riera - C Leroux - L

Lévêque - D Davoult

UPMC Univ Paris 6

Station Biologique de Roscoff,

Place Georges Teissier

29680 Roscoff, France

J-C Leclerc - P Riera - D Davoult

CNRS, UMR 7144 AD2M

Station Biologique de Roscoff,

Place Georges Teissier

29680 Roscoff, France

C Leroux - L Lévêque

CNRS, FR 2424

Station Biologique de Roscoff,

Place Georges Teissier

29680 Roscoff, France

M Laurens

IFREMER

Laboratoire de Biologie Halieutique

Centre Bretagne

BP 70

29280 Plouzané

Abstract. Worldwide kelp forests have been the fields of several studies concerning ecosystems dysfunction in the past decades. Multifactorial kelp threats have been described and include deforestation due to human impact, cascading effect and climate change. In the present paper, we compared community and trophic structure in two contrasting kelp forests off the coasts of Brittany. One has been harvested five years before sampling and shelters abundant omnivorous predators, nearly absent from the other, which has been apparently preserved from kelp harvest. $\delta^{15}\text{N}$ analyses conducted on the overall communities were linked to the tropho-functional structure of the different strata featuring these forests. Our results yielded site-to-site differences of community and tropho-functional structures across kelp strata, particularly contrasting in terms of biomass on the understory. Likewise, isotope

analyses inferred the top trophic position of *Marthasterias glacialis* and *Echinus esculentus* which may be considered as strong interactors in the sub-canopy. Our intention is to discuss these patterns and propose a series of probable and testable alternative hypotheses to explain them. Among these hypotheses, we propose that differences of trophic and functioning result from confounded effects of long term recovery of the sub-canopy after kelp harvesting and community cascading involving these omnivorous predators. Given the species diversity and complexity of food web highlighted in these habitats, we call for further comprehensive research about the overall strata and tropho-functional groups for conservation management in kelps forests.

Keywords: *Laminaria hyperborea*, Community cascade, Sea urchins, *Marthasterias*, Stable isotopes, Biomass, Suspension-feeders, Omnivorous predators

Introduction

Trophic dysfunction occurring in worldwide kelp forests has been the subject of numerous studies during the past decades (see Steneck *et al.* 2002 for review). While spatio-temporal variability in kelp densities has often been attributed to intensive grazing by sea urchins, confounding abiotic and biotic cascading effects strongly depend on the system studied (Johnson & Mann 1988, Graham 2004, Steneck *et al.* 2004, Byrnes *et al.* 2006, Estes *et al.* 2011, Byrnes *et al.* 2013). For instance, in north-western Atlantic, intensive grazing events on kelps (dominated by *Saccharina longicruris*) have been mainly related to *Strongylocentrotus droebachiensis*, with regards to exclusion experiments (Breen & Mann 1976). Given the lower densities of the American lobster *Hommarus americanus* and edible crab *Cancer irroratus*, trophic regulations of green sea urchin populations have first been suggested (Breen & Mann 1976, Lang & Mann 1976). Feeding rates, gut contents and biomass data in the area highlighted the needs for further investigations (Miller 1985). Many factors likely regulating the green sea urchin populations (e.g. epizootics) and grazing (e.g. habitat complexity, chemical defences, behavioural response to the presence of a predator) have been inferred and coexist in real food webs (Bernstein *et al.* 1981, Scheibling & Stephenson 1984, Johnson & Mann 1988, Balch & Scheibling 2000, Gagnon *et al.* 2003). These patterns also result from several confounding effects. Increasing temperature may promote urchin diseases and kelp production, and alternatively promote kelp infestation by epibionts which, in turn, inhibit kelp production up to demise and favour competitive seaweeds (Scheibling & Gagnon 2006, Scheibling & Gagnon 2009). Disregarding abiotic and anthropogenic factors, stability in kelp forests results from puzzling indirect and direct, trophic and non-trophic weak and strong interactions linking diverse tropho-functional groups (Johnson & Mann 1988, Elnor & Vadas 1990, Estes *et al.* 2004, Steneck *et al.* 2004).

In North-eastern Atlantic, kelps forests are dominated by *Laminaria hyperborea*, a species distributed from Portugal to Northern Norway, at depth ranging from 0 to 30 meters (Kain 1971). In pristine areas, *Laminaria hyperborea* individuals can reach up to 3.5 m in length and can be considered as a habitat of their own composed of three stratified parts: the lamina, the stipe, and the holdfast (Kain 1963). Among these strata, associated communities are particularly diverse and differently distributed (Moore 1973c, Schultze *et al.* 1990, Christie *et al.* 2003, Christie *et al.* 2007). Community structure and distribution of mobile fauna has often been linked to the structural complexity of kelp individuals (Jones 1971, Moore 1973c) and epiphytic seaweeds (Norderhaug *et al.* 2002, Christie *et al.* 2007). While

these strata have been investigated with attention, understory communities are still overlooked. The kelp canopy can provide favourable conditions to the development of functionally diverse seaweeds on the surrounding substratum (Norton *et al.* 1977), expected to shelter complex communities of sessile and mobile fauna. Some populations have been particularly studied in Norway, and overgrazing events were reported owing to the local abundance of *Strongylocentrotus droebachiensis*, co-occurring with the edible sea urchin *Echinus esculentus* (Sivertsen 1997). While *Strongylocentrotus droebachiensis* feeds either on adult or young kelps, *Echinus esculentus* grazing seems mostly restricted to the understory kelp recruits and other algae, and can exercise some control over *Laminaria hyperborea* forests and associated communities (Jones & Kain 1967, Sjøtun *et al.* 2006, Norderhaug & Christie 2009). On the rocky shores of Brittany, below the southern distribution of *Strongylocentrotus droebachiensis*, only a few grazers, including *Echinus esculentus*, are able to feed directly on kelps. This report has been suggested to favour their local persistence (Leblanc *et al.* 2011). More interestingly, *Echinus esculentus* has also been described as an omnivorous (i.e. feeding on several trophic level) and opportunistic predator (Allen 1899, Forster 1959, Comely & Ansell 1988). Variable foraging behaviour such as omnivory can be of critical importance in strengthening food web interactions, including cascading effects (Emmerson & Yearsley 2004, Schmitz *et al.* 2004, Bruno & O'Connor 2005, O'Gorman & Emmerson 2010). For instance, it has been proposed, on the base of modelled food webs, that stable community should be favoured since omnivorous interactions are weak (Emmerson & Yearsley 2004). In complex coastal mesocosm communities, manipulating the abundance of strong interactors, such as predator echinoderms, has been shown to skew food web properties without any impact on species richness (O'Gorman & Emmerson 2010).

In Brittany, *Laminaria hyperborea* is harvested for almost two decades, given their quantity of alginic acid, valuable for stabilizing and suspending properties. The major part of kelp exploitation is localized within the “Parc Naturel Marin d'Iroise”. This natural marine park has been created in 2007 in order to reconcile the environmental management with the development of human activity, and actually differs from a sanctuary. Within the park, the net kelp trawling ranged officially between 2,000 and 9,000 tons per year during the last decade. With regards to previous studies dealing with kelp dynamics and rate of stipe production with age (Sjøtun *et al.* 1993, Sjøtun & Fredriksen 1995), harvesting has been zoned on the basis of five years-rotation systems. At days, the lack of knowledge about the recovery of communities and food web associated with kelp forests points out the needs for further long-

term researches, taking into account their overall components (Sivertsen 1997, Christie *et al.* 1998, Lorentsen *et al.* 2010). Any individual of *Laminaria hyperborea* can reach up fifteen years old and produce a new hapteron ring around its holdfast during each spring (Kain 1963). From one year to another, this peripheral growth increases both the structural complexity and the size of the holdfast forming microhabitat, hence promoting the colonization and the diversity of associated assemblages (Christie *et al.* 1998, Hauser *et al.* 2006). Studies of microhabitat complexity should also be improved considering the surrounding substratum, which is mainly overlooked in European kelps forests. Given the heterogeneous topography and the local cover by functionally diverse and abundant organisms (Norton *et al.* 1977), the rock represent a complex biotope.

The present study aimed to report biodiversity and trophic structure patterns associated with two *Laminaria hyperborea* forests of contrasting histories. Though comparable overall kelp densities, one area has been moderately kelp-harvested for almost one decade, whereas the other has been apparently preserved from harvest. In parallel, the former has been consistently observed to shelter large echinoderms in important densities (sea-urchins and sea-stars), nearly absent from the other. We investigated patterns in diversity and biomass distribution of macroalgae and macrofauna species across kelp forest strata between sites, completed with megafauna densities. These patterns were discussed according to biomass distribution of tropho-functional group supported by trophic level estimations in order to offer alternative hypotheses to explain these patterns and their potential implication in future kelp forest conservation management.

Materials & Methods

Study sites

The study sites were located near Roscoff and within Molène archipelago (Fig. 1) along the north-western coast of Brittany. These sites, distant from 70 km, are part of the same well mixed (throughout the year) water mass at the English Channel entrance (Birrien *et al.* 1991). The Roscoff site (48°43.556N, 4°01.415W) is a dense, sheltered boulder field with some coarse interstitial sediment, lying upon a flat rocky reef, situated 1 km from the shore and 2.5 m below chart datum. The kelp forest ($\approx 1 \text{ km}^2$) is surrounded by mosaic habitats, represented by offshore infralittoral coarse sand/gravel flats, other kelp forests at comparable depth, few *Zostera* spp. beds on the infralittoral fringe, intertidal rocky reefs dominated by

Fucales, and intertidal fine sand beaches (Joubin 1909, Cabioch 1968). This site was apparently preserved from harvesting. During autumn 2010, *Laminaria hyperborea* densities were measured on the site within 0.25 m² horseshoe quadrats ($n = 60$), for three size classes: 0-10 cm, 10-40 cm, > 40 cm. Densities were estimated at 16.9 ± 11.4 individuals m⁻² (\pm S.D.), largely dominated by adults (Stipe > 40 cm, 13.1 ± 6.6 ind. m⁻²). The Molène site (48°25.089N, 4°54.742W) is located within the “Parc Naturel Marin d’Iroise”. This site is a boulder field with some coarse interstitial sediment, lying upon a flat rocky reef (“Helle” plateau), situated 3.5 km from the nearest shore (Molène Island) and 9.0 m below chart datum. The “Helle” plateau (≈ 8 km²) is surrounded by circalittoral heterogeneous sand flats and infralittoral coarse biogenic gravel and heterogeneous sand beds (Raffin 2003). Kelps were not harvested at this site for five years before sampling. During March 2011, after winter recruitments, kelp densities were estimated within 1 m² quadrats ($n = 15$) at 18.1 ± 9.1 individuals per square meter (\pm S.D.), dominated by medium individuals (Stipe 10-40 cm, 5.1 ± 2.5 ind. m⁻²) and adults (6.9 ± 3.2 ind. m⁻²).

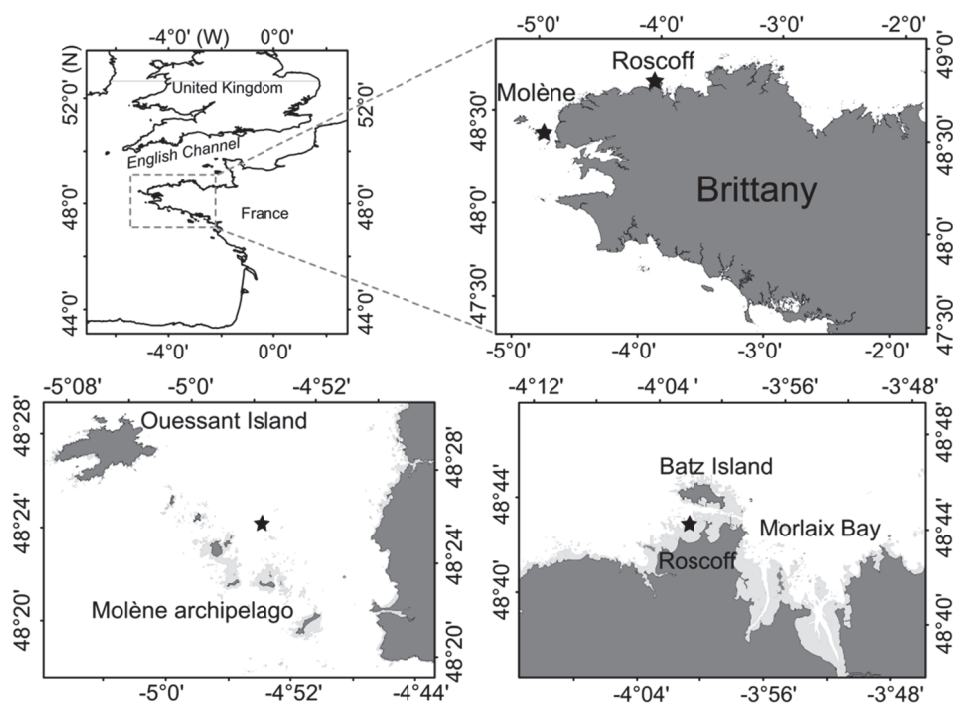


Fig. 1 Location of the two study sites in the Molène archipelago and Roscoff, Brittany (France). Intertidal areas are in clear grey.

Community and trophic structure

Sampling was performed by scuba-divers in late March 2011 (early spring). At each sampling site, five *L. hyperborea* adults (1-2 m total length) were collected in 1 mm mesh bags (Christie *et al.* 2003). Few mobile species inhabit the lamina (Norton *et al.* 1977,

Christie *et al.* 2003); therefore stipe and its adjoining lamina were collected in the same bag and the holdfast was collected separately. The surrounding substratum was sampled in 0.1 m² quadrats using ($n = 5$) an air pump connected to a 1 mm mesh collector (five replicates).

In the laboratory, each bag was carefully rinsed with seawater over a 500 µm sieve. Bag contents were fixed in their entirety with a buffered formaldehyde solution (3 %). Fauna and flora were sorted according to origin (stipe/lamina, holdfast or rock) and their ash-free dry mass (AFDM) determined at the species level (Crisp 1984), except for pooled measurement of the Corallinale/*Peyssonelia* sp. encrusting complex (Kennelly 1989).

Additional random collection conducted for isotopic analyses (see below) and scuba-diving observations ($\approx 5'$) provided wider qualitative information on communities and trophic structure in spring 2011. These observations were strengthened by a quantitative survey set up for winter 2013. It should be noted that Molène area has been patchily trawled the next day after the spring 2011 sampling and may have influenced, by modifying the exploitation contrast between sites, the results of this additional survey. Megafauna (width > 5 cm) densities were estimated by three scuba-divers in Roscoff (late January) and in Molène (mid-February). Dominant species (large molluscs, crustaceans, echinoderms) were counted on the apparent rock substratum and below 10 medium boulders (with a diameter of 50-100 cm) randomly turned over along three parallel 25 × 2 m transects (spaced by 3 m).

Sampling and preparation for stable isotope analyses

In late March 2011, at Roscoff and Molène sites, three replicates of seawater (5 L) were collected with a Niskin bottle below the surface (− 1 m) to assess the suspended particulate organic matter (POM). Sediment organic matter (SOM) was obtained by scraping the first centimetre of interstitial sediment into 200 mL containers (3 replicates). Small boulders (3 replicates with a volume of approximately 1 L) were collected to sample epilithic biofilms (rock organic matter, ROM). Additional kelp holdfasts (3 replicates) were also brought back to the laboratory to extract the associated organic matter (holdfast organic matter, HOM). SOM, ROM and HOM were considered as the components of the organic matter pool (called OM pool hereafter). The most abundant macroalgae and consumer species were collected (1 mm mesh bags) from three stipe/lamina samples, three holdfasts and from the surrounding substratum. Zooplankton tows (200 µm) were conducted for 10 minutes at approximately 1 m below the water surface for copepod isotope analyses.

In the laboratory, seawater samples (POM) were filtered on pre-combusted Whatman® GF/F filters (0.7 µm). Sediment samples were shaken in filtered seawater (0.20 µm) to suspend the SOM. Sampled rock boulders were gently brushed using a smooth brush in filtered seawater (0.20 µm) to suspend ROM (Golléty *et al.* 2010). HOM was brushed from within the holdfast base using a similar smooth brush in filtered seawater (0.20 µm). Brushing was brief to minimise the release of extracellular polymeric substances (EPS) by the holdfast which could bias the isotope signature of the HOM. Suspended SOM, ROM, and HOM were sieved separately on 63 µm and filtered on 0.7 µm GF/F filters. Although stable isotope analyses were focused on $\delta^{15}\text{N}$ in the present paper, some carbonate removals (similar procedures at both sites) were performed for $\delta^{13}\text{C}$ measurements which are presented elsewhere (Leclerc *et al.* in press-b). Each filter was then rapidly acidified (HCL, 1 N), thoroughly rinsed with distilled water, and dried at 60 °C for 48 h.

Macroalgae were sorted by species, washed, and stored in plastic bags at – 30 °C until preparation and analysis. *L. hyperborea* samples were separated according to the different thallus parts, namely old lamina (distal part), young lamina (formed during winter), stipe (close to meristematic zone) and EPS. EPS were extracted from stipe pieces cut longitudinally, disposed above large glass containers and let 1 h at ambient temperature. EPS samples were directly dried at 60 °C (48 h) before grinding. Zooplankton samples were placed in a test tube from which light was excluded except for the top tenth of the tube. A cold light source was placed at the top and copepods attracted by the light were sorted from the living material using a pipette and kept in 0.20 µm filtered seawater for 3 h to allow gut clearance (Feuchmayr & Grey 2003). Macro-consumers were starved overnight in 0.20 µm filtered seawater to allow evacuation of their digestive contents. Samples were then stored in glass containers at – 30 °C until preparation and analysis.

Macroalgae pieces were scraped with a scalpel, rinsed with freshwater to remove epiphytes and then briefly acidified (HCL, 1 N). Whenever possible, isotope analyses of consumers were conducted on muscle tissues to minimize isotope variability and to reflect integrative assimilation of sources by the consumers (De Niro & Epstein 1978, 1981, Pinnegar & Polunin 1999). Most samples were prepared at the individual level. To obtain enough material for accurate stable isotope analyses, a few samples were pooled (Copepoda, Nematoda, *Odontosyllis ctenostoma*, *Rissoa parva*, *Barleeia unifasciata*, *Janira maculosa*, and colonial taxa: Bryozoa and Ascidiacea). Each sample was then quickly acidified (HCL, 1 N), rinsed with distilled water, and dried at 60 °C for 48 h. In order to cope with changes

induced by longer acidifications, $\delta^{15}\text{N}$ measurements were conducted on untreated samples for calcareous organisms (*Corallina*, *Sycon*, *Crisa*, *Didemnum*, *Marthasterias*, *Asterias* and *Amphipholis*). Once dried, samples were crushed with a mortar and a pestle and put in tin capsules before mass-spectrometry analyses.

Nitrogen isotope ratios were determined using a Flash EA CN analyser coupled with a Finnigan Delta Plus mass spectrometer, via a Finnigan Con-Flo III interface. Data are expressed in the standard δ unit.

$$\delta^{15}\text{N} = \left[\left(\frac{{}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}_{\text{sample}}}{{}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}_{\text{reference}}} \right) - 1 \right] \times 10^3$$

These abundances were calculated in relation to the certified reference material atmospheric dinitrogen (at-air). The at-air scale was obtained using in-house protein standards, calibrated against IAEA N3 reference material. The standard deviation of repeated measurements of $\delta^{15}\text{N}$ values of a laboratory standard was 0.05 ‰ versus at-air.

Data analyses

Community structures were analysed for macroalgae and macrofauna separately, according to habitat (stipe/lamina, holdfast and rock) and site (Roscoff, Molène), using PRIMER 6 (Plymouth Routine in Multivariate Ecological Research) software. Previously, species AFDM were standardised by the total biomass per sample (i.e. biomass percentages). Prior analyses, one outlier sample (rock quadrat from Molène), containing one megafauna individual (*Marthasterias glacialis*, 82 % AFDM of the sample) has been excluded. Similarities among samples were estimated using the Bray-Curtis Similarity Index (Clarke & Warwick 2001). Samples were ordinated using a non-metric Multidimensional Scaling (nMDS) and differences among sites and habitats (both fixed factors) were analysed using permutational multivariate analyses of variance (PERMANOVA, Anderson 2001, Anderson *et al.* 2008). Species biomass distributions between sites within each habitat were compared using pair-wise tests, depending on significant interactions between the two factors.

For each microhabitat, biomasses of large tropho-functional groups were compared between sites. For that purpose, different biomass standardisations were conducted, according to the microhabitat considered, except for rock samples (0.1 m^{-2}). Biomass of seaweed or consumer groups was standardised either by lamina, stipe or holdfast biomass. Red, brown and green macroalgal species were separated according to their morphology (Christie *et al.* 2007): crustose, smooth leaf-like, split leaf-like, rigid/rough leaf-like, feather-like, and bush-

like. Consumers were separated according to their major feeding mode: grazer, sessile suspension-feeder (including sessile bivalves), mobile suspension-feeder, deposit-feeder, mobile fauna- and sessile fauna-predators. When the homoscedasticity hypothesis was achieved (Fisher tests), the mean biomass of tropho-functional groups was compared between sites using one-tailed Student *t*-tests. Otherwise, a Wilcoxon-Mann-Whitney *U*-test was applied. Megafauna densities in transects (25 × 2 m, 3 replicates, winter 2013) were considered between Roscoff and Molène using one-tailed Wilcoxon-Mann-Whitney *U*-test. For biomass and densities site-to-site comparisons, tropho-functional groups of consumers and primary producers were all considered as independent entities owing to the lack of *a priori* knowledge on their interrelationships; therefore multiple site-to-site paired comparisons were chosen. Freeware R statistical environment was used for all these statistical analyses (R Development Core Team 2012).

Isotopic analyses helped to estimate consumer trophic levels (TL_{consumer}) as follow:

$$TL_{\text{consumer}} = 2 + (\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}) / 2.5$$

where $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ corresponds to the mean $\delta^{15}\text{N}$ of strict primary consumers (TL = 2.0). Only the species sampled at both sites were used as baseline in order to strengthen TL site-to-site comparisons, regardless of the trophic enrichment factor (TEF) choice. The latter was chosen according to Caut et al. (2009) who reported a mean $\delta^{15}\text{N}$ -TEF value of 2.5 ‰ for invertebrate whole body. With regard to the large variability of TEF within this group (Caut *et al.* 2009), the corresponding uncertainty in TL estimation was 0.9 (S.D.). Since $\delta^{15}\text{N}$ fractionation depends, among other factors, on the protein content of the mixed food source (Perga & Grey 2010), considering this variability in estimations is essential when considering strong omnivory occurring in food webs. It should be noted that the TL was estimated from species mean $\delta^{15}\text{N}$; hence the intraspecific variability of TL was not taken into account in results.

Results

Community structure

Among the 65 macroalgal taxa identified across sites (Table 1, Appendix A), 9 were found on lamina, 34 on stipe, 43 on holdfast, 53 on the surrounding substratum. These taxa were differently distributed among microhabitats, within each site (Fig. 2A, Table 2A). The canopy (lamina and stipe) epiphytic relative composition did not differ between Roscoff and

Table 1 Species richness (Mean \pm S.D. [total]) of macroalgae, mobile fauna and sessile fauna, according to habitat and site. Mean richness were considered between seasons by two-tailed Student *t*-test depending on homoscedasticity of the data. Otherwise a Mann-Whitney *U*-test (marked ^{M.W.}) was applied. Significant *P*-values are in bold.

	ROSCOFF		MOLENE		Two-tailed comparison (<i>P</i> -value)
MACROALGAE (Total = 65)					
Lamina	4.6 \pm 1.5	[9]	3.0 \pm 0.8	[6]	0.104
Stipe	17.0 \pm 3.6	[31]	8.8 \pm 2.2	[14]	0.004
Holdfast	14.4 \pm 3.4	[33]	11.6 \pm 3.6	[26]	0.253
Rock	25.8 \pm 2.5	[42]	20.8 \pm 7.7	[37]	0.050
SESSILE FAUNA (Total = 99)					
Stipe	25.8 \pm 4.4	[41]	22.2 \pm 5.4	[39]	0.281
Holdfast	22.2 \pm 5.4	[54]	31.2 \pm 8.6	[52]	0.841 ^{M.W.}
Rock	28.8 \pm 5.4	[57]	26.0 \pm 5.0	[55]	0.389
MOBILE FAUNA (Total = 180)					
Stipe	26.8 \pm 3.9	[55]	28.6 \pm 9.4	[65]	0.701
Holdfast	31.8 \pm 12.2	[77]	42.0 \pm 11.8	[93]	0.215
Rock	40.0 \pm 7.8	[94]	25.5 \pm 4.4	[72]	0.007

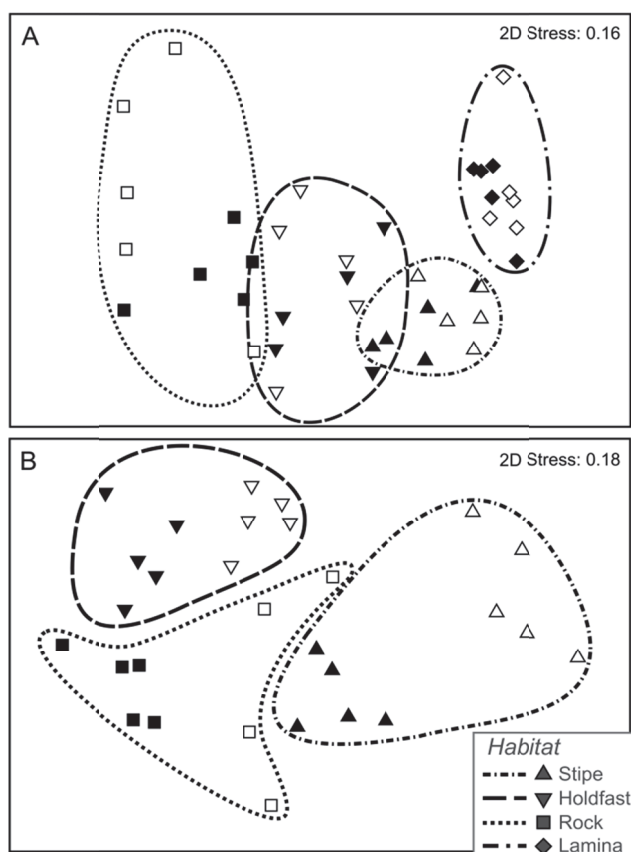


Fig. 2 Non-metric Multidimensional Scaling conducted from the Bray Curtis similarities among relative ash free dry mass (standardized by sample total) of macroalgae (A) and macrofauna (B) species in Roscoff (full symbols) and in Molène (empty symbols).

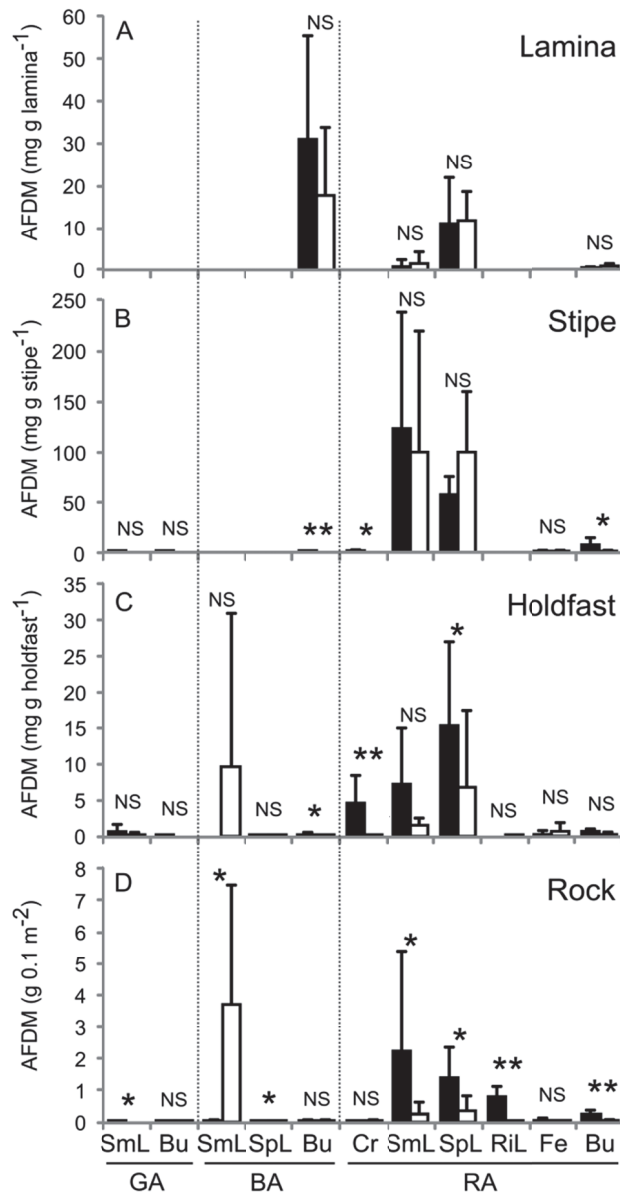


Fig. 3 Macroalgae biomass (AFDM \pm SD) according to microhabitats (A: lamina, B: stipe, C: holdfast, D: rock) and sites (Roscoff: full bars, Molène: empty bars) in early spring 2011. Significance of mean difference is indicated: *** ($P < 0.001$), ** ($P < 0.01$), * ($P < 0.05$), NS ($P > 0.05$), as determined Student or Mann-Whitney tests, according to the homoscedasticity of the data. GA: green algae, BA: brown algae, RA: red algae, Cr: crustose, SmL : smooth leaf-like, SpL: split leaf-like, RiL: rigid/rough leaf-like, Fe: feather-like, Bu: bush-like.

Molène (pair-wise tests), and were characterised on their own. On lamina, the seaweed species richness (Table 1) and tropho-functional group biomass (Fig. 3A) were similar between sites. Brown algae (on average 20 mgAFDM gAFDM_{Lamina}⁻¹) were largely dominated by the filamentous *Ectocarpus* sp. while red algae (\approx 10 mgAFDM gAFDM_{Lamina}⁻¹) were dominated by the split leaf like *Cryptopleura ramosa*. On stipe, biomass of epiphytic seaweeds was dominated (Fig. 3B) by smooth leaf-like (*Palmaria palmata* and *Rhodymenia pseudopalmata*) and split leaf-like red algae (*Phycodryis rubens*, *Cryptopleura ramosa*). Although the biomasses of these two dominant groups and that of the

overall species biomass distribution were similar between sites, Roscoff stipes were represented by twofold higher species richness (Table 1) and higher biomass for crustose and bush-like red algae. On holdfast, the species richness did not differ (Table 1), whereas species relative abundances differed significantly between sites (Pair-wise test, Table 2A), as observed at the tropho-functional group level (Fig. 3C). Biomasses of crustose (*Corallinales*/*Peysoniella* sp., absent in Molène) and split-leaf-like red algae (dominated by *Cryptopleura ramosa*) were greater in Roscoff compared to Molène. On the surrounding substratum (Table 1), obvious differences were highlighted between sites (Fig. 2A, Table 2A). In Molène, the biomass associated with the rock substratum was dominated by smooth leaf-like brown algae (Fig. 3D), *i.e.* *Saccorhiza polyschides* and *Laminaria hyperborea* recruits. In Roscoff, red algae, distributed among diverse functional groups, dominated the biomass. As compared to Molène rocky substratum, greater biomasses were found for smooth leaf-like (e.g. *Dilsea carnosa* and *Callophyllis laciniata*), split leaf-like (e.g. *Delesseria sanguinea*), rigid/rough leaf-like (e.g. *Phyllophora crista* and *Calliblepharis ciliata*), and bushy red algae (e.g. *Corallina elongata* and *Heterosiphonia plumosa*).

Table 2 Results of PERMANOVA and pair-wise tests conducted from the Bray Curtis similarities of macroalgal (A, 65 species) and macrofauna (B, 279 species) species ash free dry mass (standardized by sample total). Site (Roscoff, Molène), Habitat (Lamina, Stipe, Holdfast, Rock), and their interaction were tested. Significant *P* (perm) are in bold.

A. Macroalgae Structure				
Source	<i>d.f.</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>P</i> (perm)	
Site	1	2.0577	0.028	
Habitat	3	10.680	<0.001	
Site × Habitat	3	1.8350	0.004	
Residual	32			
Total	39			
Pairwise tests between Sites within levels of Factor "Habitat"				
Levels	<i>t</i>	<i>P</i> (perm)		
Lamina	0.4479	0.751		
Stipe	1.3542	0.199		
Holdfast	1.2778	0.049		
Rock	1.6934	0.016		
B. Macrofauna Structure				
Source	<i>d.f.</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>P</i> (perm)	
Site	1	9.1935	<0.001	
Habitat	2	10.219	<0.001	
Site × Habitat	2	3.6730	<0.001	
Residual	23			
Total	28			
Pairwise tests between Sites within levels of Factor "Habitat"				
Levels	<i>t</i>	<i>P</i> (perm)		
Stipe	2.6752	0.008		
Holdfast	2.1784	0.007		
Rock	2.1859	0.010		

Among the 279 macrofauna taxa identified on total across sites and habitats (Appendix B), 145 were found on stipe, 191 on and within holdfast and 204 on the rock. Regardless the strata analysed, the species richness of sessile fauna (Bivalvia included) was comparable between Roscoff and Molène (Table 1). Mobile fauna richness was comparable on kelp individuals between site, with numerical abundance of 151 to 407 individuals in Molène, and 92 to 360 in Roscoff. On the rocky substratum, mobile fauna species richness was significantly greater in Roscoff (Table 1) and represented by 145-398 ind. 0.1 m^{-2} against 40-97 ind. 0.1 m^{-2} in Molène. Each microhabitat was characterised by its own macrofauna species biomass distribution and differed between sites. (Fig. 2B, Table 2B). These species were largely dominated by sessile suspension-feeders which represented on average 53 to 99 % of the consumer biomass according to habitat and site (Fig. 4). On stipe + lamina (Fig. 4A), the biomass of sessile suspension-feeder was twofold higher in Molène ($44 \text{ mgAFDM gAFDM}_{\text{Stipe}}^{-1}$) than in Roscoff (16), mainly due to species growing on the stipe itself. In Molène, this group was dominated by the ascidian *Distomus variolosus* (62 %), and the bryozoan *Celleporina calciformis* (12.8) whereas Roscoff stipes were mostly encrusted by the sponge *Ophlitaspongia papilla* and the bryozoan *Phaeostachys spinifera*. Higher grazer biomass was observed in Roscoff ($4 \text{ mgAFDM gAFDM}_{\text{Stipe}}^{-1}$), mostly due to the gastropod *Gibbula cineraria* (67 %). Within holdfast, the consumer biomass (Fig. 4B) was higher in Roscoff, particularly for sessile suspension-feeders and deposit-feeders (e.g. *Rissoa parva*, *Eupolyornia nesidensis*). In Roscoff, sessile suspension-feeders were dominated by sponges (*Amphilectus fucorum*, *Myxilla incrustans*, *Ophlitaspongia papilla*, *Halisarca dujardini*) and didemnid ascidian (*Didemnum maculosum*). In Molène, this group was dominated by polyclinid ascidians (*Aplidium glabrum* and *Morchelium argus*) and bryozoans *Celleporina calciformis*. Between sites, the rocky substratum largely contrasted in biomass distribution of either macrofauna species or trophic group (Table 2B, Fig. 4C). The Roscoff rocky substratum yielded substantial biomass of consumers compared to Molène, except for grazers and mobile fauna-predators (Fig. 4C). The biomass of sessile suspension-feeder was eight-fold higher in Roscoff ($0.7 \text{ gAFDM } 0.1\text{m}^{-2}$) than in Molène, dominated by sponges as *Phorbis plumosum*, *Amphilectus fucorum*, *Dysidea fragilis*, *Myxilla incrustans*, *Halichondria* sp., the ascidians *Polyclinum aurantium* and the bryozoan *Microporella ciliata*. The biomass of mobile suspension-feeders was six-fold higher in Roscoff ($0.01 \text{ gAFDM } 0.1 \text{ m}^{-2}$), and was dominated by the echinoderm *Antedon bifida*, and the sabellid *Branchomma bombyx*. Deposit-feeder biomass was three-fold higher ($0.1 \text{ mgAFDM } 0.1 \text{ m}^{-2}$) in Roscoff, mostly represented by terebellids such as *Pista elongata* or *Eupolyornia nesidensis*, echinoderms as *Amphipholis*

squamata, and many gastropods as *Bittium reticulatum*, *Barleeia unifasciata*, *Rissoa parva*. The biomass of sessile fauna-predators was three-fold higher in Roscoff (0.1 mgAFDM 0.1 m⁻²) than in Molène, and was dominated by the echinoderm *Asterina gibbosa* and several gastropods (e.g. *Trivia arctica*) and annelids (e.g. *Haplosyllis spongicola*).

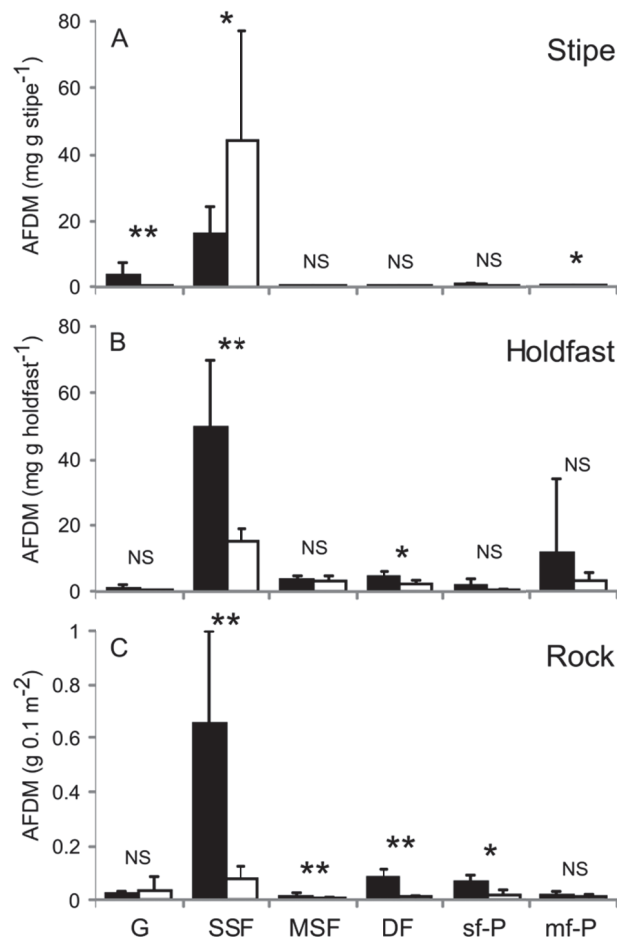


Fig. 4 Trophic group biomass (AFDM \pm SD) according to microhabitats (A: stipe + lamina, B: holdfast, C: rock) and sites (Roscoff: full bars, Molène: empty bars) in early spring 2011. Significance of mean difference is indicated: *** ($P < 0.001$), ** ($P < 0.01$), * ($P < 0.05$), NS ($P > 0.05$), as determined Student or Mann-Whitney tests, according to the homoscedasticity of the data. G: grazers, SSF: sessile suspension-feeders, MSF: mobile suspension-feeders, DF: deposit-feeders, sf-P: sessile fauna-predators, mf-P: mobile fauna-predators.

Megafauna species were differently distributed between sites (Fig. 5). In Roscoff, the rocky substratum and sub-boulders were dominated by grazing gastropods and predatory decapods, whereas in Molène, these habitats were dominated by echinoderms (mostly predators). The ormer *Haliotis tuberculata* was found in ten-fold greater density in Roscoff compared to Molène. Among crustaceans, the edible and swimming crabs *Cancer pagurus* and *Necora puber* were significantly more abundant in Roscoff, where large echinoderms were nearly absent except for *Henricia sanguinolenta*. Important sea cucumber densities (*Cucumaria frondosa* and *Holothuria forskali*) were observed in Molène, significantly higher

compared to Roscoff for *Holothuria forskali*. Predatory echinoderms displayed important densities in Molène, especially for *Echinus esculentus* (6.7 ± 3.2 ind. 50 m^{-2}) and *Marthasterias glacialis* (18.3 ± 8.4).

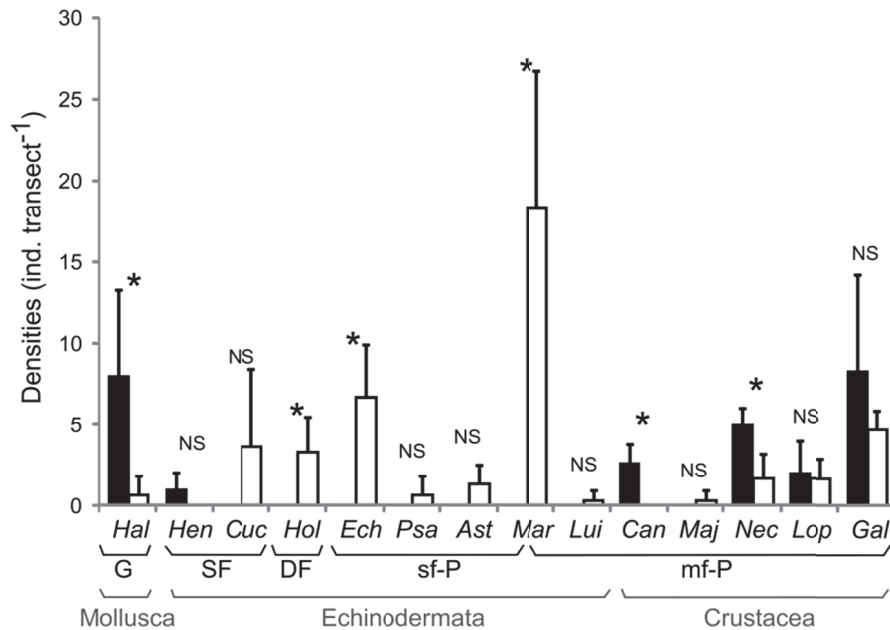


Fig. 5 Megafauna densities (\pm SD) per transects (50 m^2) measured on the rocky substratum and above 10 boulders in winter 2013 at Roscoff (full bars) and at Molène (empty bars) sites. Significance of mean difference is indicated: *** ($P < 0.001$), ** ($P < 0.01$), * ($P < 0.05$), NS ($P > 0.05$), as determined Student or Mann-Whitney tests, according to the homoscedasticity of the data. Trophic groups (G: grazers, MSF: mobile suspension-feeders, DF: deposit-feeders, sf-P: sessile fauna-predators, mf-P: mobile fauna-predators) and Phyla are indicated above. *Hal*: *Haliotis tuberculata*, *Hen*: *Henrica sanguinolenta*, *Cuc*: *Cucumaria frondosa*, *Hol*: *Holothuria forskali*, *Mar*: *Marthasterias glacialis*, *Ech*: *Echinus esculentus*, *Ast*: *Asterias rubens*, *Lui*: *Luidia ciliaris*, *Can*: *Cancer pagurus*, *Maj*: *Maja squinado*, *Nec*: *Necora puber*, *Lop*: *Lophozozymus incisus*, *Gal*: *Galathea* spp.

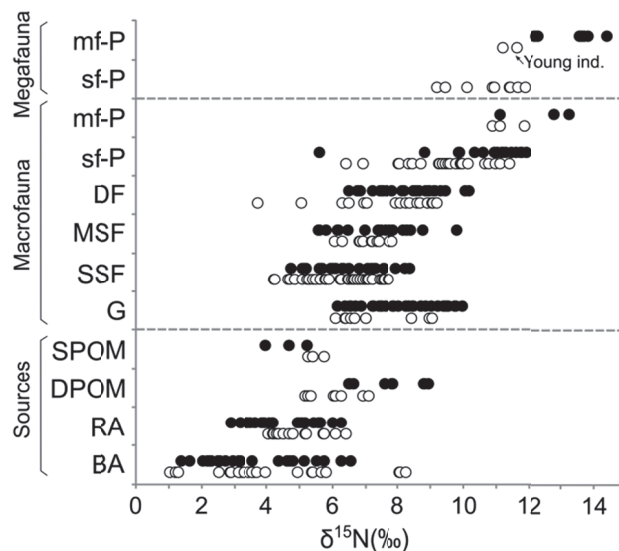


Fig. 6 Individual $\delta^{15}\text{N}$ (‰) values of the main sources of organic matter and consumers according to their dominant trophic group (brown algae (BA), red algae (RA), deposited POM (DPOM), suspended POM (SPOM), grazers (G), sessile suspension-feeders (SSF), mobile suspension-feeders (MSF), deposit-feeders (DF), sessile fauna-predators (sf-P), mobile fauna-predator (mf-P) within Roscoff (full dots) and Molène (empty dots) *Laminaria hyperborea* forests in early spring 2011.

$\delta^{15}\text{N}$ of the main sources and consumers

Sources showed important $\delta^{15}\text{N}$ variations in both sites (Fig. 6). Brown algae $\delta^{15}\text{N}$ values ranged from 2.1 to 6.1 ‰ in Roscoff and from 1.2 to 8.1 ‰ in Molène, for *Laminaria hyperborea* young lamina and EPS respectively (Table 3). Red algae $\delta^{15}\text{N}$ ranged from 3.4 (*Phycodrys rubens*) to 5.8 ‰ (*Rhodymenia pseudopalmata*) in Roscoff and from 4.2 (*Callophyllis laciniata*) to 6.4 ‰ (*Delesseria sanguinea*) in Molène. The OM pool (POM, SOM, HOM, ROM) $\delta^{15}\text{N}$ ranged from 4.6 (POM) to 8.9 ‰ (HOM) in Roscoff and from 5.3 (HOM) to 6.7 ‰ (ROM) in Molène.

Table 3 $\delta^{15}\text{N}$ (‰, \pm SD) of the main primary sources of the *Laminaria hyperborea* forests in Roscoff and in Molène, according to their microhabitat (Hab)

Primary sources	Hab	$\delta^{15}\text{N} \pm \text{SD}$	<i>n</i>	$\delta^{15}\text{N} \pm \text{SD}$	<i>n</i>
Rhodophyceae					
<i>Callophyllis laciniata</i>	R	5.4 \pm 0.4	3	4.2 \pm 0.1	3
<i>Corallina elongata</i>	R	3.8 \pm 0.6	3		
<i>Delesseria sanguinea</i>	R	5.3 \pm 0.3	3	6.4 \pm 0.3	3
<i>Dilsea carnososa</i>	R	5.3 \pm 0.3	3		
<i>Heterosiphonia plumosa</i>	R			6.1 \pm 0.3	
<i>Palmaria palmata</i>	S	3.9 \pm 0.8	5	4.6 \pm 0.2	5
<i>Phycodrys rubens</i>	S	3.4 \pm 0.4	5	4.4 \pm 0.3	5
<i>Plocamium cartilagineum</i>	R	5.2 \pm 0.9	3		
<i>Rhodymenia pseudopalmata</i>	S	5.8 \pm 0.4	3	5.7 \pm 0.5	3
Phaeophyceae					
<i>Cystoseira</i> sp.	R	3.0 \pm 1.5	3		
<i>Ectocarpus</i> sp.	S	3.1 \pm 0.1	3	3.6 \pm 0.4	3
<i>Laminaria hyperborea</i> Juvenile	R	2.2	1	3.2 \pm 0.1	3
<i>Laminaria hyperborea</i> Stipe	S	4.7 \pm 0.4	3	5.4 \pm 0.3	5
<i>Laminaria hyperborea</i> EPS	S	6.1 \pm 0.5	3	8.1 \pm 0.1	3
<i>Laminaria hyperborea</i> Old Lamina	S	4.9 \pm 0.7	3	3.6 \pm 0.4	6
<i>Laminaria hyperborea</i> Young Lamina	S	2.1 \pm 0.6	5	1.2 \pm 0.1	5
<i>Saccorhiza polyschides</i>	R	2.7 \pm 0.7	3	2.8 \pm 0.2	3
Ulvophyceae					
<i>Ulva rigida</i>	S	4.3 \pm 0.1	3		
OM pool					
HOM	H	8.9 \pm 0.1	3	5.3 \pm 0.1	3
POM	W	4.6 \pm 0.6	3	5.5 \pm 0.3	3
ROM	R	7.8 \pm 0.2	3	6.7 \pm 0.6	3
SOM	R	6.5 \pm 0.1	3	6.1 \pm 0.1	3

As for primary sources, primary consumers displayed large intra-group variability in $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 6, Table 4). This variability in the baseline (strict primary consumers) induced uncertainty in the trophic level estimation of consumers. Considering fifteen species, the $\delta^{15}\text{N}$ -baseline was 6.9 ± 1.3 (SD) in Roscoff and 6.7 ± 1.2 in Molène. For grazer group, the

$\delta^{15}\text{N}$ values ranged from 6.4 (*Gammaropsis maculata*) to 9.7 ‰ (*Gibbula cineraria*) in Roscoff and from 6.5 (*Patella pellucida*) to 9.0 ‰ (*Gibbula cineraria*) in Molène. Among suspension-feeders, the $\delta^{15}\text{N}$ ranged from 4.7 (*Musculus subpictus*) to 8.2 ‰ (*Ophlitaspongia papilla*) in Roscoff and from 4.7 (*Alcyonidium gelatinosum*) to 7.6 ‰ (*Ophlitaspongia papilla*) in Molène. Among mobile suspension-feeder species, $\delta^{15}\text{N}$ ranged from 5.9 (*Jassa falcata*) to 8.2 ‰ (*Branchiomma bombyx*) in Roscoff and from 6.4 (*Branchiomma bombyx*) to 7.6 ‰ (*Jassa falcata*) in Molène. Deposit-feeder (including omnivores) $\delta^{15}\text{N}$ ranged from 6.8 (*Rissoa parva*) to 8.8 ‰ (*Maera inaequipis*, TL = 2.8) in Roscoff and from 4.7 (*Apseudes talpa*) to 9.1 ‰ (*Leucothoe spinicarpa*, TL = 3.0). Sessile fauna-predator $\delta^{15}\text{N}$ ranged from 8.8 (*Ocinebrina aciculata*, TL = 2.8) to 11.8 ‰ (*Calliostoma zizyphinum*, TL = 4.0) in Roscoff and from 8.3 (*Odontosyllis ctenostoma*, TL = 2.6) to 11.7 ‰ (*Echinus esculentus*, TL = 4.0) in Molène. Mobile fauna-predator $\delta^{15}\text{N}$ ranged from 11.1 (*Gnathia dentata*, TL = 3.7) to 14.4 ‰ (*Homarus gammarus*, TL = 5.0) in Roscoff and from 10.9 (*Harmothoe impar*, TL = 2.6) to 11.9 ‰ (*Eualus occultus*, TL = 4.1) in Molène.

Table 4 $\delta^{15}\text{N}$ (‰, \pm SD) of the main consumers of *Laminaria hyperborea* forests in Roscoff and in Molène, according to their trophic group (TG): grazers (G), sessile suspension-feeders (SSF), mobile suspension-feeders (MSF), deposit-feeders (DF), sessile fauna-predators (sf-P), mobile fauna-predator (mf-P), and their microhabitat (Hab): stipe (S), holdfast (H), rock (R). Consumer trophic levels (TL \pm 0.9 SD_{TEF}) were estimated according to the mean species $\delta^{15}\text{N}$, or set at the lowest threshold 2.0.

Consumer taxa	TG	ROSCOFF			MOLENE		
		$\delta^{15}\text{N} \pm \text{SD}$	TL	n	$\delta^{15}\text{N} \pm \text{SD}$	TL	n
Porifera							
<i>Amphilectus fucorum</i>	SSF	H	5.5 \pm 0.3	2.0	3	6.7 \pm 0.2	2.0 3
<i>Halichondria panicea</i>	SSF	R				6.7 \pm 0.2	2.0 3
<i>Ophlitaspongia papilla</i>	SSF	S	8.2 \pm 0.2	2.5	3	7.5 \pm 0.2	2.3 5
<i>Phorbas plumosum</i>	SSF	S	7.6 \pm 0.3	2.3	3		
<i>Sycon ciliatum</i>	SSF	S				5.4 \pm 0.2	2.0 3
Nematoda							
Nematoda spp.	sf-P	S	11.2	3.7	1	11.4	3.9 1
Nemertea							
<i>Lineus longissimus</i>	P	H	13.2	4.5	1		
Annelida							
<i>Branchiomma bombyx</i>	MSF	H	8.2 \pm 0.6	2.5	3	6.4 \pm 0.4	2.0 3
<i>Eupolyornia nesidensis</i>	DF	S + H	8.7 \pm 1.3	2.7	10		
<i>Nicolea venustula</i>	DF	H	8.3 \pm 0.1	2.6	5	8.4 \pm 0.2	2.7 3
<i>Nicolea zostericola</i>	DF	R	7.3 \pm 0.4	2.2	3		
<i>Pista elongata</i>	DF	R	7.2	2.1	1		
<i>Harmothoe impar</i>	mf-P	H	12.8	4.4	1	10.9 \pm 0.3	3.7 5
<i>Leonnates glauca</i>	sf-P	H				9.7 \pm 0.2	3.2 3
<i>Odontosyllis ctenostoma</i>	sf-P	H				8.3 \pm 0.3	2.6 5
<i>Platynereis dumerilii</i>	G	S + H	9.0 \pm 0.6	2.8	10		
<i>Syllis columbretensis</i>	sf-P	S	9.9	3.2	1		
<i>Syllis variegata</i>	sf-P	H	11.0 \pm 0.1	3.6	3	9.6	3.2 1
<i>Trypanosyllis zebra</i>	sf-P	S	11.5 \pm 0.2	3.8	2		

Crustacea										
<i>Copepoda</i> spp.	MSF	W	7.5	2.2	1	7.1	± 0.2	2.2	3	
<i>Gnathia dentata</i>	mf-P	S	11.1	3.7	1					
<i>Janira maculosa</i>	DF	H				7.9		2.5	1	
<i>Apseudes talpa</i>	DF	H	7.6	2.3	1	3.7		2.0	1	
<i>Elasmopus rapax</i>	G	H	8.8	2.8	1	8.7	± 0.4	2.8	3	
<i>Gammaropsis maculata</i>	G	H	6.4 ± 0.3	2.0	3					
<i>Hommarus gammarus</i>	P	R	14.4	5.0	1					
<i>Jassa falcata</i>	MSF	S	5.9 ± 0.3	2.0	5	7.6	± 0.3	2.4	5	
<i>Leucothoe spinicarpa</i>	DF	R				9.1	± 0.1	3.0	3	
<i>Maera inaequipes</i>	DF	H	8.8 ± 0.5	2.8	3					
<i>Eualus occultus</i>	mf-P	R				11.9		4.1	1	
<i>Cancer pagurus</i>	mf-P	R	13.7 ± 0.1	4.7	5	11.4		3.9	1	
<i>Galathea squamifera</i>	DF	R				6.8	± 0.3	2.0	3	
<i>Necora puber</i>	mf-P	R	12.3 ± 0.1	4.2	3					
<i>Pisidia longicornis</i>	MSF	H	7.2 ± 0.9	2.1	3	7.3	± 0.5	2.2	3	
<i>Porcellana platycheles</i>	MSF	H	7.4	2.2	1					
Mollusca										
<i>Acanthochitona crinita</i>	sf-P	H				10.8	± 0.2	3.6	3	
<i>Barleeia unifasciata</i>	DF	R	8.6	2.7	1					
<i>Bittium reticulatum</i>	DF	H	8.7	2.7	1					
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	sf-P	R	11.8 ± 0.0	4.0	3	11.0		3.7	1	
<i>Gibbula cineraria</i>	G	S	9.7 ± 0.1	3.1	3	9.0		2.9	1	
<i>Haliotis tuberculata</i>	G	R	7.8 ± 0.4	2.4	5	6.5		2.0	1	
<i>Ocenebra erinacea</i>	sf-P	R	9.9	3.2	1					
<i>Ocenebrina aciculata</i>	sf-P	R	8.8	2.8	1	10.0	± 0.1	3.3	2	
<i>Patella pellucida</i>	G	S	6.9 ± 0.3	2.0	5	6.5	± 0.3	2.0	5	
<i>Rissoa parva</i>	DF	H + R	6.8	2.0	1	5.7	± 0.9	2.0	3	
<i>Tricolia pullus</i>	G	R	7.8 ± 0.3	2.4	3					
<i>Trivia arctica</i>	sf-P	R	11.7 ± 0.2	3.9	3	9.9	± 0.1	3.3	3	
<i>Anomia ephippium</i>	SSF	S	6.4 ± 0.7	2.0	3	6.5	± 0.3	2.0	5	
<i>Hiatella arctica</i>	SSF	H	6.4 ± 0.2	2.0	3	6.6	± 0.4	2.0	3	
<i>Musculus subpictus</i>	SSF	S + R	4.7	2.0	1	6.1	± 0.7	2.0	4	
Bryozoa										
<i>Alcyonidium gelatinosum</i>	SSF	S	5.5 ± 0.2	2.0	3	4.7	± 0.0	2.0	3	
<i>Crisia eburnea</i>	SSF	S				4.4	± 0.2	2.0	3	
<i>Electra pilosa</i>	SSF	S	5.5 ± 0.7	2.0	3	5.4	± 0.2	2.0	3	
Echinodermata										
<i>Amphipholis squamata</i>	DF	S	7.7 ± 0.4	2.3	3	9.0	± 0.1	2.9	3	
<i>Asterias rubens</i>	sf-P	R				9.5	± 0.3	3.1	3	
<i>Asterina gibbosa</i>	sf-P	S + R	10.5 ± 0.2	3.4	3	9.4	± 0.1	3.1	5	
<i>Echinus esculentus</i>	sf-P	R				11.7	± 0.2	4.0	3	
<i>Marthasterias glacialis</i>	sf-P	R				11.1	± 0.1	3.8	3	
<i>Psammechinus milliaris</i>	sf-P	R				9.5		3.1	1	
Chordata										
<i>Botryllus schlosseri</i>	SSF	S	6.0 ± 0.8	2.0	3	5.2	± 0.3	2.0	3	
<i>Didemnum maculosum</i>	SSF	H	6.1 ± 0.2	2.0	3	6.4	± 0.5	2.0	3	
<i>Distomus variolosus</i>	SSF	S				7.0	± 0.3	2.1	5	
<i>Polyclinum aurantium</i>	SSF	R	7.1 ± 0.1	2.1	3	7.2	± 0.4	2.2	3	

Discussion

Patterns of community, trophic structure and functioning

In spite of difference in depth, Molène and Roscoff canopy *Laminaria hyperborea* canopy (lamina, stipe) hosted similar macroalgal biomass distribution, represented by 37 species on total. Comparable epiphytic biomass in both sites may result from the expected recovery on adults following kelp harvesting conducted in Molène five years before sampling (Christie *et al.* 1998). Algae epiphytes were dominated by filamentous *Ectocarpus* sp. on lamina, smooth leaf-like *Palmaria palmata* on uppermost part of stipe, split leaf-like *Phycodrys rubens* on the middle part, and smooth leaf-like *Rhodomenia pseudopalmata*, on the lower level of stipe and on holdfast. As compared to their well-studied Norwegian counterparts, Brittany *Laminaria hyperborea* stipes were nearly devoid of bushy and boreal feather-like algae species as *Rhodomela confervoides* and *Ptilota gunneri* (Christie *et al.* 2007). These boreal algae were mostly replaced in Brittany by the split leaf-like *Cryptopleura ramosa* found either on mid-level of stipe, on lamina or on holdfast. Rarity of bushy epiphytes should affect mobile fauna densities around Brittany kelp plants (108-702 individuals at the end of March) in comparison to their Northern Europe counterparts (Christie *et al.* 2009, Norderhaug & Christie 2011). Despite similar macroalgae taxa and morphologic group assemblages between sites, the macrofauna associated with the canopy significantly differ (see also Appendix B). The absence of *Phaeostachys spinifera* on Molène stipes can be attributed to its southern limit of distribution in Roscoff, and allow the development of competitive species such as *Distomus variolosus* and *Celleporina calciformis*. The lower abundance of mobile fauna among abundant macroalgal epiphyte in Molène is more difficult to explain since most species are largely reported in European kelp forests (Jones 1973, Norton *et al.* 1977, Schultze *et al.* 1990, Christie *et al.* 2003), and may results from patterns observed on the overall forest.

At the holdfast level, taxonomic and trophic structures were different between sites. Biomass of deposit- and suspended-feeders was higher in Roscoff, and could result from higher particulate organic matter retention (Jones 1971, Edwards 1980) in this more sheltered site. Disregarding local hydrodynamics, such retention can be due to differences in structural complexity near the bottom. In Roscoff, holdfasts hosted important biomass of structurally diverse red algae. For instance, important encrusting by the Corallinales/*Peyssonelia* sp. complex forms a hard substratum and enhances habitat size for sessile fauna as sponges (e.g.

Amphilectus fucorum, *Myxilla incrustans*) and ascidians (e.g. *Didemnum maculosum*), and for other red algae species (dominated by smooth and split leaf-like species). The seaweed structural complexity (Gee & Warwick 1994), in addition to the active selective suspension-feeding of ascidians and sponges (Levinton 1972, Bell 2008) may favour holdfast organic matter retention (Moore 1972, Dixon & Moore 1997). Biomass of mobile fauna such as the dominant deposit feeders; *Rissoa parva*, *Eupolymnia nesidensis*, considered as “Turbidity indifferent species” by Moore (1973) can benefit from habitat size/complexity and resource availability. Site-to-site differences in holdfast organic matter retention can also be suggested from isotope values of HOM, more ^{15}N -enriched in Roscoff than the other sources of the OM pool, suggesting a higher bacterial activity (Thornton & McManus 1994).

On the rocky substratum, taxonomic and functional composition mostly contrasted between the two sites. The biomass of functionally diverse epilithic red algae was higher in Roscoff compared to Molène. Among the dominant red algae found in Roscoff, the bushy *Corallina elongata* and the smooth leaf-like *Dilsea carnosa* are generally restricted to shallow waters (Norton 1968, Norton & Milburn 1972, Norton *et al.* 1977) and were not expected abundant in Molène. Conversely, the deep (Norton 1968) species *Phyllophora crispa* and *Calliblepharis ciliata* ((rigid and rough leaf-like) represented 37 % of red algae biomass in Roscoff and were nearly absent in Molène. Although an important kelp epiphyte recovery was expected to occur after Molène trawling five years before sampling (Christie *et al.* 1998) as also suggested by biomass measurements, recovery of epilithic species remains overlooked, as for the perennial sciaphilic species *Phyllophora crispa*, particularly abundant in Roscoff samples. Its perennial nature allows a rigid and rough leaf-like habit, favourable to host diverse red algae, sessile (sponges, bryozoans, ascidians) and mobile fauna as already reported (Kostylev *et al.* 2010). *Phyllophora crispa* and associated epiphytes form a habitat quite comparable to adult kelp holdfasts in terms of complexity and OM retention (Leclerc JC, pers. obs.). The rock habitat was thus profoundly different between sites in term of algal composition and resulting feature. Toward the bare bottom in Molène, the large variability of brown algae biomass observed on holdfast and rock (Fig. 3C, D) suggests important winter settlement of the opportunist annual kelp *Saccorhiza polyschides* (Norton 1978, Engelen *et al.* 2011) and *Laminaria hyperborea* recruits (Sjötun *et al.* 2006).

Hypotheses of observed patterns

Differences in habitat structure toward the bottom (holdfast and surrounding substratum) between Molène and Roscoff may result from confounding physical and biotic effects. Kennelly (1989) found that subcanopy scouring by the small kelp *Ecklonia radiata* (C.Agardh) J.Agardh decreases as the stipe length increases. While *Laminaria hyperborea* adults have an erect and rigid stipe which reduces contacts between the blades and the bottom, young short-stiped forms are more flexible and should have a wider sweeping area and a more intensive scouring, as reported for kelp of similar habit: *L. pallida* Greville (Velimirov & Griffiths 1979) and *Pterygophora californica* (Reed & Foster 1984). Consequently, kelp abrasion of understory turfs (Irving & Connell 2006) and sessile fauna (Connell 2003) may be greater among a kelp forest dominated by young plants. Such effect can be expected throughout the kelp recovery and may have contributed to bare the substratum in Molène. While adults dominated Roscoff kelp forest (November 2010), kelp size class were more evenly distributed in Molène (March 2011). In spite of different depth, similar biomass and biomass distributions of macroalgae were observed on adult kelp suggesting comparable incident irradiance above the canopy at both sites, but the light reaching the sub-canopy may differ and explain the patterns we observed. While the negative shading effect of dense kelp density on understory algae is a well-known phenomenon (e.g. Norton *et al.* 1977, Reed & Foster 1984, Wernberg *et al.* 2005), the effect of evenness in multi-layered kelp forests on these parameters remains, to our knowledge, unexplored. Since kelp are known to interfere with turbulence (e.g. Eckman *et al.* 1989), it would be interesting to explore whether this turbulence vary with evenness in size and flexibility and in turn with light resource partitioning (Middelboe *et al.* 2006).

The lower red algae and sessile fauna cover on Molène subcanopy may also partially result from a cascading effect, which includes indirect and direct interactions involving large echinoderms. Although megafauna densities were measured two years after macrofauna sampling, these estimations reflected the survey observations and isotopic random collections, highlighting the rarity of large echinoderms at Roscoff and their commonness at Molène site. Often reported as a kelp grazer (Jones & Kain 1967, Fredriksen 2003), the edible sea urchin *Echinus esculentus* has also been described as a browsing opportunistic predator (Allen 1899, Forster 1959, Comely & Ansell 1988). Within Molène benthic community, *Echinus esculentus* exhibited one of the highest $\delta^{15}\text{N}$ (measured on Aristotle lantern), corresponding to a mean trophic level of 4.0 (± 0.9 considering the variability in TEF for invertebrate whole

body, Caut *et al.* 2009). This estimation is consistent with our observations of digestive contents conducted on individuals that have been sampled for stable isotope analyses. Guts contained some seaweed fragments but were largely dominated by sessile fauna (bivalves, cirripeds, sponges, bryozoans, and ascidians) and associated poorly mobile organisms (e.g. nematodes, TL = 3.9), of higher fitness interest compared to macroalgal based diet (Kelly *et al.* 2001, Hughes *et al.* 2005). Given the sea urchin densities in Molène, this omnivorous species may be partly responsible of the lower biomass of sessile fauna and seaweed. When *Echinus esculentus* has been described as an important kelp recruit grazer, its density exceeded 3-4 ind. m⁻² (in summer, Jones & Kain 1967, Sjøtun *et al.* 2006), substantially higher compared to Molène (0.1-0.2 ind. m⁻² in winter). Hence, any density-dependant feeding behaviour of *Echinus esculentus* according to food availability should be of interest for future research. In the present study, a more drastic effect can be expected from the spiny sea-star *Marthasterias glacialis* (TL = 3.8) which shows greater density (13-28 ind. transect⁻²). This voracious species feeds opportunistically either on macroalgae, sessile or mobile macrofauna, and can be considered as a key predator in communities of coastal rocky shores (Frid 1992, Verling *et al.* 2003, Bonaviri *et al.* 2009, Tuya & Duarte 2012). Furthermore, *Marthasterias glacialis* is one of the main predators of the ormer *Haliotis tuberculata* (Forster 1962), poorly represented in Molène. Because the ormer mainly relies on red algae, its lower density in Molène may also result from reduced food availability in addition to top-down control.

In European kelp forests, the dominant starfish predators are the edible and the swimming crabs: *Cancer pagurus* and *Necora puber* (Ramsay *et al.* 2000). In Roscoff, these species and the lobster *Hommarus gammarus* were the highest benthic predators according to their estimated trophic levels (4.2-5.0). Both *Cancer* spp. and *Necora* spp., more abundant in Roscoff, can forage significantly on large echinoderms and play a key role in their regulation (Freire & Gonzalez-Gurriaran 1995, Ramsay *et al.* 2000, Steneck *et al.* 2004). However, given the absence of *Echinus esculentus* and *Marthasterias glacialis* in Roscoff, any contribution to the decapod diets cannot be inferred. Since these predators are not echinoderm specialist, it seems unrealistic to consider their densities sufficient enough to control, even collapse, alone large echinoderm populations at Roscoff site (Miller 1985, Sivertsen 2006). Multi-scale spatio-temporal variability of large echinoderms population can be altered, at different life history stages, by several crossed factors including the nature of the substratum (Laur *et al.* 1986, Himmelman & Dutil 1991, Hamel & Mercier 1996, Balch & Scheibling

2000, Kawamata *et al.* 2011), the depth (Reid 1935, Jones & Kain 1967, Norton *et al.* 1977, Comely & Ansell 1988, Ellis & Rogers 2000, Verling *et al.* 2003), the food availability (Laur *et al.* 1986, Tuya & Duarte 2012), the predation pressure (Steneck *et al.* 2004, Estes *et al.* 2011), the temperature and epizootics (Scheibling & Stephenson 1984). In the English Channel, the stochastic repartition of large echinoderm taxa has intrigued several authors for decades (Allen 1899, de Beauchamp 1914, Holme 1966, Castric-Fey *et al.* 1993, Ellis & Rogers 2000, Raffin 2003). For example, *Marthasterias glacialis* from shallow waters seems to decrease in abundance from the West to the East. To our knowledge, this issue remains unexplored and may involve multiple factors that the present sampling design cannot address.

Ecological and management implications

Omnivorous species can be of critical importance for stability and emergent ecosystem properties which strongly depend on the interaction strength (Emmerson & Yearsley 2004, Bascompte *et al.* 2005). In the present study, *Echinus esculentus* and *Marthasterias glacialis* were estimated to operate from the fourth trophic level, feeding upon a range of three trophic levels. While the diversity of interaction strengths linking these opportunist species to the associated community remains unclear, our results highlighted direct interactions that were concentrated upon the overall sessile suspension-feeder group. Owing to their large body-size and their energetic requirement (O'Gorman & Emmerson 2010), these species may thus be considered as collectively strong interactors (*sensu* Berlow 1999). Their collective effect may be of critical importance for the associated trophic structure and functioning, through community cascading effects, by reducing the morphological diversity toward the bottom seems to affect habitat structure and organic matter retention. Apart from their promoting role of habitat complexity, sessile suspension-feeders composition and abundance can have dramatic influence on ecosystem properties (Gili & Coma 1998). In kelp forests, several suspension-feeders are able to select kelp-derived particles (including propagules) among the organic matter pool (e.g. Bevis-Challinor & Field 1982), and one can wonder whether this function affect kelp recruitments (Dayton 1985). While experimental manipulations involving direct grazer provide substantial insights on cascading effects, manipulating particle-consumers face to the difficulty of quantifying particulate basal resource in marine reproduction (O'Gorman & Emmerson 2010) and limit understanding of their interactions with other species. In the present results, we found in parallel more abundant kelp recruits and reduced biomass of suspension-feeder and red algae. If omnivorous predators are actually

involved in the patterns we observed, these results report provides new insights about the sustainability of kelp primary production in Brittany, often attributed to the rarity of direct kelp consumers in Brittany (Arzel 1998, Leblanc *et al.* 2011). However, *Echinus esculentus* and *Marthasterias glacialis* behaves opportunistically and comprehensive analyses of seasonal and density-dependant variations of their diet are required to state on this indirect interaction. Apart from contrasting structure and functioning toward the bottom, our results highlighted that kelp canopy individuals are major refuges for the development of diverse sessile organisms, since the time between two harvesting periods is sufficient enough for the canopy and associated epiphytic biomass to recover (Christie *et al.* 1998). Alternatively, these results are strong arguments in favour of further comprehensive analyses of the overall kelp forest strata, including the water column (e.g. Lorentsen *et al.* 2010) for conservative management and understanding of resilience in structure and functioning in kelp forests.

Acknowledgements

We would like to thank F Gentil and C Broudin for help with animal identification. We are grateful to the marine operations staff at the Roscoff Biological Station “*Service Mer & Observation SBR*”, especially Y Fontana, W Thomas, M Camusat & N Guidal for the sampling set-up. This work was supported by the “Parc Naturel Marin d’Iroise” and the Brittany Regional Council. This work benefited from the support of the “Parc Naturel Marin d’Iroise”, the Brittany Regional Council and the French Government through the National Research Agency with regards to an investment expenditure programme IDEALG which reference is stated as ANR-10-BTBR-04.

Appendix A. Macroalgal species found at Roscoff and Molène sites during the survey (samples and observations). Relative occurrence is indicated: x: 1-10 % in samples, xx: 20-40 %, xxx 40-100% according to diversity sampling; °: species found in 1 transect, °°: in 2 transects, °°°: in 3 transects during the megafauna survey.

	Roscoff	Molène
Rhodophyceae		
<i>Acrosorium ciliolatum</i> (Harvey) Kylin, 1924	xxx	xxx
<i>Aglaothamnion bipinnatum</i> (P.L.Crouan & H.M.Crouan) Feldmann & G.Feldmann, 1948	x	xx
<i>Aglaothamnion gallicum</i> (Nägeli) Halos ex Ardré, 1970		xx
<i>Aglaothamnion priceanum</i> Maggs, Guiry & Rueness, 1991	xx	xx
<i>Aglaothamnion</i> sp. Feldmann-Mazoyer, 1941		x
<i>Aglaothamnion tenuissimum</i> (Bonnemaison) Feldmann-Mazoyer, 1941		xx
<i>Antithamnionella</i> sp. Lyle, 1922	xx	
<i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turner) J.Agardh, 1898	xxx	xxx
<i>Asparagopsis armata</i> Harvey, 1855 (<i>Falkenbergia rufolanosa</i> Stage (Harvey) F.Schmitz, 1897)	xxx	
<i>Bonnemaisonia asparagoides</i> (Woodward) C.Agardh, 1822	xx	
<i>Brongniartella byssoides</i> (Goodenough & Woodward) F.Schmitz, 1893		x
<i>Calliblepharis ciliata</i> (Hudson) Kützing, 1843	xxx	x
<i>Callithamnion tetragonum</i> (Withering) S.F.Gray, 1821	xx	xx
<i>Callophyllis laciniata</i> (Hudson) Kützing, 1843	xxx	xxx
<i>Ceramium pallidum</i> (Nägeli ex Kützing) Maggs & Hommersand, 1993	xx	
<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C.Agardh, 1817	xx	x
<i>Corallina elongata</i> J.Ellis & Solander, 1786	xx	
<i>Corallinale</i> sp. / <i>Peyssoniella</i> sp. Complex	xxx	xx
<i>Cryptopleura ramosa</i> (Hudson) L.Newton, 1931	xxx	xxx
<i>Dasya</i> sp. C.Agardh, 1824		x
<i>Delesseria sanguinea</i> (Hudson) J.V.Lamouroux, 1813	xx	xxx
<i>Dilsea carnosa</i> (Schmidel) Kuntze, 1898	xx	
<i>Gracilaria</i> sp. Greville, 1830		x
<i>Halurus flosculosus</i> (J.Ellis) Maggs & Hommersand, 1993	xx	xx
<i>Haraldiophyllum bonnemaisonii</i> (Kylin) A.D.Zinova, 1981	xxx	xx
<i>Heterosiphonia plumosa</i> (J.Ellis) Batters, 1902	xxx	xxx
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (Stackhouse) F.S.Collins & Hervey, 1917	xx	
<i>Kallymenia reniformis</i> (Turner) J.Agardh, 1842	xx	xxx
<i>Lomentaria articulata</i> (Hudson) Lyngbye, 1819	xxx	xx
<i>Lomentaria clavellosa</i> (Lightfoot ex Turner) Gaillon, 1828	xx	
<i>Membranoptera alata</i> (Hudson) Stackhouse, 1809	xx	xxx
<i>Palmaria palmata</i> (Linnaeus) Weber & Mohr, 1805	xxx	xxx
<i>Phycodryis rubens</i> (Linnaeus) Batters, 1902	xxx	xxx
<i>Phyllophora crispa</i> (Hudson) P.S.Dixon, 1964	xx	xx
<i>Plocamium cartilagineum</i> (Linnaeus) P.S.Dixon, 1967	xxx	xxx
<i>Plumaria plumosa</i> (Hudson) Kuntze, 1891	xx	xxx
<i>Polyneura bonnemaisonii</i> (C.Agardh) Maggs & Hommersand, 1993	xxx	xxx
<i>Polysiphonia brodiaei</i> (Dillwyn) Sprengel, 1827	x	
<i>Polysiphonia elongata</i> (Hudson) Sprengel, 1827	xx	
<i>Polysiphonia</i> sp. Greville, 1823		xx
<i>Pterosiphonia parasitica</i> (Hudson) Falkenberg, 1901	xx	xx
<i>Pterothamnion crispum</i> (Ducluzeau) Nägeli, 1862	xx	
<i>Ptilothamnion pluma</i> (Dillwyn) Thuret, 1863	xx	xxx
<i>Ptilothamnion sphaericum</i> (P.L.Crouan & H.M.Crouan ex J.Agardh) Maggs & Hommersand, 1993		xx
Pylophoraceae sp.		x
<i>Rhodochorton purpureum</i> (Lightfoot) Rosenvinge, 1900		x
<i>Rhodophyllis divaricata</i> (Stackhouse) Papenfuss, 1950	xxx	xxx
<i>Rhodymenia pseudopalmata</i> (J.V.Lamouroux) P.C.Silva, 1952	xxx	xxx
<i>Sphaerococcus coronopifolius</i> Stackhouse, 1797	xx	xx
<i>Sphondylothamnion multifidum</i> (Hudson) Nägeli, 1862		xx

	Phaeophyceae	
<i>Chaetopterus plumosa</i> (Lyngbye) Kützing, 1843	xx	xx
<i>Cutleria multifida</i> (Turner) Greville, 1830		xxx
<i>Cystoseira</i> sp. C.Agardh, 1820	o	x
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) J.V.Lamouroux, 1809	xx	
<i>Ectocarpus fasciculatus</i> Harvey, 1841	xx	
<i>Ectocarpus</i> sp. Lyngbye, 1819 / <i>Hincksia hincksiae</i> (Harvey) P.C.Silva, 1987	xxx	xx
<i>Halopteris filicina</i> (Grateloup) Kützing, 1843	xxx	xxx
<i>Laminaria digitata</i> (Hudson) J.V.Lamouroux, 1813	x	o
<i>Laminaria hyperborea</i> (Gunnerus) Foslie, 1884	xxx	xxx
<i>Saccorhiza polyschides</i> (Lightfoot) Batters, 1902	o	xx
	Ulvophyceae	
<i>Cladophora</i> sp.1 Kützing, 1843	xx	x
<i>Cladophora</i> sp.2 Kützing, 1844	x	
<i>Ulva</i> sp. (<i>compressa</i>) Linnaeus, 1753	xx	
<i>Ulva rigida</i> C.Agardh, 1823	xx	x
<i>Umbraulva</i> sp. E.H.Bae & I.K.Lee, 2001	xx	

Appendix B. Animal species found at Roscoff and Molène sites during the survey (samples and observations). Relative occurrence is indicated: x: 1-10 % in samples, xx: 20-40 %, xxx 40-100% for diversity samples; °: species found in 1 transect, °°: in 2 transects, °°°: in 3 transects during the megafauna survey.

	Roscoff	Molène
Porifera		
<i>Amphilectus fucorum</i> (Esper, 1794)	xxx	xx
<i>Axinella</i> (Schmidt, 1862) sp.	x	
<i>Clathrina</i> (Gray, 1867) sp.	xx	xxx
<i>Dysidea fragilis</i> (Montagu, 1818)	xxx	
<i>Grantia compressa</i> (Fabricius, 1780)		xx
<i>Guancha lacunosa</i> (Johnston, 1842)	xx	
<i>Halichondria</i> (Fleming, 1828) sp.	xxx	xxx
<i>Halichondria (Halichondria) panicea</i> (Pallas, 1766)	xx	
<i>Haliclona</i> (Grant, 1836) spp.	xxx	xxx
<i>Halisarca dujardini</i> (Johnston, 1842)	xxx	xxx
<i>Hymeniacion perlevis</i> (Montagu, 1818)		xx
<i>Leucandra gossei</i> (Bowerbank, 1862)		xx
<i>Leuconia johnstonii</i> (Carter, 1871)	xx	
<i>Leuconia nivea</i> (Grant, 1826)	x	
<i>Myxilla (Myxilla) incrustans</i> (Johnston, 1842)	xxx	
<i>Myxilla (Myxilla) rosacea</i> (Lieberkühn, 1859)	xxx	xx
<i>Ophlitaspongia papilla</i> (Bowerbank, 1866)	xx	x
<i>Phorbis plumosus</i> (Montagu, 1818)	xx	
Porifera sp.	xxx	xx
Suberitidae sp.	xx	x
<i>Sycon ciliatum</i> (Fabricius, 1780)	xxx	xxx
<i>Tethya aurantium</i> (Pallas, 1766)	x	
<i>Tethya citrina</i> (Sarà & Melone, 1965)	x	
Cnidaria		
<i>Amphisbetia operculata</i> (Linnaeus, 1758)	x	xx
<i>Anemonia viridis</i> (Forskål, 1775)	o	o
<i>Diphasia attenuata</i> (Hincks, 1866)		x
<i>Dynamena pumila</i> (Linnaeus, 1758)	xx	xx
<i>Dyphasia</i> (Agassiz, 1862) sp.		x
<i>Kirchenpaueria pinnata</i> (Linnaeus, 1758)		xx
<i>Lucernariopsis cruxmelitensis</i> (Corbin, 1978)		o
<i>Orthopyxis integra</i> (MacGillivray, 1842)		xx

<i>Sertularella polyzonias</i> (Linnaeus, 1758)	xx	xx
<i>Urticina felina</i> (Linnaeus, 1761)	o	o
	Entoprocta	
<i>Pedicellina nutans</i> (Dalyell, 1848)	xx	xx
	Nemertea	
<i>Cyanophthalma cordiceps</i> (Friedrich, 1933)	xx	xxx
<i>Lineus</i> (Sowerby, 1806) sp. (<i>ruber/sanguineus</i>)	xx	xx
<i>Micrura</i> (Ehrenberg, 1871) sp.	xx	xx
Nemertea sp.		xxx
<i>Oerstedia dorsalis</i> (Abildgaard, 1806)	xx	xx
<i>Tubulanus linearis</i> (McIntosh, 1874)	xx	
	Mollusca	
	Polyplacophora	
<i>Acanthochitona crinita</i> (Pennant, 1777)	xxx	xxx
<i>Callochiton septemvalvis</i> (Montagu, 1803)		x
	Gastropoda	
<i>Alvania cancellata</i> (da Costa, 1778)	x	
<i>Barleeia unifasciata</i> (Montagu, 1803)	xxx	xx
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	xxx	
<i>Calliostoma zizyphinum</i> (Linnaeus, 1758)	x	xx
<i>Cerithiopsis barleei</i> (Jeffreys, 1867)	x	
<i>Cerithiopsis tubercularis</i> (Montagu, 1803)	xx	x
<i>Chauvetia brunnea</i> (Donovan, 1804)	xxx	xx
<i>Crisilla semistriata</i> (Montagu, 1808)	xxx	xx
<i>Gibbula cineraria</i> (Linnaeus, 1758)	xxx	x
<i>Gibbula umbilicalis</i> (da Costa, 1778)	x	
<i>Haliotis tuberculata</i> (Linnaeus, 1758)	ooo	o
<i>Jujubinus</i> (Monterosato, 1884) sp.	xxx	
<i>Lacuna pallidula</i> (da Costa, 1778)	x	x
<i>Lacuna parva</i> (da Costa, 1778)		x
<i>Lamellaria latens</i> (Müller O.F., 1776)	xx	x
<i>Manzonina crassa</i> (Kanmacher, 1798)	xx	x
<i>Marshallora adversa</i> (Montagu, 1803)		x
<i>Nassarius incrassatus</i> (Strøm, 1768)	xx	x
<i>Ocenebra erinaceus</i> (Linnaeus, 1758)	x	
<i>Ocenebrina aciculata</i> (Lamarck, 1822)	xx	
<i>Odostomia unidentata</i> (Montagu, 1803)	xx	
<i>Onoba aculeus</i> (Gould, 1841)		x
<i>Onoba semicostata</i> (Montagu, 1803)	xx	xx
<i>Patella pellucida</i> (Linnaeus, 1758)	xxx	xxx
<i>Pleurobranchus membranaceus</i> (Montagu, 1815)	x	x
<i>Pusillina inconspicua</i> (Alder, 1844)	x	
<i>Raphitoma linearis</i> (Montagu, 1803)	x	
<i>Raphitoma purpurea</i> (Montagu, 1803)	x	
<i>Retusa truncatula</i> (Bruguière, 1792)	x	
<i>Rissoa lilacina</i> (Récluz, 1843)	x	x
<i>Rissoa membranacea</i> (J. Adams, 1800)	x	
<i>Rissoa parva</i> (da Costa, 1778)	xxx	xxx
<i>Tectura virginea</i> (O.F. Müller, 1776)	xx	xx
<i>Tricolia pullus</i> (Linnaeus, 1758)	xxx	xxx
<i>Trivia arctica</i> (Pulteney, 1799)	xx	x
	Bivalvia	
<i>Aequipecten opercularis</i> (Linnaeus, 1758)		x
<i>Anomia ephippium</i> (Linnaeus, 1758)	xxx	xxx

<i>Rhomboidella prideauxi</i> (Leach, 1815)	x	
<i>Mimachlamys varia</i> (Linnaeus, 1758)		x
<i>Hiatella arctica</i> (Linnaeus, 1767)		xx
<i>Kellia suborbicularis</i> (Montagu, 1803)	xx	xx
<i>Modiolula phaseolina</i> (Philippi, 1844)		xx
<i>Musculus discors</i> (Linnaeus, 1767)	xx	xxx
<i>Musculus subpictus</i> (Cantraine, 1835)	xx	xx
	Sipuncula	
<i>Nephasoma (Nephasoma) minutum</i> (Keferstein, 1862a)	xx	xx
	Bryozoa	
<i>Aetea anguina</i> (Linnaeus, 1758)	xx	xxx
<i>Alcyonidium gelatinosum</i> (Linnaeus, 1761)	xxx	xx
<i>Alcyonidium hirsutum</i> (Fleming, 1828)	xx	xx
<i>Amathia lendigera</i> (Linnaeus, 1758)	xx	x
<i>Bicellariella ciliata</i> (Linnaeus, 1758)	xx	xx
<i>Caberea boryi</i> (Audouin, 1826)	xx	x
<i>Callopora lineata</i> (Linnaeus, 1767)	xxx	xxx
<i>Cellepora pumicosa</i> (Pallas, 1766)	xx	xxx
<i>Celleporella hyalina</i> (Linnaeus, 1767)	xxx	xxx
<i>Celleporina caliciformis</i> (Lamouroux, 1816)	xxx	xxx
<i>Crisia aculeata</i> (Hassall, 1841)	xx	
<i>Crisia denticulata</i> (Lamarck, 1816)	xxx	xxx
<i>Crisia eburnea</i> (Linnaeus, 1758)	xx	xxx
<i>Crisidia cornuta</i> (Linnaeus, 1758)	xx	xxx
<i>Electra pilosa</i> (Linnaeus, 1767)	xxx	xxx
<i>Escharella</i> (Gray, 1848) spp.	xxx	x
<i>Escharoides coccinea</i> (Abildgaard, 1806)	xxx	xxx
<i>Filicrisia geniculata</i> (Milne Edwards, 1838)	xx	xx
<i>Flustrellidra hispida</i> (O. Fabricius, 1780)	xx	
<i>Haplopoma impressum</i> (Audouin, 1826)	xxx	xxx
<i>Lichenopora verrucaria</i> (O. Fabricius, 1780)	xx	
<i>Membranipora membranacea</i> (Linnaeus, 1767)	x	x
<i>Membraniporella nitida</i> (Johnston, 1838)		xx
<i>Microporella ciliata</i> (Pallas, 1766)	xxx	xxx
<i>Oshurkovia littoralis</i> (Hastings, 1944)		x
<i>Phaeostachys spinifera</i> (Johnston, 1847)	xxx	x
<i>Plagioecia sarniensis</i> (Norman, 1864)	x	
<i>Plesiothoa gigerium</i> (Ryland & Gordon, 1977)	xxx	xx
<i>Ramphonotus minax</i> (Busk, 1860)	x	
<i>Schizomavella auriculata</i> (Hassall, 1842)		xx
<i>Schizomavella hastata</i> (Hincks, 1862)		xxx
<i>Schizomavella linearis</i> (Hassall, 1841)	xx	xx
<i>Scruparia chelata</i> (Linnaeus, 1758)	xx	xxx
<i>Scrupocellaria reptans</i> (Linnaeus, 1758)	xx	xxx
<i>Scrupocellaria scabra</i> (van Beneden, 1848)		x
<i>Scrupocellaria scruposa</i> (Linnaeus, 1758)	xx	x
<i>Tubulipora plumosa</i> (Thompson in Harmer, 1898)	xxx	xxx
<i>Turbicellepora magnicostata</i> (Barroso, 1919)	x	
<i>Vesicularia spinosa</i> (Linnaeus, 1758)	xx	x
	Annelida	
	Ctenodrilidae	
Ctenodrilidae sp. (Kennell, 1882)	x	x
	Eunicidae	
Eunicidae (Berthold, 1827) indet.		x

<i>Lumbrineris funchalensis</i> (Kinberg, 1865)	xx	x
<i>Lysidice ninetta</i> (Audouin & Milne-Edwards, 1833)	xx	
	Nereidae	
<i>Leonnates glauca</i> (Claparède, 1870)	xx	xxx
<i>Nereis pelagica</i> (Linnaeus, 1758)		xxx
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1834)	xxx	xxx
	Syllidae	
<i>Amblyosyllis formosa</i> (Claparède, 1863)	x	xx
Autolytinae (Langherans, 1879) indet.		x
<i>Eurysyllis tuberculata</i> (Ehlers, 1864)	xx	xx
<i>Eusyllis assimilis</i> (Marenzeller, 1875)		xx
<i>Eusyllis blomstrandii</i> (Malmgren, 1867)		xxx
<i>Exogone (Exogone) naidina</i> (Örsted, 1845)	xx	xx
<i>Exogone</i> (Örsted, 1845) sp.		xx
<i>Haplosyllis spongicola</i> (Grube, 1855)	xxx	x
<i>Myrianida prolifera</i> (O.F. Müller, 1788)		xx
<i>Odontosyllis ctenostoma</i> (Claparède, 1868)	xxx	xxx
<i>Pionosyllis lamelligera</i> (Saint Joseph, 1887)	x	x
<i>Sphaerosyllis hystrix</i> (Claparède, 1863)		x
<i>Syllis</i> (Lamarck, 1818) sp.		xx
<i>Syllis armillaris</i> (O.F. Müller, 1776)	xx	xxx
<i>Syllis columbretensis</i> (Campoy, 1982)	xxx	xxx
<i>Syllis gracilis</i> (Grube, 1840)	x	xxx
<i>Syllis hyalina</i> (Grube, 1863)		x
<i>Syllis variegata</i> (Grube, 1860)	xxx	xxx
<i>Trypanosyllis (Trypanosyllis) coeliaca</i> (Claparède, 1868)	x	x
<i>Trypanosyllis zebra</i> (Grube, 1840)	xx	xx
	Phyllodocidae	
<i>Eumida sanguinea</i> (Örsted, 1843)		xx
<i>Nereiphylla rubiginosa</i> (Saint-Joseph, 1888)		xx
<i>Phyllodoce</i> (Lamarck, 1818) sp.		x
	Polynoidae	
<i>Harmothoe extenuata</i> (Grube, 1840)	xx	xxx
<i>Harmothoe impar</i> (Johnston, 1839)	xx	xx
<i>Harmothoe spinifera</i> (Ehlers, 1864)		xx
<i>Lepidonotus clava</i> (Montagu, 1808)		xx
<i>Pholoe inornata</i> (Johnston, 1839)	xx	xx
<i>Subadyte pellucida</i> (Ehlers, 1864)	xx	x
	Orbiniidae	
<i>Proscoloplos cygnochaetus</i> (Day, 1954)	xx	
	Maldanidae	
<i>Nichomache</i> (Malmgren, 1865) spp.	x	
	Arenicolidae	
<i>Arenicolides ecaudata</i> (Johnston, 1835)		x
	Spionidae	
<i>Aonides oxycephala</i> (Sars, 1862)	xx	xx
<i>Dipolydora</i> (Verrill, 1881) sp.	xx	xx
<i>Pseudopolydora</i> (Czerniavsky, 1881) sp.		x
<i>Scolelepis tridentata</i> (Southern, 1914)	xx	xx
	Sabellidae	
<i>Amphiglena mediterranea</i> (Leydig, 1851)	xxx	xxx
<i>Branchiomma bombyx</i> (Dalyell, 1853)	xxx	xxx
<i>Branchiomma lucullanum</i> (Delle Chiaje, 1828)	x	
<i>Fabricia sabella</i> (Ehrenberg, 1836)	xx	xx

<i>Jasmineira elegans</i> (Saint-Joseph, 1894)	xx	xxx
<i>Oridia armandi</i> (Claparède, 1864)		x
<i>Parasabella langerhansi</i> (Knight-Jones, 1983)	xx	xx
<i>Pseudopotamilla reniformis</i> (Bruguère, 1789)	x	
<i>Sabella discifera</i> (Grube, 1874)	x	x
	Sabellariidae	
<i>Sabellaria spinulosa</i> (Leuckart, 1849)	xx	
	Serpudidae	
<i>Protula tubularia</i> (Montagu, 1803)	x	
<i>Salmacina</i> (Claparède, 1870) sp.	xx	x
<i>Spirorbis corrugatus</i> (Montagu, 1803)	x	
<i>Spirorbis</i> (Daudin, 1800) sp.	xxx	xxx
<i>Spirobranchus triqueter</i> (Linnaeus, 1758)		xx
	Terebellidae	
<i>Amphitrite johnstoni</i> (Malmgren, 1865)	x	
<i>Eupolymnia nebulosa</i> (Montagu, 1818)	x	
<i>Eupolymnia nesidensis</i> (Delle Chiaje, 1828)	xxx	xx
<i>Nicolea venustula</i> (Montagu, 1818)	xxx	xxx
<i>Nicolea zostericola</i> (Ørsted, 1844)	xxx	xx
<i>Pista elongata</i> (Moore, 1909)	xxx	xx
<i>Polycirrus medusa</i> (Grube, 1850)	xx	xxx
<i>Trichobranchus glacialis</i> (Malmgren, 1866)	xx	
	Chaetognatha	
<i>Spadella</i> (Langerhans, 1880) sp.		x
	Platyhelminthes	
<i>Cycloporus papillosus</i> (Sars in Jensen, 1878) Lang, 1884	x	xx
<i>Stylochoplana maculata</i> (Quatrefage, 1845)		x
	Nematoda	
Nematoda spp.	xxx	xxx
	Pycnogonida	
<i>Achelia echinata</i> (Hodge, 1864)	xxx	xxx
<i>Achelia hispida</i> (Hodge, 1864)	xx	xx
<i>Ammothella longipes</i> (Hodge, 1864)	x	x
<i>Anoplodactylus angulatus</i> (Dohrn, 1881)	x	
<i>Callipallene brevirostris</i> (Johnston, 1837)		x
<i>Endeis spinosa</i> (Montagu, 1808)		x
<i>Nymphon gracile</i> (Leach, 1814)		x
<i>Nymphon brevirostre</i> (Hodge, 1863)	xx	
	Crustacea	
	Cirripedia	
<i>Verruca stroemia</i> (O.F. Müller, 1776)	xxx	xxx
	Isopoda	
<i>Astacilla danmoniensis</i> (Stebbing, 1874)	xx	
<i>Calathura norvegica</i> (Sars, 1872)	x	
<i>Dynamene bidentata</i> (Adams, 1800)	x	
<i>Dynamene magnitorata</i> (Holdich, 1968)	x	
<i>Gnathia dentata</i> (G. O. Sars, 1872)	x	
<i>Gnathia maxillaris</i> (Montagu, 1804)		x
<i>Janira maculosa</i> (Leach, 1814)	xx	xxx
<i>Stenosoma lancifer</i> (Miers, 1881)	x	xx
Isopoda sp.		x
	Leptostraca	
<i>Nebalia bipes</i> (Fabricius, 1780)	x	
	Mysida	

<i>Praunus inermis</i> (Rathke, 1843)		x	
	Tanaidacea		
<i>Apseudes talpa</i> (Montagu, 1808)		x	x
<i>Apseudopsis latreillii</i> (Milne-Edwards, 1828)		x	
	Amphipoda		
<i>Aora spinicornis</i> (Afonso, 1976)		xx	xx
<i>Ampithoe gammaroides</i> (Bate, 1856)		xx	xx
<i>Ampithoe ramondi</i> (Audouin, 1826)		xx	xx
<i>Ampithoe rubricata</i> (Montagu, 1818)			x
<i>Apherusa bispinosa</i> (Bate, 1857)		xxx	x
<i>Apherusa cirrus</i> (Bate, 1862)		xx	
<i>Apherusa jurinei</i> (Milne-Edwards, 1830)			xx
<i>Caprella acanthifera</i> (Leach, 1814)		xx	
<i>Caprella fretensis</i> (Stebbing, 1878)		xx	
<i>Crassikorophium bonellii</i> (Milne Edwards, 1830)			xx
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)		xx	
<i>Dexamine thea</i> (Boeck, 1861)		xx	
<i>Elasmopus rapax</i> (Costa, 1853)		xx	xx
<i>Gammaropsis maculata</i> (Johnston, 1828)		xx	xx
<i>Iphimedia obesa</i> (Rathke, 1843)			x
<i>Jassa falcata</i> (Montagu, 1808)		xx	xxx
<i>Lembos websteri</i> (Bate, 1857)			x
<i>Leucothoe spinicarpa</i> (Abildgaard, 1789)		xxx	xx
<i>Lysianassa ceratina</i> (Walker, 1889)		xx	xx
<i>Maera grossimana</i> (Montagu, 1808)			x
<i>Maera inaequipes</i> (Costa, 1857)		xx	xx
<i>Melita hergensis</i> (Reid, 1939)			x
<i>Microprotopus</i> (Norman, 1867 sp.			x
<i>Nannonyx spinimanus</i> (Walker, 1895)		x	xx
<i>Orchomene humilis</i> (Costa, 1853)		x	xx
<i>Phtisica marina</i> (Slabber, 1769)		x	
<i>Sunamphitoe pelagica</i> (Milne-Edwards, 1830)			x
<i>Triphosella</i> (Bonnier, 1893) sp.			xx
<i>Tritaeta gibbosa</i> (Bate, 1862)			xx
	Decapoda		
<i>Anapagurus hyndmanni</i> (Bell, 1846)		xxx	x
<i>Cancer pagurus</i> (Linnaeus, 1758)		oo	o
<i>Eualus occultus</i> (Lebour, 1936)			x
<i>Eualus pusiolus</i> (Krøyer, 1841)		x	
<i>Eurynome spinosa</i> (Hailstone, 1835)		x	x
<i>Galathea squamifera</i> (Leach, 1814)		oo	oo
<i>Galathea strigosa</i> (Linnaeus, 1761)		o	
<i>Homarus gammarus</i> (Linnaeus, 1758)		o	
<i>Lophozozymus incisus</i> (H. Milne Edwards, 1834)		o	o
<i>Maja squinado</i> (Herbst, 1788)			o
<i>Necora puber</i> (Linnaeus, 1767)		oo	o
<i>Pagurus bernhardus</i> (Linnaeus, 1758)		x	
<i>Philocheras fasciatus</i> (Risso, 1816)		x	
<i>Pilumnus hirtellus</i> (Linnaeus, 1761)		xx	xx
<i>Pisidia longicornis</i> (Linnaeus, 1767)		xxx	xxx
<i>Xantho pilipes</i> (A. Milne-Edwards, 1867)		o	
	Echinodermata		
<i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje, 1828)		xxx	xxx

<i>Antedon bifida</i> (Pennant, 1777)	xxx	
<i>Aslia lefevrii</i> (Barrois, 1882)	x	xx
<i>Asterias rubens</i> (Linnaeus, 1758)	o	o
<i>Asterina gibbosa</i> (Pennant, 1777)	xxx	xx
<i>Cucumaria frondosa</i> (Gunnerus, 1767)	o	oo
<i>Echinus esculentus</i> (Linnaeus, 1758)		oo
<i>Henricia sanguinolenta</i> (O.F. Müller, 1776)	o	
<i>Holothuria (Panningothuria) forskali</i> (Delle Chiaje, 1823)		oo
<i>Luidia ciliaris</i> (Philippi, 1837)		o
<i>Marthasterias glacialis</i> (Linnaeus, 1758)		ooo
<i>Ocnus lacteus</i> (Forbes & Goodsir, 1839)	xxx	xx
<i>Ophiothrix fragilis</i> (Abildgaard, in O.F. Müller, 1789)	xx	xxx
<i>Pawsonia saxicola</i> (Brady & Robertson, 1871)	x	xx
<i>Psammechinus miliaris</i> (P.L.S. Müller, 1771)	o	oo
	Chordata	
<i>Aplidium pallidum</i> (Verrill, 1871)	xx	xx
<i>Aplidium punctum</i> (Giard, 1873)	xx	xx
<i>Aplidium glabrum</i> (Verrill, 1871)	x	xxx
<i>Aplidium</i> (Savigny, 1816) spp.	xxx	xx
<i>Archidistoma aggregatum</i> (Garstang, 1891)		xx
<i>Ascidia mentula</i> (Müller, 1776)	xx	xxx
<i>Botryllus schlosseri</i> (Pallas, 1766)	xxx	xxx
<i>Dendrodoa grossularia</i> (Van Beneden, 1846)	xxx	xxx
<i>Didemnum maculosum</i> (Milne-Edwards, 1841)	xxx	
<i>Distomus variolosus</i> (Gaertner, 1774)	xxx	xxx
<i>Lissoclinum perforatum</i> (Giard, 1872)	xx	xx
<i>Molgula crinita</i> (Sluiter, 1904)	xxx	xxx
<i>Morchellium argus</i> (Milne-Edwards, 1841)	x	xxx
<i>Polycarpa</i> (Heller, 1877) sp.	xxx	xxx
<i>Polyclinum aurantium</i> (Milne-Edwards, 1841)	xxx	xx
<i>Pyura</i> (Molina, 1782) sp.	x	x
<i>Styela</i> (Fleming, 1822) sp.		x
<i>Trididemnum</i> (Della Valle, 1881) sp.	xx	xx

4.3. IMPACTS DU PEIGNE NORVEGIEN SUR LA STRUCTURE ET LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES COMMUNAUTES A *LAMINARIA HYPERBOREA* A MICRO-ECHELLE.

Afin de rendre compte des effets de la récolte au peigne norvégien sur la structure et le fonctionnement des communautés à *Laminaria hyperborea*, le projet HYPERIMP a été initié en 2010 par le Parc Naturel Marin d'Iroise (coord. P. Le Niliot) en concertation avec le comité local des pêches du Nord-Finistère. Impliquant plusieurs domaines de recherche, ce projet réunit l'Ifremer, le Muséum National d'Histoire Naturelle (SM Concarneau) et la Station Biologique de Roscoff. L'Ifremer, dont M. Laurans coordonne les opérations, suit la structure de taille de la population et le MNHN (S. Derrien-Courtel) réalise un suivi de la biodiversité associée pour définir l'état de l'écosystème. La Station Biologique est impliquée dans le but de déterminer la structure des communautés ainsi que leur fonctionnement trophique.



Figure 1. Mise en place de l'exploitation expérimentale au peigne norvégien, sur le plateau de la Helle en mars 2011. Image. Sandrine Derrien-Courtel, Muséum National d'Histoire Naturelle.

Dans le cadre de ce projet, une zone d'étude a été définie au niveau d'un platier rocheux localisé à environ 9 m de profondeur, sur le plateau de la Helle, au Nord de l'archipel de Molène (Fig. 1). Ce platier a été choisi en mars 2011 (T₀) alors qu'il avait été exploité, d'après les informations disponibles sur le secteur, 4-5 ans auparavant. Ce seuil correspond à la rotation temporelle autorisée pour l'exploitation goémonière dans le secteur, et a été défini à partir d'études ayant montré une stabilisation progressive de la productivité de *Laminaria hyperborea* à partir de cinq ans (Sjötun & Fredriksen 1995). A T₀, les densités totales de laminaires sur ce site étaient de 18.1 ± 9.1 ind. m⁻². L'expérimentation a été mise en place en partenariat avec les goémoniers d'Iroise, qui ont effectué une série de passages de peigne

norvégien sur une zone de 1 ha à l'ouest du platier. Cette zone, considérée comme impactée, devait être comparée avec une zone non-impactée située à l'est.

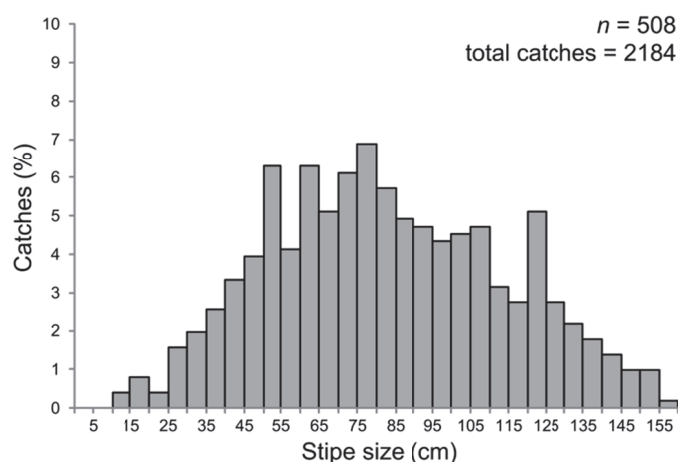


Figure 2. Distribution de taille de stipe des individus remontés au peigne norvégien (en % sur 508 individus mesurés). Au total de 8 traits effectués, 2184 individus ont été remontés (données M. Laurans).

D'après des mesures biométriques réalisées sur les stipes des individus récoltés par le peigne norvégien (Fig. 2), celui-ci a été efficace sur une large gamme de taille, avec une moyenne de 82.8 ± 32.4 (SD) cm. Sur la zone expérimentale (1 ha), un total de 2 184 individus (soit 0.22 ind. m^{-2}) a été récolté pour 1 815 kg de matière fraîche estimés d'après des relations taille-poids.

Mesure de l'impact sur la structure de taille

Le jour de l'expérimentation, des mesures biométriques des laminaires ont été effectuées au sein d'une série de cadrats d'un m^2 avant impact dans la zone ouest (T_0C-W , $n = 15$), dans la zone est (T_0C-E , $n = 4$), et après passages de peigne ($T_0H'-W$, $n = 23$) dans la zone Ouest. Il nous a ainsi été possible d'en comparer les densités ainsi que la distribution d'abondance au sein de classes de taille, découpées en cohortes en fonction de l'histoire du site et de la biologie de l'espèce (Fig. 3). Ce découpage vise à comparer la stratification de la canopée entre les conditions T_0C-W , T_0C-E et $T_0H'-W$.

Considérant ces classes de tailles comme différentes composantes de l'environnement, leurs abondances ont été centrées-réduites et les conditions ont été comparées entre elles à partir d'une matrice de distance euclidienne à l'aide d'une analyse de variance multivariée par permutation (PERMANOVA, Anderson *et al.* 2008). Au préalable, un quadrat de la zone Ouest avant impact, correspondant à un patch d'individus supérieur à 110 cm ($\times 11$) n'a pas été considéré dans l'analyse car il en affectait l'interprétation.

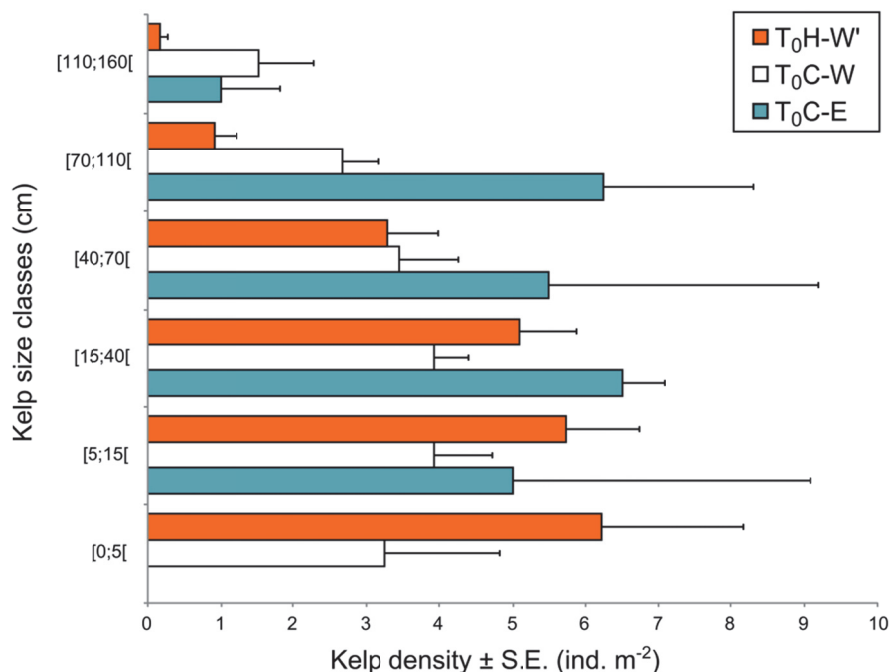


Figure 3. Distribution d'abondance (\pm SE) des classes de taille de *Laminaria hyperborea* avant (T_0C-W , $n = 15$) et après impact du peigne norvégien ($T_0H'-W$, $n = 23$) sur le plateau de la Helle, sur la zone ouest fin mars 2011. Les densités en zone est (T_0C-E , $n = 4$) sont également indiquées malgré la plus faible réplification.

Cette analyse a mis en évidence une différence significative de la stratification de la canopée entre zone (Pseudo- $F_{2;38} = 3,13$; $P = 0,001$), expliquée tant par une différence entre la zone ouest et est (test post-hoc : $t = 1,61$; $P = 0,039$), qu'au sein de la zone ouest, avant et après passage de peigne ($t = 1,48$; $P = 0,046$). Au sein de la zone ouest, l'impact du peigne semble s'expliquer par la réduction des classes de tailles comprises entre 110 et 160 cm, expliquant 22 % de la dissimilarité, (Tableau 1) avec un indice D^2/SD largement inférieur à 1, suggérant une mauvaise explication de différences observées. Ce résultat est d'autant plus ambigu que les classes de tailles comprises entre 0 et 40 cm seraient plus abondantes juste après le passage de peigne dans la même zone, avec $D^2/SD < 0,6$. A l'échelle de la zone, il est donc difficile de conclure que l'exploitation expérimentale a eu l'effet attendu sur la composition de la canopée, i.e. une réduction significative des classes comprises entre 70 et 110 cm (Arzel 1998, Christie *et al.* 1998, Veà & Ask 2011), qui n'expliquerait que 14 % de la dissimilarité liée à l'expérimentation (Tableau 1). La même ambiguïté est retrouvée lorsque l'on tente d'interpréter les résultats par une analyse en composantes principales (ACP, Annexe 4.1). Ces analyses sont biaisées par un cadrat aberrant avant impact (celui supprimé pour la PERMANOVA) et trois cadrats échantillonnés après impact dans lesquelles les classes 0 à 40 cm abondent. Même en supprimant l'ensemble de ces cadrats de l'ACP, aucun changement marqué de la stratification de la canopée ne ressort. De même, lorsqu'ils sont supprimés de

l'analyse de variance, aucun effet de l'impact n'est détecté (Global : Pseudo- $F_{2,35} = 2,87$; $P = 0,004$, test post-hoc entre T_0C-W et $T_0H'-W$: $t = 1,32$; $P = 0,118$) suggérant que l'expérimentation n'a eu qu'un effet marginal.

Tableau 1. Résultats d'une analyse SIMPER réalisées à partir d'une distance euclidienne (D) sur les données d'abondance centrées-réduites des différentes classes de taille entre les conditions *hyperborea* avant (T_0C-W , $n = 15$) et après impact du peigne norvégien ($T_0H'-W$, $n = 23$) sur la zone ouest. D^2 moyenne = 11.8. Un indice $D^2/SD > 1$ reflète une faible variabilité du descripteur au sein d'un groupe.

Variable	Gpe T0C	Gpe T0H'	D^2	D^2/SD	Ctr (%)	Cum.Ctr (%)
	Value	Value				
[110;160[0.4	-0.4	2.6	0.5	26.4	26.4
[5;15[-0.2	0.1	1.9	0.6	19.2	45.7
[15;40[-0.2	0.1	1.9	0.6	18.7	64.4
[40;70[0.0	-0.1	1.8	0.7	18.6	83.0
[70;110[0.3	-0.5	1.7	0.8	17.0	100.0

A l'échelle de la zone, cet impact modéré sur les structures de population de laminaire pourrait être le reflet de l'état immature (sensu Odum 1969) du site à T_0 . La classe des stipes compris entre 110 à 160 cm correspond vraisemblablement à des individus âgés (> 5 ans) ayant survécu lors de l'exploitation réalisée sur la zone quatre à cinq ans auparavant. Leur seule présence en patches suffit à considérer un grand potentiel de croissance des *Laminaria hyperborea* sur la zone, malgré une probable décroissance de la productivité (Sjøtun & Fredriksen 1995, Pedersen *et al.* 2012). Dans un système « mature », on s'attendrait à une forte dominance des grandes classes de taille, moins productives (Kain 1971). Or, malgré une hétérogénéité inter-cadrats, une grande régularité intra-quadrats entre les différentes classes a été observée à T_0C (J' (Piélou) = $0,88 \pm 0,12$; un seul cadrat avec $J' < 0,8$) et tend à confirmer que ce système était loin de son potentiel de développement (Odum 1969). En parallèle, les différences observées entre les zones Ouest et Est avant impact, relativisées vis-à-vis de la faible répliation à l'Est, ont bien été confirmées d'après les observations effectuées en plongée *a posteriori*. Ces observations ont suggéré par ailleurs une différence de topographie entre ces deux zones, indépendantes des passages de peignes. Malheureusement, pour des raisons logistiques, lors du lancement des opérations, aucun échantillonnage de la structure des communautés n'a pu être effectué dans la zone Est. De même, aucun échantillonnage n'a pu être mené quelques jours après impact dans les deux zones.

Mesure des perturbations à micro-échelle

A la question (1) « Une étude d'impact est-elle envisageable sur une zone où la canopée n'a pas atteint son optimum à T_0 ? », il est possible de répondre « oui » dans la

mesure où cet état correspond à l'optimum atteint entre deux roulements d'exploitation goémonière admis par les autorités. En revanche, aux questions (2) « Une étude d'impact peut-elle être basée sur seuls deux sites, s'ils diffèrent en termes d'hétérogénéité à T₀ ? » (3) « Une étude d'impact est-elle possible si l'impact expérimental n'est que marginal ? », la même réponse est difficilement envisageable. On peut en effet s'attendre à ce que la zone impactée maintienne une dynamique de recolonisation similaire à la zone témoin, i.e. celle d'un système exploité cinq ans plus tôt. Par ailleurs, la différence d'hétérogénéité du substrat entre zones pourrait expliquer à elle seule le contraste de structure de la canopée observée à T₀ (e.g. Toohey & Kendrick 2008), modifier les conditions fournies aux espèces algales sous-jacentes ainsi que la distribution des communautés animales (voir Tokeshi & Arakaki 2012 pour revue). La dynamique de recolonisation des laminaires et des espèces associées pourrait donc différer entre ces zones indépendamment de tout impact expérimental. Une telle différence à l'état initial pourrait altérer les conclusions sur l'effet à long terme de l'exploitation des laminaires en Bretagne, y compris en considérant la variabilité temporelle de chaque zone (Underwood 1994).

Afin de pallier la difficulté d'interpréter un impact modéré à l'échelle de deux zones contrastées à l'état initial, nous avons pris la décision de réaliser une étude de la perturbation créée par le peigne norvégien à micro-échelle. Lors de son passage, le peigne se chargeant de laminaires peut retourner, voire briser les blocs rocheux, ratisser le substrat environnant ou laisser derrière lui des pieds des crampons accrochés amenés à se dégrader (Arzel *et al.* 1996). En plus des différences potentielles de la lumière incidente, on peut donc s'attendre à une modification de la structure de l'habitat, des assemblages observés, et de l'environnement trophique à micro-échelle. Pour le restant du suivi, la condition impactée (H) a été redéfinie au sein d'une trace de peigne tandis que la condition témoin (C) a été redéfinie une dizaine de mètres en dehors de cette trace, ces deux conditions étant localisées dans la zone ouest.

Dans le cadre de cette nouvelle problématique, l'échantillonnage stratifié effectué en zone ouest fin mars 2011 correspond donc à la condition témoin avant impact (T₀C). Finalement, les échantillonnages (biodiversité, isotopes stables) ont pu être entrepris en H et C à la même période tous les ans. L'état actuel du dépouillement ne nous permet de présenter dans ce manuscrit que les données à T₀ avant passage de peigne (fin mars 2011, T₀C), et à T + 1 an (fin mars 2012, T₁C et T₁H). Un seul échantillonnage ayant été effectué à T₀, les données ont été analysées en regroupant les facteurs « date » et « condition », qu'il aurait été judicieux d'imbriquer (Underwood 1997), en un seul et même facteur « date/condition »

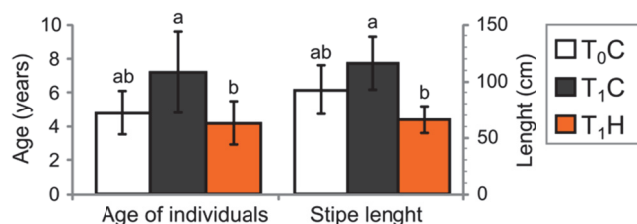


Figure 4. Comparaisons des individus de *Laminaria hyperborea* en termes de longueur de stipe et d'âge entre les conditions/dates (zone témoin en mars 2011 (T₀C), en mars 2012 (T₁C) et dans la zone impactée en mars 2012 (T₁H)). Les barres partageant la même lettre ne diffèrent pas significativement (SNK).

Lors des différentes campagnes, des individus de *Laminaria hyperborea* ont été choisis sous l'eau dans une gamme de longueur totale de 1 à 2 m (Fig. 4). Dans la trace de peigne à T₁, la majeure partie des individus survivants étaient cependant de taille réduite comparés aux classes dominant la condition témoin, avec des stipes en moyenne 40 % plus courts (Fig. 3 ; ANOVA, $F_{2;12} = 8,04$; $P = 0,006$), âgés en moyenne de 3 ans de moins ($F_{2;12} = 4,15$; $P = 0,043$), d'après les estimations du nombre de stries de croissance visibles au niveau du crampon (Kain 1963). L'absence de différence significative de longueur des stipes (SNK, $P = 0,09$) et de l'âge ($P = 0,05$) entre T₀ et T₁ en condition contrôle reflète la relative stabilisation de la croissance à partir de 5 ans (Sjötun *et al.* 1993). Néanmoins, ces résultats tirés d'échantillonnages aléatoires suggèrent une différence marginale de la structure de population entre les deux années et rappelle que la condition témoin à T₀ n'avait probablement pas atteint son potentiel de stabilité. Malheureusement, de telles données, à micro-échelle, n'ont pas été collectées en 2012 et manquent sévèrement à l'interprétation.

Richesse spécifique

Tableau 2. Comparaison de la richesse spécifique totale, de macroalgues, de faune fixée et de faune mobile entre les différentes strates (stipe, de crampon et roche) et les conditions/dates (zone témoin en mars 2011 (T₀C), en mars 2012 (T₁C) et dans la zone impactée en mars 2012 (T₁H)). Les valeurs de P significatives apparaissent en gras.

Source of Variation	d.f.	Total Richness			Seaweeds			Sessile fauna			Mobile fauna		
		MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Strat.	2	3683.8	15.92	<0.001	867.6	46.87	<0.001	527.4	11.15	<0.001	570.6	8.93	<0.001
TimeCond.	2	1721.7	7.44	0.002	55.0	2.97	0.064	184.2	3.89	0.029	538.3	8.43	<0.001
Strat. × SiteCond.	4	1376.6	5.95	<0.001	18.4	0.99	0.424	228.0	4.82	0.003	414.9	6.50	<0.001
Res.	36	231.4			18.5			47.3			63.9		

SNK interpretations:	S : (T ₀ C = T ₁ C) > T ₁ H	Stip. = Hold. < Rock	S : (T ₀ C = T ₁ C) > T ₁ H	S : (T ₀ C = T ₁ C) > T ₁ H
	H : (T ₀ C = T ₁ C) > T ₁ H		H : (T ₀ C = T ₁ C) > T ₁ H	H : (T ₀ C = T ₁ C) > T ₁ H
	R: T ₀ C = T ₁ C = T ₁ H		R: T ₀ C = T ₁ C = T ₁ H	R: T ₀ C = T ₁ C = T ₁ H

Les différences de richesse spécifique totale entre conditions/dates se sont avérées dépendre de la strate considérée (interaction significative entre les facteurs, Tableau 2). Les

stipes et les crampons de *Laminaria hyperborea* accueillait une diversité comparable en condition contrôle à T₀ et à T₁, deux fois plus forte que sur les individus survivants à T₁ dans la trace de peigne (Fig. 6). Cette différence suggère un effet lié à l'âge et à la taille des survivants échantillonnés en condition exploitée, influant sur la colonisation par les macroalgues épiphytes, ainsi que sur la taille et la complexité des crampons (Christie *et al.* 1998, Christie *et al.* 2003, Anderson *et al.* 2005). En contraste des différences observées pour la diversité épiphytique, aucune différence de richesse spécifique n'a été détectée sur la roche entre les conditions et entre dates, que l'on considère la richesse totale, celle des macroalgues, celle de la faune fixée ou celle de la faune mobile.

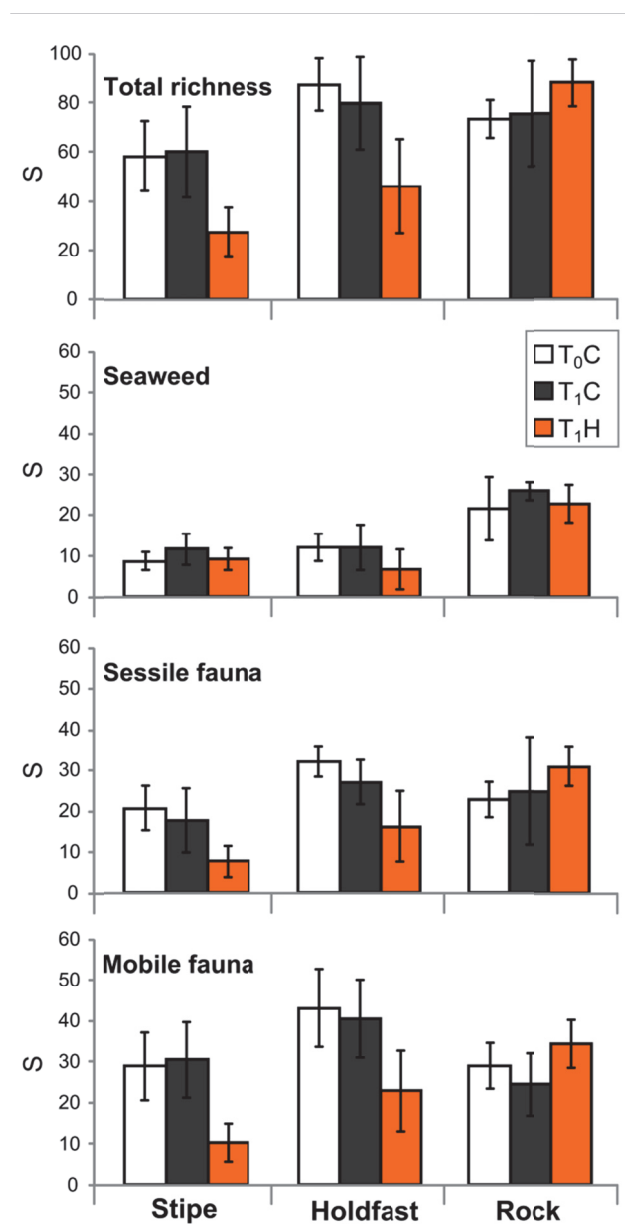


Figure 5. Richesse spécifique (\pm SD) totale, des macroalgues, de la faune sessile et de la faune mobile au niveau des stipes, des crampons et du substrat environnant à Molène sur la zone contrôle en mars 2011 (T₀C), en mars 2012 (T₁C) et dans la zone impactée en mars 2012 (T₁H)

Taille et complexité de l'habitat

La complexité de l'habitat a été approchée, en termes de répartition de la biomasse macroalgale entre différents groupes morpho-fonctionnels (kelps, plates/lisses, modérément ramifiées, buissonnantes) et comparée en fonction des conditions, à l'aide de l'équivalent non-paramétrique de l'ANOVA à deux facteurs croisés: le test de Scheirer-Ray-Hare (Sokal & Rohlf 1995). Notons que la catégorie « kelps » ne correspond pas à la définition taxonomique (i.e. ordre des Laminariales, Bolton 2010), puisqu'elle comprend *Saccorhiza polyschides* (Tilopteridales).

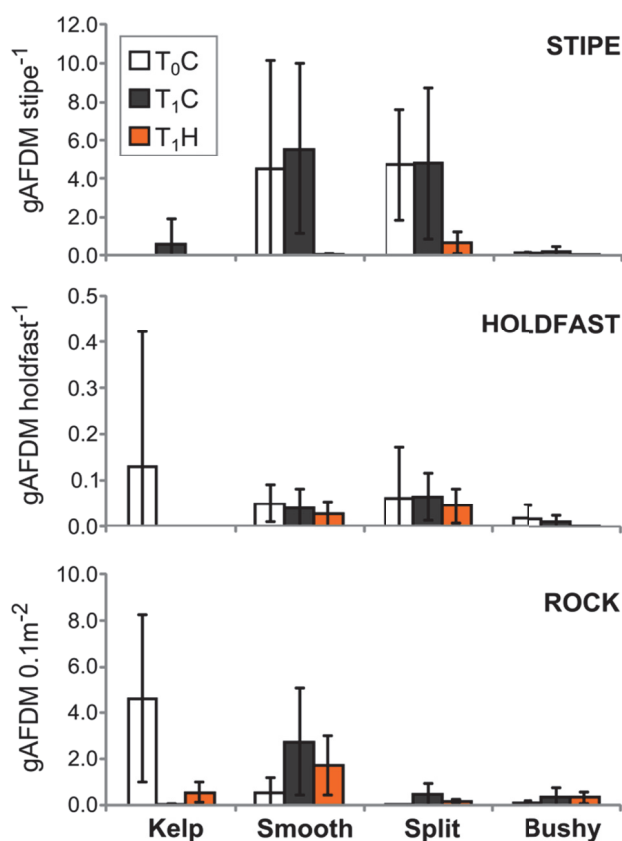


Figure 6. Biomasses macroalgales des catégories morpho-fonctionnelles dominantes (Kelp, Smooth leaf-like, Split leaf-like, Bushy) au niveau des différentes strates (Stipe, Crampon, Roche) à Molène sur la zone contrôlée en mars 2011 (T₀C) en mars 2012 (T₁C) et dans la zone impactée en mars 2012 (T₁H).

Sur les stipes, la biomasse macroalgale était inégalement distribuée entre catégories (Fig. 6, Tableau 3), et dominée par les algues plates/lisses (smooth) et les algues fendues (split), sans différence significative entre dates/conditions, bien qu'apparemment réduite en T₁H. Au niveau des crampons, des différences de biomasses ont également été détectées entre catégories. Bien qu'une biomasse importante de kelps sur certains crampons n'ait été constatée qu'à T₀, ni la structure, ni la taille de l'habitat dans son ensemble n'ont varié significativement entre dates et conditions. Au niveau de la roche, aucune différence de la

taille de l'habitat n'a été détectée entre date/condition, tandis que l'interaction entre ce facteur et le facteur groupe s'est révélée significative. Cette interaction indique une différence marquée de complexité de l'habitat, semblant d'avantage être liée à une variation interannuelle qu'à un effet du peigne. En conditions contrôle et exploitée, on constate une augmentation de la biomasse des algues lisses, fendues et buissonnantes au dépens des kelps, entre les deux années. La différence interannuelle au sein de ce groupe est principalement expliquée par l'absence de *Saccorhiza polyschides* qui dominait cette catégorie en 2011. En T₁, quelle que soit la condition, le substrat rocheux semble donc être caractérisé par une sous-canopée plus complexe que l'année précédente.

Tableau 3. Résultats de tests de Scheirer-Ray-Hare analysant comment l'habitat varie en termes de distributions de la biomasse macroalgale entre les principaux groupes morpho-fonctionnels, en fonction de la date/condition.

	Stipe			Holdfast			Rock		
	<i>d.f.</i>	<i>H</i>	<i>P</i>	<i>d.f.</i>	<i>H</i>	<i>P</i>	<i>d.f.</i>	<i>H</i>	<i>P</i>
TimeCond.	2	4.79	> 0.1	2	2.08	> 0.3	2	3.80	> 0.05
Group	3	29.10	< 0.001	3	24.59	< 0.001	3	11.27	< 0.02
TimeCond. × Group	6	2.82	> 0.5	6	2.71	> 0.5	6	17.87	< 0.01
Res.	44			48			48		

Assemblages d'espèces

Les assemblages taxonomiques ont été comparés entre conditions/dates en analysant chacune des strates séparément. Les assemblages de macroalgues ont été approchés par leur biomasse au niveau spécifique, tandis que les assemblages de faune mobiles ont été considérés en fonction de leur abondance numérique. Par souci de temps, seule la présence/absence de la faune fixée a été considérée. Ces variables ont été analysées à l'aide de l'indice de similarités de Bray-Curtis, après transformation racine carrée des mesures quantitatives. Les matrices de similarités de Bray-Curtis ont été analysées graphiquement par cartographie multidimensionnelle (nMDS) et interprétées par des analyses de variance multivariées (PERMANOVAS) à un facteur, suivies de tests post-hoc afin de déterminer les différences entre conditions/dates (Clarke & Warwick 2001, Anderson *et al.* 2008). L'éventuel influence de l'âge des individus de *Laminaria hyperborea* échantillonnés sur les assemblages associés a été analysé en le considérant comme une covariable (Anderson *et al.* 2005).

Sur les stipes, les assemblages macroalgaux observés dans la trace de peigne à T₁ diffèrent des assemblages observés en dehors à T₀ et T₁ (Fig. 7, Tableau 4). Malgré des assemblages macroalgaux similaires en condition contrôle aux deux années, les assemblages de faune mobile montrent une variation interannuelle. Ces résultats contrastent avec les

différences d'assemblages de faune fixée entre dates, qui ne diffèrent pas entre conditions à T_1 . Au niveau des crampons, des assemblages macroalgaux similaires ont été retrouvés quelles que soient la condition et la date. Les assemblages de faune fixée et de faune mobile ont montré des différences entre la condition contrôle à T_0 et la condition exploitée l'année suivante, mais étaient similaires entre conditions à T_1 . Les variations interannuelles de toutes les catégories sont marquées au niveau du substrat environnant. Entre la trace de peigne et la condition contrôle après un an, seules les abondances de faune mobile se sont avérées inégalement distribuées ($P = 0,048$), tandis que les assemblages de macroalgues et de faune fixée étaient similaires.

Les différents assemblages sont tous influencés principalement par l'âge des pieds de laminaires tant au niveau des stipes qu'au niveau des crampons (Tableau 4), celui-ci expliquant entre 46 et 61 % de la variance. En revanche, aucune interaction entre le facteur « condition/date » et la covariable « âge » n'a été détectée (résultats non présentés). Les différences décelées entre dates/conditions sont donc supposées être indépendantes de l'effet de l'âge des individus échantillonnés.

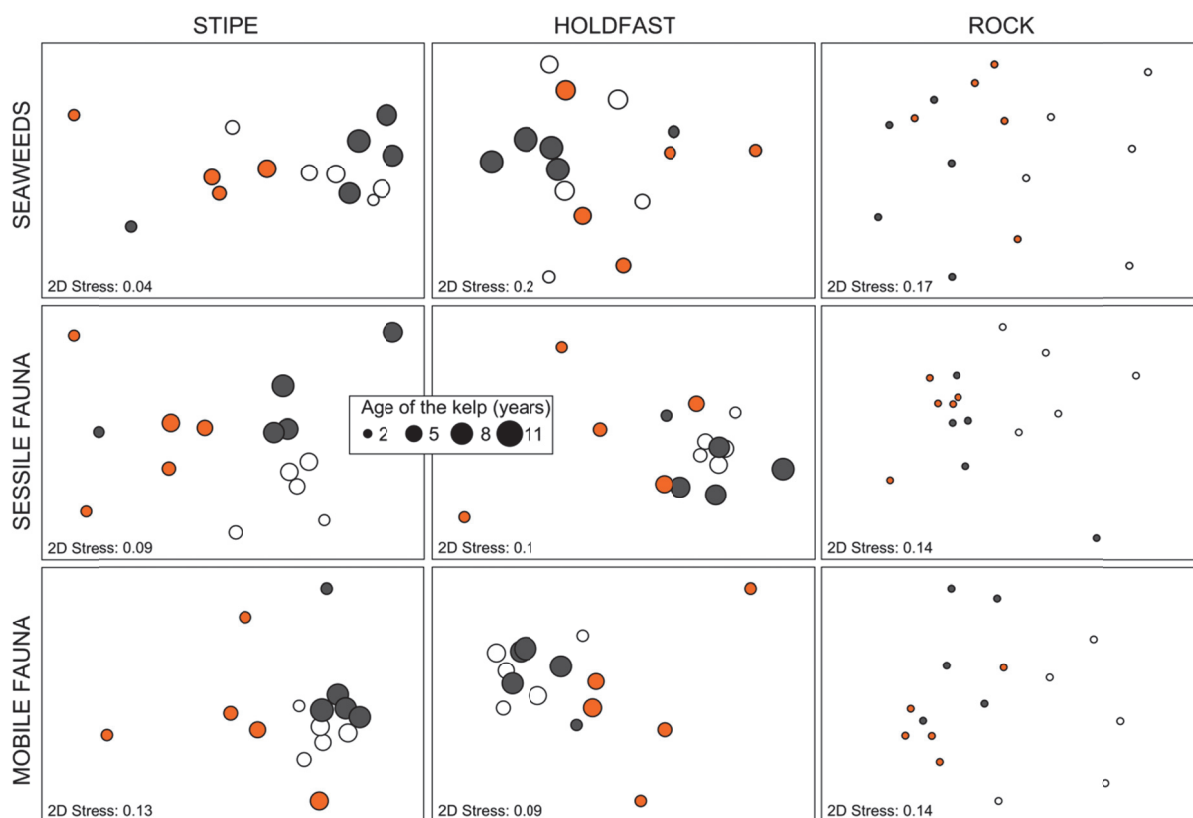


Figure 7. MDS basées sur les matrices de de similarités (Bray-Curtis) entre les assemblages algaux (biomasses - transformation racine) des assemblages de faune sessile (présence/absence) et de faune mobile (densités transformation racine) des échantillons de stipe, de crampon (points proportionnels à l'âge des individus de *L. hyperborea*) et du substrat environnant, récoltés sur la zone contrôle en mars 2011 (T_0C : Points blancs), en mars 2012 (T_1C : Points anthracites) et dans la zone impactée en mars 2012 (T_1H : Points oranges)

Tableau 4. Résultats des PERMANOVAS, et des tests post-hoc réalisées à partir des matrices de similarités (Bray-Curtis) entre les échantillons de stipe, de crampon (points proportionnels à l'âge des individus de *L. hyperborea*) et du substrat environnant, récoltés sur la zone contrôle en mars 2011 (T₀C), en mars 2012 (T₁C) et dans la zone impactée en mars 2012 (T₁H). Les *P* (obtenues par permutations) significatives apparaissent en gras.

	STIPE				HOLDFAST				ROCK					
Seaweeds (biomass - square root transformation)														
Source	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>		
Age	1	6743.6	6.64	<0.001	1	7393.2	2.93	<0.001						
Time/Condition	2	3236.6	3.19	0.003	2	3548.3	1.41	0.110	2	3801.6	2.48	0.001		
Res	10	1015.8			11	2521.2			12	1533.8				
Total	13				14				14					
Pair-wise tests		<i>Groups</i>	<i>t</i>	<i>P</i>			<i>Groups</i>	<i>t</i>	<i>P</i>		<i>Groups</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	
		T0C vs T1C	1.62	0.050			T0C vs T1C	1.76	0.009					
		T0C vs T1H	1.91	0.032			T0C vs T1H	1.65	0.008					
		T1C vs T1H	1.59	0.033			T1C vs T1H	1.21	0.160					
Sessile fauna (presence/absence)														
Source	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>		
Age	1	6351.8	5.76	<0.001	1	2592.8	2.97	<0.001						
Time/Condition	2	3591.2	3.26	0.002	2	1842.2	2.11	0.016	2	2544.6	2.01	0.006		
Res	11	1101.8			11	874.38			12	1263.6				
Total	14				14				14					
Pair-wise tests		<i>Groups</i>	<i>t</i>	<i>P</i>			<i>Groups</i>	<i>t</i>	<i>P</i>		<i>Groups</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	
		T0C vs T1C	1.72	0.019			T0C vs T1C	1.32	0.116			T0C vs T1C	1.31	0.044
		T0C vs T1H	2.36	0.002			T0C vs T1H	1.63	0.014			T0C vs T1H	1.83	0.007
		T1C vs T1H	0.74	0.768			T1C vs T1H	0.86	0.706			T1C vs T1H	1.02	0.421
Mobile fauna (count - square root transformation)														
Source	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>		
Age	1	5401.6	2.96	<0.001	1	4019.0	3.34	<0.001						
Time/Condition	2	4543.8	2.49	<0.001	2	2307	1.92	0.006	2	3830.2	2.74	<0.001		
Res	11	1823.6			11	1201.7			12	1395.9				
Total	14				14				14					
Pair-wise tests		<i>Groups</i>	<i>t</i>	<i>P</i>			<i>Groups</i>	<i>t</i>	<i>P</i>		<i>Groups</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	
		T0C vs T1C	1.75	0.004			T0C vs T1C	1.28	0.060			T0C vs T1C	1.65	0.009
		T0C vs T1H	1.54	0.004			T0C vs T1H	1.57	0.010			T0C vs T1H	1.83	0.015
		T1C vs T1H	1.48	0.004			T1C vs T1H	1.08	0.294			T1C vs T1H	1.42	0.048

L'ensemble de ces résultats suggère que les variations interannuelles prédominent sur l'effet de l'exploitation expérimentale. Le fait que les communautés de faune mobile associées aux stipes diffèrent entre conditions semble pouvoir s'expliquer par leur plus faible diversité sur les jeunes survivants au sein de la trace de peigne, présentant des assemblages

algues différents des stipes prélevés en dehors. A l'inverse, bien qu'une plus grande diversité soit rencontrée dans les crampons âgés, les distributions d'abondance de ces assemblages ne diffèrent pas entre les deux conditions, un an après impact. Ceci suggère, qu'à l'échelle locale, la complexité de l'habitat « crampon » n'est pas le seul facteur influençant la distribution des espèces (c.f. Chapitre 3.2). Au niveau de la roche, les analyses de biomasse des catégories morpho-fonctionnelles suggèrent que la complexité de l'habitat a changé entre les deux années du suivi, indépendamment de l'effet du peigne à micro-échelle. Quelle que soit la condition, les biomasses d'algues rouges de la sous-canopée sont plus importantes l'année suivant la mise en place de l'expérimentation. Appartenant à diverses catégories morpho-fonctionnelles et trophiques, ce changement de composition macroalgale s'accompagne d'une modification des assemblages faunistiques entre les deux années. Au cours du suivi, l'espèce photophile *Dilsea carnosa* a été échantillonnée dans les deux conditions à T₁, alors qu'elle était absente à T₀. Les différences observées entre années pourraient résulter de la variabilité naturelle ou de l'exploitation expérimentale dans les cas où celle-ci aurait affecté l'ensemble de la zone et/ou n'aurait pas modifié sa dynamique initiale. Déterminer cet effet à fine échelle aurait nécessité des mesures intégrées de l'intensité lumineuse sur la zone, mais également au niveau des traces de peigne et entre elles.

Composition isotopique des sources et des consommateurs

Tandis qu'aucune espèce d'algue rouge épilithique n'a montré de différence du $\delta^{15}\text{N}$ selon les dates/conditions (données non présentées), trois d'entre elles présentaient des différences significatives du $\delta^{13}\text{C}$ entre les deux conditions (Fig. 8). Plus particulièrement, en mars 2012, *Dilsea carnosa* et *Heterosiphonia plumosa* étaient plus appauvries en ^{13}C (de 1,7 et 2,1 ‰, respectivement) en condition témoin qu'en condition exploitée, et *Delesseria sanguinea* montrait un effet moindre et inverse (-0,8 ‰). Considérant une composition similaire du carbone inorganique dissous entre les deux conditions, les variations intraspécifiques du $\delta^{13}\text{C}$ observées pourraient résulter d'une activité photosynthétique différente liée à la quantité de lumière disponible (Raven *et al.* 2002, Hyndes *et al.* 2013). Néanmoins, les différences observées chez certaines espèces, et leur absence chez d'autres, ne reflète aucune tendance liée à des mécanismes spécifiques de diffusion ou d'absorption d' HCO_3^- et de concentration de CO_2 . Ces mécanismes sont par exemple contrastés entre *D. carnosa* et *H. plumosa*. Par ailleurs, des biomasses similaires ont été observées pour ces espèces dans les deux conditions, suggérant que la lumière était saturante au sein de la trace de peigne et en dehors où des puits de lumière peuvent entraîner une certaine hétérogénéité

(Reed & Foster 1984, Kendrick *et al.* 1999, Wernberg *et al.* 2005). Cette hétérogénéité au sein de la canopée avait été suggérée par les analyses de classe de taille effectuées à T₀ au sein de l'ensemble de la zone d'étude. En dehors d'une variation naturelle de la lumière naturelle incidente entre les deux années, il reste à déterminer dans quelle mesure la recolonisation entamée par les laminaires cinq ans plus tôt a été amenée à modifier la lumière incidente sur l'ensemble du platier, en l'absence d'un effet significatif de l'exploitation.

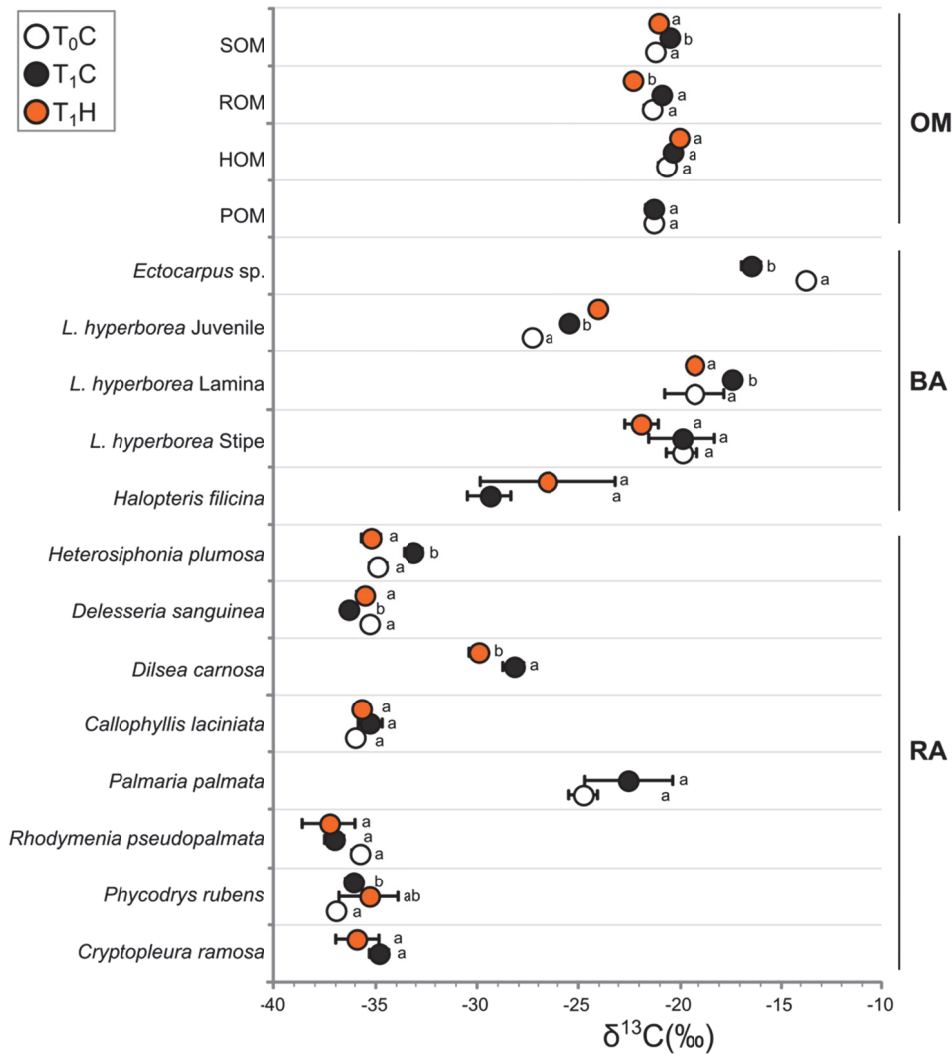


Figure 8. $\delta^{13}\text{C}$ moyens (\pm S.D.) des principales sources de matière organique (RA : algues rouges, BA, algues brunes, OM, matière organique particulière) mesurées à Molène à T₀, à T₁ dans les conditions exploitée et témoin. Pour chaque espèce, les valeurs partageant la même lettre ne diffèrent pas significativement (*t*-tests ou SNK suivants une ANVOA 1).

Des différences isotopiques ont également été détectées à fine échelle sur les sources de matière organique particulière (Fig. 8). Ainsi, les pools de matière organique s'accumulant sur la roche et dans le sédiment sont plus appauvris en ¹³C dans la trace de peigne qu'en condition contrôle (de 1,4 et 0,6 ‰, respectivement). Une tendance similaire est observée sur un certain nombre de suspensivores de la sous canopée (Fig. 8) avec des écarts plus importants de $\delta^{13}\text{C}$

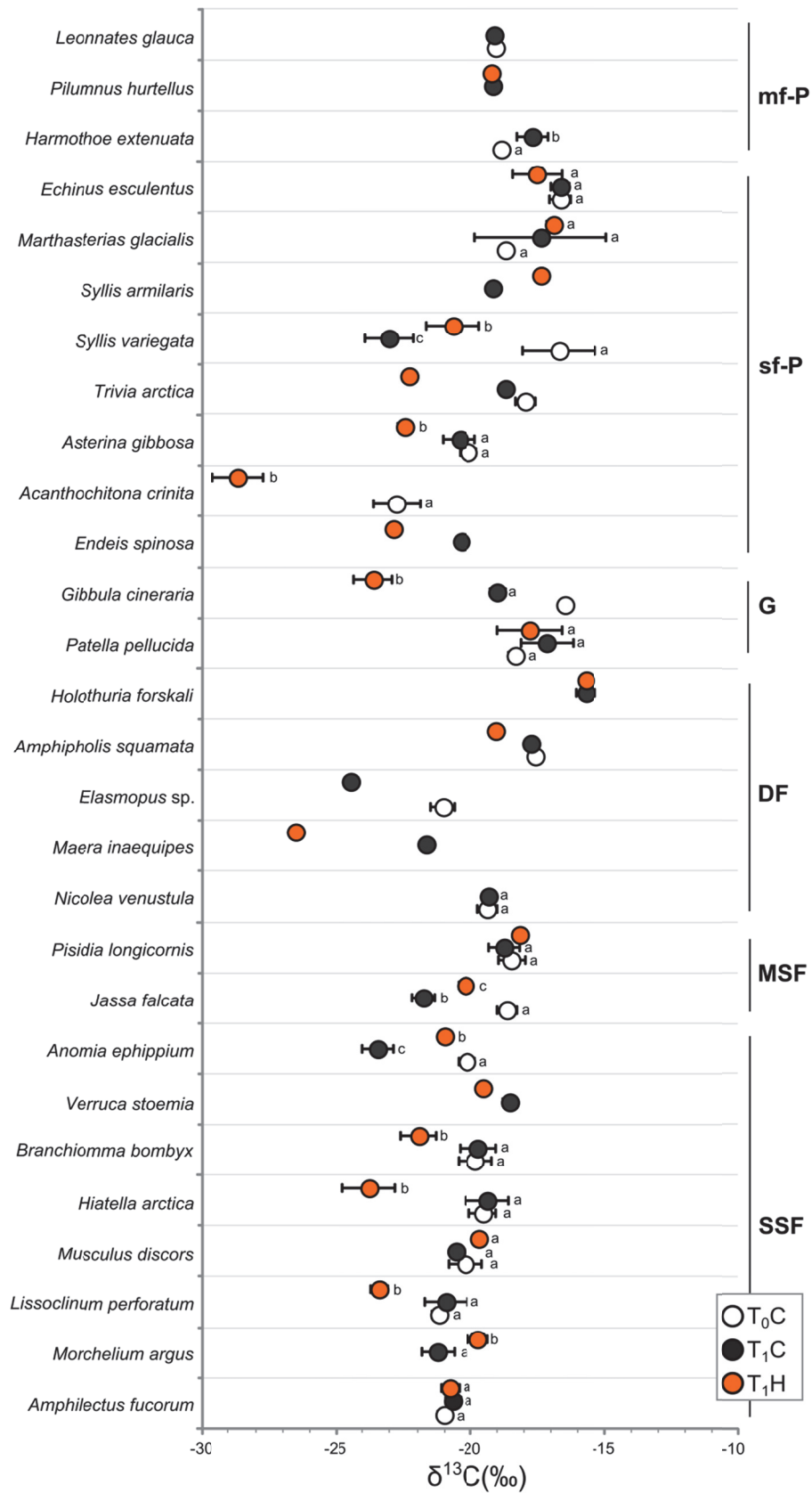


Figure 9. $\delta^{13}\text{C}$ moyens (\pm S.D.) des principaux consommateurs (SSF : suspensivores sessiles, MSF, suspensivores mobiles, DF : déposivores, G : brouteurs, sf-P : prédateurs de faune sessile, mf-P : prédateurs de faune mobile) mesurés à Molène à T₀, à T₁ dans les conditions exploitée et témoin. Pour chaque espèce, les valeurs partageant la même lettre ne diffèrent pas significativement (*t*-tests ou SNK suivants une ANOVA 1).

(de 2,2 à 4,4 ‰) entre les deux conditions, plus particulièrement pour les espèces vivant au niveau des crampons, i.e. *Didemnum maculosum*, *Hiatella arctica* et *Branchiomma bombyx*. Au contraire, certains suspensivores vivant au niveau des stipes (i.e. *Anomia ephippium* et *Jassa falcata*) sont plus enrichis en ^{13}C dans la trace de peigne qu'en condition témoin (de 2,5 et 1,6 ‰, respectivement). Ces résultats contrastés appuient l'hypothèse de l'existence d'une stratification verticale de la composition de la matière organique remise en suspension au sein de la canopée formée par les laminaires (Schaal *et al.* 2011, Leclerc *et al.* in press-b). Dans le cadre de cette expérimentation, les différences isotopiques observées pourraient donc résulter d'une modification de la turbulence à fine échelle. Celle-ci pourrait s'expliquer par un effet combiné de la réduction, même faible, de la canopée (Eckman *et al.* 1989) et d'un changement différentiel du comportement alimentaire des suspensivores (Miller *et al.* 1992) selon la strate qu'ils habitent. Il pourrait en effet exister une compétition sélective sur le pool de matière organique particulière intra- et inter- strates qui modifierait sa composition à micro-échelle.

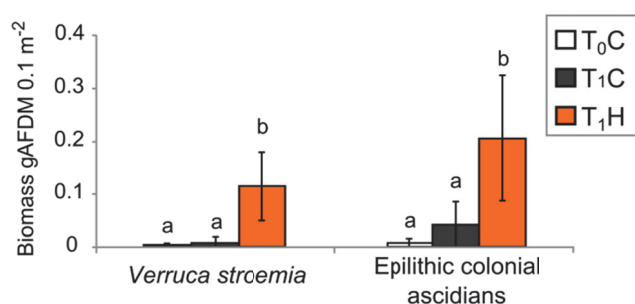


Figure 10. Effet du passage de peigne norvégien sur la biomasse de certaines catégories de faune fixée (tests SNK suivants une ANVOA 1) à Molène à T₀ (blanc), à T₁ dans les conditions exploitée (orange) et témoin (anthracite).

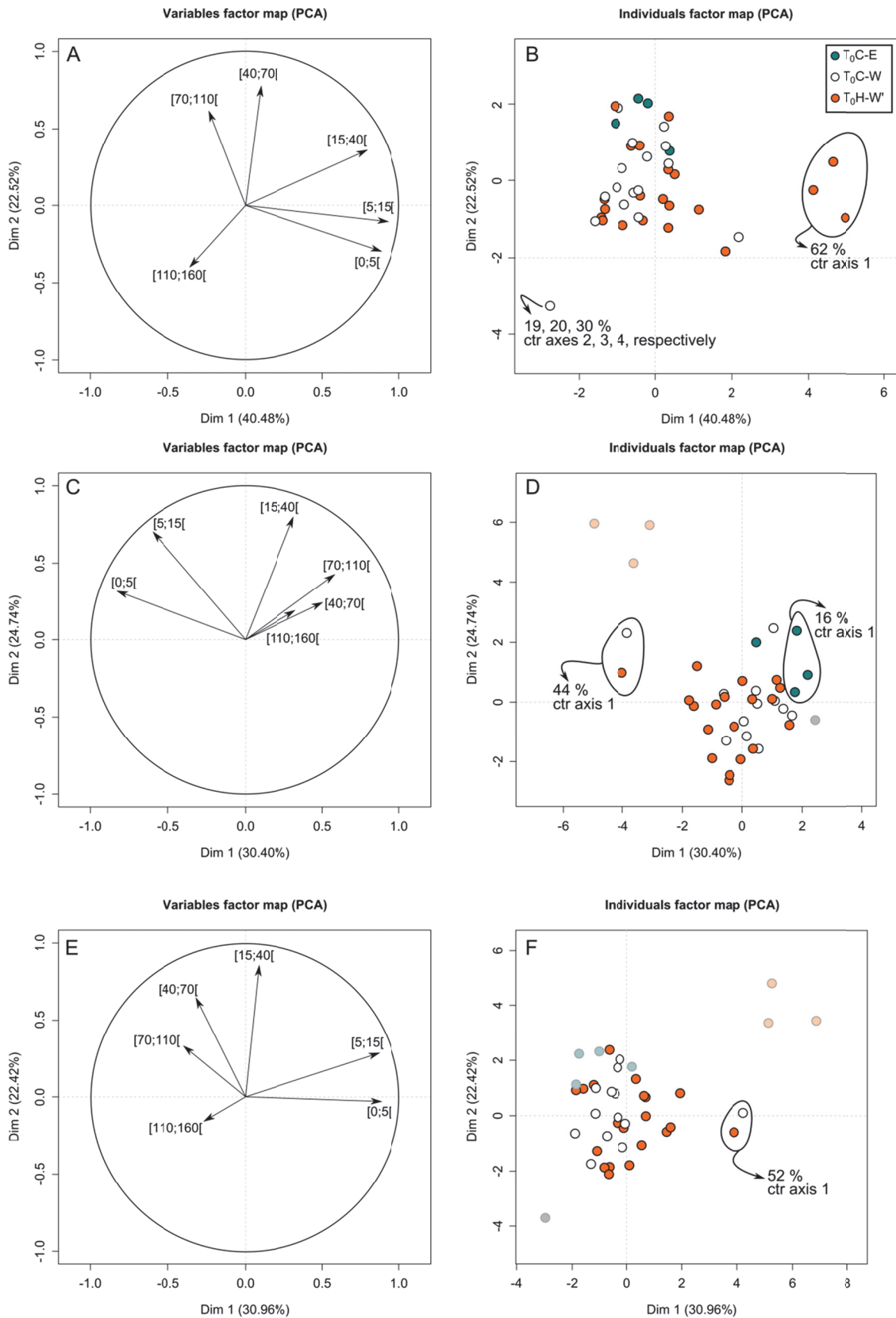
Une différence qualitative de la matière organique, pourrait également résulter de différences de distribution des suspensivores colonisant la roche entre les deux zones, et qui par régulation top-down, peuvent affecter la composition de la POM. Dans le cadre de cette étude, la distribution de faune fixée a été traitée en termes de présence et d'absence. Néanmoins, des mesures de biomasses ont été réalisées sur les groupes dominants (Porifera, Bryozoa), et au niveau spécifique pour les ascidies. Sur le substrat environnant, aucune différence de biomasse totale de ces trois groupes entre dates/conditions n'a été détectée. Cependant, au sein des ascidies, les espèces coloniales vivant à même le substrat rocheux ont montré une augmentation significative de leur biomasse totale ($\times 5$) à la suite du passage de peigne (Fig. 109, ANOVA, $F_{2;12} = 10,5$; $P = 0,002$). De même, la biomasse totale des balanes *Verruca stroemia* ($F_{2;12} = 13,5$; $P < 0,001$) s'est avérée 15 fois plus grande en zone exploitée

qu'en zone contrôle ($T_1 = T_0$), pour des densités variant entre 9 et 210 ind. $0.1m^{-2}$ en zone exploitée contre 0 à 24 en zone contrôle. En plus du retournement de certains blocs rocheux, le raclage de la roche par la structure métallique du peigne et les laminaires entraînées a pu bénéficier à des espèces animales opportunistes, sous réserve d'une concordance (i.e. un "match", Sinclair & Tremblay 1984, Cushing 1990, Miller-Rushing *et al.* 2010) entre les périodes de reproduction, de recrutement et de disponibilité nouvelle de ce substrat. Le cirripède *Verruca stroemia* se reproduit toute l'année mais présente généralement un pic d'émission de larves au début de printemps (Barnes & Stone 1973). Le potentiel de reproduction sexée et de bourgeonnement donne par ailleurs aux ascidies coloniales un avantage certain dans les premiers stades de successions des substrats durs (Berrill 1935, Jackson 1977, Greene & Schoener 1982, Costelloe *et al.* 1986). Au sein de la faune mobile qui montrait une différence (Tableau 4), on observe par ailleurs plus de bivalves en T_1H qu'en T_1C (*Musculus discors*, *M. marmoratus*, *Hiatella arctica*, *Anomia ephippium*, et *Heteranomia* sp., *Parvicardium ovale*, au total 16 % de la dissimilarité) ayant pu également bénéficier de ce nouveau substrat. Les différences de densité de ces groupes de suspensivores pourraient également contribuer aux changements de composition du pool de matière organique disponibles au niveau des strates inférieures, et interférer sur la turbulence et la sélection de particules par les espèces compétitrices (Gili & Coma 1998).

Dans la présente étude, il nous est impossible d'émettre des conclusions définitives sur l'effet de l'exploitation de *Laminaria hyperborea* au peigne norvégien, y compris à court terme. L'exploitation expérimentale n'a eu qu'un effet modéré au sein de la zone ouest, dont la canopée était particulièrement hétérogène. Cette hétérogénéité du milieu contraste d'ailleurs particulièrement avec les études menées en Norvège où les goémoniers draguent des platiers rocheux très homogènes. En l'absence de données de densité à fine échelle, nous ne pouvons conclure sur les contrastes environnementaux entre la trace de peigne et les alentours. Nos résultats suggèrent que la structure des communautés présente une variation interannuelle importante, pouvant être naturelle (Underwood 1994). Néanmoins, une grande diversité de classe de taille a été rencontrée sur ce site à T_0 , suggérant que la population poursuivait sa dynamique de recolonisation suite à son exploitation cinq ans auparavant. La différence de stratification de la population de *Laminaria hyperborea* entre date/condition pourrait par ailleurs être une hypothèse alternative concernant les différences de communautés algale entre les deux années du suivi. La lumière incidente pourrait être davantage absorbée par une plus grande diversité de classes de taille de *Laminaria hyperborea* intra-cadrats (T_0C ,

$J' = 0,88 \pm 0,12$) qu'en présence d'une strate dominante, de grands individus (T_1C , ?) ou de plus petits (T_1C , ?). La grande hétérogénéité inter-cadrats à T_0 laisse cependant supposer qu'un an après (T_1C), l'ensemble de la zone présentait encore de nombreux puits de lumière. Si, au sein de ces puits, les algues de la sous-canopée avaient accès à une lumière saturante, aucune différence de croissance n'était attendue entre la zone contrôle et la trace de peigne. Nos résultats montrent cependant que l'action mécanique du peigne peut influencer la structure des communautés de suspensivores, d'où un impact sur l'ensemble du fonctionnement trophique du reste de la communauté à fine échelle. Cependant, l'existence d'une concordance entre les cycles de vie des espèces recrutant et la période d'exploitation des laminaires suggère que le choix de cette période pourrait influencer les successions taxonomiques et fonctionnelles associées.

Nos résultats comparant Roscoff et Molène (Chapitre 4.2) ont suggéré que les échinodermes omnivores sont susceptibles d'avoir une forte influence sur la structure et le fonctionnement du substrat rocheux de la sous-canopée. Au cours de ce suivi, aucune mesure d'abondance de la mégafaune n'a été effectuée à T_0 et à T_1 . Bien que nos observations en plongée n'aient pas suggéré de différences de densités au sein de ce groupe entre les deux années ou entre conditions, il n'est pas exclu qu'elles aient varié en réponse à la perturbation liée aux dragages et aux modifications marginales du biotope. La facilitation des recrutements de faune fixée à même la roche suite au dragage du peigne suscite d'ailleurs un certain nombre de questions quant à un l'effet attractif des milieux perturbés pour ces espèces.



Annexe 4.1. Analyses des composantes principales réalisées d'après les abondances normalisées des différentes classes de taille de *Laminaria hyperborea* avant (TOC-W et TOC-E) et après impact du peigne norvégien (TOH-W) sur le plateau de la Helle, fin mars 2011. A,B : Tous les échantillons dont pris en compte. C, D : Outliers passés en échantillons illustratives, E,F : Outliers + zone Est passés en échantillons illustratifs.

Chapitre 5.

SYNTHESE ET PERSPECTIVES



Image Sébastien Brégeon, Agence des aires marines protégées

5.1. Voies de transfert trophique majeures et structure du réseau trophique dans les communautés à *Laminaria hyperborea*

Importance des macroalgues pour les brouteurs

Au sein des communautés associées à *Laminaria hyperborea* étudiées, 110 espèces de macroalgues ont été récoltées tous sites et saisons confondus (Annexe 1). Ces macroalgues sont réparties en 58 espèces pouvant vivre en épiphytes et 93 espèces observées au niveau de la sous-canopée. Représentant près du double de la richesse spécifique ayant été observée en Irlande (Norton *et al.* 1977), en Ecosse (Whittick 1983) et en Allemagne (Schultze *et al.* 1990), ce nombre reflète la richesse des communautés subtidales rocheuses en Bretagne (Derrien-Courtel *et al.* in press). À Roscoff, les macroalgues associées, dominées par les rhodophytes, représentent entre 1-2 et 12-20 % de la biomasse macroalgale en carbone selon la saison. Constituant un ensemble de sources potentielles pour les brouteurs, ces macroalgues diffèrent en termes de position verticale dans les strates, de morphologie et de composition biochimique (qualité nutritive, métabolites secondaires). L'ensemble de ces critères varient au cours de la saison et est amené à interférer sur les modalités successives de sélection par les brouteurs : l'accessibilité, la palatabilité physique (appareil masticateur), la palatabilité chimique (« élévation »), la digestibilité et l'apport énergétique.

Nos analyses isotopiques ont suggéré que la plupart des algues rouges seraient davantage broutée au cours de leur croissance par certaines espèces, et ce vraisemblablement jusqu'à la fin de l'été. En raison de la diversité macroalgale rencontrée, ces analyses ont dû être simplifiées en considérant un nombre limité de sources potentielles regroupées en catégories fonctionnelles, et dans le cas présent, selon le critère ontogénique. Afin de mieux comprendre les liens unissant la diversité de macroalgues aux brouteurs, des approches complémentaires de traçage trophique sont recommandées pour la suite (e.g. acides gras, Kelly & Scheibling 2012). A titre d'exemple, nos mesures ont indiqué que la biomasse épiphytique, dominée par deux algues pérennes (*Palmaria palmata*, *Rhodomyenia pseudopalmata*), variait moins que la biomasse épilithique au cours de l'année. Possédant un fort potentiel énergétique (jusqu'à 35 % du poids sec composés de protéines, taux élevé d'acides gras polyinsaturés comparé aux autres rhodophytes) et une faible teneur en métabolites secondaires, la dulse *P. palmata* est une source de nourriture optimale pour un certain nombre de brouteurs (Mai *et al.* 1996, Jacquin *et al.* 2006, Wessels *et al.* 2006). Sa position sur les hautes strates (apex des stipes), attribuée à ses besoins en énergie lumineuse,

pourrait également lui procurer un avantage contre certains brouteurs, en particulier évoluant à la surface des rochers (Kain 1982, Whittick 1983). Parmi ces brouteurs, l'ormeau *Haliotis tuberculata*, dont la croissance en élevage est optimisée par la consommation de *P. palmata* (S. Huchette, France Haliotis, com. pers.), doit faire un compromis en milieu naturel entre la perte énergétique, le risque de prédation lié à ce déplacement et le gain énergétique procuré par sa consommation. A l'instar d'autres espèces, l'ormeau est donc susceptible de compenser l'absence de cette source optimale par une plus grande activité de nutrition sur le pool de matière organique déposée et sur des algues de moindre intérêt énergétique (Cruz-Rivera & Hay 2001). Parmi ces algues, les jeunes laminaires ou les lames en épave, présentes à la base des stipes ou sur la roche, peuvent apporter plus d'acides gras essentiels à l'ormeau que si son alimentation était basée exclusivement sur des algues rouges. En raison de la faible teneur en protéines des algues brunes comparée à celle des algues rouges, une consommation de sources accessibles et diversifiées semble avantageuse à la croissance et à la survie de l'ormeau (Cruz-Rivera & Hay 2000, Guest *et al.* 2008). Les relations brouteurs-algues peuvent être également être guidées par la taille et la morphologie du brouteur, de son équipement alimentaire ainsi que de la morphologie des macroalgues (Steneck & Watling 1982, Hawkins & Hartnoll 1983, Guerra-Garcia & Tierno de Figueroa 2009). Ces spécificités dans la relation entre un brouteur et les différentes sources potentielles à sa disposition limitent la possibilité de généralisation au sein d'un groupe trophique lors de la modélisation des régimes alimentaires. Dans notre étude, les modèles de mélange utilisés pour déterminer les contributions des sources de matière organique à l'alimentation des brouteurs dominants ont été simplifiés dans une optique de compréhension des voies de transfert trophique globales. Ces modèles représentent à la fois le broutage direct (*i.e.* une consommation significative de tissus de macroalgues fixées) et le broutage indirect (*i.e.* une consommation de matière organique particulière déposée ou de biofilms épiphytiques dont le carbone peut dériver de l'algue hôte).

Nos analyses ont mis en évidence que la senescence des algues rouges les faisait rentrer dans le régime des consommateurs par la voie détritique tandis que leur croissance favorisait leur broutage direct. Ce résultat suggère une grande plasticité trophique saisonnière du régime alimentaire des brouteurs, tels que *P. dumerilii* et *H. tuberculata* (Fig. 5.1). Par ailleurs, pour une même espèce telle que *P. dumerilii*, la variabilité saisonnière du régime alimentaire semble dépendre d'une utilisation de l'habitat à micro-échelle. Caractériser la plasticité trophique spatiale et temporelle des régimes alimentaires spécifiques permettra de

mieux appréhender l'importance des interactions algues-herbivores dans le fonctionnement trophique des forêts de laminaires. La contribution des laminaires aux organismes classés *a priori* comme brouteurs en est une illustration. *Platynereis dumerilii* ou *Haliotis tuberculata* sont à la fois connus pour brouter directement les laminaires sous leur forme d'adulte superficiellement, de jeunes recrues, de débris de taille importante et de leur biofilms bactériens (Stephenson 1924, Rasmussen 1973, Bedford & Moore 1985, Mai *et al.* 1996).

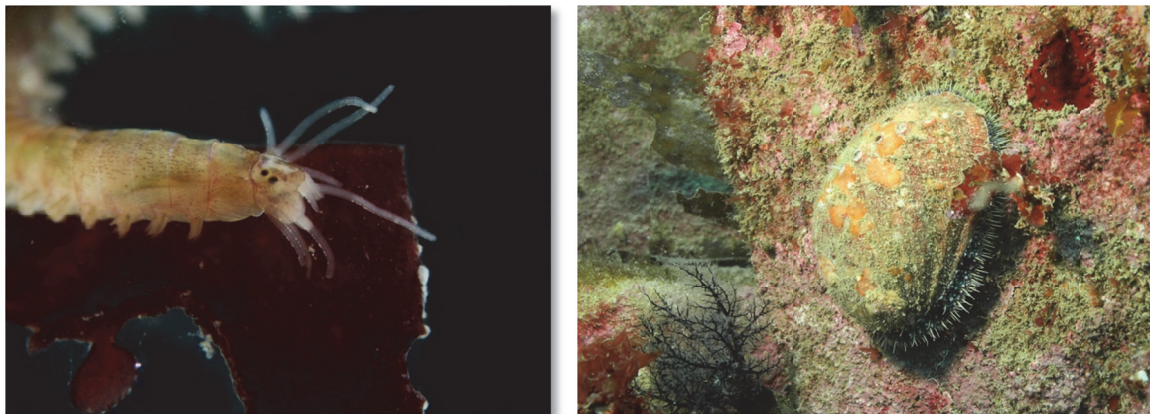


Figure 5.1. *Platynereis dumerilii* au laboratoire. Image Jean-Charles Leclerc, SBR (gauche), *Haliotis tuberculata*. Image Yann Fontana, SBR (droite)

Importance des macroalgues pour les suspensivores et déposivores

Tout comme pour les brouteurs, nos résultats ont mis en évidence l'importance de considérer l'ontogénie des macroalgues sur leur disponibilité pour les déposivores et les suspensivores. A notre connaissance, dans les précédentes études sur le régime alimentaire de ces groupes dans les forêts de laminaires, la contribution potentielle des macroalgues associées (principalement des rhodophytes) n'a pas été considérée en tant que telle (mais voir Schaal *et al.* 2010). Néanmoins, les périodes de sénescence liées à la reproduction, à la pression de broutage et au « fouling » de ces macroalgues entraînent une libération substantielle de matière organique particulaire et dissoute (Whittick 1983, Nylund & Pavia 2005). D'après nos estimations, cette matière organique serait libérée principalement en automne à un taux, inférieur à celui lié à l'érosion des laminaires, mais comparable voire supérieur à la production phytoplanctonique. Les algues rouges ont donc le potentiel de contribuer de manière significative au régime alimentaire des suspensivores, comme cela a été mis en évidence par l'analyse conjointe des variations isotopiques et des modèles de mélange. Comme les laminaires (Lucas *et al.* 1981, Duggins & Eckman 1997, Norderhaug *et al.* 2003), les algues rouges voient leur teneur en azote augmenter en réponse à la dégradation bactérienne (Hill & McQuaid 2009). Comme les laminaires, on peut également s'attendre à ce que leur concentration en métabolites

secondaires halogénés diminue de même (Hay & Fenical 1988). Ces débris de macroalgues sont donc susceptibles de présenter le même intérêt énergétique que les débris de laminaires au cours de leur dégradation en considérant le rapport C:N comme principal déterminant de la qualité nutritive (Bowen *et al.* 1995, Norderhaug *et al.* 2006). Nous avons fait l'hypothèse que la matière organique particulaire libérée par l'ensemble des macroalgues pourrait suppléer le phytoplancton lorsque celui-ci devient moins disponible (Chapitre 2). Durant la période hivernale, cette libération de matière organique contribuerait au maintien de la production secondaire. Il reste néanmoins à déterminer dans quelle mesure les différences de composition biochimique entre algues rouges et brunes dégradées affectent leur valeur énergétique pour les consommateurs. En particulier, la faible teneur en acides gras polyinsaturés de certaines algues rouges semble être de nature à limiter leur intérêt pour les consommateurs (Sanchez-Machado *et al.* 2004). En ce sens, caractériser la cinétique de dégradation de l'ensemble des composés chimiques dans le pool de matière organique particulaire peut représenter un nouvel enjeu dans la compréhension de l'importance énergétique des débris macroalgaux pour les consommateurs (Rubenstein & Koehl 1977, Shimeta & Koehl 1997, Guest *et al.* 2008). Par ailleurs, une caractérisation des pools de matière organique par des méthodes complémentaires (e.g. acides gras, Guest *et al.* 2008, Kelly & Scheibling 2012) permettrait de mieux appréhender les variations de contribution de chacune des sources dans le réseau trophique et d'expliquer les niveaux de sélectivités observés chez les suspensivores et déposivores.

Importance du phytoplancton

L'ensemble des analyses isotopiques présenté a été effectué au cours de périodes de faible abondance phytoplanctonique (Fig. 5.2), ce pour la majorité des catégories du phytoplancton de la localité de Roscoff (Fig. 5.3) avec notamment la quasi-absence de diatomées (Sournia & Birrien 1995, Leroy 2011). D'après ces analyses, les débris de laminaires dominent le régime alimentaire de tous les suspensivores et déposivores en période hivernale. Sur la période 2010-2013 (Fig. 5.2), la concentration en chlorophylle *a* a toujours été inférieure à $1 \mu\text{g L}^{-1}$ du début du mois d'octobre à fin mars, avec peu de différences entre la côte et le large. Cette similarité a permis de regrouper les compositions isotopiques de la matière organique particulaire de ces stations dans les modèles de mélange. En période de forte production, ces concentrations sont plus variables spatialement, avec généralement un bloom printanier de diatomées déphasé entre la côte et le large, principalement dû aux différences de profondeur qui affectent le turn-over de ces masses d'eau mélangées (N.

Simon, com. pers). De plus, les analyses de cytométrie en flux réalisées sur les eaux du large de Roscoff, au cours d'une période de 10 ans (Fig. 5.3), mettent en évidence une grande variabilité mensuelle et annuelle des communautés phytoplanctonique durant les périodes plus productives (voir aussi Not *et al.* 2004, Romari & Vaultot 2004, Guilloux *et al.* 2013). Afin d'estimer les contributions des sources à ces périodes, les analyses de variations spatiales ou temporelles des compositions isotopiques employées au cours de cette thèse nécessiteraient d'optimiser l'intégration spatio-temporelle des compositions isotopiques de ce pool de matière organique. A l'instar du pool déposé, le pool de matière organique en suspension mériterait d'être analysé plus par des approches de traçage trophique complémentaire afin de mieux comprendre les niveaux de sélectivité alimentaire des déposivores et des suspensivores ainsi que leurs variations. Par ailleurs, appuyés par des approches quantitatives (e.g. pièges à particules), de tels couplages seraient particulièrement utiles pour caractériser finement la stratification verticale suspectée des pools de matière organique au sein des forêts de laminaires.

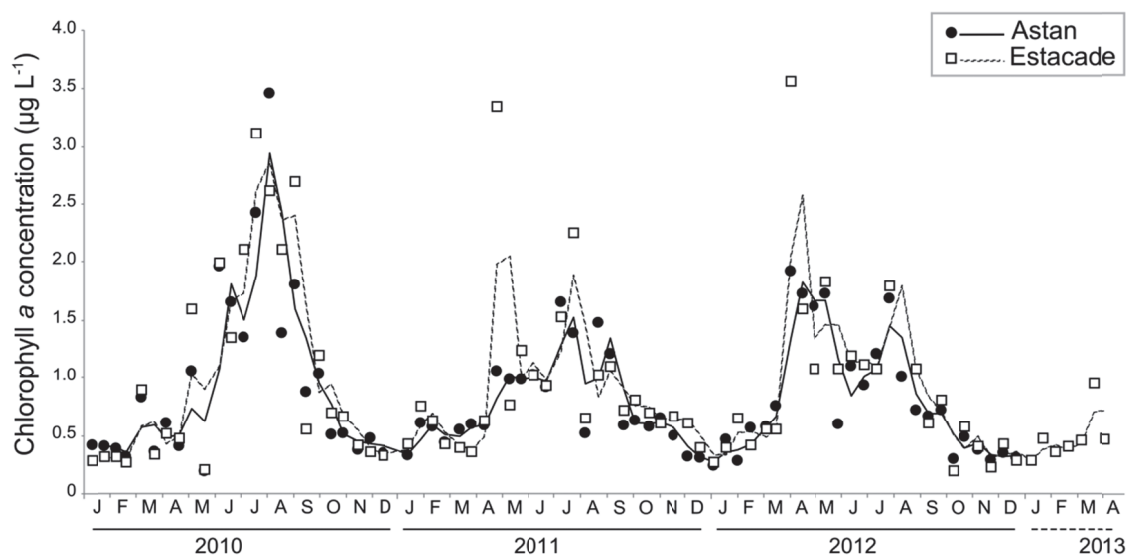


Figure 5.2. Concentrations en chlorophylle *a* ($\mu\text{g L}^{-1}$) mesurées sur la côte (station Estacade) et au large de Roscoff (station Astan) sur la période 2010-2013. Les courbes ont été obtenues par une moyenne mobile d'ordre 3. Données SOMLIT.

Connectivité trophique

Apports allochtones de matière organique - Au cours du suivi saisonnier réalisé à Roscoff, les pools de matière organique particulaire, de même que la couverture sédimentaire sur la roche, n'ont pas été quantifiés. Néanmoins, nos observations ainsi que l'analyse des taxa présents ont mis en évidence une grande connectivité du site avec les milieux adjacents, avec notamment

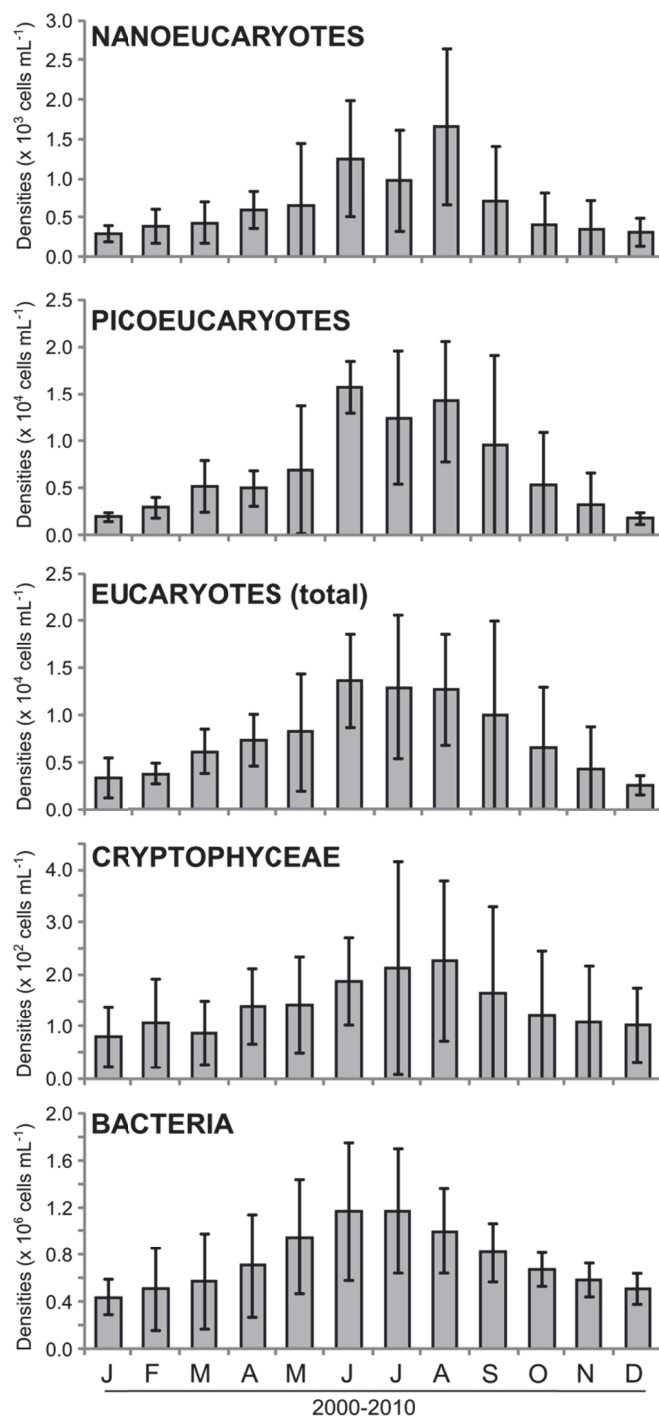


Figure 5.3. Concentrations (cellules mL^{-1}) des catégories dominantes de phytoplancton au large de Roscoff à la Station Astan sur la période 2000-2010 obtenues à partir d'analyses de cytométrie en flux (classes de tailles $< 20\mu\text{m}$). Moyennes mensuelles \pm SD. Données SOMLIT.

un apport de sédiment important au cours de l'été. S'il est difficile de déterminer dans quelle mesure cette accumulation correspond à un phénomène local, elle reflète la complexité trophique des écosystèmes rocheux soumis à des dépôts sédimentaires (Airoldi 2003). Selon la provenance de ces sédiments, leur contenu en matière organique peut, ou non, représenter une ressource trophique supplémentaire pour les consommateurs de la zone d'étude, illustrant

l'intérêt de les échantillonner en tant que sources potentielles (Guest *et al.* 2008, cette étude). Par ailleurs, les espèces accompagnatrices des sédiments sont susceptibles de modifier la structure trophique ainsi que les interactions horizontales et verticales caractérisant les communautés associées aux laminaires. En ce sens, les analyses effectuées à Molène au sein et en dehors d'une trace de peigne norvégien en sont une illustration. Lors de son passage, le peigne racle la surface rocheuse et semble favoriser le recrutement de certains suspensivores compétiteurs dans les premiers stades de recolonisation. Ces différences à micro-échelle semblent modifier les signatures isotopiques des sources particulières et des autres consommateurs, tant par le biais la compétition pour la ressource que par la modification des flux hydrodynamiques à fine échelle.

Exports de matière organique – D'après les pertes de biomasse enregistrées entre périodes consécutives et les contributions des débris de laminaires au régime alimentaire des consommateurs primaires estimées au cours de cette thèse, il semble qu'une grande partie de ces débris soit exportée vers les écosystèmes adjacents. Si ces analyses ont été réalisées sur un même site relativement abrité, il est possible que les phénomènes d'export varient sur l'année en fonction des conditions hydrodynamiques liées au coefficient de marées et aux régimes variables des vents (Schaal *et al.* 2009). De plus, ces phénomènes pourraient affecter l'intensité de l'érosion des laminaires (Krumhansl & Scheibling 2012, de Bettignies *et al.* 2013). En l'absence de donnée précise sur le taux d'érosion de *Laminaria hyperborea*, il est difficile de déterminer si les quantités de matière organique libérée par cette espèce varient saisonnièrement, hormis lors de la fragmentation de l'ancienne lame. Dans l'optique d'une compréhension régionale de l'importance des laminaires dans le régime alimentaire des consommateurs, l'acquisition de telles données représentera une étape cruciale.

Importance des sources animales

Au cours de cette thèse, les modèles de mélanges utilisés visaient à remonter à l'utilisation basale des sources primaires de matière organique. Ainsi, les matières animales n'ont pas été considérées comme sources potentielles des suspensivores et des déposivores. Cependant, nos analyses des variations spatiales et temporelles des compositions isotopiques ont suggéré que les pools de matière déposée représentent une ressource utilisée par les communautés animales associées aux laminaires. Ces pools composites, rencontrés sur la roche, au sein des crampons et du sédiment contiennent vraisemblablement des proportions significatives de matière animale (en décomposition, certains fèces), représentant une source énergétique additionnelle pour les consommateurs. A travers un marquage en isotopes

radioactifs (^3H , ^{14}C) de différentes sources proposées aux consommateurs habitant les crampons d'*Ecklonia maxima*, Beviss-Challinor & Field (1982) ont mis en évidence d'une part une importante assimilation de détritits de laminaires et du phytoplancton, et d'autre part une omnivorie marquée de certains consommateurs. En prolongeant l'expérience, ils ont pu appuyer le rôle de la coprophagie chez plusieurs dépositores, notamment chez des Terebellidiens (voir aussi Fauchald & Jumars 1979). Sous réserve que les comportements coprophages, nécrophages et omnivores soient favorisés par certaines espèces en conditions naturelles, celles-ci bénéficieraient des périodes de l'année où les densités de consommateurs sont plus importantes (fèces) ou diminuent drastiquement (chairs), i.e. d'après nos analyses au cours de l'automne et de l'hiver. Durant notre suivi, un certain nombre d'espèces de dépositores des crampons et du substrat environnant présentaient des biomasses plus importantes en novembre ou mars. Ce résultat tend à suggérer une grande variabilité interspécifique des comportements alimentaires chez ces consommateurs. Il procure également des arguments supplémentaires à l'existence de successions rythmées par la saison dans les forêts de laminaires. Cela justifie l'importance d'intégrer la dynamique temporelle et de l'ontogénie de l'ensemble des sources disponibles aux consommateurs afin de modéliser le fonctionnement trophique des forêts de laminaires.

Soutien de la production secondaire

L'ensemble des résultats acquis au cours de cette thèse suggère une grande efficacité d'utilisation de l'intégralité des sources de matière organique par les consommateurs. Tandis que la disponibilité de la plupart de ces sources montrent des variations temporelles, les successions qu'elles décrivent sont probablement favorables à un large soutien de la production secondaire sur l'ensemble de l'année. Cette production secondaire est réalisée par un ensemble diversifié de consommateurs benthiques qui bénéficient de l'habitat offert par la topographie du substrat, la canopée et les macroalgues associées. Au sein des communautés à *Laminaria hyperborea* analysées, toutes campagnes d'échantillonnage confondues, 462 espèces animales ont été observées. Tandis que leur degré d'association aux forêts de laminaires demeure inconnu, une telle richesse met en avant l'attractivité de ces milieux pour la zone côtière (Graham 2004). La quantification de ces espèces a cependant été sous-estimée par un nombre limité d'échantillonnage sous les blocs rocheux (compartiment cryptique) qui représentent vraisemblablement un habitat de choix pour les grands consommateurs de ces zones, tous niveaux trophiques confondus. Sur notre site d'étude à Roscoff, au cours de trois

nuits consécutives en avril 2011, trois pièges (casier à crevette, casier pêche-tout, cage à poisson) déployés ont récolté, entre autres, 18 étrilles *Necora puber*, 20 tourteaux *Cancer pagurus*, et 2 homards *Hommarus gamarus*, à la taille minimale de pêche autorisée. Notons que la préservation des forêts de laminaires dans le soutien des pêcheries crée d'ores et déjà des conflits d'intérêt locaux entre goémoniers et caseyeurs (Arzel & Castric-Fey 1997, Frangoudes & Alban 2004, Veà & Ask 2011). Par ailleurs, les analyses isotopiques réalisées ont suggéré que la plupart de ces grands crustacés et des poissons de la zone se nourrissent sur place (Norderhaug *et al.* 2005). Si nos échantillonnages du compartiment pélagique ont été relativement limités (Fig. 5.4), il est vraisemblable que ces zones soient attractives pour plusieurs grands poissons d'intérêt commercial en fin d'été et en automne où la production secondaire benthique est importante. Les bars *Dicentrarchus labrax* et les lieus jaunes *Pollachius pollachius* de passage chassent fréquemment au niveau des forêts de laminaires à ces périodes (obs. pers.). Des méthodes d'analyses additionnelles ainsi que de nouveaux protocoles de suivi devront être mis en place afin de déterminer les variations temporelles des voies de transferts trophiques avec les niveaux supérieurs.



Figure 5.4. Phoque gris (*Halichoerus grypus*) dans une forêt de laminaires en Baie de Morlaix. Image Armand Crémont

Structure du réseau trophique à micro-échelle

Les analyses taxonomiques conduites au cours de cette thèse ont mis en avant des différences marquées d'assemblages faunistiques entre microhabitats ou strates des forêts de *Laminaria hyperborea*. Ces strates sont également caractérisées par des sources de matière organique différentes pouvant modifier la structure trophique à micro-échelle. En moyenne sur l'année à Roscoff, quelle que soit la strate, la biomasse animale est dominée par les suspensivores à hauteur de 80 % sur les stipes, 65 % au sein des crampons, et 64 % au niveau du substrat environnant (Fig. 5.5). En dehors de ce groupe, les stipes sont la strate la moins

diversifiée, avec principalement des brouteurs (13 %), et des prédateurs de faune fixée (6 %). Il est à noter que la strate « stipe » comprend également la « lame », souvent considérée comme la strate moins diversifiée de ces écosystèmes (Christie *et al.* 2003).

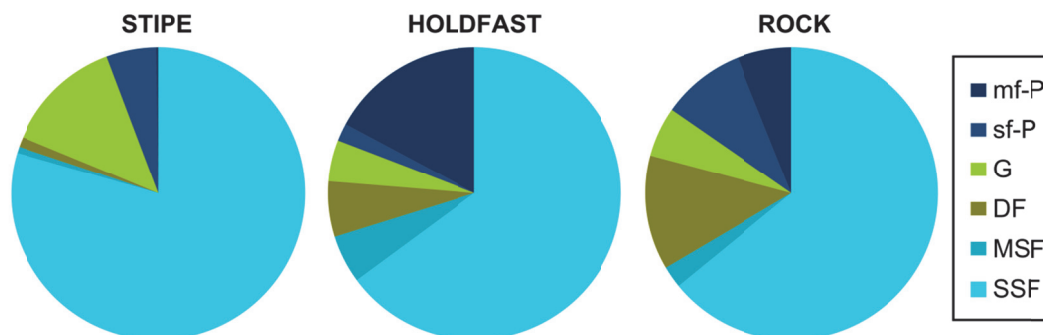


Figure 5.5. Répartition moyenne de la biomasse (% AFDM) entre groupes trophiques par strate à Roscoff, en regroupant les quatre dates d'échantillonnage (novembre 2010, mars, juin, septembre 2011). Groupes trophiques : suspensivores sessiles (SSF), suspensivores mobiles (MSF), dépositivores (DF), brouteurs (G), prédateurs de faune sessile (sf-P), prédateurs de faune fixée mf-P.

D'après la distribution isotopique connue des sources (faible gamme de $\delta^{13}\text{C}$ des pools de MOP, et grande gamme de $\delta^{13}\text{C}$ des macroalgues), la gamme du $\delta^{13}\text{C}$ observée est principalement le reflet de la diversité trophique des brouteurs. Ainsi, les consommateurs des stipes présentent une gamme importante de $\delta^{13}\text{C}$ et une faible gamme de $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 5.6, Tableau 5.1). Au niveau des crampons, gamme de $\delta^{13}\text{C}$ est plus réduite, ce qui suggère une plus faible diversité trophique des brouteurs, qui reposent davantage sur le pool de matière organique particulière déposée (e.g. *Platynereis dumerilii*). Le rôle substantiel de ce pool à la base du réseau trophique est appuyé par la part importante de la biomasse des dépositivores au sein des crampons (6 %) et au niveau de substrat environnant (13 %).

Tableau 5.1. Métrique de dispersion isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, ‰) des consommateurs totaux échantillonnés à Roscoff en novembre 2010 et/ou en mars 2011 selon leur strate respective, d'après Layman *et al.* (2007) : gamme de $\delta^{13}\text{C}$, gamme de $\delta^{15}\text{N}$, aire totale (TA), distance euclidienne au barycentre (CD), distance moyenne au plus proche voisin (MNND) et son écart-type (SDNND).

	Stipe	Holdfast	Rock
$\delta^{13}\text{C}$ -range	18.3	6.6	12.3
$\delta^{15}\text{N}$ -range	6.7	7.8	11.7
TA	68.3	33.8	78.6
CD	2.9	2.3	3.4
MMND	0.8	0.6	0.9
SDNND	1.0	0.3	0.7

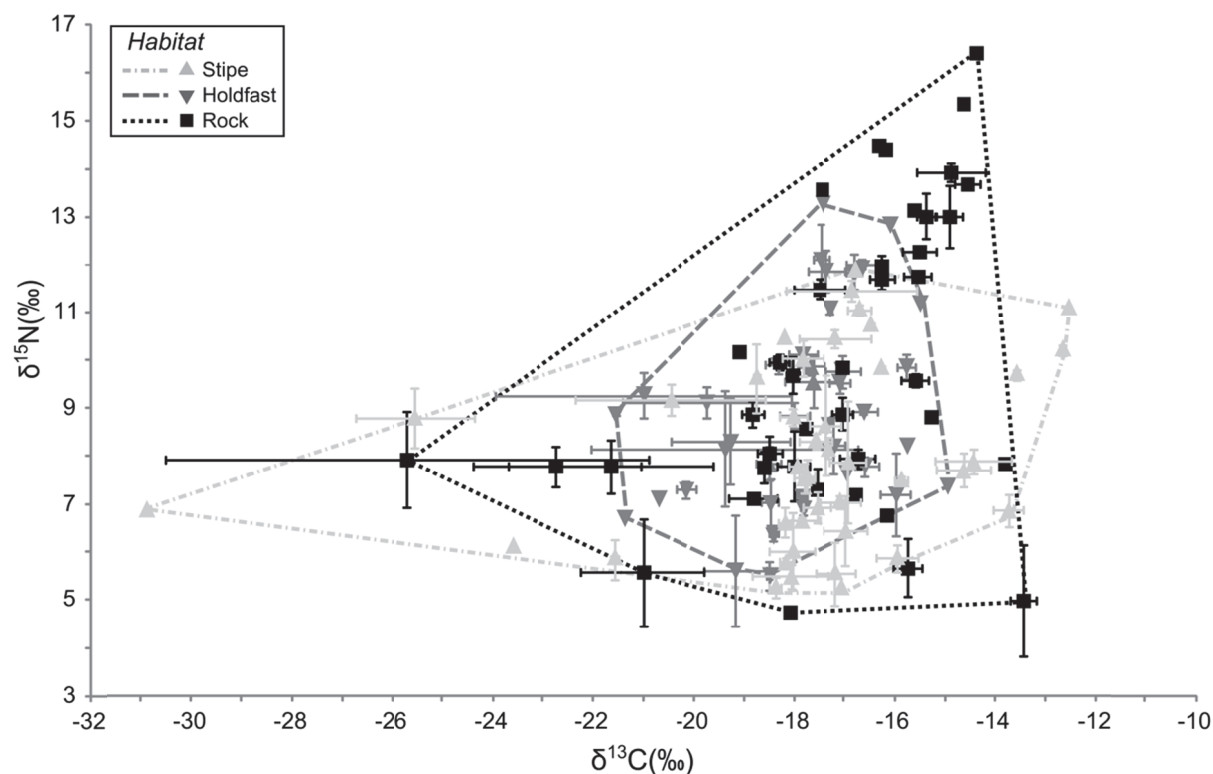


Figure 5.6. Distribution isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, ‰) des consommateurs échantillonnés à Roscoff en novembre 2010 et/ou en mars 2011 selon leur strate respective (stipe, crampons, substrat environnant).

Malgré l'abondance de faune fixée dans les crampons, les prédateurs de cette catégorie de faune ne représentent que 2 % de la biomasse au sein de ce microhabitat, tandis qu'ils comptent pour 9 % de la biomasse au niveau du substrat environnant. A l'opposé, les prédateurs de faune mobile représentent 17 % de la biomasse au sein des crampons et 6 % de la biomasse en dehors à l'échelle de notre échantillonnage (quadrats de 0.1 m²). D'après les observations, l'abondance des prédateurs de faune mobile au sein des crampons semble principalement due à un volume habitable propice à l'installation d'espèces de taille modérée (e.g. *Pilumnus hirtellus*) ayant un $\delta^{15}\text{N}$ plus faible que les grands prédateurs présents sous les blocs rocheux. La gamme de $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs habitant les crampons est donc comparativement réduite au sein des crampons. Les prédateurs du substrat environnant ont une gamme de $\delta^{13}\text{C}$ plus importante que ceux des crampons, pouvant être le reflet à la fois d'une plus grande diversification des proies ou de leur plus haut niveau trophique. Il est donc difficile de déterminer dans quelle mesure les prédateurs habitant les crampons utilisent principalement la ressource disponible au sein de ce microhabitat ou recherchent leur ressource trophique à l'extérieur.

D'après les métriques de Layman *et al.* (2007) calculées sur l'ensemble des consommateurs des différents microhabitats (Tableau 5.1), les consommateurs du substrat rocheux montrent la

plus grande diversité isotopique d'après la distance euclidienne moyenne au barycentre (CD). Cette diversité peut résulter à la fois d'une grande gamme de niveaux trophiques échantillonnés au sein de cet habitat et d'une utilisation plus diversifiée des macroalgues. La diversité isotopique est légèrement plus faible niveau des stipes où la plupart des prédateurs sont de faible niveau trophique. Au sein des crampons, où le broutage des macroalgues est moindre et les prédateurs présentent des gammes de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ relativement faibles, la diversité isotopique est comparativement réduite. Bien qu'il existe nécessairement une certaine connectivité trophique entre ces microhabitats (e.g. Norderhaug *et al.* 2005), l'ensemble de ces résultats suggère également un important partitionnement de la ressource à micro-échelle.

Tableau 5.2. Métrique de dispersion isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, ‰) des consommateurs de matière organique particulaire (suspensivores et dépositivores) échantillonnés à Roscoff en novembre 2010 et/ou en mars 2011 selon leur strate respective, d'après Layman *et al.* (2007) : gamme de $\delta^{13}\text{C}$, gamme de $\delta^{15}\text{N}$, aire totale (TA), distance euclidienne au barycentre (CD), distance moyenne au plus proche voisin (MNND) et son écart-type (SDNND).

	Stipe	Holdfast	Rock
$\delta^{13}\text{C}$ -range	4.8	4.4	5.0
$\delta^{15}\text{N}$ -range	7.0	6.6	7.2
TA	18.5	17.1	19.5
CD	1.5	1.7	1.8
MMND	0.6	0.6	1.2
SDNND	0.7	0.4	0.8

En focalisant le calcul de ces métriques sur les consommateurs de particules, *i.e.* suspensivores et dépositivores (Tableau 5.2), il est possible de déterminer dans quelle mesure la ressource particulaire est partitionnée entre strates. D'après la distance au barycentre, la diversité isotopique de ces catégories est plus grande près du substrat qu'au niveau des stipes, ce qui tend à confirmer qu'il existe une stratification verticale de la disponibilité et/ou de la composition des ressources particulaires. Néanmoins, seuls les consommateurs de la roche diffèrent en termes de distance isotopique moyenne au plus proche voisin, suggérant une moindre redondance des niches trophiques au niveau du substrat environnant.

Ces simples analyses confortent l'idée qu'il existe une stratification verticale de la matière organique particulaire dans les forêts de laminaires, méritant d'être caractérisée finement. Par ailleurs, elles reflètent la dimension qu'ont les degrés de partitionnement de la ressource à différentes échelles dans la compréhension des réseaux trophiques associés à des habitats complexes.

5.2. Diversité et structure des communautés associées à *Laminaria hyperborea*

Biodiversité associée

Au sein des communautés associées à *Laminaria hyperborea*, un total de 572 taxa, répartis sur 19 phyla, a été identifié toutes campagnes d'échantillonnage confondues (Annexes 1, 2). D'après les données acquises sur le suivi saisonnier réalisé à Roscoff (Fig. 5.7A), la richesse spécifique totale diffère entre strates, avec des valeurs croissantes de la lame (27 taxa) au substrat environnant (360 taxa). Tandis que les courbes d'accumulation du nombre de taxa en fonction du nombre d'échantillons confirment cette tendance, les courbes qu'elles décrivent suggèrent également que la diversité taxonomique reportée est encore sous-estimée par un tel effort d'échantillonnage. Sur la roche, les relevés de 0.1 m² effectués sur ce site comportaient en moyenne 109 ± 22 taxa, dont 80 ± 16 taxa de macrofaune pour des densités de macrofaune mobile de 410 ± 215 individus. En perspective de ce travail, il conviendra de comparer la diversité rencontrée au sein des forêts de laminaires avec celle d'autres habitats emblématiques de la région. A titre d'exemple, sur des relevés de taille identique effectués à la benne, Grall *et al.* (2006) ont estimé une richesse spécifique de 99 ± 15 pour des densités de 11318 ± 2446 au sein d'un banc de maërl de la rade de Brest. En raison des différences de densités spécifiques apparentes entre ces habitats, de telles comparaisons nécessiteront une interprétation de courbes de raréfaction liant le nombre d'espèces au nombre d'individus (e.g. Gotelli & Colwell 2001, Magurran 2004, Vanderklift *et al.* 2013).

Parmi les macroalgues (110 taxa), les algues rouges (Rhodophyta) étaient les plus diversifiées (81 taxa), en comparaison des algues brunes (Phaeophyta, 21 taxa) et des algues vertes (Chlorophyta, 8 taxa). Cette dominance taxonomique des algues rouges est comparable à l'ensemble des patrons reportés au sein des communautés subtidales européennes (Norton 1968, Norton *et al.* 1977, Schultze *et al.* 1990, Castric-Fey 1996, Derrien-Courtel *et al.* in press). En condition non-perturbée comme à Roscoff, la richesse spécifique macroalgale est plus importante sur le substrat environnant (Fig. 5.7B) qui présente une plus grande hétérogénéité et une plus grande diversité des conditions lumineuses à micro-échelle (Norton & Milburn 1972, Kain 1982, Reed & Foster 1984, Toohey & Kendrick 2008).

La faune fixée était représentée par un total de 143 taxa appartenant à 8 phyla. Parmi ces derniers, les bryozoaires (56 taxa), les éponges (34 taxa), les cnidaires (23 taxa) et les chordés (23) étaient les plus diversifiés. D'après nos analyses, la richesse de faune sessile semble maximale au sein des crampons (Fig. 5.7C).

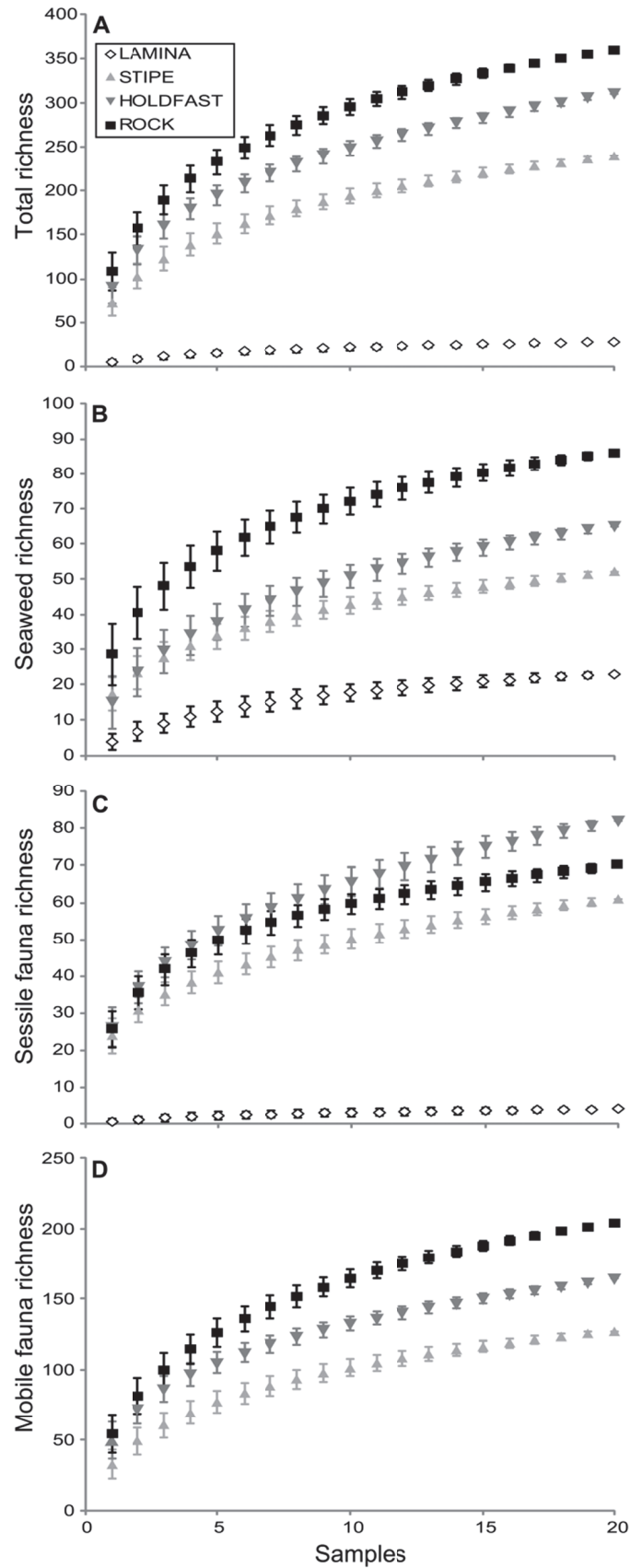


Fig 5.7. Courbe d'accumulation des taxa observés (\pm SD, Clarke & Warwick 2001) par échantillon de lame, de stipe, de crampon, du substrat environant (0.1 m²) à Roscoff sur la période 2010-2011. A. Richesse totale, B. Richesse de macroalgues, C. Richesse de faune sessile, D. Richesse de faune mobile.

Principalement considérés comme des microhabitats exploités par la faune mobile, les crampons pérennes représentent également un substrat favorable au développement d'une faune sessile abondante et diversifiée (Moore 1973c). Il est à rappeler que l'abondance de certaines espèces fixées telles que les éponges complexifient l'habitat physique et trophique de cette strate, et influencent également la distribution de la faune mobile (Costello & Myers 1987, Smith 1996, Wulff 2006). Si la richesse de faune fixée semble moindre au niveau de la roche environnante (Fig. 5.7C), il est possible que certains encroûtements animaux observés sur ce substrat aient été sous-estimés lors des prélèvements destructifs en plongée. Notons également que la surface inférieure des blocs rocheux représente vraisemblablement pour la faune sessile un microhabitat supplémentaire (McGuinness & Underwood 1986), qui devra faire l'objet d'échantillonnages complémentaires.

La plus forte diversité taxonomique a été rapportée parmi la faune mobile (312 taxa), parmi laquelle les arthropodes (108 taxa), les annélides (98 taxa) et les mollusques (73 taxa) représentaient 87 % de la richesse. Cette faune apparaît plus riche au niveau du substrat environnant (Fig. 5.7D), encore peu exploré dans les études relatives aux communautés à *Laminaria hyperborea* d'Europe (Norton *et al.* 1977). Cette différence de richesse est éventuellement biaisée par la surface d'échantillonnage de la roche (cadrats de 0,1 m²) comparée à la surface couverte des crampons de laminaires (~ 0,01 à 0,04 m²). La faune mobile pouvant être dénombrée, l'augmentation de la richesse spécifique en fonction du nombre d'individus par microhabitats peut être évaluée.

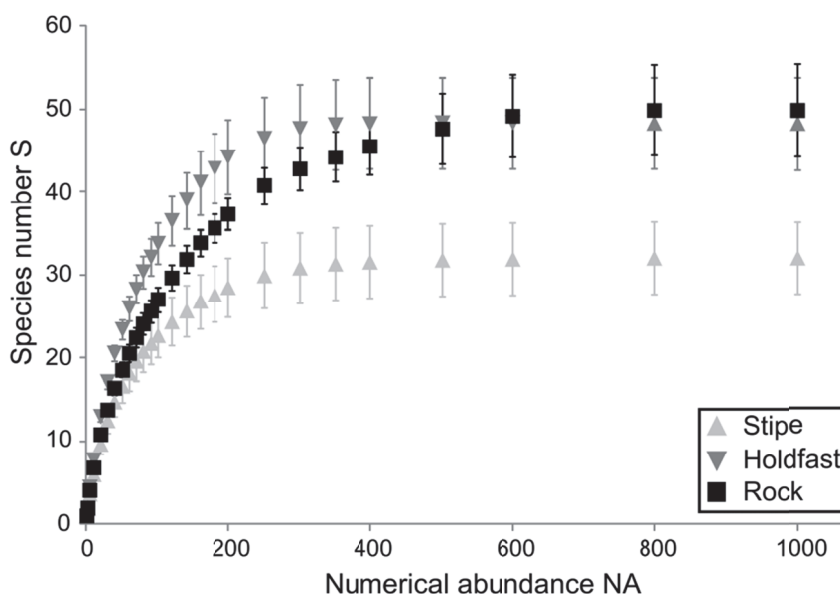


Fig 5.8. Courbe de rarefaction du nombre d'espèce de faune mobile (EstimateS ± IC 95%, Clarke & Warwick 2001) en fonction du nombre d'individus par échantillon dans les différents microhabitats.

Cette relation peut être comparée entre habitats selon le chevauchement des intervalles de confiance relatifs aux courbes de raréfaction générés par bootstrap sur l'ensemble des espèces rencontrées dans le jeu de données (Gotelli & Colwell 2011). Par manque de temps consacré à l'apprentissage de l'utilisation des logiciels proposant cette procédure, une estimation du nombre d'espèce en fonction du nombre d'individus par échantillon a été choisie pour cette discussion (Fig. 5.8). Ces observations suggèrent que les différences de richesse observées entre l'habitat crampon et le substrat environnant sont liées principalement au nombre d'individus échantillonnés. Potentiellement dépendante de la surface couverte par les échantillons, la richesse spécifique est donc difficilement comparable entre ces microhabitats. D'après ces analyses et les calculs de régularité basés sur l'abondance numérique (Chapitre 3), les crampons représentent une strate particulièrement diversifiée. Il est d'ailleurs à noter que de nombreux nématodes indéterminés y ont été observés dans la macrofaune. Le long des côtes nord-est anglaises, Moore (1971) en avait identifié 61 espèces au sein des crampons de *Laminaria hyperborea*. Ce microhabitat, dont la pérennité assure une complexité croissante avec l'âge, abrite des assemblages faunistiques spécifiques lui conférant une fonction essentielle dans les écosystèmes de laminaires (Jones 1973, Moore 1973a, Moore 1973c, Edwards 1980, Christie *et al.* 2003, Hauser *et al.* 2006, Norderhaug *et al.* 2007). D'après les résultats acquis au cours de cette thèse, le substrat environnant semble également particulièrement exploité par la faune mobile. Avec une complexité variable dans le temps et l'espace, la couverture algale de la roche peut abriter une faune mobile abondante et diversifiée, aux assemblages caractéristiques. À Roscoff comme au sein de nombreux écosystèmes rocheux, cette diversité est également promue par des apports modérés et discontinus de sédiments (Gibbons 1988, McQuaid & Dower 1990, Airoidi 2003).

Distributions d'abondance de la faune mobile

De même qu'il est conceptuellement impossible d'extrapoler la richesse spécifique observée sur une surface donnée à une plus large échelle, comparer cette valeur entre microhabitats d'unités de surface variables apparaît une entreprise délicate (Gotelli & Colwell 2001, Magurran 2004). À partir des densités de laminaires mesurées à Roscoff (novembre 2010), il est toutefois possible d'extrapoler les mesures d'abondance (biomasse, nombre d'individus) de la faune mobile sur un mètre carré théorique (16 laminaires adultes + 8 cadrats de 0.1 m²). Cette approche permet alors de comparer la distribution d'abondance des espèces entre les strates qu'elles habitent. Récemment, Henderson & Magurran (2010) ont proposé de combiner les méthodes de mesures de l'abondance des organismes (*i.e.* biomasse

et nombre d'individus) afin de prédire comment ils utilisent l'espace. Cette distribution peut être analysée par la relation entre les logarithmes de base 10 de la biomasse et de l'abondance numérique de chaque espèce. Particulièrement variable entre espèces ou entre groupes fonctionnels (Tokeshi 1993, Blackburn & Gaston 1997, Morlon *et al.* 2009, Magurran & Henderson 2012), cette relation forme un nuage de point pouvant être analysé hiérarchiquement à l'échelle d'une communauté (Fig. 5.9). Ce nuage de point est borné sur la gauche par les singletons de biomasse variable, et en bas par la maille utilisée lors de l'échantillonnage ou par la précision des estimations de biomasse. De même, un échantillonnage d'ampleur réduite limite la probabilité de capture d'espèces rares et de grande taille, rencontrée en haut à gauche sur le graphique (Henderson & Magurran 2010).

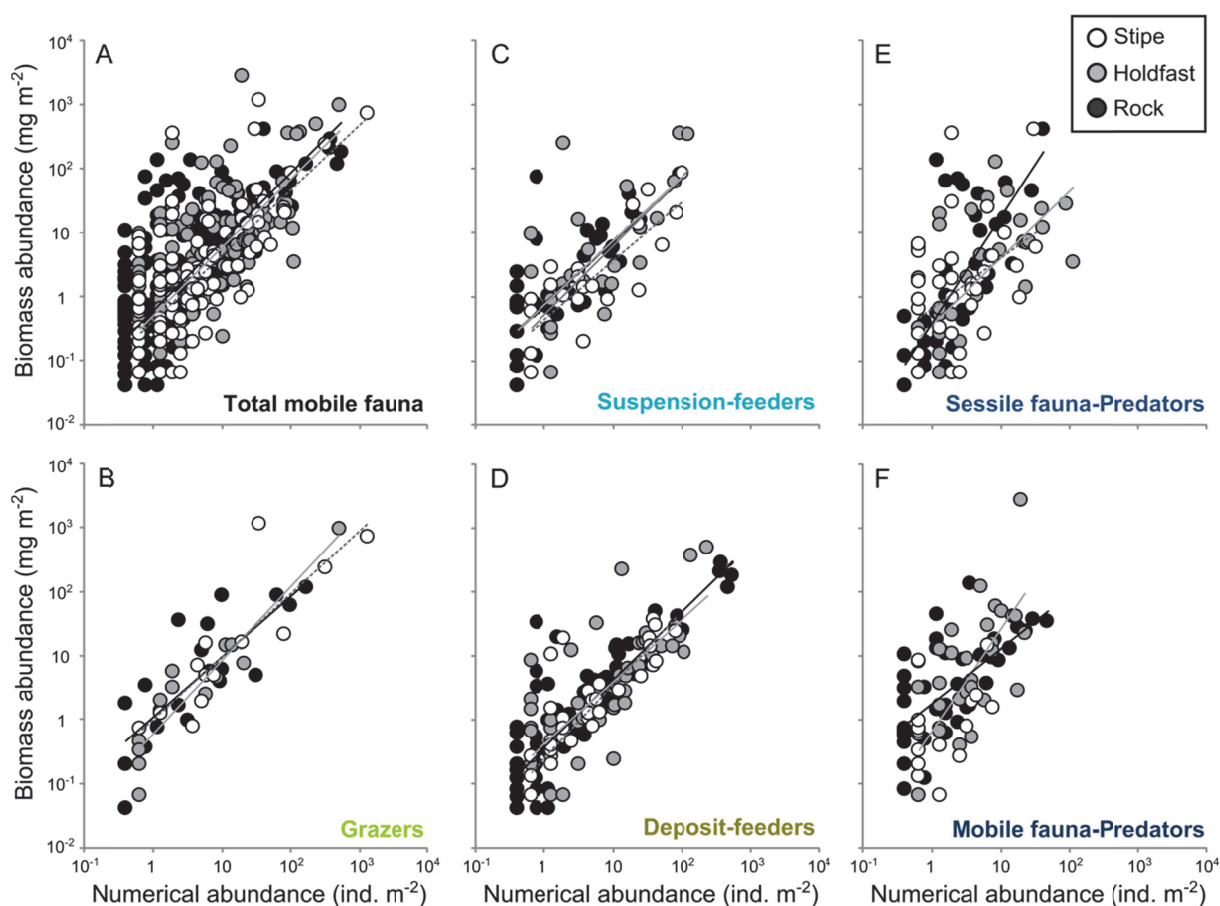


Fig 5.9. Relations spécifiques (échelle logarithmique, base 10) entre les abondances numériques et les abondances en biomasse (AFDM) sur un mètre carré théorique à Roscoff, d'après les données acquises sur la période 2010-2011. A. ensemble des espèces, B. brouteurs, C. suspensivores, D. déposivores, E. prédateurs de faune sessile, F. prédateurs de faune mobile. Seules les régressions significatives ($P < 0.05$) sont illustrées par habitat : stipe (droite pointillée), crampon (droite grise), roche (droite noire).

Les comparaisons de la régularité de distribution des espèces entre microhabitats se sont avérées dépendre de la méthode d'estimation de l'abondance (*cf.* Chapitre 3.3). Analysée sur une échelle logarithmique, la dispersion du nuage de point formé par les données de

biomasse et d'abondance numérique peut donner une information combinée sur la diversité de distribution des espèces (Henderson & Magurran 2010). Cette diversité peut être analysée et comparée entre microhabitats par une distance au centroïde (CD, Tableau 5.3). D'après cette métrique la diversité de distribution d'abondance est plus grande au sein des assemblages des sous-strates, avec un maximum au niveau du crampon. Afin d'analyser ces différences en terme d'utilisation des niches écologiques, en intégrant la dimension trophique, il convient de hiérarchiser cette approche par des analyses sur les différents groupes fonctionnels de consommateurs (Jonsson *et al.* 2005, Magurran & Henderson 2012)(Fig. 5.9B-F, Tableau 5.3). Sur notre échelle d'observation, les brouteurs présentent une plus grande diversité de distribution au niveau des stipes et du substrat rocheux. Associé à la diversité isotopique de ce groupe (*cf.* partie précédente), ce résultat suggère que la niche écologique des brouteurs est plus vaste sur ces microhabitats. Au contraire, d'après la diversité isotopique et la diversité de distribution d'abondance, la niche écologique des suspensivores et des déposivores semble plus importante au niveau des strates inférieures, et plus particulièrement au sein des crampons. Les crampons sont également l'abri de prédateurs de faune mobile de grande taille (e.g. *Pilumnus hirtellus*), qui présentent une plus importante diversité de distribution dans les crampons que sur la roche, avec la présente échelle d'observation. La diversité de distribution des prédateurs de faune sessile est plus grande au niveau des sous-strates, et plus particulièrement sur la roche. D'après les relations entre les abondances en nombre d'individus et en biomasse dont les différences entre microhabitats n'ont pas été testées (Fig 5.9F), la distribution des catégories de prédateurs diffère entre les crampons et la roche. À l'inverse des prédateurs de faune mobile, les prédateurs de faune sessile les plus importants (*cf.* Chapitre 3.3) tendent à être plus petits et plus nombreux au sein des crampons, et plus grands et moins nombreux sur la roche. D'après des observations personnelles, les prédateurs de faune sessile utiliseraient davantage les petits interstices entre les haptères tandis que les prédateurs de faune mobile habiteraient principalement la cavité principale à la base du crampon.

Tableau 5.3. Distance euclidienne au centroïde (CD) du nuage de points reliant \log_{10} (BA) et \log_{10} (NA), pour l'ensemble des espèces, des brouteurs (G), des suspensivores (SF), des déposivores (DF), des prédateurs de faune sessile (sf-P) et des prédateurs de faune mobile (mf-P), selon leur strate (stipe, crampon, roche). Maxima en gras.

Centroid distance	Total	G	SF	DF	sf-P	mf-P
Stipe	0.95	1.15	0.90	0.93	0.91	0.64
Holdfast	1.09	0.99	1.08	1.09	1.13	1.02
Rock	1.07	1.07	0.96	1.08	1.16	0.89

En complément des analyses isotopiques réalisées à Roscoff, ces résultats soulignent l'existence d'un important partitionnement de la ressource et de l'habitat à micro-échelle dans les communautés à *Laminaria hyperborea*. Il reste toutefois à déterminer les degrés de connectivité existant entre ces microhabitats. De même, des échantillonnages approfondis des communautés crypto- et supra-benthiques sont à préconiser pour la suite. Les comparaisons effectuées entre Molène et Roscoff ont suggéré que la mégafaune pouvait interagir directement avec les organismes fixés, et agir indirectement sur la distribution de la faune mobile. Multiplier les échelles d'échantillonnage afin d'intégrer ce compartiment dans les analyses permettrait de mieux caractériser la structure des communautés et le fonctionnement écologique des forêts de laminaires.

5.3. Perturbations liées à l'exploitation de *Laminaria hyperborea*

L'importante hétérogénéité des milieux rocheux sur plusieurs échelles spatiales engendre de nombreuses difficultés pour caractériser l'ensemble des conséquences d'une perturbation sur ces écosystèmes (Levin 1992, Underwood 1994, Benedetti-Cecchi 2001, Benedetti-Cecchi *et al.* 2001, Smale *et al.* 2011). Dans le cadre du programme Hyperimp, une expérimentation a été mise en place au nord de l'archipel de Molène, sur le plateau de la Helle (*cf.* Chapitre 4.3). Sur cette zone exploitée cinq ans auparavant, la structure des populations de *Laminaria hyperborea* présentait une grande hétérogénéité à l'échelle du m² et de l'hectare. Ainsi, malgré la précision des mesures biométriques réalisées, il nous a été impossible de conclure que l'exploitation expérimentale avait affecté significativement la structure de la canopée à l'échelle de l'hectare. Bien qu'elles n'aient pas été estimées par des mesures d'hétérogénéité, les différences structurelles du substrat observées à l'échelle de l'hectare soulignent le besoin d'intégrer cette hétérogénéité dans les protocoles expérimentaux visant à étudier l'impact de l'exploitation des laminaires. De plus, les analyses effectuées reflètent une grande incertitude quant aux liens probables entre l'hétérogénéité du substrat observée, la structure de la canopée et l'historique d'exploitation des laminaires de la zone.

D'après les estimations réalisées à travers l'Europe, la longévité de *Laminaria hyperborea* varierait entre 10 et 20 ans, et son taux de croissance varie d'une zone géographique à l'autre (conditions lumineuses, température, hydrodynamisme) et de sa position dans la canopée (Kain 1963, Sjøtun *et al.* 1993, Rinde & Sjøtun 2005, Pedersen *et al.* 2012). Dans leur récente étude mettant en évidence les différences de croissance à âge égal sur une échelle latitudinale, Rinde & Sjøtun (2005) ont notamment suggéré que le système de rotation de 4-5 ans mis en

place pour exploiter *Laminaria hyperborea* durablement devrait idéalement être défini en fonction des conditions locales de croissance de l'espèce. Cette fréquence d'exploitation (jachère) ayant été reprise en Bretagne d'après les études norvégiennes sur le sujet (Sjötun *et al.* 1993, Sjötun & Fredriksen 1995) bénéficierait certainement d'une meilleure connaissance sur la dynamique régionale des populations de *Laminaria hyperborea*. Sur le long terme, la création de zones sanctuaires au sein du Parc Naturel Marin d'Iroise, en concertation avec le Comité Régional des Pêches Maritimes, offrirait à la communauté scientifique une opportunité d'étudier de façon optimale cette dynamique et de la lier à la structure et au fonctionnement de ces écosystèmes à l'échelle régionale. De même, un redécoupage en mosaïques des zones d'exploitation, selon différentes périodes de rotation, permettrait d'intégrer l'hétérogénéité spatiale des fonds rocheux sur un ensemble de conditions naturelles et d'exploitations nécessaire à la mise en place d'une étude d'impact.

Les comparaisons effectuées à l'échelle régionale entre deux sites aux historiques d'exploitation différents (*cf.* Chapitre 4.2) ont montré que la micro-échelle (strates) devait également être considérée afin de déterminer les conséquences de l'exploitation de *Laminaria hyperborea* sur la structure des communautés associées. Sur les stipes, des assemblages macroalgaux similaires ont été observés entre Roscoff et Molène, suggérant d'une part des conditions environnementales proches, et d'autre part une rapide recolonisation de ce compartiment dans les années suivant l'exploitation (Christie *et al.* 1998). Néanmoins, de grandes différences d'assemblages et de biomasses faunistiques ont été mises en évidence et pourraient être dues à des contrastes de l'ensemble de la structure de l'habitat entre sites. Cette structure comprend notamment les sous-strates, dans lesquelles les communautés macroalgales différaient particulièrement. Parmi les hypothèses proposées, les patrons observés pourraient résulter d'un effet abrasif des jeunes canopées sur les sous-strates et/ou d'interactions biologiques impliquant la présence locale d'espèces clés telles que les échinodermes prédateurs et omnivores. Bien que ces hypothèses n'aient pas pu être testées dans le cadre de ce travail, elles soulignent la nécessité d'analyser finement chacune des strates caractérisant les forêts de *Laminaria hyperborea* pour en comprendre la dynamique de recolonisation à long terme après exploitation. Ces analyses à micro-échelle doivent s'intégrer dans des mesures locales de la structure des populations de laminaires ainsi que des espèces de mégafaune interagissant avec l'ensemble de la communauté. Par exemple, en Norvège, de plus grandes abondances d'*Echinus esculentus* ont notamment été observées dans des zones de laminaires de densités intermédiaires, *i.e.* en phase de transition entre absence de

laminaires (« barrens ») et canopée mature (Sivertsen 1997, Norderhaug & Christie 2009). De nombreux juvéniles d'oursins pouvant être rencontrés dans les crampons de laminaires, il a donc été proposé que leur survie était affectée négativement dans les crampons plus âgés qui abritent davantage de prédateurs mobiles (Christie *et al.* 2003, Norderhaug & Christie 2009). Par ailleurs, d'après l'expérimentation mise en place à Molène (Chapitre 4.3), le dragage des laminaires au peigne norvégien affecterait les transferts trophiques primaires de manière différentielle selon les strates habitées par les consommateurs. D'après ces résultats, la complexité de l'habitat physique et de l'habitat trophique doit être clairement définie à multi-échelle. Cette complexité doit être intégrée dans une analyse fine des interactions existant entre les communautés benthiques, cryptiques, pélagiques et aériennes (Hereu *et al.* 2005, Lorentsen *et al.* 2010) dans la perspective d'appréhender les capacités de résilience des communautés associées à *Laminaria hyperborea*.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES



Image Wilfried Thomas, SBR

- Abdullah MI, Fredriksen S (2004) Production, respiration and exudation of dissolved organic matter by the kelp *Laminaria hyperborea* along the west coast of Norway. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84: 887-894
- Airoidi L (2003) The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 41
- Alban F, Boncoeur J (2004) An assessment of the potential interest of fishermen to engage in boat-chartering in the context of a marine park. The case of the Iroise Sea, Western Brittany, France. In: Boissevain J, Selwyn T (eds) *Contesting the foreshore: tourism, society, economics and politics of the coast* MARE Publication Series, Center for Maritime Research, Amsterdam University Press, Amsterdam, pp 185-203
- Alban F, Frangouides K, Fresard M (2011) Kelp harvesting fleet dynamics and the fleet's dependence on *Laminaria* forests in the Iroise Sea (North Finistère, France). *Cahiers de Biologie Marine* 52: 507-516
- Alban F, Le Floc'h P, Boncoeur J (2004) The impact of economic and regulatory factors on the relative profitability of fishing boats: A case study of the seaweed harvesting fleet of Northwest Brittany (France). *Aquatic Living Resources* 17: 185-193
- Alexander TJ (2013) Cryptic invertebrates on subtidal rocky reefs vary with microhabitat structure and protection from fishing. *Marine Ecology Progress Series* 481: 93-104
- Allen EJ (1899) On the fauna and bottom-deposits near the thirty-fathom line from the Eddystone grounds to Start point. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 5: 365-542
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46
- Anderson MJ, Diebel CE, Blom WM, Landers TJ (2005) Consistency and variation in kelp holdfast assemblages: spatial patterns of biodiversity for the major phyla at different taxonomic resolutions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 320: 35-56
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2008) PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E: Plymouth UK.
- Antoine D, André J-M, Morel A (1996) Oceanic primary production: 2. Estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll. *Global biogeochemical cycles* 10: 57-69
- Araújo MS, Bolnick DI, Layman CA (2011) The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters* 14: 948-958
- Araujo MS, Bolnick DI, Machado G, Giaretta AA, dos Reis SF (2007) Using $\delta^{13}\text{C}$ stable isotope to quantify individual-level diet variation. *Oecologia* 152: 643-654
- Arzel P (1998) Les laminaires sur les côtes bretonnes: Evolution de l'exploitation de la flottille de pêche, état actuel et perspectives. Ifremer, Plouzané
- Arzel P, Castric-Fey A (1997) Les forêts de laminaires. In: Dauvin J-C (ed) *Les biocénoses marine et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord*. Muséum national d'Histoire naturelle, Collection Patrimoines Naturels, pp 159-167
- Arzel P, Mingant C, Noël P, Gourronc E (1996) Compte rendu des essais de pêche du *Laminaria hyperborea*
- Balch T, Scheibling RE (2000) Temporal and spatial variability in settlement and recruitment of echinoderms in kelp beds and barrens in Nova Scotia. *Marine Ecology Progress Series* 205: 139-154
- Barnes C, Jennings S, Polunin N, Lancaster JE (2008) The importance of quantifying inherent variability when interpreting stable isotope field data. *Oecologia* 157: 227-235

- Barnes H, Stone RL (1973) The general biology of *Verruca stroemia* (O.F. Müller). II. Reproductive cycle, population structure, and factors affecting release of nauplii. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 12: 279-297
- Bartsch I, Wiencke C, Bischof K, Buchholz CM, Buck BH, Eggert A, Feuerpfeil P, Hanelt D, Jacobsen S, Karez R, Karsten U, Molis M, Roleda MY, Schubert H, Schumann R, Valentin K, Weinberger F, Wiese J (2008) The genus *Laminaria sensu lato* : recent insights and developments. *European Journal of Phycology* 43: 1-86
- Bascompte J, Melián CJ, Sala E (2005) Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 5443-5447
- Bearhop S, Adams CE, Waldron S, Fuller RA, Macleod H (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73: 1007-1012
- Beck MW (2000a) Separating the elements of habitat structure: independent effects of habitat complexity and structural components on rocky intertidal gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 249: 29-49
- Beck MW (2000b) Separating the elements of habitat structure: independent effects of habitat complexity and structural components on rocky intertidal gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 249: 29-49
- Bedford AP, Moore PG (1984) Macrofaunal involvement in the sublittoral decay of kelp debris: the detritivore community and species interactions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 18: 97-111
- Bedford AP, Moore PG (1985) Macrofaunal involvement in the sublittoral decay of kelp debris: the polychaete *Platynereis dumerilii* (Audouin and Milne-Edwards) (Annelida: Polychaeta). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 20: 117-134
- Belbin L, McDonald C (1993) Comparing three classification strategies for use in ecology. *Journal of Vegetation Science* 4: 341-348
- Bell JJ (2008) The functional role of marine sponges. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79: 341-363
- Benedetti-Cecchi L (2001) Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. *Marine Ecology Progress Series* 215: 79-92
- Benedetti-Cecchi L, Pannacciulli F, Bulleri F, Moschella PS, Airoidi L, Relini G, Cinelli F (2001) Predicting the consequences of anthropogenic disturbance: large-scale effects of loss of canopy algae on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* 214: 137-150
- Bengtsson MM, Sjøtun K, Øvreås L (2010) Seasonal dynamics of bacterial biofilms on the kelp *Laminaria hyperborea*. *Aquatic Microbial Ecology* 60: 71-83
- Berg J (1979) Discussion of methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). *Marine Biology* 50: 263-273
- Berlow EL (1999) Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature* 398: 330-334
- Bernstein BB, Williams BE, Mann KH (1981) The role of behavioral responses to predators in modifying urchins' (*Strongylocentrotus droebachiensis*) destructive grazing and seasonal foraging patterns. *Marine Biology* 63: 39-49
- Berrill NJ (1935) Studies in tunicate development. Part IV. Asexual reproduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 225: 327-379
- Bertness MD, Leonard GH, Levine JM, Schmidt PR, Ingraham AO (1999) Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology* 80: 2711-2726

- Beviss-Challinor MH, Field JG (1982) Analysis of a benthic community food web using isotopically labeled potential food. *Marine Ecology Progress Series* 9: 223-230
- Birrien JL, Wafar MVM, Corre PL, Riso R (1991) Nutrients and primary production in a shallow stratified ecosystem in the Iroise Sea. *Journal of Plankton Research* 13: 721-742
- Blackburn TM, Gaston KJ (1997) A critical assessment of the form of the interspecific relationship between abundance and body size in animals. *Journal of Animal Ecology* 66: 233-249
- Blanchard D, Bourget E (1999) Scales of coastal heterogeneity: influence on intertidal community structure. *Marine Ecology Progress Series* 179: 163-173
- Boaventura D, Cancela da Fonseca L, Teles-Ferreira C (1999) Trophic structure of macrobenthic communities on the Portuguese coast. A review of lagoonal, estuarine and rocky littoral habitats. *Acta Oecologica* 20: 407-415
- Bolton J (2010) The biogeography of kelps (Laminariales, Phaeophyceae): a global analysis with new insights from recent advances in molecular phylogenetics. *Helgoland Marine Research* 64: 263-279
- Bonaviri C, Vega Fernández T, Badalamenti F, Gianguzza P, Di Lorenzo M, Riggio S (2009) Fish versus starfish predation in controlling sea urchin populations in Mediterranean rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* 382: 129-138
- Bowen SH, Lutz EV, Ahlgren MO (1995) Dietary protein and energy as determinants of food quality: trophic strategies compared. *Ecology* 76: 899-907
- Breda VA, Foster MS (1985) Composition, abundance, and phenology of foliose red algae associated with two central California kelp forests. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 94: 115-130
- Breen PA, Mann KH (1976) Changing lobster abundance and the destruction of kelp beds by sea urchins. *Marine Biology* 34: 137-142
- Brey T, Müller-Wiegmann C, Zittier ZMC, Hagen W (2010) Body composition in aquatic organisms - A global data bank of relationships between mass, elemental composition and energy content. *Journal of Sea Research* 64: 334-340
- Bruno JF, O'Connor MI (2005) Cascading effects of predator diversity and omnivory in a marine food web. *Ecology Letters* 8: 1048-1056
- Bustamante R, Branch G (1996) The dependance of intertidal consumers on kelp-derived organic matter on the west coast of South Africa. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 196: 1-28
- Byrnes J, Stachowicz JJ, Hultgren KM, Hughes AR, Olyarnik SV, Thornber CS (2006) Predator diversity strengthens trophic cascades in kelp forests by modifying herbivore behaviour. *Ecology Letters* 9: 61-71
- Byrnes JEK, Cardinale BJ, Reed DC (2013) Interactions between sea urchin grazing and prey diversity on temperate rocky reef communities. *Ecology* 94: 1636-1646
- Cabioch L (1968) Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. PhD
- Carlier A, Riera P, Amouroux J-M, Bodiou J-Y, Grémare A (2007) Benthic trophic network in the Bay of Banyuls-sur-Mer (northwest Mediterranean, France): An assessment based on stable carbon and nitrogen isotopes analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72: 1-15
- Castric-Fey A (1996) Richesse et biodiversité en mer mégatidale: communautés sublittorales rocheuses de la région Trebeurden-Ploumanac'h (Nord Bretagne, France). *Cahiers de Biologie Marine* 37: 7-31

- Castric-Fey A, Girard A, L'Hardy-Halos MT (1993) The distribution of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) on the Coast of St. Malo (Brittany, France). *Botanica Marina* 36: 351-358
- Caut S, Angulo E, Courchamp F (2009) Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effects of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology* 46: 443-453
- Chapman MG, Underwood AJ (1996) Experiments on effects of sampling biota under intertidal and shallow subtidal boulders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 207: 103-126
- Chapman VJ (1970) Seaweeds and their uses, second edition. Methuen, London
- Choat JH, Black R (1979) Life histories of the limpets and the limpets-laminarian relationship. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 41: 25-50
- Christie H, Fredriksen S, Rinde E (1998) Regrowth of kelp and colonization of epiphyte and fauna community after kelp trawling at the coast of Norway. *Hydrobiologia* 375-376: 49-58
- Christie H, Jørgensen NM, Norderhaug KM (2007) Bushy or smooth, high or low; importance of habitat architecture and vertical position for distribution of fauna on kelp. *Journal of Sea Research* 58: 198-208
- Christie H, Jørgensen NM, Norderhaug KM, Waage-Nielsen E (2003) Species distribution and habitat exploitation of fauna associated with kelp (*Laminaria hyperborea*) along the Norwegian coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83: 687-699
- Christie H, Norderhaug KM, Fredriksen S (2009) Macrophytes as habitat for fauna. *Marine Ecology Progress Series* 396: 221-233
- Chytrý M, Tichý L, Holt J, Botta-Dukát Z (2002) Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science* 13: 79-90
- Cifuentes LA, Sharp JH, Fogel ML (1988) Stable carbon and nitrogen isotopes biogeochemistry in the Delaware estuary. *Limnology and Oceanography* 33: 1102-1115
- Clarke KR, Warwick RM (2001) Change in marine communities: an approach to statistical and interpretation, 2nd Edition. PRIMER-E: Plymouth, UK.
- Cohen JE, Jonsson T, Carpenter SR (2003) Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 1781-1786
- Coma R, Ribes M, Gili J-M, Zabala M (2000) Seasonality in coastal benthic ecosystems. *Trends in ecology & evolution* 15: 448-453
- Comely CA, Ansell AD (1988) Population density and growth of *Echinus esculentus* L. on the Scottish west coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 27: 311-334
- Connell SD (2003) Negative effects overpower the positive of kelp to exclude invertebrates from the understory community. *Oecologia* 137: 97-103
- Connell SD, Russell BD, Turner DJ, Shepherd SA, Kildea T, Miller D, Airoidi L, Cheshire A (2008) Recovering a lost baseline: missing kelp forests from a metropolitan coast. *Marine Ecology Progress Series* 360: 63-72
- Cortès E (1997) A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fish Aquatic Society* 54: 726-738
- Costello MJ, Myers AA (1987) Amphipod fauna of the sponges *Halichondria panicea* and *Hymeniacidon perleve* in Lough Hyne, Ireland. *Marine Ecology Progress Series* 41: 115-121

- Costelloe J, Keegan B, Könnecker G (1986) Rocky subtidal assemblages on the west coast of Ireland. *Hydrobiologia* 142: 97-111
- Créach V, Schricke MT, Bertru G, Mariotti A (1997) Stable isotopes and gut analyses to determine feeding relationships in saltmarsh macroconsumers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44: 599-616
- Cresson P, Ruitton S, Fontaine M-F, Harmelin-Vivien M (2012) Spatio-temporal variation of suspended and sedimentary organic matter quality in the Bay of Marseilles (NW Mediterranean) assessed by biochemical and isotopic analyses. *Marine Pollution Bulletin* 64: 1112-1121
- Crisp DJ (1984) Energy flow measurements. In: Holme NA, McIntyre AD (eds) *Methods for the study of marine benthos*. Blackwell, Oxford, pp 197-279
- Cronin G, Hay ME (1996) Within-plant variation in seaweed palatability and chemical defenses: optimal defense theory versus the growth-differentiation balance hypothesis. *Oecologia* 105: 361-368
- Cruz-Rivera E, Hay ME (2000) The effects of diet mixing on consumer fitness: macroalgae, epiphytes, and animal matter as food for marine amphipods. *Oecologia* 123: 252-264
- Cruz-Rivera E, Hay ME (2001) Macroalgal traits and the feeding and fitness of an herbivorous amphipod: the roles of selectivity, mixing, and compensation. *Marine Ecology Progress Series* 218: 249-266
- Cushing DH (1990) Plankton Production and Year-class Strength in Fish Populations: an Update of the Match/Mismatch Hypothesis. *Advances in Marine Biology* 26: 249-293
- Dauby P, Khomsi A, Bouquegneau J (1998) Trophic relationships within intertidal communities of the Brittany coast: a stable carbon isotope analysis. *Journal of Coastal Research* 14: 1202-1212
- Dayton PK (1985) Ecology of kelp communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 215-245
- de Beauchamp P (1914) Les grèves de Roscoff: étude sur la répartition des êtres dans la zone des marées
- de Bettignies T, Wernberg T, Lavery PS, Vanderklift MA, Mohring MB (2013) Contrasting mechanisms of dislodgement and erosion contribute to production of kelp detritus. *Limnol. Oceanogr* 58: 1680-1688
- De Niro MJ, Epstein S (1978) Influence of the diet on carbon distribution in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42: 495-506
- De Niro MJ, Epstein S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45: 341-351
- Dean RL, Connell JH (1987a) Marine invertebrates in an algal succession. I. Variations in abundance and diversity with succession. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 109: 195-215
- Dean RL, Connell JH (1987b) Marine invertebrates in an algal succession. II. Tests of hypotheses to explain changes in diversity with succession. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 109: 217-247
- Dean RL, Connell JH (1987c) Marine invertebrates in an algal succession. III. Mechanisms linking habitat complexity with diversity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 109: 249-273
- Derrien-Courtel S, Le Gal A, Grall J (in press) Regional-scale analysis of subtidal rocky shore community. *Helgoland Marine Research* DOI: 10.1007/s10152-013-0355-2
- Dixon IMT, Moore PG (1997) A comparative study on the tubes and feeding behaviour of eight species of corophioid Amphipoda and their bearing on phylogenetic relationships within the Corophioidea. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 352: 93-112

- Downes BJ, Lake P, Schreiber E, Glaister A (1998) Habitat structure and regulation of local species diversity in a stony, upland stream. *Ecological Monographs* 68: 237-257
- Downes BJ, Lake PS, Schreiber ESG, Glaister A (2000) Habitat structure, resources and diversity: the separate effects of surface roughness and macroalgae on stream invertebrates. *Oecologia* 123: 569-581
- Dubois S, Retière C, Olivier F (2002) Biodiversity associated with *Sabellaria alveolata* (Polychaeta: Sabelliidae) reefs: effects of human disturbances. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82: 817-826
- Dufrêne M, Legendre P (1997) Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366
- Duggins DO, Eckman JE (1997) Is kelp detritus a good food for suspension feeders? Effects of kelp species, age and secondary metabolites. *Marine Biology* 128: 489-495
- Duggins DO, Eckman JE, Siddon CE, Klinger T (2003) Population, morphometric and biomechanical studies of three understory kelps along a hydrodynamic gradient. *Marine Ecology Progress Series* 265: 57-76
- Duggins DO, Simenstad C, Estes JA (1989) Magnification of secondary production by kelp detritus in coastal marine ecosystems. *Science* 245: 270-273
- Dunton KH, Schell DM (1987) Dependence of consumers on macroalgal (*Laminaria solidungula*) carbon in an arctic kelp community: $\delta^{13}\text{C}$ evidence. *Marine Biology* 93: 615-625
- Eckman JE, Duggins DO, Sewell AT (1989) Ecology of understory kelp environments. I. Effects of kelps on flow and particles transport near the bottom. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 129: 173-187
- Edwards A (1980) Ecological studies of the kelp *Laminaria hyperborea*, and its associated fauna in South-west Ireland. *Ophelia* 19: 47-60
- Ellis JR, Rogers SI (2000) The distribution, relative abundance and diversity of echinoderms in the eastern English Channel, Bristol Channel, and Irish Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80: 127-138
- Elnor RW, Vadas RL, Sr. (1990) Inference in ecology: the sea urchin phenomenon in the Northwestern Atlantic. *The American Naturalist* 136: 108-125
- Emmerson M, Yearsley JM (2004) Weak interactions, omnivory and emergent food-web properties. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271: 397-405
- Emmery A, Lefebvre S, Alunno-Bruscia M, Kooijman SALM (2011) Understanding the dynamics of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in soft tissues of the bivalve *Crassostrea gigas* facing environmental fluctuations in the context of Dynamic Energy Budgets (DEB). *Journal of Sea Research* 66: 361-371
- Engelen AH, Lévêque L, Destombe C, Valero M (2011) Spatial and temporal patterns of recovery of low intertidal *Laminaria digitata* after experimental spring and autumn removal. *Cahiers de Biologie Marine* 52
- Estes JA, Danner EM, Doak DF, Konar B, Springer AM, Steinberg PD, Tinker MT, Williams TM (2004) Complex trophic interactions in kelp forest ecosystems. *Bulletin of Marine Science* 74: 621-638
- Estes JA, Duggins DO (1995) Sea otters and kelp forests in Alaska: Generality and variation in a community ecological paradigm. *Ecological Monographs* 65: 75-100
- Estes JA, Terborgh J, Brashares JS, Power ME, Berger J, Bond WJ, Carpenter SR, Essington TE, Holt RD, Jackson JBC, Marquis RJ, Oksanen L, Oksanen T, Paine RT, Pickett EK, Ripple WJ, Sandin SA, Scheffer M, Schoener TW, Shurin JB, Sinclair ARE, Soule ME, Virtanen R, Wardle DA (2011) Trophic downgrading of Planet Earth. *Science* 333: 301-306

- Estes JA, Tinker MT, Williams TM, Doak DF (1998) Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science* 282: 473-476
- Fauchald K, Jumars PA (1979) The diet of worms. A study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 17: 193-284
- Feuchmayr H, Grey J (2003) Effect of preparation and preservation procedures on carbon and nitrogen stable isotope determinations from zooplankton. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 17: 2605-2610
- Fittkau EJ, Klinge H (1973) On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5: 2-14
- Foley MM, Koch P, L. (2010) Correlation between allochthonous subsidy input and isotopic variability in the giant kelp *Macrocystis pyrifera* in central California, USA. *Marine Ecology Progress Series* 409: 41-50
- Forster GR (1959) The ecology of *Echinus esculentus* L. Quantitative distribution and rate of feeding. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 38: 361-367
- Forster GR (1962) Observations on the ormer population of Guernsey. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 42: 493-498
- Foster M (1975) Algal succession in a *Macrocystis pyrifera* forest. *Marine Biology* 32: 313-329
- France R (1997) $\delta^{15}\text{N}$ examination of the Lindeman-Hutchinson-Peters theory of increasing omnivory with trophic height in aquatic foodwebs. *Researches on Population Ecology* 39: 121-125
- Frangoudes K, Alban F (2004) Fishermen and the creation of marine parks: Northern Sporades (Greece), Northern cap de Creus (Catalonia), and the Iroise sea (France). In: Boissevain J, Selwyn T (eds) Contesting the foreshore: tourism, society, economics and politics of the coast MARE Publication Series, Centre for Maritim Research, Amsterdam University Press, Amsterdam, pp 169-184
- Fredriksen S (2003) Food web studies in a Norwegian kelp forest based on stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) analysis. *Marine Ecology Progress Series* 260: 71-81
- Fredriksen S, Sjøtun K, Lein TE, Rueness J (1995) Spore dispersal in *Laminaria hyperborea* (Laminariales, Phaeophyceae). *Sarsia* 80: 47-53
- Freire J, Gonzalez-Gurriaran (1995) Feeding ecology of the velvet swimming crab *Necora puber* in mussel raft areas of the Ria de Arousa (Galicia, NW Spain). *Marine Ecology Progress Series* 119: 139-154
- Frid CLJ (1992) Foraging behaviour of the spiny starfish *Marthasterias glacialis* in lough Ine, Co. Cork. *Marine Behaviour and Physiology* 19: 227-239
- Fry B (2013a) Alternative approaches for solving underdetermined isotope mixing problems. *Marine Ecology Progress Series* 472: 1-13
- Fry B (2013b) Minmax solutions for underdetermined isotope mixing problems: Reply to Semmens et al. (2013). *Marine Ecology Progress Series* 490: 291-294
- Fry B, Sherr E (1984) $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science* 27: 13-47
- Gagnon P, Himmelman J, Johnson L (2004) Temporal variation in community interfaces: kelp-bed boundary dynamics adjacent to persistent urchin barrens. *Marine Biology* 144: 1191-1203
- Gagnon P, Himmelman JH, Johnson LE (2003) Algal colonization in urchin barrens: defense by association during recruitment of the brown alga *Agarum cribrosum*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 290: 179-196
- Garbary D, Kim K, Klinger T, Duggins D (1999) Red algae as hosts for endophytic kelp gametophytes. *Marine Biology* 135: 35-40

- Gattuso JP, Frankignoulle M, Wollast R (1998) Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematic* 29: 405-434
- Gee JM, Warwick RM (1994) Body-size distribution in a marine metazoan community and the fractal dimensions of macroalgae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 178: 247-259
- Gestoso I, Olabarria C, Troncoso JS (2012) Effects of macroalgal identity on epifaunal assemblages: native species versus the invasive species *Sargassum muticum*. *Helgoland Marine Research* 66: 159-166
- Gibbons MJ (1988) The impact of sediment accumulations, relative habitat complexity and elevation on rocky shore meiofauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 122: 225-241
- Gibson RN (1972) The vertical distribution and feeding relationships of intertidal fish on the Atlantic coast of France. *Journal of Animal Ecology* 41: 189-207
- Gili J-M, Coma R (1998) Benthic suspension feeders: their paramount role in littoral marine food webs. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 316-321
- Golléty C, Riera P, Davoult D (2010) Complexity of the food web structure of the *Ascophyllum nodosum* zone evidenced by a $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ study. *Journal of Sea Research* 64: 304-312
- Gotelli NJ, Colwell RK (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391
- Gotelli NJ, Colwell RK (2011) Estimating species richness. In: Magurran AF, McGill BJ (eds) *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford, pp 39-54
- Graham A, Fretter V (1947) The life history of *Patina pellucida* (L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 26: 590-601
- Graham MH (2004) Effects of local deforestation on the diversity and structure of southern California giant kelp forest food webs. *Ecosystems* 7: 341-357
- Graham MH, Kinlan BP, Druehl LD, Garske LE, Banks S (2007) Deep-water kelp refugia as potential hotspots of tropical marine diversity and productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 16576-16580
- Grall J, Le Loc'h F, Guyonnet B, Riera P (2006) Community structure and food web based on stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) analysis of a North Eastern Atlantic maerl bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 338: 1-15
- Gray JS (1997) Marine biodiversity: patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity and Conservation* 6: 153-175
- Greene CH, Schoener A (1982) Succession on marine hard substrata: a fixed lottery. *Oecologia* 55: 289-297
- Grémare A (1988) Feeding, tube-building and particle-size selection in the terebellid polychaete *Eupolyornia nebulosa*. *Marine Biology* 97: 243-252
- Guerra-García JM, Izquierdo D (2010) Caprellids (Crustacea: Amphipoda) associated with the intertidal alga *Corallina elongata* along the Iberian Peninsula. *Marine Biodiversity Records* 3: null-null
- Guerra-Garcia JM, Tierno de Figueroa JM (2009) What do caprellids (Crustacea: Amphipoda) feed on? *Marine Biology* 156: 1881-1890
- Guest MA, Nichols PD, Frusher SD, Hirst AJ (2008) Evidence of abalone (*Haliotis rubra*) diet from combined fatty acid and isotope analysis. *Marine Biology* 153: 579-588
- Guilloux L, Rigaut-Jalabert F, Jouenne F, Ristori S, Viprey M, Not F, Vaultot D, Simon N (2013) An annotated checklist of Marine Phytoplankton taxa at the SOMLIT-Astan time series off Roscoff (Western English Channel, France): data collected from 2000 to 2010. *Cahiers de Biologie Marine* 54: 247-256

- Hacker SD, Steneck RS (1990) Habitat architecture and the abundance and body-size-dependent habitat selection of a phytal amphipod. *Ecology*: 2269-2285
- Hagen NT (1983) Destructive grazing of kelp beds by sea urchins in Vestfjorden, Northern Norway. *Sarsia* 68: 177-190
- Hagen NT (1995) Recurrent destructive grazing of successional immature kelp forests by green sea urchins in Vestfjorden, Northern Norway. *Marine Ecology Progress Series* 123: 95-106
- Hairston NGJ, Hairston NGS (1993) Cause-effect relationships in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions. *The American Naturalist* 142: 379-411
- Hamel J-F, Mercier A (1996) Early development, settlement, growth, and spatial distribution of the sea cucumber *Cucumaria frondosa* (Echinodermata: Holothuroidea). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 253-271
- Hamilton SL, Newsome SD, Caselle JE (in press) Dietary niche expansion of a kelp forest predator recovering from intense commercial exploitation. *Ecology* DOI: 10.1890/13-0014.1
- Harrold C, Reed DC (1985) Food availability, sea urchin grazing, and kelp forest community structure. *Ecology* 66: 1160-1169
- Hauser A, Attrill MJ, Cotton PA (2006) Effects of habitat complexity on the diversity and abundance of macrofauna colonising artificial kelp holdfasts. *Marine Ecology Progress Series* 325: 93-100
- Hawkins SJ, Hartnoll RG (1983) Grazing of intertidal algae by marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 21: 195-282
- Hawkins SJ, Watson DC, Hill AS, Harding SP, Kyriakides MA, Hutchinson S, Norton TA (1989) A comparison of feeding mechanisms in microphagous, herbivorous, intertidal prosobranch in relation to resource partitioning. *Journal of Molluscan Studies* 55: 151-165
- Hay ME (1981) The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology* 62: 739-750
- Hay ME, Fenical W (1988) Marine plant-herbivore interactions: the ecology of chemical defense. *Annual Review of Ecology and Systematic* 19: 111-145
- Henderson PA, Magurran AE (2010) Linking species abundance distributions in numerical abundance and biomass through simple assumptions about community structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277: 1561-1570
- Hepburn CD, Pritchard DW, Cornwall CE, McLeod RJ, Beardall J, Raven JA, Hurd CL (2011) Diversity of carbon use strategies in a kelp forest community: implications for a high CO₂ ocean. *Global Change Biology* 17: 2488-2497
- Hereu B, Zabala M, Linares C, Sala E (2005) The effects of predator abundance and habitat structural complexity on survival of juvenile sea urchins. *Marine Biology* 146: 293-299
- Hill JM, McQuaid CD (2009) Variability in the fractionation of stable isotopes during degradation of two intertidal red algae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82: 397-405
- Hily C, Jean F (1997) Macrobenthic biodiversity in intertidal habitats of the Iroise biosphere reserve (Brittany, France). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 77: 311-323
- Himmelman JH, Cardinal A, Bourget E (1983) Community development following removal of urchins, *Strongylocentrotus droebachiensis*, from the rocky subtidal zone of the St. Lawrence Estuary, Eastern Canada. *Oecologia* 59: 27-39

- Himmelman JH, Dutil C (1991) Distribution, population structure and feeding of subtidal seastars in the northern Gulf of St. Lawrence. *Marine Ecology Progress Series* 76: 61-72
- Hoch T, Garreau P (1998) Phytoplankton dynamics in the English Channel: a simplified three-dimensional approach. *Journal of Marine Systems* 16: 133-150
- Hoeinghaus DJ, Zeug SC (2008) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? Comment. *Ecology* 89: 2353-2357
- Holme NA (1966) The bottom fauna of the English Channel. Part II. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 46: 401-493
- Hughes AD, Catarino AI, Kelly MS, Barnes DKA, Black KD (2005) Gonad fatty acids and trophic interactions on the echinoid *Psammechinus miliaris*. *Marine Ecology Progress Series* 305: 101-111
- Hyndes G, Lavery P, Doropoulos C (2012) Dual processes for cross-boundary subsidies: incorporation of nutrients from reef-derived kelp into a seagrass ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 445: 97-107
- Hyndes GA, Hanson CE, Vanderklift MA (2013) The magnitude of spatial and temporal variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ differs between taxonomic groups: Implications for food web studies. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 119: 176-187
- Hyslop EJ (1980) Stomach contents analysis - A review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429
- Irving AD, Connell SD (2006) Physical disturbance by kelp abrades erect algae from the understory. *Marine Ecology Progress Series* 324: 127-137
- Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80: 595-602
- Jackson JBC (1977) Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies. *The American Naturalist*: 743-767
- Jacquin A-G, Donval A, Guillou J, Leyzour S, Deslandes E, Guillou M (2006) The reproductive response of the sea urchins *Paracentrotus lividus* (G.) and *Psammechinus miliaris* (L.) to a hyperproteinated macrophytic diet. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 339: 43-54
- Jenkins S, Moore PG, Burrows MT, Garbary DJ, Hawkins SJ, Ingolfsson A, Sebens KP, Snelgrove PVR, Wethey DS, Woodin SA (2008) Comparative ecology of North Atlantic shores: do differences in players matter for process? *Ecology* 89: S3-S23
- Johnson CR, Mann KH (1986) The importance of plant defence abilities to the structure of subtidal seaweed communities: the kelp *Laminaria lingicruris* (de la Pylaie) survives grazing by the snail *Lacuna vincta* (Montagu) at high population densities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 97: 231-267
- Johnson CR, Mann KH (1988) Diversity, patterns of adaptation, and stability of Nova Scotian kelp beds. *Ecological Monographs* 58: 129-154
- Jones DJ (1971) Ecological studies on macroinvertebrates associated with polluted kelp forests in the North Sea. *Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 22: 417-441
- Jones DJ (1973) Variation in the trophic structure and species composition of some invertebrate communities in polluted kelp forest in the North Sea. *Marine Biology* 20: 351-365
- Jones NS, Kain JM (1967) Subtidal algal colonization following the removal of *Echinus*. *Helgoland Marine Research* 15: 460-466

- Jonsson T, Cohen JE, Carpenter SR, Hal C (2005) Food webs, body size, and species abundance in ecological community description *Advances in Ecological Research*. Academic Press, pp 1-84
- Joubin L (1909) Recherche sur la distribution océanographique des végétaux marins dans la région de Roscoff. *Annales de l'Institut océanologique de Monaco*
- Kaehler S, Pakhomov E, Kalin RM, Davis S (2006) Trophic importance of kelp-derived suspended particulate matter in a through-flow sub-Antarctic system. *Marine Ecology Progress Series* 316: 17-22
- Kaehler S, Pakhomov E, McQuaid C (2000) Trophic structure of the marine food web at the Prince Edward Islands (Southern Ocean) determined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Marine Ecology Progress Series* 208: 13-20
- Kain-Jones JM (1971) Synopsis of biological data on *Laminaria hyperborea*. *FAO Fisheries synopsis* 87
- Kain JM (1963) Aspects of the Biology of *Laminaria hyperborea* II. Age, weight and length. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 43: 129-151
- Kain JM (1971) The Biology of *Laminaria hyperborea* VI. Some Norwegian populations. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 51: 387-408
- Kain JM (1975) The Biology of *Laminaria hyperborea* VII. Reproduction of sporophyte. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 55: 567-582
- Kain JM (1976a) The Biology of *Laminaria hyperborea* IX. Growth - Pattern of Fronds. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 56: 603-628
- Kain JM (1976b) The Biology of *Laminaria hyperborea* VIII. Growth on cleared areas. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 56: 267-290
- Kain JM (1982) The reproductive phenology of nine species of Rhodophyta in the subtidal region of the Isle of Man. *British Phycological Journal* 17: 321-331
- Kawamata S, Yoshimitsu S, Tanaka T, Igari T, Tokunaga S (2011) Importance of sedimentation for survival of canopy-forming furoid algae in urchin barrens. *Journal of Sea Research* 66: 76-86
- Kelaher BP (2002) Influence of physical characteristics of coralline turf on associated macrofaunal assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 232: 141-148
- Kelly JR, Scheibling RE (2012) Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs. *Marine Ecology Progress Series* 446: 1-22
- Kelly MS, Owen PV, Pantazis P (2001) The commercial potential of the common sea urchin *Echinus esculentus* from the west coast of Scotland. *Hydrobiologia* 465: 85-94
- Kendrick GA, Lavery PS, Phillips JC (1999) Influence of *Ecklonia radiata* kelp canopy on structure of macro-algal assemblages in Marmion Lagoon, Western Australia. *Hydrobiologia* 398-399: 275-283
- Kennelly SJ (1989) Effects of kelp canopy on understory species due to shade and scour. *Marine Ecology Progress Series* 50: 215-224
- Kline TC, Pauly D (1998) Cross-validation of trophic level estimates from a mass-balance model of Prince William Sound using $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ data. *Proceedings of the International Symposium on Fisheries Stock Assessment Models* 98: 693-702
- Koop K, Newell RC, Lucas MI (1982) Biodegradation and carbon flow based on kelp (*Ecklonia maxima*) debris in a sandy beach microcosm. *Marine Ecology Progress Series* 7: 315-326
- Kostylev EF, Tkachenko FP, Tretiak IP (2010) Establishment of "Zernov's *Phyllophora* field" marine reserve: Protection and restoration of a unique ecosystem. *Ocean & Coastal Management* 53: 203-208

- Kostylev VE, Erlandsson J, Ming MY, Williams GA (2005) The relative importance of habitat complexity and surface area in assessing biodiversity: Fractal application on rocky shores. *Ecological Complexity* 2: 272-286
- Kovalenko KE, Thomaz SM, Warfe DM (2012) Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685: 1-17
- Krumhansl KA, Scheibling RE (2011) Detrital production in Nova Scotian kelp beds: patterns and processes. *Marine Ecology Progress Series* 421: 67-82
- Krumhansl KA, Scheibling RE (2012) Production and fate of kelp detritus. *Marine Ecology Progress Series* 467: 281-302
- Lang C, Mann KH (1976) Changes in sea urchin populations after the destruction of kelp beds. *Marine Biology* 36: 321-326
- Langellotto GA, Denno RF (2004) Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139: 1-10
- Laur DR, Ebeling AW, Reed DC (1986) Experimental evaluations of substrate types as barriers to sea urchin (*Strongylocentrotus* spp.) movement. *Marine Biology* 93: 209-215
- Layman CA, Araujo MS, Boucek R, Hammerschlag-Peyer CM, Harrison E, Jud ZR, Matich P, Rosenblatt AE, Vaudo JJ, Yeager LA, Post DM, Bearhop S (2012) Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews* 87: 545-562
- Layman CA, Arrington DA, Montana CG, Post D (2007) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88: 42-48
- Layman CA, Post DM (2008) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? Reply. *Ecology* 89: 2358-2359
- Le Hir M, Hily C (2005) Macrofaunal diversity and habitat structure in intertidal boulder fields. *Biodiversity and Conservation* 14: 233-250
- Leblanc C, Schaal G, Cosse A, Destombe C, Valero M, Riera P, Potin P (2011) Trophic and biotic interactions in *Laminaria digitata* beds: which factors could influence the persistence of marine kelp forests in northern Brittany? *Cahiers de Biologie Marine* 52: 415-427
- Leclerc J-C, Riera P, Leroux C, Lévêque L, Davoult D (in press-a) Temporal variation in organic matter supply in kelp forests: linking structure to trophic functioning. *Marine Ecology Progress Series* DOI: 10.3354/meps10564
- Leclerc J-C, Riera P, Leroux C, Lévêque L, Laurans M, Schaal G, Davoult D (in press-b) Trophic significance of kelps in kelp communities in Brittany (France) inferred from isotopic comparisons. *Marine Biology* DOI: 10.1007/s00227-013-2306-5
- Lee JT, Widdows J, Jones MB, Coleman RA (2004) Settlement of megalopae and early juveniles of the velvet swimming crab *Necora puber* (Decapoda: Portunidae) in flow conditions. *Marine Ecology Progress Series* 272: 191-202
- Legendre P, Legendre L (1998) Numerical ecology, 2nd ed. Elsevier, Amsterdam
- Leitão R, Martinho F, Neto JM, Cabral H, Marques JC, Pardal MA (2006) Feeding ecology, population structure and distribution of *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) in a temperate estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66: 231-239
- Leroy F (2011) Influence des conditions trophiques sur le développement larvaire de l'espèce invasive *Crepidula fornicata*: conséquences sur ses capacités de dispersion. PhD. Université Pierre et Marie Curie, Paris VI
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in Ecology. *Ecology* 73: 1943-1967
- Levinton J (1972) Stability and trophic structure in deposit-feeding and suspension-feeding communities. *The American Naturalist* 106: 472-486

- Linley EAS, Newell RC, Bosma SA (1981) Heterotrophic utilisation of mucilage released during fragmentation of kelp (*Ecklonia maxima* and *Laminaria pallida*). I. Development of microbial communities associated with the degradation of kelp mucilage. *Marine Ecology Progress Series* 4: 31-41
- Littler MM, Littler DS (1984) Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 74: 13-34
- Littler MM, Martz DR, Littler DS (1983) Effects of recurrent sand deposition on rocky intertidal organisms: importance of substrate heterogeneity in a fluctuating environment. *Marine Ecology Progress Series* 11: 129-139
- Lorentsen SH, Sjøtun K, Grémillet D (2010) Multi-trophic consequences of kelp harvest. *Biological Conservation* 143: 2054-2062
- Lorrain A, Paulet Y-M, Chauvaud L, Savoye N, Donval A, Saout C (2002) Differential $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures among scallop tissues: implications for ecology and physiology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 275: 47-61
- Lucas MI, Newell R, Velimirov B (1981) Heterotrophic utilisation of mucilage released during fragmentation of kelp (*Ecklonia maxima* and *Laminaria pallida*). II. Differential utilisation of dissolved organic components from kelp mucilage. *Marine Ecology Progress Series* 4: 43-55
- Luning K (1969) Growth of amputated and dark-exposed individuals of the brown alga *Laminaria hyperborea*. *Marine Biology* 2: 218-223
- Luning K (1979) Growth strategies of three *Laminaria* species (Phaeophyceae) inhabiting different depth zones in the sublittoral region of Helgoland (North Sea). *Marine Ecology Progress Series* 1: 195-207
- Luning K (1986) New frond formation in *Laminaria hyperborea* (Phaeophyta): a photoperiodic response. *British Phycological Journal* 21: 269-273
- Luning K, Schmitz K, Willenbrink J (1973) CO_2 fixation and translocation in benthic marine algae. III. Rates and ecological significance of translocation in *Laminaria hyperborea* and *L. saccharina*. *Marine Biology* 23: 275-281
- Maberly SC, Raven JA, Johnston AM (1992) Discrimination between ^{12}C and ^{13}C by marine plants. *Oecologia* 91: 481-492
- MacArthur RH, MacArthur JW (1961) On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598
- Maggs CA, Hommersand MH (1993) Seaweeds of the British Isles, Volume 1 Part 3A: Ceramiales. Natural History Museum, London
- Magurran A (2004) Measuring biological diversity. Blackwell Publishing, Oxford
- Magurran AE, Henderson PA (2012) How selection structures species abundance distributions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 3722-3726
- Mai K, Mercer JP, Donlon J (1996) Comparative studies on the nutrition of two species of abalone, *Haliotis tuberculata* L. and *Haliotis discus hannai* Ino. V. The role of polyunsaturated fatty acids of macroalgae in abalone nutrition. *Aquaculture* 139: 77-89
- Maldonado M, Giraud K, Carmona C (2008) Effects of sediment on the survival of asexually produced sponge recruits. *Marine Biology* 154: 631-641
- Mann KH (1972) Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. II. Productivity of seaweeds. *Marine Biology* 14: 199-209
- Mann KH (1982a) Ecology of coastal waters. A system approach, Oxford
- Mann KH (1982b) Kelp, sea urchins and predators: A review of strong interactions in rocky subtidal systems of Eastern Canada, 1970-1980. *Netherlands Journal of Sea Research* 16: 414-423

- Marchais V, Schaal G, Grall J, Lorrain A, Nerot C, Richard P, Chauvaud L (2013) Spatial variability of stable isotope ratios in oysters (*Crassostrea gigas*) and primary producers along an estuarine gradient (Bay of Brest, France). *Estuaries and Coasts* 36: 808-819
- Martin-Smith KM (1993) Abundance of mobile epifauna: the role of habitat complexity and predation by fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 174: 243-260
- Martinez del Rio C, Wolf N, Carleton SA, Gannes LZ (2009) Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews* 84: 91-111
- Mateo MA, Serrano O, Serrano L, Michener RH (2008) Effects of sample preparation on stable isotope ratios of carbon and nitrogen in marine invertebrates: implications for food web studies using stable isotopes. *Oecologia* 157: 105-115
- Matias MG, Underwood AJ, Coleman RA (2007) Interactions of components of habitats alter composition and variability of assemblages. *Journal of animal ecology* 76: 986-994
- Matthews B, Mazumder A (2004) A critical evaluation of intrapopulation variation of $\delta^{13}\text{C}$ and isotopic evidence of individual specialization. *Oecologia* 140: 361-371
- McArdle BH, Anderson MJ (2001) Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82: 290-297
- McCormick MI (1994) Comparison of field methods for measuring surface topography and their associations with a tropical reef fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 112: 87-96
- McDonald PS, Bingham BL (2010) Comparing macroalgal food and habitat choice in sympatric, tube-building amphipods, *Ampithoe lacertosa* and *Peramphithoe humeralis*. *Marine Biology* 157: 1513-1524
- McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, Alonso D, Anderson MJ, Benecha HK, Dornelas M, Enquist BJ, Green JL, He F, Hurlbert AH, Magurran AE, Marquet PA, Maurer BA, Ostling A, Soykan CU, Ugland KI, White EP (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10: 995-1015
- McGuinness KA, Underwood AJ (1986) Habitat structure and the nature of communities on intertidal boulders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 104: 97-123
- McQuaid C, Dower K (1990) Enhancement of habitat heterogeneity and species richness on rocky shores inundated by sand. *Oecologia* 84: 142-144
- Melillo JM, McGuire AD, Kicklighter DW, Moore B, Vorosmarty CJ, Schloss AL (1993) Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature* 363: 234-240
- Melville AJ, Connolly RM (2003) Spatial analysis of stable isotope data to determine primary sources of nutrition for fish. *Oecologia* 136: 499-507
- Menge BA (1995) Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. *Ecological Monographs* 65: 21-74
- Merzouk A, Johnson LE (2011) Kelp distribution in the northwest Atlantic Ocean under a changing climate. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 400: 90-98
- Middelboe A, Sand-Jensen K, Binzer T (2006) Highly predictable photosynthetic production in natural macroalgal communities from incoming and absorbed light. *Oecologia* 150: 464-476
- Miller-Rushing AJ, Høye TT, Inouye DW, Post E (2010) The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 3177-3186
- Miller DC, Bock MJ, Turner EJ (1992) Deposit and suspension feeding in oscillatory flows and sediment fluxes. *Journal of Marine Research* 50: 489-520

- Miller RJ (1985) Seaweeds, sea urchins, and lobsters: a reappraisal. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 2061-2072
- Miller RJ, Page HM (2012) Kelp as a trophic resource for marine suspension feeders: a review of isotope-based evidence. *Marine Biology* 159: 1391-1402
- Miller RJ, Page HM, Brzezinski MA (2013) $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of particulate organic matter in the Santa Barbara Channel: drivers and implications for trophic inference. *Marine Ecology Progress Series* 474: 53-66
- Moen E, Larsen B, Østgaard K (1997) Aerobic microbial degradation of alginate in *Laminaria hyperborea* stipes containing different levels of polyphenols. *Journal of Applied Phycology* 9: 45-54
- Moore JW, Semmens BX (2008) Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope models. *Ecology Letters* 11: 470-480
- Moore PG (1971) The Nematode fauna associated with holdfasts of kelp (*Laminaria hyperborea*) in North-East Britain. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 51: 589-604
- Moore PG (1972) Particulate matter in the sublittoral zone of an exposed coast and its ecological significance with special reference to the fauna inhabiting kelp holdfasts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 10: 59-80
- Moore PG (1973a) The Kelp fauna of Northeast Britain. I. Introduction and the physical environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 13: 97-125
- Moore PG (1973b) The kelp fauna of northeast Britain. II. Multivariate classification: Turbidity as an ecological factor. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 13: 127-163
- Moore PG (1973c) The Kelp fauna of Northeast Britain. II. Multivariate classification: Turbidity as an ecological factor. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 13: 127-163
- Morlon H, White EP, Etienne RS, Green JL, Ostling A, Alonso D, Enquist BJ, He F, Hurlbert A, Magurran AE, Maurer BA, McGill BJ, Olf H, Storch D, Zillio T (2009) Taking species abundance distributions beyond individuals. *Ecology Letters* 12: 488-501
- Mouillot D, Culioli J-M, Chi TD (2002) Indicator species analysis as a test of non-random distribution of species in the context of marine protected areas. *Environmental Conservation* 29: 385-390
- Nadon M, Himmelman J (2006) Stable isotopes in subtidal food webs: have enriched carbon ratios in benthic consumers been misinterpreted? *Limnology and Oceanography* 51: 2828-2836
- Newell R, Field JG, Griffiths CL (1982) Energy balance and significance of micro-organisms in a kelp bed community. *Marine Ecology Progress Series* 8: 103-113
- Newsome SD, Martinez del Rio C, Bearhop S, Phillips DL (2007) A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and Environment* 5: 429-436
- Norderhaug KM (2004) Use of red algae as hosts by kelp-associated amphipods. *Marine Biology* 144: 225-230
- Norderhaug KM, Christie H (2011) Secondary production in a *Laminaria hyperborea* kelp forest and variation according to wave exposure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 95: 135-144
- Norderhaug KM, Christie H, Fossa JH, Fredriksen S (2005) Fish-macrofauna interactions in a kelp (*Laminaria hyperborea*) forest. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85: 1279-1286
- Norderhaug KM, Christie H, Fredriksen S (2007) Is habitat size an important factor for faunal abundances on kelp (*Laminaria hyperborea*)? *Journal of Sea Research* 58: 120-124

- Norderhaug KM, Christie H, Rinde E (2002) Colonisation of kelp imitations by epiphyte and holdfast fauna; a study of mobility patterns. *Marine Biology* 141: 965-973
- Norderhaug KM, Christie HC (2009) Sea urchin grazing and kelp re-vegetation in the NE Atlantic. *Marine Biology Research* 5: 515-528
- Norderhaug KM, Fredriksen S, Nygaard K (2003) Trophic importance of *Laminaria hyperborea* to kelp forest consumers and the importance of bacterial degradation to food quality. *Marine Ecology Progress Series* 255: 135-144
- Norderhaug KM, Nygaard K, Fredriksen S (2006) Importance of phlorotannin content and C : N ratio of *Laminaria hyperborea* in determining its palatability as food for consumers. *Marine Biology Research* 2: 367-371
- Norton TA (1968) Underwater observations on the vertical distribution of algae at St Mary's, Isles of Scilly. *British Phycological Bulletin* 3: 585-588
- Norton TA (1971) An ecological study of the fauna inhabiting the sublittoral marine alga *Saccorhiza polyschides* (Lightf.) Batt. *Hydrobiologia* 37: 215-231
- Norton TA (1978) The factors influencing the distribution of *Saccorhiza Polyschides* in the region of Lough Ine. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 58: 527-536
- Norton TA, Hiscock K, Kitching JA (1977) The ecology of Lough Ine: XX. The *Laminaria* forest at Carrigathorna. *Journal of Ecology* 65: 919-941
- Norton TA, Milburn JA (1972) Direct observations on the sublittoral marine algae of Argyll, Scotland. *Hydrobiologia* 40: 55-68
- Not F, Latasa M, Marie D, Cariou T, Vaultot D, Simon N (2004) A single species, *Micromonas pusilla* (Prasinophyceae), dominates the eukaryotic picoplankton in the Western English Channel. *Applied and Environmental Microbiology* 70: 4064-4072
- Nylund GM, Pavia H (2005) Chemical versus mechanical inhibition of fouling in the red alga *Dilsea carnosa*. *Marine Ecology Progress Series* 299: 111-121
- Nyssen F, Brey T, Lepoint G, Bouquegneau J-M, De Broyer C, Dauby P (2002) A stable isotope approach to the eastern Weddell Sea trophic web: focus on benthic amphipods. *Polar Biology* 25: 280-287
- O'Connor NA (1991) The effects of habitat complexity on the macroinvertebrates colonising wood substrates in a lowland stream. *Oecologia* 85: 504-512
- O'Gorman EJ, Emmerson MC (2009) Perturbations to trophic interactions and the stability of complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 13393-13398
- O'Gorman EJ, Emmerson MC (2010) Manipulating interaction strengths and the consequences for trivariate patterns in a marine food web. *Advances in Ecological Research* 42: 301-419
- O'Sullivan D, Emmerson M (2011) Marine reserve designation, trophic cascades and altered community dynamics. *Marine Ecology Progress Series* 440: 115-125
- Ockelmann KW, Nielsen C (1981) On the biology of the prosobranch *Lacuna Parva* in the Øresund. *Ophelia* 20: 1-16
- Odum WE (1969) The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270
- Oelbermann K, Scheu S (2002) Stable isotope enrichment ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) in a generalist predator (*Pardosa lugubris*, Araneae: Lycosidae): effects of prey quality. *Oecologia* 130: 337-344
- Orr M, Zimmer M, Jelinski DE, Mews M (2005) Wrack Deposition on different beach types: Spatial and Temporal variation in the pattern of subsidy. *Ecology* 86: 1496-1507
- Page HM, Reed DC, Brzezinski MA, Melack JM, Dugan JE (2008) Assessing the importance of land and marine sources of organic matter to kelp forest food webs. *Marine Ecology Progress Series* 360: 47-62

- Paine RT (1980) Food webs: linkage strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49: 667-685
- Parnell A, Jackson A (2011) Stable Isotope Analysis in R
- Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2010) Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS one* 5: e9672
- Parnell AC, Phillips DL, Bearhop S, Semmens BX, Ward EJ, Moore JW, Jackson AL, Grey J, Kelly DJ, Inger R (2013) Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics*: n/a-n/a
- Paul VJ, Ritson-Williams R, Sharp K (2011) Marine chemical ecology in benthic environments. *Natural product reports* 28: 345-387
- Pedersen MF, Nejrup LB, Fredriksen S, Christie H, Norderhaug KM (2012) Effects of wave exposure on population structure, demography, biomass and productivity of the kelp *Laminaria hyperborea*. *Marine Ecology Progress Series* 451: 45-60
- Perga M-E, Grey J (2010) Laboratory measures of isotope discrimination factors: comments on Caut, Angulo & Courchamp (2008, 2009). *Journal of Applied Ecology* 47: 942-947
- Peterson B (1999) Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs: a review. *Acta Oecologica* 20: 479-487
- Peterson BJ, Fry B (1987) Stable isotope in ecological studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 293-320
- Phillips DL (2001) Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia* 127: 166-170
- Phillips DL, Gregg JW (2003) Source partitioning using stable isotopes. Coping with too many sources. *Oecologia* 136: 261-269
- Pihl L (1985) Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. *Marine Ecology Progress Series* 22: 169-179
- Pinkas L, Oliphant MS, Iverson ILK (1971) Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in Californian Waters. *Californian Fish Game* 152: 1-105
- Pinnegar JK, Polunin NVC (1999) Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic structure. *Functional Ecology* 13: 225-231
- Polis GA, Sears ALW, Huxel GR, Strong DR, Maron J (2000) When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 473-475
- Post D (2002) Using stable isotopes to estimate trophic positions: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83: 703-718
- Prathep A, Marrs RH, Norton TA (2003) Spatial and temporal variations in sediment accumulation in an algal turf and their impact on associated fauna. *Marine Biology* 142: 381-390
- R Development Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing
R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Raffaelli D, Hawkins S (1996) Intertidal Ecology. Chapman & Hall, London
- Raffin C (2003) Bases biologiques et écologiques de la conservation du milieu marin en mer d'Iroise. PhD, Brest
- Ramsay K, Turner JR, Vize SJ, Richardson CA (2000) A link between predator density and arm loss in the starfish *Marthasterias glacialis* and *Asterias rubens*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80: 565-566
- Rasmussen E (1973) Systematics and Ecology of the Isefjord Marine Fauna (Denmark). *Ophelia* 11: 1-507
- Raven JA, Johnston AM, Kübler JE, Korb R, McInroy SG, Handley LL, Scrimgeour CM, Walker DI, Beardall J, Vanderklift MA, Fredriksen S, Dunton KH (2002) Mechanistic

- interpretation of carbon isotope discrimination by marine macroalgae and seagrasses. *Functional Plant Biology* 29: 355-378
- Reed DC, Foster MS (1984) The effects of canopy shading on algal recruitment and growth in a giant kelp forest. *Ecology* 65: 937-948
- Reid DM (1935) The Range of the Sea-Urchin *Echinus esculentus*. *Journal of Animal Ecology* 4: 7-16
- Riera P (1998) $\delta^{15}\text{N}$ of organic matter sources and benthic invertebrates along an estuarine gradient in Marennes-Oléron Bay (France): implications for the study of trophic structure. *Marine Ecology Progress Series* 166: 143-150
- Riera P, Escaravage C, Leroux C (2009) Trophic ecology of the rocky shore community associated to the *Ascophyllum nodosum* zone (Roscoff, France): a $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$ investigation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81: 143-148
- Rinde E, Sjøtun K (2005) Demographic variation in the kelp *Laminaria hyperborea* along a latitudinal gradient. *Marine Biology* 146: 1051-1062
- Romari K, Vaultot D (2004) Composition and temporal variability of picoeukaryote communities at a coastal site of the English Channel from 18S rDNA Sequences. *Limnology and Oceanography* 49: 784-798
- Rubenstein DI, Koehl M (1977) The mechanisms of filter feeding: some theoretical considerations. *American Naturalist*: 981-994
- Ryland JS (1977) Physiology and Ecology of Marine Bryozoans. In: Frederick SR, Maurice Y (eds) *Advances in Marine Biology*. Academic Press, pp 285-443
- Sachs JP, Repeta DJ, Goerick R (1999) Nitrogen and carbon isotopic ratios of chlorophyll from marine phytoplankton. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 63: 1431-1441
- Sanchez-Machado DI, Lopez-Cervantes J, Lopez-Hernandez J, Paseiro-Losada P (2004) Fatty-acids, total lipid, protein and ash content of processed edible seaweeds. *Food Chemistry* 85: 439-444
- Schaal G, Riera P, Leroux C (2009) Trophic significance of the kelp *Laminaria digitata* (Lamour.) for the associated food web: a between-sites comparison. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85: 565-572
- Schaal G, Riera P, Leroux C (2010) Trophic ecology in a Northern Brittany (Batz Island, France) kelp (*Laminaria digitata*) forest, as investigated through stable isotope and chemical assays. *Journal of Sea Research* 63: 24-35
- Schaal G, Riera P, Leroux C (2011) Microscale variations of food web functioning within a rocky shore invertebrate community. *Marine Biology* 158: 623-630
- Schaal G, Riera P, Leroux C (2012) Food web structure within kelp holdfasts (*Laminaria*): a stable isotope study. *Marine Ecology* 33: 370-376
- Schaffelke B, Lüning K (1994) A circannual rhythm controls seasonal growth in the kelps *Laminaria hyperborea* and *L. digitata* from Helgoland (North Sea). *European Journal of Phycology* 29: 49-56
- Scheibling RE (1986) Increased macroalgal abundance following mass mortalities of sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) along the Atlantic coast of Nova Scotia. *Oecologia* 68: 186-198
- Scheibling RE, Gagnon P (2006) Competitive interactions between the invasive green alga *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* and native canopy-forming seaweeds in Nova Scotia (Canada). *Marine Ecology Progress Series* 325: 1-14
- Scheibling RE, Gagnon P (2009) Temperature-mediated outbreak dynamics of the invasive bryozoan *Membranipora membranacea* in Nova Scotian kelp beds. *Marine Ecology Progress Series* 390: 1-13

- Scheibling RE, Hamm J (1991) Interactions between sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) and their predators in field and laboratory experiments. *Marine Biology* 110: 105-116
- Scheibling RI, Stephenson R (1984) Mass mortality of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinodermata: Echinoidea) off Nova Scotia, Canada. *Marine Biology* 78: 153-164
- Schmidt J, Rypstra A (2010) Opportunistic predator prefers habitat complexity that exposes prey while reducing cannibalism and intraguild encounters. *Oecologia* 164: 899-910
- Schmitz OJ, Krivan V, Ovadia O (2004) Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters* 7: 153-163
- Schrope M (2007) Killer in Kelp: Could a change in the dining habits of Orcas crash and ecosystem. *Nature* 445: 703-705
- Schultze K, Janke K, Krüss A, Weidemann W (1990) The macrofauna and macroflora associated with *Laminaria digitata* and *L. hyperborea* at the island of Helgoland (German Bight, North Sea). *Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 44: 39-51
- Seed R (1996) Patterns of biodiversity in the macro-invertebrate fauna associated with mussel patches on rocky shores. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 76: 203-210
- Seed R, O'Connor RJ (1981) Community organization in marine algal epifaunas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 49-74
- Semmens BX, Ward EJ, Parnell AC, Phillips DL, Bearhop S, Inger R, Jackson A, Moore JW (2013) Statistical basis and outputs of stable isotope mixing models: Comment on Fry (2013). *Marine Ecology Progress Series* 490: 285-289
- Shimeta J, Koehl MAR (1997) Mechanisms of particle selection by tentaculate suspension feeders during encounter, retention, and handling. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 209: 47-73
- Sieburth JM (1969) Studies on algal substances in the sea. III. The production of extracellular organic matter by littoral marine algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 3: 290-309
- Sinclair M, Tremblay M (1984) Timing of spawning of Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) populations and the match-mismatch theory. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41: 1055-1065
- Sivertsen K (1997) Geographic and environmental factors affecting the distribution of kelp beds and barren grounds and changes in biota associated with kelp reduction at sites along the Norwegian coast. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2872-2887
- Sivertsen K (2006) Overgrazing of kelp beds along the coast of Norway. *Journal of Applied Phycology* 18: 599-610
- Sjøtun K, Christie H, Fosså JH (2006) The combined effect of canopy shading and sea urchin grazing on recruitment in kelp forest (*Laminaria hyperborea*). *Marine Biology Research* 2: 24-32
- Sjøtun K, Fredriksen S (1995) Growth allocation in *Laminaria hyperborea* (Laminariales, Phaeophyceae) in relation to age and wave exposure. *Marine Ecology Progress Series* 126: 213-222.1995
- Sjøtun K, Fredriksen S, Lein TE, Rueness J, Sivertsen K (1993) Population studies of *Laminaria hyperborea* from its northern range of distribution in Norway. *Hydrobiologia* 260/261: 215-221
- Sjøtun K, Fredriksen S, Rueness J (1996) Seasonal growth and carbon and nitrogen content in canopy and first-year plants of *Laminaria hyperborea* (Laminariales, Phaeophyceae). *Phycologia* 35: 1-8

- Smale DA, Kendrick GA, Wernberg T (2011) Subtidal macroalgal richness, diversity and turnover, at multiple spatial scales, along the southwestern Australian coastline. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 91: 224-231
- Smith SDA (1996) The macrofaunal community of *Ecklonia radiata* holdfasts: Variation associated with sediment regime, sponge cover and depth. *Australian Journal of Ecology* 21: 144-153
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) Biometry. W. H. Freeman
- Sournia A, Birrien JL (1995) La série océanographique côtière de Roscoff (Manche occidentale) de 1985 à 1992. *Cahiers de Biologie Marine* 36: 1-8
- Stachowicz JJ, Bruno JF, Duffy JE (2007) Understanding the effects of marine biodiversity on communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 739-766
- Stagnol D, Michel R, Davoult D (2013) Effects of commercial harvesting of intertidal macroalgae on ecosystem biodiversity and functioning. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 130: 99-110
- Steinberg PD, Estes JA, Winter FC (1995) Evolutionary consequences of food chain length in kelp forest communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 92: 8145-8148
- Steneck R, Vavrinc J, Leland AV (2004) Accelerating trophic-level dysfunction in kelp forest ecosystems of the western north Atlantic. *Ecosystems* 7: 323-332
- Steneck R, Watling L (1982) Feeding capabilities and limitations of herbivorous molluscs: a functional group approach. *Marine Biology* 68: 299-319
- Steneck RS, Graham MH, Bourque BJ, Corbett D, Erlandson JM, Estes JA, Tegner MJ (2002) Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environmental Conservation* 29: 436-459
- Stephenson RL, Tan FC, Mann KH (1984) Stable carbon isotope variability in marine macrophytes and its implications for food web studies. *Marine Biology* 81: 223-230
- Stephenson RL, Tan FC, Mann KH (1986) Use of stable carbon isotope ratios to compare plant material and potential consumers in a seagrass bed and a kelp bed in Nova Scotia, Canada. *Marine Ecology Progress Series* 30: 1-7
- Stephenson TA (1924) Notes on *Haliotis tuberculata* I. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom (New Series)* 13: 480-495
- Stuart V, Field JG, Newell RC (1982) Evidence for absorption of kelp detritus by the ribbed mussel *Aulacomya ater* using a new ⁵¹Cr-labelled microsphere technique. *Marine Ecology Progress Series* 9: 263-271
- Stuart V, Lucas MI, Newell R (1981) Heterotrophic utilisation of particulate matter from the kelp *Laminaria pallida*. *Marine Ecology Progress Series* 4: 337-348
- Sweeting CJ, Barry J, Barnes C, Polunin NVC, Jennings S (2007) Effects of body size and environment on diet-tissue $\delta^{15}\text{N}$ fractionation in fishes *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 340: 1-10
- Sweeting CJ, Jennings S, Polunin N (2005) Variance in isotopic signatures as a descriptor of tissue turnover and degree of omnivory. *Functional Ecology* 19: 777-784
- Takai N, Yorozu A, Tanimoto T, Hoshika A, Yoshihara K (2004) Transport pathways of microphytobenthos-originating organic carbon in the food web of an exposed hard bottom shore in the Seto Inland Sea, Japan. *Marine Ecology Progress Series* 284: 97-108
- Tegner MJ, Dayton PK (2000) Ecosystem effects of fishing in kelp forest communities. *ICES Journal of Marine Science* 57: 579-589

- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann M, Schwager M, Jeltsch F (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92
- Thompson DR, Bury SJ, Hobson KA, Wassenaar LI, Shannon JP (2005) Stable isotopes in ecological studies. *Oecologia* 144: 517-519
- Thornber CS, Jones E, Stachowicz JJ (2008) Differences in herbivore feeding preferences across a vertical rocky intertidal gradient. *Marine Ecology Progress Series* 363: 51-62
- Thornton SF, McManus J (1994) Application of organic carbon and nitrogen stable isotope and C/N ratios as source indicators of organic matter provenance in estuarine systems: Evidence from the Tay Estuary, Scotland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 39: 219-233
- Tichý L, Chytrý M (2006) Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size. *Journal of Vegetation Science* 17: 809-818
- Tokeshi M (1993) Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research* 24: 111-186
- Tokeshi M, Arakaki S (2012) Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia* 685: 27-47
- tom Dieck I (1992) North Pacific and North Atlantic digitate *Laminaria* species (Phaeophyta): hybridization experiments and temperature responses. *Phycologia* 31: 147-163
- Toohy BD, Kendrick GA (2008) Canopy-understorey relationships are mediated by reef topography in *Ecklonia radiata* kelp beds. *European Journal of Phycology* 43: 133-142
- Toth GB, Pavia H (2002) Lack of phlorotannin induction in the kelp *Laminaria hyperborea* in response to grazing by two gastropod herbivores. *Marine Biology* 140: 403-409
- Tuya F, Duarte P (2012) Role of food availability in the bathymetric distribution of the starfish *Marthasterias glacialis* (Lamk.) on reefs of northern Portugal. *Scientia Marina* 76: 9-15
- Underwood AJ (1994) On beyond BACI: Sampling designs that might reliably detect environmental disturbances. *Ecological Applications* 4: 3-15
- Underwood AJ (1997) Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press
- Vander Zanden MJ, Cabana G, Rasmussen JB (1997) Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Canadian Journal of Fish Aquatic Society* 54: 1142-1158
- Vander Zanden MJ, Rasmussen JB (2001) Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation. Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* 46: 2061-2066
- Vanderklift M, Babcock R, Cook K (2013) The effects of protection from fishing on species richness: distinguishing between alternative explanations. *Oecologia* 171: 309-315
- Vanderklift MA, Ponsard S (2003) Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* 136: 169-182
- Vanderklift MA, Wernberg T (2008) Detached kelps from distant sources are food subsidy for sea urchins. *Oecologia* 157: 327-335
- Vanderklift MA, Wernberg T (2010) Stable isotopes reveal a consistent consumer-diet relationship across hundreds of kilometres. *Marine Ecology Progress Series* 403: 53-61
- Vasquez JA (1995) Ecological effects of Brown Seaweed Harvesting. *Botanica Marina* 38: 251-257
- Veà J, Ask E (2011) Creating a sustainable commercial harvest of *Laminaria hyperborea*, in Norway. *Journal of Applied Phycology* 23: 489-494

- Velimirov B, Griffiths C (1979) Wave-induced kelp movement and its importance for community structure. *Botanica marina* 22: 169-172
- Verling E, Crook AC, Barnes DKA, Harrison SSC (2003) Structural dynamics of a sea-star (*Marthasterias glacialis*) population. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83: 583-592
- Waage-Nielsen E, Christie H, Rinde E (2003) Short-term dispersal of kelp fauna to cleared (kelp-harvested) areas. *Hydrobiologia* 503: 77-91
- Wafar M, L'Helguen S, Raikar V, Maguer J-F, Le Corre P (2004) Nitrogen uptake by size-fractionated plankton in permanently well-mixed temperate coastal waters. *Journal of Plankton Research* 26: 1207-1218
- Wafar MVM, Le Corre P, Birrien JL (1983) Nutrients and primary production in permanently well-mixed temperate coastal waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 17: 431-446
- Walker FT, Richardson WD (1955) An ecological investigation of *Laminaria cloustoni* Edm. (*L. hyperborea* Fosl.) around Scotland. *Journal of Ecology* 43: 26-38
- Ward EJ, Semmens BX, Schindler DE (2010) Including source uncertainty and prior information in the analysis of stable isotope mixing models. *Environmental Science & Technology* 44: 4645-4650
- Wardhaugh CW, Edwards W, Stork NE (2013) Body size variation among invertebrates inhabiting different canopy microhabitat: flower visitors are smaller. *Ecological Entomology* 38: 101-111
- Warfe D, Barmuta L (2006) Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. *Oecologia* 150: 141-154
- Warfe D, Barmuta L, Wotherspoon S (2008) Quantifying habitat structure: surface convolution and living space for species in complex environments. *Oikos* 117: 1764-1773
- Warwick RM (1986) A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology* 92: 557-562
- Watanabe JM (1984) Food preference, food quality and diets of 3 herbivorous gastropods (Trochidae, *Tegula*) in a temperate kelp forest habitat. *Oecologia* 62: 47-52
- Wernberg T, Goldberg N (2008) Short-term dynamics of algal species in a subtidal kelp bed in relation to changes in environmental conditions and canopy biomass. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76: 265-272
- Wernberg T, Kendrick G, Toohey B (2005) Modification of the physical environment by an *Ecklonia radiata* (Laminariales) canopy and implications for associated foliose algae. *Aquatic Ecology* 39: 419-430
- Wernberg T, Vanderklift M, How J, Lavery P (2006) Export of detached macroalgae from reefs to adjacent seagrass beds. *Oecologia* 147: 692-701
- Wessels H, Hagen W, Molis M, Wiencke C, Karste U (2006) Intra- and interspecific differences in palatability of Arctic macroalgae from Krongsfjorden (Spitzbergen) for two benthic sympatric invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 329: 20-33
- White EP, Ernest SKM, Kerkhoff AJ, Enquist BJ (2007) Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 323-330
- Whittick A (1983) Spatial and temporal distributions of dominant epiphytes on the stipes of *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Fosl. (Phaeophyta: Laminariales) in S.E. Scotland. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 73: 1-10
- Wiencke C, Fischer G (1990) Growth and stable carbon isotope composition of cold-water macroalgae in relation to light and temperature. *Marine Ecology Progress Series* 65: 283-292

- Wilding TA, Rose CA, Downie MJ (2007) A novel approach to measuring subtidal habitat complexity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 353: 279-286
- Wulff JL (2006) Ecological interactions of marine sponges. *Canadian Journal of Zoology* 84: 146-166

ANNEXES

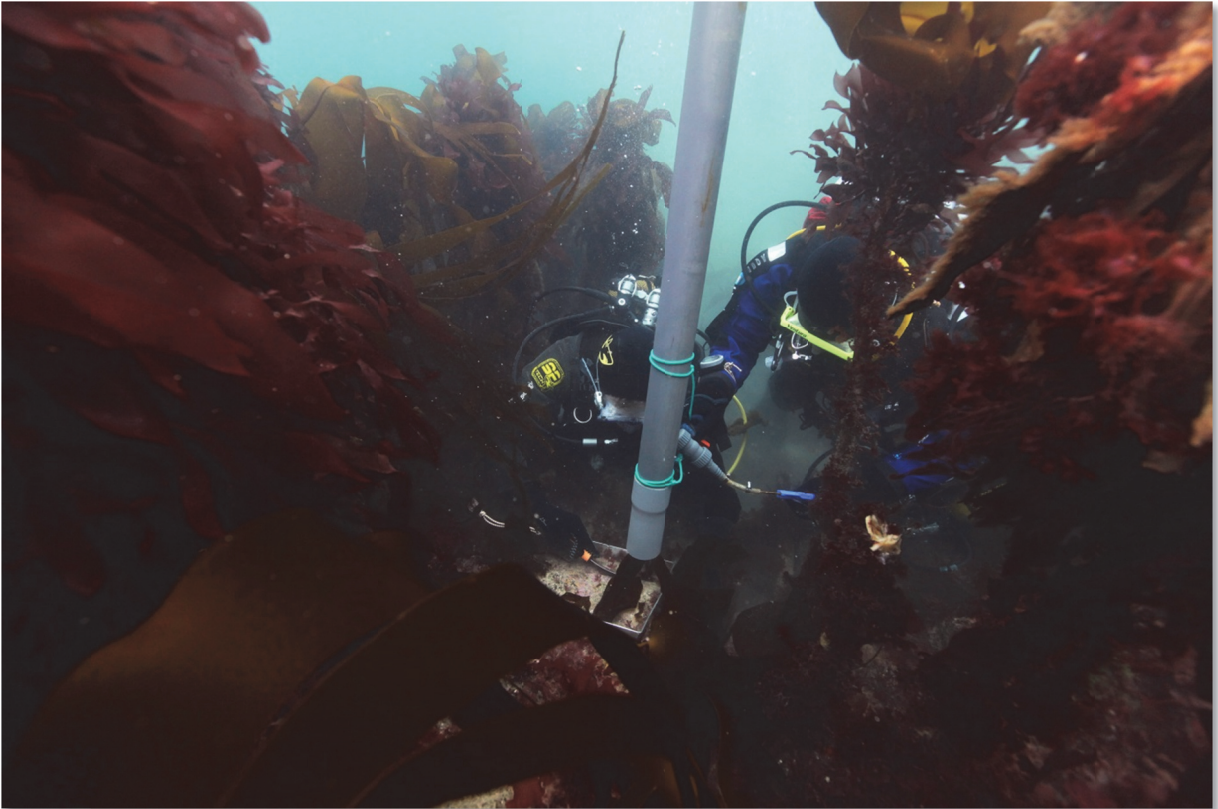


Image Wilfried Thomas, SBR

Annexe 1. Liste complète des taxa macroalgues identifiés au cours de ce travail de thèse (Phyla, ordres, familles). Les groupes morpho-fonctionnels attribués dans le chapitre 4.2 sont indiqués : rugueuses/rigides (RiL), plate et lisses (SmL), fendues (SpL), plumeuses (Fe), encroûtantes (Cr), buissonnantes (Bu).

Rhodophyta (81)

Florideophyceae

Acrochaetiaceae	
<i>Audouinella</i> Bory de Saint-Vincent, 1823	Bu
Ahnfeltiales	
Ahnfeltiaceae	
<i>Ahnfeltia plicata</i> (Hudson) E.M.Fries, 1836	Bu
Bangiales	
Bangiaceae	
<i>Pyropia leucosticta</i> (Thuret) Neefus & J.Brodie, 2011	SmL
Bonnemaisoniales	
Bonnemaisoniaceae	
<i>Asparagopsis armata</i> Harvey, 1855 [<i>Falkenbergia rufolanosa</i> (Harvey) F.Schmitz, 1897]	Bu
<i>Bonnemaisonia asparagoides</i> (Woodward) C.Agardh, 1822	Bu
Ceramiales	
Delesseriaceae	
<i>Acrosorium ciliolatum</i> (Harvey) Kylin, 1924	SpL
<i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turner) J.Agardh, 1898	SpL
<i>Cryptopleura ramosa</i> (Hudson) L.Newton, 1931	SpL
<i>Delesseria sanguinea</i> (Hudson) J.V.Lamouroux, 1813	SpL
<i>Erythroglossum laciniatum</i> (Lightfoot) Maggs & Hommersand, 1993	SpL
<i>Haraldiophyllum bonnemaisonii</i> (Kylin) A.D.Zinova, 1981	SpL
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (Stackhouse) F.S.Collins & Hervey, 1917	SpL
<i>Membranoptera alata</i> (Hudson) Stackhouse, 1809	SpL
<i>Phycodrys rubens</i> (Linnaeus) Batters, 1902	SpL
<i>Polyneura bonnemaisonii</i> (C.Agardh) Maggs & Hommersand, 1993	SmL
Callithamniaceae	
<i>Aglaothamnion bipinnatum</i> (P.L.Crouan & H.M.Crouan) Feldmann & G.Feldmann, 1948	Bu
<i>Aglaothamnion gallicum</i> (Nägeli) Halos ex Ardré, 1970	Bu
<i>Aglaothamnion priceanum</i> Maggs, Guiry & Rueness, 1991	Bu
<i>Aglaothamnion tenuissimum</i> (Bonnemaison) Feldmann-Mazoyer, 1941	Bu
<i>Callithamnion tetragonum</i> (Withering) S.F.Gray, 1821	Bu
<i>Callithamnion Lyngbye</i> , 1819	Bu
Ceramiaceae	
<i>Antithamnionella</i> Lyle, 1922	Bu
<i>Ceramium ciliatum</i> (J.Ellis) Ducluzeau, 1806	Bu
<i>Ceramium virgatum</i> Roth, 1797	Bu
<i>Ceramium pallidum</i> (Nägeli ex Kützing) Maggs & Hommersand, 1993	Bu
<i>Microcladia glandulosa</i> (Solander ex Turner) Greville, 1830	Fe
<i>Pterothamnion crispum</i> (Ducluzeau) Nägeli, 1862	Bu
<i>Pterothamnion plumula</i> (J.Ellis) Nägeli, 1855	Bu
Dasyaceae	

<i>Dasya hutchinsiae</i> Harvey, 1833	Bu
<i>Dasya punicea</i> (Zanardini) Meneghini ex Zanardini, 1841	Bu
<i>Heterosiphonia plumosa</i> (J.Ellis) Batters, 1902	Bu
Rhodomelaceae	
<i>Boergesenella fruticulosa</i> (Wulfen) Kylin, 1956	Bu
<i>Brongniartella byssoides</i> (Goodenough & Woodward) F.Schmitz, 1893	Bu
<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C.Agardh, 1817	Bu
<i>Laurencia obtusa</i> (Hudson) J.V.Lamouroux, 1813	Bu
<i>Osmundea pinnatifida</i> (Hudson) Stackhouse, 1809	Bu
<i>Polysiphonia brodiei</i> (Dillwyn) Sprengel, 1827	Bu
<i>Polysiphonia elongata</i> (Hudson) Sprengel, 1827	Bu
<i>Polysiphonia fucoides</i> (Hudson) Greville, 1824	Bu
<i>Polysiphonia stricta</i> (Dillwyn) Greville, 1824	Bu
<i>Pterosiphonia parasitica</i> (Hudson) Falkenberg, 1901	Bu
Wrangeliaceae	
<i>Anotrichium furcellatum</i> (J.Agardh) Baldock, 1976	Bu
<i>Halurus equisetifolius</i> (Lightfoot) Kützing, 1843	Bu
<i>Halurus flosculosus</i> (J.Ellis) Maggs & Hommersand, 1993	Bu
<i>Monosporus pedicellatus</i> (Smith) Solier, 1845	Bu
<i>Plumaria plumosa</i> (Hudson) Kuntze, 1891	Fe
<i>Ptilothamnion pluma</i> (Dillwyn) Thuret, 1863	Bu
<i>Sphondylothamnion multifidum</i> (Hudson) Nägeli, 1862	Bu
Spyridiaceae	
<i>Spyridia filamentosa</i> (Wulfen) Harvey, 1833	Bu
Corallinales	
Corallinale - <i>Peyssonnelia</i> Decaisne, 1841 - complex	Cr
<i>Ellisolandia elongata</i> (J.Ellis & Solander) K.R.Hind & G.W.Saunders, 2013	Bu
<i>Jania rubens</i> var. <i>corniculata</i> (Linnaeus) Yendo, 1905	Bu
Gelidiales	
Gelidiaceae	
<i>Gelidium spinosum</i> (S.G.Gmelin) P.C.Silva, 1996	Bu
Gigartinales	
Cystocloniaceae	
<i>Calliblepharis ciliata</i> (Hudson) Kützing, 1843	SmL
<i>Calliblepharis jubata</i> (Goodenough & Woodward) Kützing, 1843	SmL
<i>Cystoclonium purpureum</i> (Hudson) Batters, 1902	Bu
<i>Rhodophyllis divaricata</i> (Stackhouse) Papenfuss, 1950	SmL
Kallymeniaceae	
<i>Callophyllis laciniata</i> (Hudson) Kützing, 1843	SmL
<i>Kallymenia reniformis</i> (Turner) J.Agardh, 1842	SmL
Caulacanthaceae	
<i>Caulacanthus ustulatus</i> (Mertens ex Turner) Kützing, 1843	Bu
Gigartinaceae	
<i>Chondracanthus</i> Kützing, 1843 [<i>C. teedei</i> (Mertens ex Roth) Kützing, 1843]	RiL
<i>Chondrus crispus</i> Stackhouse, 1797	RiL
<i>Gigartina pistillata</i> (S.G.Gmelin) Stackhouse, 1809	RiL

Dumontiaceae	
<i>Dilsea carnosa</i> (Schmidel) Kuntze, 1898	SmL
Furcellariaceae	
<i>Furcellaria lumbricalis</i> (Hudson) J.V.Lamouroux, 1813	RiL
Phylloporaceae	
<i>Gymnogongrus crenulatus</i> (Turner) J.Agardh, 1851	RiL
<i>Mastocarpus stellatus</i> (Stackhouse) Guiry, 1984	RiL
<i>Phyllophora crispa</i> (Hudson) P.S.Dixon, 1964	RiL
<i>Phyllophora pseudoceranioides</i> (S.G.Gmelin) Newroth & A.R.A.Taylor, 1971	RiL
<i>Phyllophora sicula</i> (Kützing) Guiry & L.M.Irvine, 1976	RiL
Polyidaceae	
<i>Polyides rotunda</i> (Hudson) Gaillon, 1828	Fe
Sphaerococcaceae	
<i>Sphaerococcus coronopifolius</i> Stackhouse, 1797	Fe
Gracilariales	
Gracilariaceae	
Gracilariaceae indet.	Bu
Rhodymeniales	
Champiaceae	
<i>Chylocladia verticillata</i> (Lightfoot) Bliding, 1928	Bu
<i>Gastroclonium ovatum</i> (Hudson) Papenfuss, 1944	Bu
Lomentariaceae	
<i>Lomentaria articulata</i> (Hudson) Lyngbye, 1819	Bu
<i>Lomentaria clavellosa</i> (Lightfoot ex Turner) Gaillon, 1828	Bu
Rhodymeniaceae	
<i>Rhodymenia holmesii</i> Ardissonne, 1893	SmL
<i>Rhodymenia pseudopalmata</i> (J.V.Lamouroux) P.C.Silva, 1952	SmL
Palmariales	
Palmariaceae	
<i>Palmaria palmata</i> (Linnaeus) Weber & Mohr, 1805	SmL
Plocamiales	
Plocamiaceae	
<i>Plocamium cartilagineum</i> (Linnaeus) P.S.Dixon, 1967	Fe

Ochrophyta (21)

Phaeophyceae

Cultrariales

Cultreriaceae	
<i>Cutleria multifida</i> (Turner) Greville, 1830	SmL

Fucales

Sargassaceae	
<i>Cystoseira baccata</i> (S.G.Gmelin) P.C.Silva, 1952	RiL
<i>Cystoseira</i> C.Agardh, 1820	RiL
<i>Halidrys siliquosa</i> (Linnaeus) Lyngbye, 1819	RiL
<i>Sargassum muticum</i> (Yendo) Fensholt, 1955	RiL

Sphacelariales

Sphacelariaceae	
<i>Chaetopterus plumosa</i> (Lyngbye) Kützing, 1843	Bu
<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C.Agardh, 1824	Bu
Stypocaulaceae	
<i>Halopteris filicina</i> (Grateloup) Kützing, 1843	Bu
<i>Stypocaulon scoparium</i> (Linnaeus) Kützing, 1843	Bu
Desmarestiales	
Desmarestiaceae	
<i>Desmarestia</i> J.V.Lamouroux, 1813	SpL
Dictyotales	
Dictyotaceae	
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) J.V.Lamouroux, 1809	SpL
<i>Dictyopterus polypodoides</i> (A.P.De Candolle) J.V.Lamouroux, 1809	SpL
Ectocarpales	
Ectocarpales indet.	Bu
Ectocarpaceae	
<i>Ectocarpus fasciculatus</i> Harvey, 1841	Bu
<i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye, 1819	Bu
<i>Spongonema tomentosum</i> (Hudson) Kützing, 1849	Bu
Chordariaceae	
<i>Elachista flaccida</i> (Dillwyn) Fries, 1835	Bu
Acinetosporaceae	
<i>Hincksia hincksiae</i> (Harvey) P.C.Silva, 1987	Bu
Laminariales	
Laminariaceae	
<i>Laminaria digitata</i> (Hudson) J.V.Lamouroux, 1813	SmL
<i>Laminaria hyperborea</i> (Gunnerus) Foslie, 1884	SmL
<i>Saccharina latissima</i> (Linnaeus) C.E.Lane, C.Mayes, Druehl & G.W.Saunders, 2006	SmL
Tilopteridales	
Phyllariaceae	
<i>Saccorhiza polyschides</i> (Lightfoot) Batters, 1902	SmL
Chlorophyta (8)	
Ulvophyceae	
Bryopsidales	
Bryopsidaceae	
<i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C.Agardh, 1823	Bu
Cladophorales	
Cladophoraceae	
<i>Cladophora</i> sp.1 Kützing, 1843 [<i>C. rupestris</i> (Linnaeus) Kützing, 1843]	Bu
<i>Cladophora</i> sp.2 Kützing, 1844	Bu
<i>Cladophora prolifera</i> (Roth) Kützing, 1843	Bu
Ulvales	
Ulvellaceae	
<i>Pseudopringsheimia confluens</i> (Rosenvinge) Wille, 1909	Bu
Ulvaceae	

<i>Ulva rigida</i> C.Agardh, 1823	SmL
<i>Ulva compressa</i> Linnaeus, 1753	SmL
<i>Umbraulva</i> E.H.Bae & I.K.Lee, 2001	SmL

NB : Pour les analyses présentées dans les chapitres 3.2 et 4.3, le groupe des algues plumeuses a été inclus dans le groupe des buissonnantes, tandis que le groupe des algues rugueuses/rigides a été inclus dans le groupe des algues fendues.

Annexe 2. Liste complète des taxa animaux identifiés au cours de ce travail de thèse (Phyla Classes, Ordres, Familles) Les groupes trophiques sont indiqués : SSF : suspensivores sessiles, MSF : suspensivores mobiles, DF : déposivores, G : brouteurs, sf-P : prédateurs de faune sessile, mf-P : prédateurs de faune fixée.

Foraminifera (6)

Foraminifera indet.	SSF
Polythalamea	
Rotaliida	
Rotaliida indet.	SSF
Acervulinidae	
<i>Acervulina inhaerens</i> Schulze, 1854	SSF
Rotallidae	
<i>Ammonia</i> spp. Brünnich, 1772	SSF
Cibididae	
<i>Lobatula lobatula</i> (Walker & Jacob, 1798)	SSF
Homotrematidae	
<i>Miniacina miniacea</i> (Pallas, 1766)	SSF

Porifera (34)

Porifera indet.	SSF
Calcarea	
Clathrinida	
Clathrinidae	
<i>Clathrina lacunosa</i> (Johnston, 1842)	SSF
<i>Clathrina</i> (Gray, 1867)	SSF
Leucosolenida	
Grantiidae	
<i>Grantia compressa</i> (Fabricius, 1780)	SSF
<i>Leucandra gossei</i> (Bowerbank, 1862)	SSF
Leucosoleniidae	
<i>Leucosolenia</i> (Bowerbank, 1864)	SSF
Sycettidae	
<i>Sycon ciliatum</i> (Fabricius, 1780)	SSF
Baerida	
Baeridae	
<i>Leuconia</i> (Grant, 1833)	SSF
Demospongiae	
Chondrosida	
Halisarcidae	
<i>Halisarca dujardinii</i> (Johnston, 1842)	SSF
Dendroceratida	
Dictyodendrillidae	
<i>Spongionella pulchella</i> (Sowerby, 1804)	SSF
Dictyoceratida	
Dysideidae	
<i>Dysidea fragilis</i> (Montagu, 1818)	SSF

Hadromerida	
Polymastiidae	
<i>Polymastia</i> sp. (Bowerbank, 1864)	SSF
Suberitidae	
<i>Protosuberites epiphytum</i> (Lamarck, 1815)	SSF
<i>Suberites</i> (Nardo, 1833)	SSF
Suberitidae indet.	SSF
Stelligeridae	
<i>Stelligera</i> Gray, 1867 (<i>S. rigida</i> (Montagu, 1818))	SSF
Tethyidae	
<i>Tethya aurantium</i> (Pallas, 1766)	SSF
<i>Tethya citrina</i> (Sarà & Melone, 1965)	SSF
Halichondrida	
Axinellidae	
<i>Axinella</i> (Schmidt, 1862)	SSF
Halichondriidae	
<i>Halichondria</i> (<i>Halichondria</i>) <i>bowerbanki</i> Burton, 1930	SSF
<i>Halichondria</i> (<i>Halichondria</i>) <i>panicea</i> (Pallas, 1766)	SSF
<i>Halichondria</i> (Fleming, 1828)	SSF
<i>Hymeniacidon kitchingi</i> (Burton, 1935)	SSF
<i>Hymeniacidon perlevis</i> (Montagu, 1818)	SSF
Haplosclerida	
Chalinidae	
<i>Haliclona</i> (<i>Haliclona</i>) <i>simulans</i> (Johnston, 1842)	SSF
<i>Haliclona</i> (Grant, 1836)	SSF
Poecilosclerida	
Esperiopsidae	
<i>Amphilectus fucorum</i> (Esper, 1794)	SSF
Hymedesmidae	
<i>Hymedesmia</i> (<i>Stylopus</i>) <i>coriacea</i> (Fristedt, 1885)	SSF
<i>Phorbas plumosus</i> (Montagu, 1818)	SSF
Microcionidae	
<i>Ophlitaspongia papilla</i> Bowerbank, 1866	SSF
Mycalidae	
<i>Mycale</i> (<i>Carmia</i>) <i>macilenta</i> (Bowerbank, 1866)	SSF
Myxillidae	
<i>Myxilla</i> (<i>Myxilla</i>) <i>incrustans</i> (Johnston, 1842)	SSF
<i>Myxilla</i> (<i>Myxilla</i>) <i>rosacea</i> (Lieberkühn, 1859)	SSF
Homoscleromorpha	
Homosclerophorida	
Oscarellidae	
<i>Oscarella lobularis</i> (Schmidt, 1862)	SSF

Cnidaria (23)**Anthozoa****Actinaria**

Actiniidae

Urticina felina (Linnaeus, 1761)

mf-P

Athenaria indet.

mf-P

Hydrozoa**Anthoathecata**

Corynidae

Coryne muscoides (Linnaeus, 1761)

SSF

Sarsia tubulosa (M. Sars, 1835)

SSF

Leptothecata

Campanulariidae

Clytia paulensis (Vanhöffen, 1910)

SSF

Clytia sp. (Lamouroux, 1812)

SSF

Obelia geniculata (Linnaeus, 1758)

SSF

Orthopyxis integra (MacGillivray, 1842)

SSF

Campanulariidae indet.

SSF

Campanulinidae

Opercularella lacerata (Johnston, 1847)

SSF

Haleciidae

Halecium (Oken, 1815)

SSF

Kirchenpauriidae

Kirchenpaueria pinnata (Linnaeus, 1758)

SSF

Kirchenpaueria (Jickeli, 1883)

SSF

Sertulariidae

Amphisbetia operculata (Linnaeus, 1758)

SSF

Diphasia attenuata (Hincks, 1866)

SSF

Diphasia (Agassiz, 1862)

SSF

Dynamena pumila (Linnaeus, 1758)

SSF

Sertularella distans (Lamouroux, 1816)

SSF

Sertularella gaudichaudi (Lamouroux, 1824)

SSF

Sertularella polyzonias (Linnaeus, 1758)

SSF

Sertularia (Linnaeus, 1758)

SSF

Staurozoa**Stauromedusae**

Lucernariidae

Haliclystus auricula (Rathke, 1806)

SSF

Kishinouyeidae

Lucernariopsis cruxmelitensis Corbin, 1978

SSF

Ciliophora (1)**Oligohymenophorea****Sessilida**

Vorticellidae

Vorticella (Linnaeus, 1767)

SSF

Platyhelminthes (3)**Rhabditophora****Polycladida**

Stylochoplanidae

Comoplana agilis (Lang, 1884) sf-P*Stylochoplana maculata* (Quatrefage, 1845) sf-P

Euryleptidae

Cycloporus papillosus (Sars in Jensen, 1878) Lang, 1884 sf-P**Sipuncula (1)****Sipunculidea****Golfingiida**

Golfingiidae

Nephasoma (Nephasoma) minutum (Keferstein, 1862) DF**Entoprocta (1)****Coloniales**

Pedicellinidae

Pedicellina nutans (Dalyell, 1848) SSF**Bryozoa (56)****Gymnolaemata****Ctenostomatida**

Alcyonidiidae

Alcyonidium diaphanum (Hudson, 1778) SSF*Alcyonidium gelatinosum* (Linnaeus, 1761) SSF*Alcyonidium hirsutum* (Fleming, 1828) SSF

Flustrellidridae

Flustrellidra hispida (O. Fabricius, 1780) SSF

Versiculariidae

Amathia lendigera (Linnaeus, 1758) SSF*Bowerbankia pustulosa* (Ellis & Solander, 1786) SSF*Vesicularia spinosa* (Linnaeus, 1758) SSF**Cheilostomatida**

Aeteidae

Aetea anguina (Linnaeus, 1758) SSF

Beanidae

Beania mirabilis (Johnston, 1840) SSF

Bitectiporidae

Schizomavella auriculata (Hassall, 1842) SSF*Schizomavella hastata* (Hincks, 1862) SSF*Schizomavella linearis* (Hassall, 1841) SSF*Schizomavella* (Canu & Bassler, 1917) SSF

Bugulidae

<i>Bicellariella ciliata</i> (Linnaeus, 1758)	SSF
<i>Bugula</i> (Oken, 1815)	SSF
Candidae	
<i>Caberea boryi</i> (Audouin, 1826)	SSF
<i>Scrupocellaria reptans</i> (Linnaeus, 1758)	SSF
<i>Scrupocellaria scrupea</i> (Busk, 1852)	SSF
<i>Scrupocellaria scruposa</i> (Linnaeus, 1758)	SSF
Calloporidae	
<i>Callopora dumerilii</i> (Audouin, 1826)	SSF
<i>Callopora lineata</i> (Linnaeus, 1767)	SSF
<i>Callopora rylandi</i> Bobin & Prenant, 1965	SSF
<i>Callopora</i> (Gray, 1848)	SSF
<i>Ramphonotus minax</i> (Busk, 1860)	SSF
Celleporidae	
<i>Cellepora pumicosa</i> (Pallas, 1766)	SSF
<i>Celleporina caliciformis</i> (Lamouroux, 1816)	SSF
<i>Celleporina decipiens</i> (Hayward, 1976)	SSF
<i>Turbicellepora magnicostata</i> (Barroso, 1919)	SSF
Cribrilinidae	
<i>Membraniporella nitida</i> (Johnston, 1838)	SSF
Electridae	
<i>Electra pilosa</i> (Linnaeus, 1767)	SSF
Escharinidae	
<i>Escharina alderi</i> (Busk, 1856)	SSF
<i>Phaeostachys spinifera</i> (Johnston, 1847)	SSF
Exochellidae	
<i>Escharoides coccinea</i> (Abildgaard, 1806)	SSF
Haplopmidae	
<i>Haplopoma impressum</i> (Audouin, 1826)	SSF
Hippotheidae	
<i>Celleporella hyalina</i> (Linnaeus, 1767)	SSF
<i>Hippothesia</i> (Lamouroux, 1821)	SSF
<i>Plesiothesia gigerium</i> (Ryland & Gordon, 1977)	SSF
Membraniporidae	
<i>Membranipora membranacea</i> (Linnaeus, 1767)	SSF
Microporellidae	
<i>Microporella ciliata</i> (Pallas, 1766)	SSF
Romancheinidae	
<i>Escharella</i> (Gray, 1848)	SSF
<i>Escharella immersa</i> (Fleming, 1828)	SSF
<i>Escharella labiosa</i> (Busk, 1856)	SSF
<i>Escharella ventricosa</i> (Hassall, 1842)	SSF
Scrupariidae	
<i>Scruparia chelata</i> (Linnaeus, 1758)	SSF
Smittinidae	
<i>Parasmittina trispinosa</i> (Johnston, 1838)	SSF

Umbronulidae	
<i>Oshurkovia littoralis</i> (Hastings, 1944)	SSF
Stenolaemata	
Cyclostomatida	
Crisiidae	
<i>Crisia aculeata</i> (Hassall, 1841)	SSF
<i>Crisia denticulata</i> (Lamarck, 1816)	SSF
<i>Crisia eburnea</i> (Linnaeus, 1758)	SSF
<i>Crisidia cornuta</i> (Linnaeus, 1758)	SSF
<i>Filicrisia geniculata</i> (Milne Edwards, 1838)	SSF
Lichenoporidae	
<i>Disporella hispida</i> (Fleming, 1828)	SSF
<i>Patinella verrucaria</i> (Linnaeus, 1758)	SSF
Plagioeciidae	
<i>Plagioecia patina</i> (Lamarck, 1816)	SSF
<i>Plagioecia sarniensis</i> (Norman, 1864)	SSF
Tubuliporidae	
<i>Tubulipora plumosa</i> (Thompson in Harmer, 1898)	SSF

Annelida (98)

Polychaeta

Scolecida

Orbiniidae	
<i>Orbinia latreillii</i> (Audouin & Milne-Edwards, 1833)	DF
<i>Proscoloplos cygnochaetus</i> (Day, 1954)	DF
Capitellidae	
<i>Notomastus latericeus</i> (Sars, 1851)	DF
Maldanidae	
<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius, 1780)	DF
<i>Nicomache maculata</i> Arwidsson, 1911	DF
<i>Nicomache (Loxochona) trispinata</i> Arwidsson, 1906	DF
<i>Micromaldane ornithochaeta</i> Mesnil, 1897	DF
Arenicolidae	
<i>Arenicolides ecaudata</i> (Johnston, 1835)	DF
<i>Branchiomaldane vincenti</i> (Langerhans, 1881)	DF

Sabellida

Sabellidae	
<i>Amphiglena mediterranea</i> (Leydig, 1851)	MSF
<i>Bispira volutacornis</i> (Montagu, 1804)	MSF
<i>Branchiomma bombyx</i> (Dalyell, 1853)	MSF
<i>Branchiomma lucullanum</i> (Delle Chiaje, 1828)	MSF
<i>Fabricia sabella</i> (Ehrenberg, 1836)	MSF
<i>Jasmineira elegans</i> Saint-Joseph, 1894	MSF
<i>Parasabella langerhansi</i> (Knight-Jones, 1983)	MSF
<i>Pseudopotamilla reniformis</i> (Bruguière, 1789)	MSF
<i>Sabella discifera</i> (Grube, 1874)	MSF

Serpulidae	
<i>Apomatus similis</i> (Marion & Bobretzky, 1875)	MSF
<i>Protula tubularia</i> (Montagu, 1803)	MSF
<i>Salmacina</i> (Claparède, 1870)	MSF
<i>Spirobranchus triqueter</i> (Linnaeus, 1758)	SSF
<i>Spirorbis corrugatus</i> (Montagu, 1803)	SSF
<i>Spirorbis</i> (Daudin, 1800)	SSF
Sabellaridae	
<i>Sabellaria spinulosa</i> (Leuckart, 1849)	SSF
Spionida	
Spionidae	
<i>Aonides oxycephala</i> (Sars, 1862)	DF
<i>Dipolydora</i> (Verrill, 1881)	DF
<i>Malacoceros fuliginosus</i> (Claparède, 1870)	DF
<i>Scolelepis (Parascolelepis) tridentata</i> (Southern, 1914)	DF
<i>Scolelepis (Scolelepis) foliosa</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)	DF
<i>Spio filicornis</i> (Müller, 1776)	DF
Terebellida	
Ctenodrilidae	
Ctenodrilidae indet.	DF
Cirratulidae	
<i>Heterocirrus</i> (Grube, 1855)	DF
Ampharetidae	
<i>Amphicteis gunneri</i> (M. Sars, 1835)	DF
Terebellidae	
<i>Amphitrite johnstoni</i> (Malmgren, 1865)	DF
<i>Amphitrite rubra</i> (Risso, 1826)	DF
<i>Axionice maculata</i> (Dalyell, 1853)	DF
<i>Eupolymnia nebulosa</i> (Montagu, 1818)	DF
<i>Eupolymnia nesidensis</i> (Delle Chiaje, 1828)	DF
<i>Nicolea venustula</i> (Montagu, 1818)	DF
<i>Nicolea zostericola</i> (Örsted, 1844)	DF
<i>Pista elongata</i> (Moore, 1909)	DF
<i>Polycirrus aurantiacus</i> (Grube, 1860)	DF
<i>Polycirrus medusa</i> (Grube, 1850)	DF
<i>Thelepus setosus</i> (Quatrefages, 1866)	DF
<i>Trichobranthus glacialis</i> (Malmgren, 1866)	DF
Eunicida	
Eunicidae	
<i>Leodice torquata</i> (Quatrefages, 1866)	mf-P
<i>Lumbrineris funchalensis</i> (Kinberg, 1865)	mf-P
<i>Lysidice ninetta</i> (Audouin & Milne-Edwards, 1833)	mf-P
<i>Marphysa fallax</i> (Marion & Bobretzky, 1875)	mf-P
<i>Nematonereis unicornis</i> (Grube, 1840)	mf-P
Dorvilleidae	
<i>Ophryotrocha dubia</i> (Hartmann-Schröder, 1974)	mf-P

Phyllodocida

Nereididae

<i>Leonnates glauca</i> (Claparède, 1870)	mf-P
<i>Nereis pelagica</i> (Linnaeus, 1758)	mf-P
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)	mf-P
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1834)	G

Polynoidae

<i>Harmothoe extenuata</i> (Grube, 1840)	mf-P
<i>Harmothoe impar</i> (Johnston, 1839)	mf-P
<i>Harmothoe spinifera</i> (Ehlers, 1864)	mf-P
<i>Lepidonotus clava</i> (Montagu, 1808)	mf-P
<i>Subadyte pellucida</i> (Ehlers, 1864)	mf-P

Pholoidae

<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839	mf-P
---------------------------------------	------

Sigalionidae

<i>Sthenelais boa</i> (Johnston, 1833)	mf-P
--	------

Phyllodocidae

<i>Eulalia aurea</i> (Gravier, 1896)	mf-P
<i>Eulalia bilineata</i> (Johnston, 1840)	mf-P
<i>Eulalia expusilla</i> (Pleijel, 1987)	mf-P
<i>Eulalia tripunctata</i> (McIntosh, 1874)	mf-P
<i>Eumida sanguinea</i> (Örsted, 1843)	mf-P
<i>Mysta picta</i> (Quatrefages, 1866)	mf-P
<i>Nereiphylla rubiginosa</i> (Saint-Joseph, 1888)	mf-P
<i>Notophyllum foliosum</i> (Sars, 1835)	mf-P
<i>Phyllodoce bruneoviridis</i> Saint-Joseph, 1898	mf-P

Sphaerodoridae

<i>Sphaerodoropsis minuta</i> (Webster & Benedict, 1887)	mf-P
--	------

Syllidae

<i>Amblyosyllis formosa</i> (Claparède, 1863)	sf-P
<i>Autolytus</i> (<i>Autolytus</i>) - <i>Myrianida</i> (Milne Edwards, 1845)	sf-P
<i>Eurysyllis tuberculata</i> (Ehlers, 1864)	sf-P
<i>Eusyllis assimilis</i> (Marenzeller, 1875)	sf-P
<i>Eusyllis blomstrandii</i> (Malmgren, 1867)	sf-P
<i>Exogone</i> (<i>Exogone</i>) <i>naidina</i> (Örsted, 1845)	sf-P
<i>Haplosyllis spongicola</i> (Grube, 1855)	sf-P
<i>Myrianida edwardsi</i> (Saint Joseph, 1887)	sf-P
<i>Myrianida prolifera</i> (O.F. Müller, 1788)	sf-P
<i>Nudisyllis pulligera</i> (Krohn, 1852)	sf-P
<i>Odontosyllis ctenostoma</i> (Claparède, 1868)	sf-P
<i>Pionosyllis lamelligera</i> (Saint Joseph, 1887)	sf-P
<i>Pionosyllis</i> (Malmgren, 1867)	sf-P
<i>Proceraea aurantiaca</i> (Claparède, 1868)	sf-P
<i>Salvatoria</i> (Mc Intosh, 1885)	sf-P
<i>Syllis armillaris</i> (O.F. Müller, 1776)	sf-P
<i>Syllis columbretensis</i> (Campoy, 1982)	sf-P

<i>Syllis gracilis</i> (Grube, 1840)	sf-P
<i>Syllis krohni</i> (Ehlers, 1864)	sf-P
<i>Syllis prolifera</i> (Krohn, 1852)	sf-P
<i>Syllis variegata</i> (Grube, 1860)	sf-P
<i>Syllis vittata</i> (Grube, 1840)	sf-P
<i>Syllis</i> Lamarck, 1818 (<i>S. compacta</i> ? Gravier, 1900)	sf-P
<i>Trypanosyllis (Trypanosyllis) coeliaca</i> (Claparède, 1868)	sf-P
<i>Trypanosyllis zebra</i> (Grube, 1840)	sf-P

Chaetognatha (1)

Sagittitoidea

Phragmophora

Spadellidae	
<i>Spadella</i> (Langerhans, 1880)	mf-P

Nemertea (7)

Anopla

Lineidae	
<i>Lineus ruber</i> (Müller, 1774)	mf-P
<i>Micrura</i> (Ehrenberg, 1871)	mf-P

Enopla

Oerstediidae	
<i>Oerstedia dorsalis</i> (Abildgaard, 1806)	sf-P
Tetrastemmatidae	
<i>Cyanophthalma cordiceps</i> (Friedrich, 1933)	sf-P
<i>Tetrastemma herouardi</i> (Oxner, 1908)	sf-P

Paleonemertea

Cephalothricidae	
<i>Cephalothrix</i> (Ørsted, 1843)	mf-P
Tubulanidae	
<i>Tubulanus</i> (Renier, 1804)	mf-P

Mollusca (73)

Polyplacophora

Chitonida

Acanthochitonidae	
<i>Acanthochitona crinita</i> (Pennant, 1777)	sf-P
Callochitoniidae	
<i>Callochiton septemvalvis</i> (Montagu, 1803)	G
Lepidochitonidae	
<i>Lepidochitona (Lepidochitona) cinerea</i> (Linnaeus, 1767)	G

Gastropoda

Vetigastropoda (sub-class)

Haliotidae	
<i>Haliotis tuberculata</i> (Linnaeus, 1758)	G

Patellidae	
<i>Patella pellucida</i> (Linnaeus, 1758)	G
Lottiidae	
<i>Tectura virginea</i> (O. F. Müller, 1776)	G
Fissurellidae	
<i>Diodora graeca</i> (Linnaeus, 1758)	G
Calliostomatidae	
<i>Calliostoma zizyphinum</i> (Linnaeus, 1758)	sf-P
Phasianellidae	
<i>Tricolia pullus</i> (Linnaeus, 1758)	G
Trochidae	
<i>Gibbula cineraria</i> (Linnaeus, 1758)	G
<i>Gibbula umbilicalis</i> (da Costa, 1778)	G
<i>Jujubinus</i> (Monterosato, 1884)	DF
Hetrobranchia (sub-class)	
Pyramidellidae	
<i>Chrysallida pellucida</i> (Dillwyn, 1817)	DF
<i>Evalea</i> (A. Adams, 1860)	DF
<i>Odostomia unidentata</i> (Montagu, 1803)	DF
<i>Turbonilla lactea</i> (Linnaeus, 1758)	DF
Nudibranchia	
Doridacea indet.	sf-P
Onchidorididae	
<i>Acanthodoris pilosa</i> (Abildgaard in Müller, 1789)	sf-P
Opisthobranchia	
Aplysiidae	
<i>Aplysia punctata</i> (Cuvier, 1803)	G
Retusidae	
<i>Retusa truncatula</i> (Bruguière, 1792)	G
Pleurobranchidae	
<i>Pleurobranchus</i> (Cuvier, 1804)	G
Cephalaspidea	
Phelinidae	
<i>Philine punctata</i> (J. Adams, 1800)	G
Caenogastropoda (sub-class)	
[Caenogastropoda]	
Bittiinae	
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	DF
Cerithiopsidae	
<i>Cerithiopsis barleei</i> (Jeffreys, 1867)	DF
<i>Cerithiopsis tubercularis</i> (Montagu, 1803)	DF
Eulimidae	
<i>Vitreolina philippi</i> (de Rayneval & Ponzi, 1854)	DF
Triphoridae	
<i>Marshallora adversa</i> (Montagu, 1803)	DF

Littorinimorpha	
Rissoidae	
<i>Alvania beanii</i> (Hanley in Thorpe, 1844)	DF
<i>Alvania cancellata</i> (da Costa, 1778)	DF
<i>Alvania punctura</i> (Montagu, 1803)	DF
<i>Manzonina crassa</i> (Kanmacher, 1798)	DF
<i>Onoba aculeus</i> (Gould, 1841)	DF
<i>Onoba semicostata</i> (Montagu, 1803)	DF
<i>Pusillina inconspicua</i> (Alder, 1844)	DF
<i>Rissoa guerinii</i> (Récluz, 1843)	DF
<i>Rissoa lilacina</i> (Récluz, 1843)	DF
<i>Rissoa membranacea</i> (J. Adams, 1800)	DF
<i>Rissoa parva</i> (da Costa, 1778)	DF
Barleeiidae	
<i>Barleeia unifasciata</i> (Montagu, 1803)	DF
<i>Crisilla semistriata</i> (Montagu, 1808)	DF
Cingulopsidae	
<i>Eatonina fulgida</i> (Adams J., 1797)	DF
Littorinidae	
<i>Lacuna parva</i> (da Costa, 1778)	G
Triviidae	
<i>Trivia arctica</i> (Pulteney, 1799)	sf-P
<i>Trivia monacha</i> (da Costa, 1778)	sf-P
Velutinidae	
<i>Lamellaria latens</i> (Müller O. F., 1776)	G
<i>Lamellaria perspicua</i> (Linnaeus, 1758)	G
Neogastropoda	
Buccinidae	
<i>Chauvetia brunnea</i> (Donovan, 1804)	DF
Mangeliidae	
<i>Mangelia costata</i> (Pennant, 1777)	DF
<i>Propebela rufa</i> (<i>Oenopota rufa</i>) (Montagu, 1803)	sf-P
Nassariidae	
<i>Nassarius incrassatus</i> (Strøm, 1768)	sf-P
<i>Nassarius reticulatus</i> (Linnaeus, 1758)	sf-P
Muricidae	
<i>Ocenebra erinaceus</i> (Linnaeus, 1758)	sf-P
<i>Ocenebrina aciculata</i> (Lamarck, 1822)	sf-P
Raphitomidae	
<i>Raphitoma linearis</i> (Montagu, 1803)	sf-P
<i>Raphitoma purpurea</i> (Montagu, 1803)	sf-P
Bivalvia	
[Euheterodonta]	
Hiatellidae	
<i>Hiatella arctica</i> (Linnaeus, 1767)	SSF

Lucinoida	
Lucinidae	
<i>Loripes lucinalis</i> (Lamarck, 1818)	SSF
Mytiloida	
Mytilidae	
<i>Modiolula phaseolina</i> (Philippi, 1844)	SSF
<i>Musculus discors</i> (Linnaeus, 1767)	SSF
<i>Musculus subpictus</i> (Cantraine, 1835)	SSF
<i>Rhomboidella prideauxi</i> (Leach, 1815)	SSF
Nuculida	
Nuculidae	
<i>Nucula</i> (Lamarck, 1799) - <i>Nucula sulcata</i> (Bronn, 1831)	SSF
Pectinoida	
Anomiidae	
<i>Anomia ephippium</i> Linnaeus, 1758	SSF
<i>Monia patelliformis</i> (Linnaeus, 1767)	SSF
Pectinidae	
<i>Aequipecten opercularis</i> (Linnaeus, 1758)	SSF
Pedinae	
<i>Mimachlamys varia</i> (Linnaeus, 1758)	SSF
Veneroida	
Cardiidae	
<i>Acanthocardia echinata</i> (Linnaeus, 1758)	SSF
<i>Parvicardium pinnulatum</i> (Conrad, 1831)	SSF
Kelliidae	
<i>Kellia suborbicularis</i> (Montagu, 1803)	SSF
Semelidae	
<i>Abra</i> Lamarck, 1818 - <i>Abra alba</i> (W. Wood, 1802)	SSF
Tellinidae	
Tellinidae indet.	SSF
Veneridae	
<i>Irus irus</i> (Linnaeus, 1758)	SSF
<i>Timoclea ovata</i> (Pennant, 1777)	SSF
Nematoda	
Nematoda indet.	sf-P
Arthropoda (108)	
Maxillopoda	
Sessilia	
Archaeobalanidae	
<i>Acasta spongites</i> (Poli, 1791)	SSF
Balanidae	
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	SSF
Verrucidae	
<i>Verruca stroemia</i> (O.F. Müller, 1776)	SSF

Malacostraca	
Isopoda	
Anthuridae	
<i>Anthura gracilis</i> (Montagu, 1808)	mf-P
<i>Calathura norvegica</i> (Sars, 1872)	G
Arcturidae	
<i>Astacilla dilatata</i> (Sars, 1882)	G
<i>Astacilla danmoniensis</i> (Stebbing, 1874)	G
Gnathiidae	
<i>Gnathia dentata</i> (Sars G.O., 1872)	mf-P
<i>Gnathia maxillaris</i> (Montagu, 1804)	mf-P
Idoteidae	
<i>Idotea balthica</i> (Pallas, 1772)	G
<i>Stenosoma lancifer</i> (Miers, 1881)	G
Janiridae	
<i>Janira maculosa</i> (Leach, 1814)	DF
Sphaeromatidae	
<i>Cymodoce</i> (Leach, 1814)	G
<i>Dynamene bidentata</i> (Adams, 1800)	G
<i>Dynamene magnitorata</i> Holdich, 1968	G
Isopoda indet.	
Nebaliacea	
Nebaliidae	
<i>Nebalia bipes</i> (Fabricius, 1780)	DF
Cumacea	
Bodotriidae	
<i>Bodotria</i> (Goodsir, 1843)	MSF
Mysida	
Mysidae	
<i>Praunus inermis</i> (Rathke, 1843)	DF
Tanaidacea	
Apseudidae	
<i>Apseudopsis latreillii</i> (Milne-Edwards, 1828)	DF
<i>Apseudes talpa</i> (Montagu, 1808)	DF
Amphipoda	
Ampeliscidae	
<i>Ampelisca spinipes</i> (Boeck, 1861)	MSF
Amphilochidae	
<i>Amphilochus neapolitanus</i> Della Valle, 1893	DF
Ampithoidae	
<i>Ampithoe gammaroides</i> (Bate, 1856)	G
<i>Ampithoe ramondi</i> (Audouin, 1826)	G
<i>Sunamphitoe pelagica</i> (Milne-Edwards, 1830)	G
Aoridae	
<i>Aora spinicornis</i> (Afonso, 1976)	DF
<i>Lembos</i> (Bate, 1857)	DF

<i>Microdeutopus versiculatus</i> (Bate, 1856)	DF
<i>Microdeutopus</i> (Costa, 1853)	DF
Calliopiidae	
<i>Apherusa bispinosa</i> (Bate, 1857)	DF
<i>Apherusa cirrus</i> (Bate, 1862)	DF
<i>Apherusa jurinei</i> (Milne-Edwards, 1830)	DF
<i>Apherusa ovalipes</i> (Norman & Scott, 1906)	DF
Caprellidae	
<i>Caprella acanthifera</i> (Leach, 1814)	G
<i>Caprella fretensis</i> (Stebbing, 1878)	G
<i>Phthisica marina</i> (Slabber, 1769)	G
Corophiidae	
<i>Apocorophium acutum</i> (Chevreux, 1908)	DF
<i>Crassikorophium bonellii</i> (Milne Edwards, 1830)	DF
Dexaminidae	
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	DF
<i>Dexamine thea</i> (Boeck, 1861)	DF
<i>Tritaeta gibbosa</i> (Bate, 1862)	mf-P
Hyalidae	
<i>Apohyale prevostii</i> (Milne-Edwards, 1830)	DF
Iphimediidae	
<i>Iphimedia obesa</i> (Rathke, 1843)	DF
Ischyroceridae	
<i>Erichthonius punctatus</i> (Bate, 1857)	DF
<i>Jassa falcata</i> (Montagu, 1808)	MSF
<i>Jassa pusilla</i> (Sars, 1894)	MSF
Leucothoidae	
<i>Leucothoe spinicarpa</i> (Abildgaard, 1789)	mf-P
Lysianassidae	
<i>Lysianassa ceratina</i> (Walker, 1889)	mf-P
<i>Nannonyx spinimanus</i> (Walker, 1895)	mf-P
<i>Orchomene humilis</i> (Costa, 1853)	mf-P
<i>Tryphosella</i> (Bonnier, 1893)	mf-P
Maeridae	
<i>Elasmopus</i> (Costa, 1853)	G
<i>Maera grossimana</i> (Montagu, 1808)	DF
<i>Maera inaequipis</i> (Costa, 1857)	DF
Melitidae	
<i>Abludomelita gladiosa</i> (Bate, 1862)	mf-P
<i>Abludomelita obtusata</i> (Montagu, 1813)	mf-P
<i>Melita hergensis</i> (Reid, 1939)	mf-P
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)	mf-P
Microprotopidae	
<i>Microprotopus longimanus</i> Chevreux, 1887	DF
Nuuanuidae	
<i>Gammarella fucicola</i> (Leach, 1814)	DF

<i>Gammarella</i> ? (Bate, 1857)	DF
Photidae	
<i>Gammaropsis maculata</i> (Johnston, 1828)	G
<i>Photis longicaudata</i> (Bate & Westwood, 1862)	MSF
Podoceridae	
<i>Podocerus variegatus</i> (Leach, 1814)	G
Stenothoidae	
<i>Metopa bruzelii</i> (Goes, 1866)	mf-P
Urothoidae	
<i>Urothoe brevicornis</i> (Bate, 1862)	MSF
Decapoda	
Crangonidae	
<i>Philocheras fasciatus</i> (Risso, 1816)	mf-P
Hippolytidae	
<i>Eualus cranchii</i> (Leach, 1817 [in Leach, 1815-1875])	mf-P
<i>Eualus occultus</i> (Lebour, 1936)	mf-P
<i>Eualus pusiolus</i> (Krøyer, 1841)	mf-P
<i>Hippolyte varians</i> (Leach, 1814 [in Leach, 1813-1814])	mf-P
Palaemonidae	
<i>Palaemon serratus</i> (Pennant, 1777)	mf-P
Processidae	
<i>Processa edulis crassipes</i> (Nouvel & Holthuis, 1957)	mf-P
Porcellanidae	
<i>Pisidia longicornis</i> (Linnaeus, 1767)	mf-P
Paguridae	
<i>Anapagurus hyndmanni</i> (Bell, 1846)	mf-P
<i>Pagurus bernhardus</i> (Linnaeus, 1758)	mf-P
<i>Pagurus cuanensis</i> (Bell, 1846)	mf-P
<i>Pagurus pubescens</i> (Krøyer, 1838)	mf-P
Galatheidae	
<i>Galathea nexa</i> (Embleton, 1834)	mf-P
<i>Galathea squamifera</i> (Leach, 1814)	mf-P
<i>Galathea strigosa</i> (Linnaeus, 1761)	mf-P
Atelecyclidae	
<i>Atelecyclus rotundatus</i> (Olivi, 1792)	mf-P
Cancridae	
<i>Cancer pagurus</i> (Linnaeus, 1758)	mf-P
Epialtidae	
<i>Pisa armata</i> (Latreille, 1803)	mf-P
<i>Pisa tetraodon</i> (Pennant, 1777)	mf-P
Inachidae	
<i>Achaeus cranchii</i> (Leach, 1817)	mf-P
<i>Macropodia deflexa</i> (Forest, 1978)	mf-P
Leucosiidae	
<i>Ebalia tuberosa</i> (Pennant, 1777)	mf-P
Majidae	

<i>Eurynome spinosa</i> (Hailstone, 1835)	mf-P
<i>Maja squinado</i> (Herbst, 1788)	mf-P
Nephropidae	
<i>Homarus gammarus</i> (Linnaeus, 1758)	mf-P
Oregoniidae	
<i>Hyas coarctatus</i> (Leach, 1816)	mf-P
Pilumnidae	
<i>Pilumnus hirtellus</i> (Linnaeus, 1761)	mf-P
Pirimelidae	
<i>Pirimela denticulata</i> (Montagu, 1808)	mf-P
Portunidae	
<i>Carcinus maenas</i> (Linnaeus, 1758)	mf-P
Polybiidae	
<i>Necora puber</i> (Linnaeus, 1767)	mf-P
Xanthidae	
<i>Lophozozymus incisus</i> (H. Milne Edwards, 1834)	mf-P
<i>Xantho pilipes</i> (A. Milne-Edwards, 1867)	mf-P

Pycnogonida

Pantopoda

Ammotheidae	
<i>Achelia echinata</i> (Hodge, 1864)	DF
<i>Achelia hispida</i> (Hodge, 1864)	DF
<i>Ammothella longipes</i> (Hodge, 1864)	DF
Phoxichilidiidae	
<i>Anoplodactylus angulatus</i> (Dohrn, 1881)	mf-P
<i>Anoplodactylus petiolatus</i> (Krøyer, 1844)	mf-P
Callipallenidae	
<i>Callipallene brevisrostris</i> (Johnston, 1837)	mf-P
Endeidae	
<i>Endeis spinosa</i> (Montagu, 1808)	mf-P
Nymphonidae	
<i>Nymphon gracile</i> (Leach, 1814)	mf-P
<i>Nymphon brevisrostre</i> (Hodge, 1863)	mf-P

Echinodermata (17)

Ophiuroidea

Ophiurida

Amphiuridae	
<i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje, 1828)	DF
Ophiotrichidae	
<i>Ophiothrix fragilis</i> (Abildgaard, in O.F. Müller, 1789)	DF
Ophiuridae	
<i>Ophiura albida</i> (Forbes, 1839)	DF

Crinoidea

Comatulida

Antedonidae	
-------------	--

<i>Antedon bifida</i> (Pennant, 1777)	MSF
Holothuroidea	
Aspidochirotida	
Holothuriidae	
<i>Holothuria (Panningothuria) forskali</i> (Delle Chiaje, 1823)	DF
Dendrochirotida	
Cucumariidae	
<i>Aslia lefevrii</i> (Barrois, 1882)	MSF
<i>Cucumaria frondosa</i> (Gunnerus, 1767)	MSF
<i>Ocnus lacteus</i> (Forbes & Goodsir, 1839)	MSF
<i>Pawsonia saxicola</i> (Brady & Robertson, 1871)	MSF
Phyllophoridae	
<i>Thyone fusus</i> (O.F. Müller, 1776)	MSF
Asteroidea	
Forcipulatida	
Asteroiidae	
<i>Asterias rubens</i> (Linnaeus, 1758)	sf-P
<i>Marthasterias glacialis</i> (Linnaeus, 1758)	sf-P
Paxillosida	
Luidiidae	
<i>Luidia ciliaris</i> (Philippi, 1837)	mf-P
Valvatida	
Asterinidae	
<i>Asterina gibbosa</i> (Pennant, 1777)	sf-P
Spinulosida	
Echinasteridae	
<i>Henricia sanguinolenta</i> (O.F. Müller, 1776)	MSF
Echinoidea	
Camarodonta	
Echinidae	
<i>Echinus esculentus</i> (Linnaeus, 1758)	sf-P
Parechinidae	
<i>Psammechinus miliaris</i> (P.L.S. Müller, 1771)	DF

Chordata (32)

Asciacea	
Aplousobranchia	
Polyclinidae	
<i>Aplidium glabrum</i> (Verrill, 1871)	SSF
<i>Aplidium pallidum</i> (Verrill, 1871)	SSF
<i>Aplidium punctum</i> (Giard, 1873)	SSF
<i>Aplidium turbinatum</i> (Savigny, 1816)	SSF
<i>Aplidium</i> Savigny, 1816 (<i>A. elegans</i> (Giard, 1872))	SSF
<i>Morchellium argus</i> (Milne-Edwards, 1841)	SSF
<i>Polyclinum aurantium</i> (Milne-Edwards, 1841)	SSF
Polyclinidae indet.	SSF

Polycitoridae - Clavelinidae	
Polycitoridae - Clavelinidae indet. [<i>Archidistoma aggregatum</i> (Garstang, 1891)]	SSF
Didemnidae	
<i>Didemnum maculosum</i> (Milne-Edwards, 1841)	SSF
<i>Diplosoma listerianum</i> (Milne-Edwards, 1841)	SSF
<i>Lissoclinum perforatum</i> (Giard, 1872)	SSF
<i>Trididemnum</i> (Della Valle, 1881)	SSF
Phlebobranchia	
Asciidiidae	
<i>Ascidia mentula</i> (Müller, 1776)	SSF
Cionidae	
Cionidae indet.	SSF
Corellidae	
<i>Corella parallelogramma</i> (Müller, 1776)	SSF
Stolidobranchia	
Styelidae	
<i>Botryllus schlosseri</i> (Pallas, 1766)	SSF
<i>Dendrodoa grossularia</i> (Van Beneden, 1846)	SSF
<i>Distomus variolosus</i> Gaertner, 1774	SSF
<i>Styela rustica</i> (Linnaeus, 1767)	SSF
Molgulidae	
<i>Molgula citrina</i> Alder & Hancock, 1848	SSF
<i>Molgula tubifera</i> (Orstedt, 1844)	SSF
Pyuridae	
<i>Pyura</i> (Molina, 1782)	SSF
Actinopterygii	
Anguilliformes	
Congridae	
<i>Conger conger</i> (Linnaeus, 1758)	mf-P
Gadiformes	
Lotidae	
<i>Ciliata mustela</i> (Linnaeus, 1758)	mf-P
Gadidae	
<i>Trisopterus luscus</i> (Linnaeus, 1758)	mf-P
Gobiesociformes	
Gobiesocidae	
<i>Lepadogaster lepadogaster</i> (Bonnaterre, 1788)	mf-P
Perciformes	
Blenniidae	
<i>Parablennius gattorugine</i> (Linnaeus, 1758)	mf-P
Labridae	
<i>Labrus bergylta</i> (Ascanius, 1767)	mf-P
<i>Labrus mixtus</i> (Linnaeus, 1758)	mf-P
Pleuronectiformes	
Cynoglossidae	
<i>Cynoglossus</i> (Hamilton, 1822)	mf-P

Scorpaeniformes

Cottidae

Taurulus bubalis (Euphrasen, 1786)

mf-P

Classe indet.

Loxodonta rosea

G

Annexe 3. Liste des publications et des communications scientifiques principales**PUBLICATIONS**

Leclerc J-C, Riera P, Leroux C, Lévêque L, Davoult D. (sous presse) Temporal variation of organic matter supply in kelp forests: linking structure to trophic functioning, *Marine Ecology Progress Series* DOI: 10.3354/meps10564

Leclerc J-C, Riera P, Leroux C, Lévêque L, Laurens M., Schaal, G. Davoult D. (sous presse) Trophic significance of kelps in kelp communities in Brittany (France) inferred from isotopic comparisons, *Marine Biology* DOI: 10.1007/s00227-013-2306-5

Leclerc J-C, Riera P, Noël L M.-L J, Leroux C, Andersen A. (sous presse) Trophic ecology of *Pomatoschistus microps* within an Intertidal Bay (Roscoff, France), investigated through gut content and stable isotope analyses, *Marine Ecology* DOI: 10.1111/maec.12071

COMMUNICATIONS

Leclerc J-C, Davoult D, Lévêque L, Leroux C, Schaal G, Riera P (Oral programmé) Organic matter supply in European kelp forests: Temporal variations and consequences on community structures - 10th International Temperate Reefs Symposium (ITRS), 12-17 Janvier 2014, Perth, Australie

Leclerc J-C, Riera P, Leroux C, Lévêque L, Davoult D (Oral) Ecology in a European Kelp Forest (*Laminaria hyperborea*): Linking Biodiversity to Trophic Structure and Functioning - 8th International Conference on Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies (IsoEcol), 20-24 Août 2012, Brest, France

Leclerc J-C, Riera P, Leroux C, Lévêque L, Davoult D (Poster) Specific assemblages and Trophic structure within microhabitats of a *Laminaria hyperborea* Forest - 8th International Conference on Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies (IsoEcol), 20-24 Août 2012, Brest, France

Leclerc J-C, Riera P, Leroux C, Lévêque L, Davoult D (Oral) Ecology in Kelp Forests: Linking Biodiversity to Ecosystem Functioning - Journée des Jeunes Chercheurs de la Station Biologique de Roscoff, 24 November 2011, Roscoff, France

Leclerc J-C, Riera P, Noël L M.-L J, Leroux C, Andersen A (Oral) Ecologie trophique de deux poissons intertidaux, *Pomatoschistus microps* & *Gobius paganellus*: Analyses complémentaires « Isotopes Stables - Contenus Stomacaux » - Journées des Jeunes Chercheurs de la Société Française des Isotopes Stables 12-14 Octobre 2011, Brest, France

Leclerc J-C, Riera P, Leroux C, Lévêque L, Davoult D (Digital Object) Biodiversity of a Northern Brittany *Laminaria hyperborea* forest (France): Trophic structure and functioning - World conference on Marine Biodiversity, 26-30 Septembre 2011, Aberdeen, Ecosse.

Leclerc J-C, Riera P, Leroux C, Lévêque L, Davoult D (Poster) Biodiversity of a Northern Brittany *Laminaria hyperborea* forest (France): Trophic structure and functioning - Colloque du centre des sciences de la mer et Journées des doctorants, 12-15 Septembre 2011, Paris, France

Thiébaud E, Dauvin J-C, Gentil F, Lavie E, **Leclerc J-C**. Long-term changes in a fine sand macrobenthic community from the Bay of Morlaix (western English Channel): thirty years of sampling - Colloque Aquashift 'Life in warning waters', Octobre 2010, Kiel, Allemagne

Résumé

Les forêts de laminaires représentent un habitat emblématique des fonds sous-marins rocheux dans les milieux tempérés. En Bretagne, ces écosystèmes sont dominés par *Laminaria hyperborea*, espèce exploitée pour sa teneur en alginates, par l'industrie goémonière. Dans le cadre de cette exploitation régionale, l'objectif de ce travail de thèse est de caractériser la biodiversité, la structure et le fonctionnement trophique associés à ces communautés en conditions naturelles et exploitées. Des échantillonnages réalisés sur deux stations de la côte bretonne ont mis en évidence la présence d'au moins 110 espèces algales et 462 espèces animales dans ces milieux. Cette diversité taxonomique est représentée par des assemblages structurés au sein de microhabitats stratifiés, présentant différents degrés de complexité. La compréhension de cette stratification ajoute une dimension à intégrer pour une exploitation de *L. hyperborea* durable du point de vue des communautés associées. Avec un partitionnement de la ressource à micro-échelle, le réseau trophique global est principalement supporté par le phytoplancton, les laminaires et les macroalgues associées. La diversité des cycles saisonniers (*i.e.* croissance, senescence) différenciant ces sources influence à la fois leur utilisation indirecte à travers les voies détritiques et leur utilisation directe par les brouteurs. L'ensemble de ces résultats montre l'importance de déterminer la diversité fonctionnelle dans son ensemble au sein des forêts de laminaires. Cette diversité doit être considérée à multi-échelle afin d'appréhender le degré de stabilité de l'écosystème.

Laminaires, Diversité, Réseaux trophiques, Complexité, Isotopes stables, Biomasses

Abstract

Kelp forests are emblematic habitats of temperate rocky reefs. In Brittany, these ecosystems are dominated by *Laminaria hyperborea*, this species is harvested for its alginic acid content. The aim of this thesis work is to characterise the biodiversity, structure and trophic functioning that feature these communities in natural and harvested conditions. The incidence of at least 572 species (110 algae and 462 fauna) was reported from sampling performed within two stations off the coast of Brittany. Diverse assemblages were highlighted according to the stratification of kelp forests in various microhabitats, with contrasting complexities. The link between habitat stratification and associated biodiversity suggests that considering this stratification is necessary for a sustainable management of this ecosystem. Within local food web, while the resource was partitioned at micro-scale, trophic pathways were based on phytoplankton, kelp and associated seaweeds. The seasonal cycle (*i.e.* the alternation of growth and senescence phases) of food sources proved to influence consumption by associated communities (both indirect consumption through detrital pathways and direct consumption through grazing). The results of this thesis highlighted the importance to ascertain the overall functional diversity within kelp forests. This diversity needs to be taken into consideration at a multi-scale level in order to comprehend ecosystem stability.

Kelp, Food webs, Diversity, Complexity, Stable isotopes, Biomass