HAL
open science

Structure et fonctionnement des réseaux trophiques associés aux écosystèmes littoraux rocheux en situation écologiques contrastées : approches isotopiques et biochimiques combinées

Gauthier Schaal

To cite this version:

Gauthier Schaal. Structure et fonctionnement des réseaux trophiques associés aux écosystèmes littoraux rocheux en situation écologiques contrastées : approches isotopiques et biochimiques combinées. Ecosystèmes. Paris 6, 2009. Français. NNT : . tel-01110855

HAL Id: tel-01110855

https://hal.sorbonne-universite.fr/tel-01110855

Submitted on 29 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.

Avertissement

Au vu de la législation sur les droits d'auteur, ce travail de thèse demeure la propriété de son auteur, et toute reproduction de cette oeuvre doit faire l'objet d'une autorisation de l'auteur. (cf Loi n°92-597; 1/07/1992. Journal Officiel, 2/07/1992)

THESE DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

Spécialité

Sciences de l'Environnement

Présentée par

M. Gauthier SCHAAL

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR de L'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

Structure et fonctionnement des réseaux trophiques associés aux écosystèmes littoraux rocheux en situations écologiques contrastées. Approches isotopiques et biochimiques combinées

Soutenue le 9 décembre 2009

Devant le jury composé de :

Dr Mireille HARMELIN-VIVIEN. Station Marine d'Endoume.	(Rapportrice)
Pr Jacques CLAVIER. Institut Universitaire Européen de la Mer	(Rapporteur)
Pr Bernard KLOAREG. Station Biologique de Roscoff	(Examinateur)
Dr Jacques GRALL. Institut Universitaire Européen de la Mer	(Examinateur)
Dr Tarik MEZIANE. Museum National d'Histoire Naturelle	(Examinateur)
Dr Pascal RIERA. Station Biologique de Roscoff	(Directeur de Thèse)

L'ensemble des pages de cette thèse suffirait à peine pour contenir les noms de toutes les personnes que je souhaite remercier pour leur présence à mes côtés, ponctuellement ou sur l'ensemble de ces 5 ans à Roscoff

Avant toutes choses, je souhaite remercier Eric Thiébaut et Alain Nierga, la grosse voix et la petite fée du Master Océano de Paris VI. Rien de tout ceci n'aurait été possible s'ils n'avaient pas décidé en septembre 2004 de faire confiance à ces deux banlieusards du 95 un peu paumés, un peu lourds à venir les harceler quotidiennement pour être pris dans un master d'océano alors que l'ensemble de leurs connaissances sur le milieu marin se résumait à l'épopée du commandant Cousteau et de sa Calypso, et quelques records d'apnée dans une baignoire entre 6 et 7 ans.

Je souhaite également évidemment apporter toute ma reconnaissance à Pascal Riera pour son encadrement durant ces 4 années de master 2 et de thèse. Son encadrement mêlant présence et discrétion a su me permettre de laisser libre cours à mes idées souvent farfelues tout en étant remis dans la bonne voie lorsque cela était nécessaire (et ca l'a été… souvent).

Je tiens à remercier Bernard Kloareg pour m'avoir accueilli au sein de la Station Biologique de Roscoff toutes ces années et pour avoir accepté de présider mon jury de thèse.

Tous mes remerciements vont également à Mme Mireille Harmelin-Vivien et M. Jacques Clavier pour avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse.

Je veux aussi remercier Jacques Grall pour avoir accepté d'examiner mon travail de thèse, ainsi que pour toute la partie sur le port de Brest réalisée en collaboration avec lui. Cette collaboration a été des plus enrichissantes de mon côté, et je souhaite vraiment qu'elle soit poursuivie dans le futur. Merci également à Tarik Méziane qui a accepté de chambouler son emploi du temps pour participer à ce jury.

Je souhaite aussi apporter ma grande reconnaissance à Philippe Potin et Jean-Marc Roussel pour les discussions très enrichissantes que nous avons pu avoir à l'occasion de mes comités de thèse.

Toutes les données isotopiques présentées dans cette thèse ont été mesurées par Cédric Leroux, que je remercie sincèrement pour son implication dans mon travail. Remets-toi vite…

J'ai réalisé ma thèse au sein d'une équipe exceptionnelle. Ecologie Benthique n'existe plus officiellement, mais réunir tant de personalités aussi fortes dans une même équipe tenait d'une gageure que seul son chef, Dominique Davoult, pouvait réaliser. Diriger avec autant de décontraction une équipe comprenant 5 à 6 des pires caractères qu'il m'ait été donné de rencontrer est un exploit quotidien qu'il convient de saluer comme il se doit. Je ne peux que remercier chacun des membres de cette équipe individuellement, car tous me manqueront lorsque je serais amené à quitter Roscoff.

Merci donc à Franck, pour ses conseils en déter', pour ses humiliations publiques en cas d'erreur flagrante (ouais, mais moi je sais reconnaître une *Pisidia*…) et ces quelques (quand même) gloires que j'essaie de faire durer au maximum (j'avais bien dit que c'était une *Processa* !). Merci à Thierry, l'homme le plus susceptible et rancunier du monde, mais toujours preneur pour les discussions scientifiques improvisées ou pour l'humour douteux qui caractérise la majorité des pauses café de l'équipe. Merci à Guy qui est probablement le plus grand artisan de l'humour mentionné plus haut, mais dont certaines blagues resteront quand même dans ma mémoire (savez vous ce qu'est un cocktail « fond de culotte » ?). Merci à Céline, la bonne fée de l'enseignement qui retourne (enfin !) à ses premières amours… Merci à Renaud, camarade Santecois et collègue de quelques virées nocturnes mémorables. Merci à Aline, je t'assure qu'une côte de bœuf avec un p'tit Côtes du Rhône, c'est quand

même quelque chose ! Merci enfin à Eric, toujours partant pour une bonne bière chez Janie lorsque madame n'est pas là, et également à Sophie, la petite dernière, qui prend un départ prometteur dans cette équipe de fous (mais il faudra quand même faire un peu plus de gâteaux).

Je remercie également le petit peuple des précaires de l'équipe, ceux qui sont déjà partis pour des cieux plus cléments, avec évidemment le docteur Cihèrehère Hubas, nouveau monsieur nématode du Museum et plus grand spécialiste au monde de l'Aber de Roscoff, Marie-Cécile, une touche de douceur dans un monde de brutes, Fifine, une touche de brute dans un monde de douceur. Ceux qui sont restés aussi, Caro, dont les menaces quasi-quotidiennes d'énucléation à la petit cuillère et autres sévices tout aussi sympathiques mettent l'ensemble du labo au garde à vous, Vince, camarade thèsard et complice de cet été 2006 mémorable (quoiqu'un peu dans l'excès), Clairette, dont le bruit des talons rythme les journées du labo, Madame LMLJ Noël, poissarde de première, mais toujours dans la bonne humeur, Fanny, récemment baptisée par la société des isotopistes à moustache, Jihane, qui a passé la Baie du Mont Saint Michel au peigne fin pendant 4 ans, et Sakina qui a compris que ca allait plus vite de modéliser tout ça… Merci aussi à tous les stagiaires qui sont passés par benthos pendant toutes ces années, Inga, Carole, Christophe, Sophie, Nico, Robin, Narimane, Emeline, Brice, Jean-Charles…

Je veux aussi remercier, tout le personnel de la Station, et en particulier Gaëlle et Colette qui ont noyé toutes les semaines mon bureau sous un flot de détergents, Gugu et ses girls de d'administration, tout le personnel du Gulf Stream et bien sûr Mancho, la tata de tous les thèsards du labo…

Je veux remercier toute la « bande des colocs », Sab, Frantz, Marjo, Auré, Guigui, et tous ceux qui ont contribué à cette période inoubliable où chaque journée se terminait à coup de côte de bœuf, et où on réglait les petits coups de blues à grand renforts de magrets de canard : Mancho, son Raymond et ma filleule, Louloutte et sa louloutte, Caro, Ben et leur petit monstre, Stef et son grand monstre, Marion, Manue, et tous ceux que j'oublie. Cette période restera pour moi absolument inoubliable, pour les moments passés et les amis que j'y ai découvert.

Un petit remerciement spécial aussi pour mon pote Javanaud, parti sous des cieux plus cléments, mais qui a été à mes côtés depuis les premiers jours de cette histoire.

Merci aussi à tous les « locaux » qui ont fait de ces trois ans ce qu'ils ont été, Paul, qui m'a fait décrouvrir les effets secondaires du Grand Marnier-Limonade, Didier, roi de la cotriade stéphanoise et pourfendeur de l'OL, Sergio et Lea, Chrichri et Mimi, Mr Moustache (la meilleure 3 fromages du Leon), mes camarades du Club d'Echecs de Lesneven, pour cette montée en NIII épique (il s'agit maintenant de se maintenir).

Je remercie également mes parents spour leur soutien et leur confiance durant ces années à Roscoff, et durant toutes mes études en général. Il est évident que sans eux je n'aurais jamais pu m'engager dans des études aussi longues et à l'avenir aussi incertain.

Merci enfin à Alice, qui a été à mes côtés au quotidien durant toutes ces années, et qui a supporté les sautes d'humeur qui vont avec la réalisation et la rédaction d'une thèse.

Sommaire

Introduction

I- Introduction générale : contexte écologique de d'étude 1
I.1- Les milieux côtiers : importance écologique et menaces actuelles 1
I.2- Les champs de macroalgues 1
II- Ecologie trophique des milieux rocheux 2
II.1 Diversité des sources de nourriture potentielles 2
II.2- Consommation des macroalgues par les herbivores : la voie du broutage direct 4
II.3- Importance de la voie détritique associée aux macroalgues 7
II.4- Les milieux rocheux de bas d'estran 9
III- Les forêts de Laminaires : des habitats remarquables 10
III.1- Les « Laminaires » 10
III.2 Biodiversité des forêts *à Laminaria spp*. des côtes européennes 11
III.3- Importance socio-économique des forêts de Laminaires en Europe 12
IV- Méthodes d'étude des réseaux trophiques en milieu côtier : apports du traçage isotopique naturel 14
IV.1 Méthodes d'étude en écologie trophique 14
IV.2 Principe du traçage isotopique naturel 16
IV.3 Les isotopes stables en écologie trophique : des concepts aux applications numériques 18
V- Problèmatique et objectifs de l'étude 22

Chapitre I – Matériel et méthodes

I- Echantillonnage de terrain 25
I.1- Présentation des habitats étudiés 25
I.2- Prélèvement des échantillons 27
II- Préparation des échantillons 28
II.1- Préparation des échantillons pour la spectrométrie de masse isotopique 28
II.2- Analyse en spectrométrie de masse isotopique 29
II.3- Préparation des échantillons pour les dosages biochimiques 30

Chapitre II – Fonctionnement trophique d'un système fortement anthropisé : le port de Brest

I- Contexte général et résumé 33

Article : A seasonal stable isotope survey of the food web associated to a peri-urban rocky shore.

II- Abstract 39
III- Introduction 41
IV- Material and Methods 42
IV.1- Study site and sampling 42
IV.2- Samples processing 43
IV.3- Stable isotope measurements 44

IV.4- SPOM composition 44
IV.5- Statistical analyses 44
V- Results 45
V.1- Stable isotope ratios of food sources 45
V.2- SPOM composition 47
V.3- Stable isotope ratios of consumers 47
VI- Discussion 53
VI.1- Food sources 53
VI.2- Importance of resource partitioning among filter-feeders 54
VI.3- Food web structure 55
VII- Conclusions 57
VIII- Acknowledgements 57

Chapitre III – Structure et fonctionnement dans un milieu à canopée de *Laminaria digitata*. Rôle de la composition biochimique des sources dans le fonctionnement du réseau trophique

I- Contexte général et résumé 59

<u>Article :</u> Trophic ecology in a northern Brittany (Batz Island, France) kelp (*Laminaria digitata*) forest, as investigated through stable isotopes and chemical assays.

II- Abstract 65
III- Introduction 67
IV- Material and Methods 68
IV.1- Study site 68
IV.2- Samples processing 69
IV.3- Biochemical characterization of food sources 70
IV.4- Stable isotope measurements 70
IV.5- Trophic levels estimation 71
V- Results 71
V.1- Biochemical characterization of macroalgae 71
V.2- $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of food sources 73
V.3- $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of consumers 76
VI- Discussion 80
VI.1- Nutritional value of food sources 80
VI.2- $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of food sources 81
VI.3- Food web structure of the *Laminaria digitata* forest 82
VI.4- Trophic resource of filter-feeders 83
VI.5- Trophic resource of grazers 84
VII- Conclusions 87
VIII- Acknowledgements 87

Chapitre IV – Variabilité du rôle trophique de *Laminaria digitata* pour son réseau trophique associé entre deux environnements contrastés

I- Contexte général et résumé 89

<u>Article :</u> Trophic significance of the kelp *Laminaria digitata* (Lamour.) for the associated food web: a between-sites comparison

II- Abstract 95
III- Introduction 97
IV- Material and Methods 98
IV.1- Sampling sites 98
IV.2- Samples processing 98
IV.3- Isotopic analysis 99
IV.4- Biochemical characterization of *Laminaria digitata* 100
IV.5- Data analysis 100
V- Results 101
VI- Discussion 106
VI.1- Food web structure 106
VI.2- Direct consumption of *Laminaria digitata* by grazers 107
VI.3- Consumption of kelp detritus by filter-feeders 108
VII- Conclusions 109
VIII- Acknowledgements 110

Chapitre V – Relation entre structure à micro-échelle de l'habitat rocheux et variabilité spatiale de la ressource trophique dans les forêts de *Laminaria digitata*

I- Contexte général et résumé 111

<u>Article :</u> Microhabitats on rocky shores induce small-scale spatial variability of trophic pathways.

II- Abstract 117
III- Introduction 119
IV- Material and Methods 120
IV.1- Study sites, sampling and samples processing 120
IV.2- Stable isotope measurements 120
V- Results 121
VI- Discussion 124
VII- Conclusions 126
VIII- Acknowledgements 126

Discussion générale

I- Compositions isotopiques des sources 127
II- Composition biochimique des macroalgues 129
II.1- Matière organique totale (TOM) 129
II.2- Lipides totaux 129
II.3- Rapports carbone/azote (C/N) 130
II.4- Protéines totales 131
II.5- Variabilité spatiale de la composition biochimique des sources 132
III- Ecologie trophique des brouteurs de la frange infralittorale 132
III.1- Diversité des brouteurs de la frange infralittorale 132
III.2- Identifications des sources de nourriture des brouteurs 134

III.3- Lien entre composition biochimique des sources et consommation par les brouteurs 137
IV- Rôle des détritus de macroalgues comme source de nourriture 138
IV.1- Rôle des détritus dans d'autres types de milieux : notion de complexe détritique 138
IV.2- Quantification de la contribution des détritus algaux aux régimes des filtreurs 139
V- Variabilité spatio-temporelle des réseaux trophiques de la frange infralittorale 140
V.1- Variabilité saisonnière 140
V.2- Variabilité spatiale à l'échelle locale 141
V.3- Variabilité à micro-échelle 142
V.4- Diversité et écologie trophique des prédateurs de la frange infralittorale 143
VI- Effets de l'anthropisation sur le fonctionnement trophique des écosystèmes de la frange infralittorale 145

Perspectives

I- Modalités d'assimilation de Laminaria dans les réseaux trophiques 149
II- Interactions entre forêts de Laminaires et écosystèmes adjacents 150
III- Rôle des forêts de Laminaires comme support de diversité structurelle et fonctionnelle 151

Références bibliographiques 153

Annexes 169

Liste des figures

Figure 1 : Concentration en composés phénoliques des principales algues brunes d'un estran rocheux breton (Portsall). Pc = *Pelvetia canaliculata*, Fspi = *Fucus spiralis*, Fv = *Fucus vesiculosus*, An = *Ascophyllum nodosum*, Fser = *Fucus serratus*, Bb = *Bifurcaria bifurcata*, He = *Himanthalia elongata*, Ld = *Laminaria digitata*. Source : Connan et al (2004) **6**

Figure 2 : Proportion de la production primaire nette décomposée, consommée, exportée et stockée pour différents types d'écosystèmes côtiers. Source : Duarte & Cebrián (1996) **8**

Figure 3 : Morphologie générale d'une Laminaire **10**

Figure 4 : Distribution mondiale des principales espèces constituant les forêts de Laminaires. Source : Raffelli & Hawkins (1999) **11**

Figure 5 : Four à goémon à Cléder sur la plage des Amiets. Photo : Thesupermat **13**

Figure 6 : Navire goémonier récoltant des laminaires à l'aide de scoubidous. Photo : Christophe Courteau **13**

Figure 7 : Détermination des voies de transfert trophique sur la base des rapports isotopiques de sources et consommateurs virtuels. **18**

Figure 8 : Localisation des trois sites étudiés lors de cette thèse en Bretagne **24**

Figure 9 : L'estran rocheux au site Toull an Zarpant. Image de gauche : Vue générale de l'étage médiolittoral. Image de droite : Frange infralittorale découvrant durant les basses mers de vives eaux, montrant les peuplements algaux dominés par *Laminaria digitata*. Images : V. Ouisse **25**

Figure 10 : L'estran rocheux au site Ar Pourven. Image de gauche : Vue générale du bas de l'étage médiolittoral, avec la canopée de *Fucus serratus*, ainsi que de la frange infralittorale, avec la canopée de *Laminaria digitata*. Image de droite : Frange infralittorale découvrant durant les basses mers de vives eaux, montrant la proximité du port de Bloscon. **25**

Figure 11 : Vue générale du site d'échantillonnage du Port de Brest, depuis le môle principal. Image de gauche : Vue d'ensemble du site dans son environnement, avec un arrière-plan

un pétrolier supertanker en approche du port. Image de droite : Vue montrant la zone précise où l'échantillonnage a été réalisé. Images : A. Vettoretti **26**

Figure 12 : Fonctionnement général du spectromètre de masse de rapports isotopiques **29**

Figure 13: Localisation du site d'étude en Rade de Brest (Bretagne Occidentale, France) **38**

Figure 14**:** $\delta^{13}C$ vs $\delta^{15}N$ des sources de nourriture potentielles et des consommateurs échantillonnés en novembre 2006, janvier 2007 et mai 2007 dans le Port de Brest. Les polygones représentent les aires totales occupées par les différents groupes trophiques (carnivores, brouteurs, filtreurs). Les flèches représentent le fractionnement isotopique moyen entre une source et un consommateur, d'après Vander Zanden & Rasmussen (2001) et Vanderklift & Ponsard (2003). OPOM = Matière organique particulaire en suspension du large, SPOM = Matière organique particulaire en suspension du site, SOM = Matière organique sédimentaire, Eφ = Epiphytes, El = Biofilm epilithique, *Ent = Enteromorpha sp.*, *Ulv = Ulva sp.*, *Gl = Gelidium latifolium*, *Ms = Mastocarpus stellatus*, *Pp = Palmaria palmata*, *Fs = Fucus serratus*, *Fv = Fucus vesiculosus*, *He = Himanthalia elongata*, *Ls = Laminaria saccharina* **41**

Figure 15 : Classification ascendante hiérarchique réalisée sur la base des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des espèces suspensivores échantillonnées dans le Port de Brest (A) en novembre 2006, (B) en janvier 2007, (C) en mai 2007. **47**

Figure 16: Situation du site d'étude en Manche Ocidentale **60**

Figure 17: Analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur la base des caractéristiques biochimiques normalisées des sources de nourriture. A = Individus B = Variables. Les regroupements de points correspondent (I) aux algues rouges et vertes non-calcifiées, (II) aux algues brunes et (III) aux algues rouges calcifiées. Ccris = *Chondrus crispus*, Mstell = *Mastocarpus stellatus*, Ppal = *Palmaria palmata*, Celo = *Corallina elongata*, Linc = *Lithothamnion incrsutans*, Lpin = *Laurencia pinnatifida*, Ldig = *Laminaria digitata*, Helo = *Himanthalia elongata*, Fser = *Fucus serratus*, Crup = *Cladophora rupestris* **64**

Figure 18: $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ (± écart-type) des sources potentielles de nourriture et des consommateurs échantillonnés en Octobre 2006 et Mai 2007. Les légendes pour les différents consommateurs sont indiquées dans la Table 7. Sources: SPOM = Suspended Particulate Organic Matter, SOM = Sedimented Organic Matter, El = Epilithic biofilm, Ep = Epiphytic biofilm, Cr = *Cladophora rupestris*, Ent = *Enteromorpha sp.*, Cc =

Chondrus crispus, Ms = *Mastocarpus stellatus*, Pp = *Palmaria palmata*, Lp = *Laurencia pinnatifida*, Ce = *Corallina elongata*, Fs = *Fucus serratus*, He = *Himanthalia elongata*, Ld = *Laminaria digitata*. **68**

Figure 19: $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ (± écart-type) des différents groupes trophiques récoltés à l'Ile de Batz en Octobre 2006 et Mai 2007. Les légendes des sources sont les mêmes que dans la Figure 18 **68**

Figure 20: Localisation des deux sites d'étude en Baie de Morlaix (Manche Occidentale). Du fait des vents dominants de secteur ouest, le site de l'Ile de Batz est caractérisé par un mode d'exposition exposé, alors que le site Ar Pourven est situé en conditions plus abritées. **86**

Figure 21: $\delta^{13}C$ vs. $\delta^{15}N$ moyens des sources potentielles de nourriture (■), filtreurs (Δ), déposivores (◊), brouteurs (□) et prédateurs (○) échantillonnés à l'Ile de Batz (A) et à Ar Pourven (B). Les barres grisées verticales représentent les gammes de $\delta^{15}N$ sur lesquelles se répartissent les différents niveaux trophiques. Cc = *Chondrus crispus*, Ce = *Corallina elongata*, Cr = *Cladophora rupestris*, El = Epilithic biofilm, Eφ = Epiphytes, Dc = *Dilsea carnosa*, Fs = *Fucus serratus*, Ld = *Laminaria digitata*, Ms = *Mastocarpus stellatus*, Op = *Osmundea pinnatifida*, Pp = *Palmaria palmata*, SPOM = Suspended particulate organic matter. **89**

Figure 22: Distribution des contributions possibles de *Laminaria digitata* au régime des différents filtreurs présents à Ar Pourven (gris clair) et à l'Ile de Batz (gris sombre), calculées à l'aide du modèle Isosource. La contribution moyenne (± écart-type) est indiquée dans les deux sites et représentée par les flèches. Les résultats des tests statistiques comparant la contribution de *L. digitata* dans les deux sites sont également indiqués sur le graphe (Mann-Whitney U test). **90**

Figure 23: $\delta^{13}C$ vs $\delta^{15}N$ des filtreurs récoltés (A) en Février (B) en Août et (C) en Novembre à Ar Pourven. (○) individus prélevés en surface des blocs (●) individus prélevés sous les blocs. Les barres d'erreur représentent les écarts-types. **106**

Figure 24: comparaison des $\delta^{15}N$ (± écart-type) mesurés pour les éponges *Halichondria panicea* et *Hymeniacidon sanguinea* en surface (gris clair) et sous les rochers (gris sombre) à deux différents sites, Ar Pourven et Ile de Batz. **107**

Figure 25: Relation entre le $\delta^{15}N$ mesuré à la surface des rochers et la différence de $\delta^{15}N$ entre les deux microhabitats pour l'ensemble des espèces prélevées, tous groupes trophiques et sites confondus. **107**

Figure 26 : Distribution des teneurs en lipides totaux mesurées pour les principales macroalgues caractéristiques de la frange infralittorale en Bretagne, pour l'ensemble des sites et des dates d'échantillonnages. Les barres colorées indiquent la classe à laquelle appartient chaque algue. Rouge : Rhodophyta, Brun : Phaeophyta, Vert : Chlorophyta **114**

Figure 27 : Distribution des rapports carbone/azote mesurés pour les principales macroalgues caractéristiques de la frange infralittorale en Bretagne, pour l'ensemble des sites et des dates d'échantillonnage. Les barres colorées indiquent la classe à laquelle appartient chaque algue. Rouge : Rhodophyta, Brun : Phaeophyta, Vert : Chlorophyta **115**

Figure 28 : Rapports isotopiques mesurés pour les brouteurs (carrés noirs) et les sources de nourriture (carrés blancs) dans l'ensemble de ce travail de thèse. A: Toull an Zarpant 09/10/2006 B: Toull an Zarpant 21/02/2007 C: Toull an Zarpant 18/05/2007 D: Ar Pourven 21/02/2007 E: Ar Pourven 31/08/2007 F: Ar Pourven 26/11/2007 G: Port de Brest 08/11/2006 H: Port de Brest 23/01/2007 I: Port de Brest 15/05/2007. **120**

Les chiffres en rouge indiquent l'identitié des brouteurs:

(A) 1- *Haliotis tuberculata* 2- *Patella vulgata* 3- *Gibbula pennanti* 4- *Gibbula cineraria* 5- *Helcion pellucidum* **(B)** 1- *Idotea granulosa* 2- *Haliotis tuberculata* 3- *Patella aspera* 4- *Patella vulgata* 5- *Gibbula cineraria* 6- *Helcion pellucidum* **(C)**1- *Idotea pelagica* 2- Juvéniles de Littorinidés 3- *Helcion pellucidum* (sur *Mastocarpus*) 4- *Patella vulgata* 5- *Leptochiton cancellatus* 6- *Acanthochitona crinitus* 7- *Gibbula pennanti* 8- *Gibbula cineraria* 9- *Helcion pellucidum* (sur *Laminaria*) **(D)** 1- *Idotea granulosa* 2- *Patella vulgata* 3- *Acanthochitona fascicularis* 4- *Gibbula pennanti* 5- *Helcion pellucidum laevis* 6- *Gibbula cineraria* 7- *Helcion pellucidum* **(E)** 1- *Leptochiton asellus* 2- *Haliotis tuberculata* 3- *Tricolia pullus* 4- *Patella vulgata* 5- *Gibbula cineraria* 6- *Gibbula pennanti* **(F)** 1-*Aplysia fasciata* 2- *Tectura tessulata* 3- *Callochiton septemvalvis* 4- *Patella vulgata* 5- *Gibbula cineraria* 6- *Gibbula pennanti* 7- *Helcion pellucidum* **(G)** 1- *Patella vulgata* 2- *Gibbula cineraria* 3- *Gibbula pennanti* 4- *Littorina obtusata* **(H)** 1- *Haliotis tuberculata* 2- *Patella vulgata* 3- *Gibbula cineraria* **(I)** 1- *Patella vulgata* 2- *Haliotis tuberculata* 3- *Gibbula cineraria* 4- *Jujubinus striatus*

Les chiffres en noir indiquent l'identité des sources :

1- Matière organique en suspension marine 2- Epiphytes 3- Epilithon 4- Matière organique sédimentée 5- Matière organique en suspension sur le site d'étude 6- frondes de *Laminaria digitata* 6*- stipe de *Laminaria digitata* 7- *Fucus serratus* 8- *Chondrus crispus* 9- *Mastocarpus stellatus* 10- *Palmaria palmata* 11- *Himanthalia elongata* 12- *Corallina elongata* 13- *Cladophora rupestris* 14- *Osmundea pinnatifida* 15- *Enteromorpha sp*. 16- *Ulva sp*. 17- *Lithophyllum incrustans* 18- *Dilsea carnosa* 19- *Fucus vesiculosus* 20- *Gelidium latifolium* 21- *Saccharina latissima*. **120**

Figure 29 : Aires isotopiques occupées par les différents représentants des trois principaux taxons de prédateurs des trois sites d'études, polychètes, mollusques et crustacés. **128**

Figure 30 : Répartition de la richesse spécifique des différents groupes trophiques échantillonnés dans les trois sites d'étude. **131**

Liste des tables

Table 1 : Abondance des isotopes naturels des principaux éléments utilisés en écologie. ε = traces **16**

Table 2 : Dates, coefficients de marée et hauteurs d'eau à basse mer des différents échantillonnages réalisés sur les trois sites d'étude (Port de Brest, Toull an Zarpant, Ar Pourven) **26**

Table 3: Composition de la matière organique en suspension échantillonnée sur le site d'étude en novembre 2006, janvier 2007 et mai 2007, calculée par le programme de calcul IsoSource (Phillips & Gregg 2003). **42**

Table 4: $\delta^{13}C$ vs. $\delta^{15}N$ des consommateurs échantillonnés dans le Port de Brest. TG = groupes trophiques, FF = suspensivores, DF = déposivores, G = brouteurs, P = prédateurs. Les résultats des tests de comparaison (2 dates : tests de U de Mann-Whitney, 3 dates = tests H de Kruskall-Wallis) sont indiqués dans la colonne p-value. Les différences significatives sont indiquées en gras. **44**

Table 5 : Comparaison des $\delta^{15}N$ entre des espèces échantillonnées dans un environnement préservé (Ile de Batz) et dans un environnement pollué (présente étude). **49**

Table 6: Caractéristiques biochimiques (± écart-type) des algues rouges, brunes et vertes échantillonnées en octobre 2006 et mai 2007 à l'Ile de Batz. **63**

Table 7: $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ (moyenne ± écart-type) des sources de nourriture potentielles et des consommateurs échantillonnés en octobre 2006 et mai 2007 à l'Ile de Batz. n = nombre d'échantillons analysés. **65**

Table 8: Comparaison des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ (± écart-type) entre macroalgues fraîches et détritus pour trois espèces échantillonnées en mai 2007. **67**

Table 9: Niveaux trophiques calculés pour les filtreurs (F), déposivores (DF) et carnivores (P) échantillonnés en octobre 2006 et mai 2007. **69**

Table 10: Contribution (en %) des détritus de macroalgues au régimes des filtreurs échantillonnés en Octobre 2006 et Mai 2007. Les intervalles présentés correspondent aux calculs réalisés dans deux configuration, (1)en considérant un pool de détritus

uniquement composé de détritus de Laminaires (2) en considérant une contribution égale de toutes les macroalgues au compartiment détritique **70**

Table 11: Valeurs de tolérance isotopique utilisée pour les calculs de contribution des sources à l'aide du modèle Isosource., et nombre total de solution possibles obtenu pour les 9 suspensivores échantillonnés simultanément sur les sites Toull an Zarpant et Ar Pourven. **88**

Table 12: Comparaison des rapports isotopiques (± écart-type) mesurés pour les producteurs primaires échantillonnés dans les deux sites d'étude. Des tests non paramétriques de Mann-Whitney ont été réalisés afin de comparer les données acquises dans les deux sites dans le cas où le nombre de réplicats était suffisant. **88**

Table 13: Comparaison de la composition biochimique de *Laminaria digitata* échantillonnée simultanément à l'Ile de Batz et à Ar Pourven. **89**

Table 14: Liste des espèces échantillonnées à l'Ile de Batz et à Ar Pourven. Pour chaque espèce est indiquée un groupe trophique basé sur les données disponibles dans la littérature. (F) filtreurs (G) brouteurs (DF) déposivores (P) prédateurs. **91**

Table 15 : Liste des brouteurs et microbrouteurs échantilonnés dans le cadre de cette thèse. **117**

Table 16 : Exemple d'évolution annuelle des différents descripteurs isotopiques pour le réseau trophique du port de Brest (cf encadré 2 dans l'introduction). **125**

Table 17 : Liste des espèces de poissons échantillonnées dans le cadre de cette thèse **129**

I- Introduction générale : contexte écologique de l'étude

I.1- Les milieux côtiers : importance écologique et menaces actuelles

Les milieux côtiers se définissent comme les zone littorales marines d'une profondeur inférieure à 200 m. Cette caractéristique confère à ces écosystèmes des propriétés par lesquelles ils diffèrent fondamentalement des écosystèmes marins hauturiers. En particulier, la faible profondeur permet une pénétration de la lumière sur la majorité de la colonne d'eau, ce qui permet fréquemment l'existence d'une production primaire benthique. Par ailleurs, l'intensité des interactions avec les écosystèmes hauturiers (upwellings), ainsi que les apports de nutriments en provenance des bassins versants, permettent une production primaire considérable, qui confère à ces habitats un rôle fondamental dans le cycle des éléments à l'échelle globale (Gazeau et al. 2004). On estime ainsi que jusqu'à 30 % de la production primaire océanique a lieu en milieu côtier, alors que ces milieux ne représentent que 7 % de la surface océanique mondiale (Wollast 1991).

Les milieux côtiers concentrent à leur proximité plus de la moitié de la population humaine (Gray 1997). De plus, 90 % des prises de pêche sont réalisées dans les eaux côtières (Pauly & Christensen 1995) ce qui soumet les espèces d'intérêt économique à une pression démographique constante. Enfin, ces écosystèmes sont soumis depuis le 20e siècle à une forte artificialisation de l'habitat qui aboutit à une fragmentation, voire une perte totale, de certains habitats côtiers particuliers. La perte totale d'habitats liée aux activités humaines a été estimée comme la menace principale affectant actuellement la biodiversité marine (Gray 1997). Ces écosystèmes sont par conséquent particulièrement sensibles aux perturbations associées aux activités humaines dans ces zones.

I.2- Les champs de macroalgues

A l'échelle mondiale, la production primaire des milieux côtiers est assurée par une grande diversité de producteurs primaires, associée à une grande diversité d'habitats côtiers. Les principaux producteurs primaires en milieu sédimentaire sont les phanérogames halophiles (spartines, joncs maritimes) dans les marais maritimes, les phanérogames marines dans les herbiers, et le microphytobenthos dans les zones de sédiment nu (vasières

intertidales). En milieu rocheux, la majorité de la production primaire est assurée par les récifs coralliens en milieu tropical, et par les macroalgues dans les zones tempérées et polaires.

Les milieux côtiers rocheux sont dominés par les algues brunes (Phaeophycae) (Little & Kitching 1996). Les algues de l'ordre des Fucales et des Laminariales représentent les biomasses les plus importantes en zone tempérée. Les Fucales sont principalement inféodées au milieu intertidal, alors que les Laminariales sont présentes depuis le haut de l'étage infralittoral jusqu'à des profondeurs variant en fonction de la turbidité des eaux (jusqu'à 30 m en Bretagne d'après Arzel 1998), et pouvant atteindre jusqu'à 200 m dans des eaux claires (Graham et al. 2007).

Les différentes estimations de production primaire réalisées sur les champs de macroalgues dépassent fréquemment 1000 $g_C.m^{-2}.an^{-1}$ (Raffelli & Hawkins 1999), ce qui place ces écosystèmes parmi les plus productifs au monde (Mann 1982).

II- Ecologie trophique des milieux rocheux

II.1- Diversité des sources de nourriture potentielles

Du fait du rôle considérable joué par ces milieux rocheux dans le cycle des éléments à l'échelle globale, de nombreuses recherches ont visé au cours des 20 dernières années à mieux comprendre le devenir de la matière synthétisée par les producteurs primaires.

La production du phytoplancton est particulièrement élevée en milieu côtier en raison de la richesse des eaux en nutriments (zones d'upwelling, apports fluviaux). En revanche, à l'échelle de ces écosystèmes, la part du phytoplancton dans les flux de carbone est minoritaire par rapport à la part des producteurs primaires benthiques (Valiela 1995). Le phytoplancton représente néanmoins une source de nourriture potentielle considérable en milieu côtier, en particuliers pour les suspensivores (Riera 2007).

Tous les substrats (inertes et vivants) de ces écosystèmes sont couverts de biofilms microbiens dont la composition est variable, mais est généralement dominée par des diatomées, des cyanobactéries et des bactéries, insérées dans une matrice de polysaccharides (Hawkins et al. 1989 ; Takai et al. 2004). Les biofilms épilithiques (couvrant la surface des rochers) sont également largement constitués de spores et de jeunes germinations de macroalgues (Hawkins et al. 1989). Il a été montré que les biofilms epilithiques pouvaient

représenter une part importante des flux de carbone dans un écosystème estuarien (Magalhães et al. 2003). Certains consommateurs importants des estrans rocheux, comme les patelles, se nourrissent de façon privilégiée sur les biofilms epilithiques, en raclant le substrat à l'aide de leur radula (Jenkins & Hartnoll 2001). Les biofilms epiphytiques (couvrant la surface des végétaux) sont, quand à eux, plutôt consommés par des brouteurs comme les gastéropodes Trochidés (e.g. *Gibbula spp*.), dont la radula rhipidoglosse moins minéralisée ne permet pas, *a priori*, de se nourrir sur les macroalgues elles mêmes (Steneck & Watling 1982). Enfin, les biofilms, épilithiques en particulier, peuvent être sujets à des remises en suspension qui peuvent les rendre disponibles pour certains suspensivores intertidaux comme l'huître creuse *Crassostrea gigas* (Takai et al. 2004).

Les macroalgues, qui sont les producteurs primaires les plus importants des milieux côtiers rocheux, en termes de stocks et de flux, représentent également une source de nourriture potentielle pour les consommateurs. Les relations trophiques liant les principales macroalgues des estrans rocheux à la faune associée ont ainsi été largement abordées au cours des vingt dernières années (e.g. Arrontes 1990 ; Karez et al. 2000), et seront développées au cours de la partie suivante.

Par ailleurs, l'ensemble de ces sources de nourriture potentielles alimente un compartiment détritique très important en milieu côtier. Ce pool détritique représente une source de nourriture très importante dans ces écosystèmes. Il a par exemple été montré sur les estrans rocheux Sud-Africains que les détritus issus de macroalgues pouvaient représenter presque 100 % de la matière en suspension dans l'eau (Bustamante & Branch 1996). Les détritus microscopiques deviennent ainsi une source de nourriture disponible pour les suspensivores, alors que les macro-détritus peuvent servir de nourriture aux déposivores ou aux brouteurs (Bedford & Moore 1985 ; Adin & Riera 2003 ; Kang et al. 2008).

A l'instar d'autres écosystèmes côtiers, la grande diversité de sources de nourriture disponibles pour les consommateurs inféodés aux milieux côtiers rocheux rend l'étude des principales voies de transfert trophiques et de l'architecture des réseaux trophiques particulièrement complexe. Les modalités de transfert trophique des macroalgues vers les niveaux trophiques supérieurs demeurent cependant largement inconnues, tant à une échelle d'observation écologique qu'au niveau des processus chimiques impliqués dans ces interactions.

II.2- Consommation des macroalgues par les herbivores : la voie du broutage direct

Les stocks de macroalgues relevés en milieu rocheux représentent souvent des biomasses de l'ordre de plusieurs $kg.m^{-2}$ (Golléty et al. 2008), et dépassent fréquemment les 10 $kg.m^{-2}$ (Arzel 1998). Les macroalgues représentent par conséquent à l'état frais une source de nourriture potentielle très abondante pour les consommateurs de ces milieux.

A l'echelle globale, la pression de broutage s'exerçant sur les champs de macroalgues est généralement attribuée à la consommation par les oursins (Dayton 1985). Par exemple, de nombreuses études ont montré que les populations de la Laminaire géante *Macrocystis pyrifera* des côtes ouest-américaines sont très largement contrôlées par la présence de l'oursin *Strongylocentrotus franciscanus*, qui peut créer des zones entièrement dénuées de végétation (Breen & Mann 1976). Les forêts de Laminaires dans le monde sont souvent associées à ce modèle, pour lequel les dynamiques des populations d'algues et d'oursins sont intimement corrélées (Dayton 1985). Cependant, le broutage par les oursins ne semble pas être un facteur dominant dans la régulation des populations algales en Europe Occidentale. En effet, les zones dénudées (« barren grounds »), caractéristiques de la conommation totale des champs de macroalgues par les oursins, ont rarement été observées en Europe, à l'exception de la Norvège, où un broutage intensif de *Laminaria hyperborea* par l'oursin *Strongylocentrotus droebachiensis* a été rapporté (Hagen 1983). Sur les côtes Européennes, les fortes abondances d'oursins ne sont retrouvées pratiquement qu'à des profondeurs importantes (Little & Kitching 1996), ce qui permet aux populations algales du haut de l'infralittoral d'être relativement épargnées.

Paradoxalement, sur les estrans rocheux et les forêts de Laminaires européennes, peu d'espèces semblent capables de consommer directement les algues brunes dominantes. En zone intertidale, les principaux brouteurs sont les gastéropodes de la famille des Littorinidés (e.g. *Littorina littorea*, *Littorina obtusata*), ainsi que certains crustacés Isopodes (e.g. *Idotea baltica*) ou Amphipodes (e.g. *Gammarus locusta*). Cependant, aucune étude n'a encore montré un réel contrôle des populations algales par ces brouteurs. Il est toutefois à noter qu'une pression de broutage par la patelle *Patella vulgata*, suffisante pour exercer un fort contrôle sur des populations d'*Ascophyllum nodosum* a été relevée récemment (Davies et al. 2007). La principale pression de broutage sur les populations d'algues brunes intertidales semble cependant principalement due à la consommation de jeunes pousses par les gastéropodes racleurs comme les patelles (Jenkins et al. 1999). En revanche, si le rôle

fonctionnel de l'herbivorie dans la régulation des populations de Fucales (*Fucus spp*. et *Ascophyllum nodosum* essentiellement) a été très étudié durant les vingt dernières années, le rôle de ce processus dans l'organisation des communautés associées aux Laminaires reste encore en grande partie inconnu. Par exemple l'identité même des consommateurs capables d'utiliser *Laminaria digitata* est loin d'être éclaircie, à l'exception du gastéropode Patellidé *Helcion pellucidum*, qui est retrouvé spécifiquement sur les stipes, les frondes et dans les crampons de *Laminaria digitata*.

Les relations liant les herbivores aux macroalgues intertidales ont jusqu'alors principalement été étudiées à l'aide d'expériences *ex situ* de choix alimentaire, visant à déterminer les facteurs susceptibles d'affecter le choix d'un consommateur pour une source de nourriture (e.g. Arrontes 1990 ; Pavia et al. 1999 ; Karez et al. 2000 ; Cruz-Rivera & Hay 2001). Bien que les résultats de telles expériences procurent un cadre conceptuel important pour l'interprétation de données d'observation *in situ*, leurs conclusions apparaissent souvent contradictoires et sont difficilement extrapolables aux conditions naturelles. Par exemple, il a été proposé que la présence d'*Elachista fucicola*, épiphyte d'*Ascophyllum nodosum*, puisse avoir un effet protecteur pour cette dernière, car cet épiphyte n'est pas consommée par les herbivores (Karez et al. 2000). D'autres auteurs, travaillant sur les mêmes espèces (l'amphipode *Gammarus locusta* et *A. nodosum*) aboutissent à des conclusions opposées, en trouvant une préférence alimentaire marquée de *G. locusta* pour les épiphytes d'*A. nodosum* (Pavia et al. 1999).

L'un des facteurs susceptible d'expliquer la relativement faible consommation apparente des Fucales et des Laminariales par les herbivores est la sécrétion par ces algues de métabolites secondaires répulsifs. Les algues sont en permanence soumises aux stress liés à l'herbivorie et aux pathogènes (Potin et al. 2002). Les différents groupes d'algues ont donc mis au point une variété de moyens de défense contre ces agresseurs. Dans le cas de l'herbivorie, le déclenchement de la réaction de défense, ou élicitation, se fait par le relarguage par les tissus lésés d'oligoalginates, qui sont des composants de la paroi cellulaire des algues (Küpper et al. 2001). Ce relarguage induit dans les tissus algaux un burst oxydatif qui implique la production de peroxyde d'hydrogène H_2O_2. Le broutage induit également chez les algues brunes la libération de composés phénoliques, les phlorotanins, stockés dans des vésicules péri-nucléaires, les physodes. Ces composés, qui ont un effet répulsif sur les herbivores, sont libérés en réponse à un broutage chez *Ascophyllum nodosum* (Pavia & Toth 2000). En revanche, le rôle des phlorotanins dans la lutte contre l'herbivorie est actuellement remis en cause chez les Laminaires, car il a été montré que le broutage de *Laminaria*

hyperborea par les gastéropodes *Helcion pellucidum* et *Lacuna vincta* n'induisait aucune concentration de phlorotanins dans les tissus algaux (Toth & Pavia 2002). De plus, les concentrations en phlorotanins dans les Laminaires sont jusqu'à dix fois moins élevées que dans les Fucales pour un même estran (Connan et al. 2004) (Figure 1).

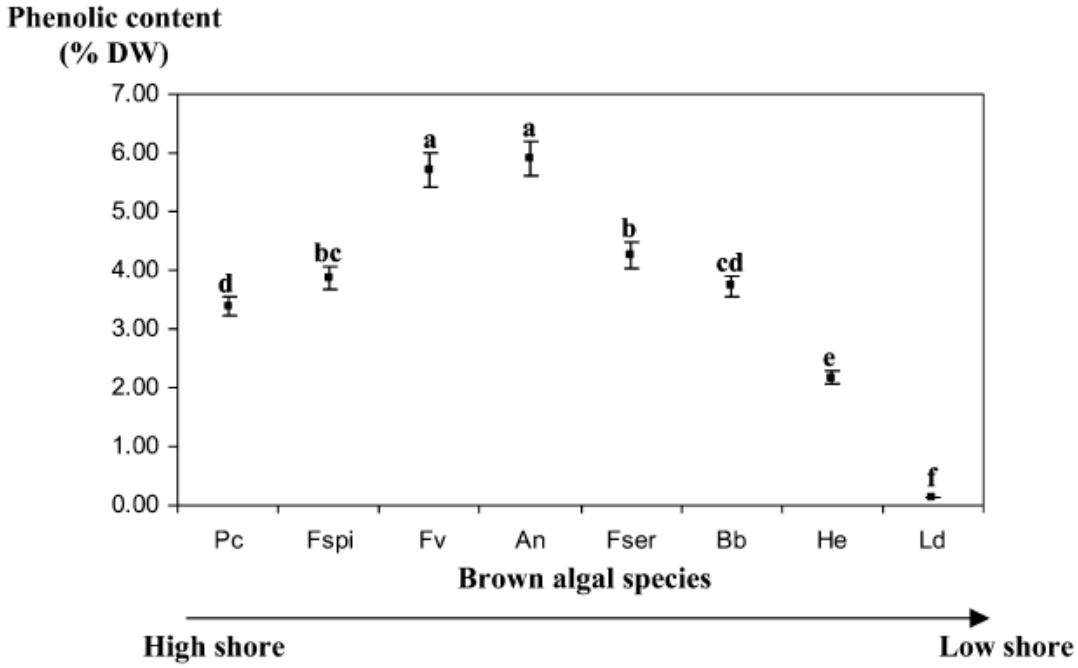

Figure 1 : Concentration en composés phénoliques des principales algues brunes d'un estran rocheux breton (Portsall). Pc = *Pelvetia canaliculata*, Fspi = *Fucus spiralis*, Fv = *Fucus vesiculosus*, An = *Ascophyllum nodosum*, Fser = *Fucus serratus*, Bb = *Bifurcaria bifurcata*, He = *Himanthalia elongata*, Ld = *Laminaria digitata*. Source : Connan et al (2004)

Plusieurs études ont montré la diminution de la valeur nutritive des algues associée à la présence de ces métabolites secondaires. Ainsi, des individus d'*Ascophyllum nodosum* préalablement élicités sont d'une valeur nutritive moindre pour le gastéropode *Littorina obtusata* que des individus non-élicités (Pavia & Toth 2000). La sécrétion de métabolites secondaires par les algues n'empêche cependant pas complètement leur consommation par les herbivores, car certaines espèces présentent d'importantes facultés d'adaptation qui leur permettent de supporter ces molécules dans leur alimentation (Steinberg et al. 1995). De plus, il a été montré que certains herbivores étaient capables de choisir une source de nourriture ne leur offrant pas des qualités nutritives optimales, et pouvaient compenser par une plus grande activité de nutrition (Cruz-Rivera & Hay 2001). Il a par exemple été montré que le gastéropode *Rissoa parva* était capable de se nourrir sur *Laminaria hyperborea* fraîche, alors

que la teneur en phlorotanins de cette algue la rendait inconsommable dans l'état pour les amphipodes *Jassa falcata*, *Lembos websteri* et *Ampithoe rubricata* (Norderhaug et al. 2003).

Les phlorotanins représentent les principales molécules mises en jeu dans la défense contre l'herbivorie chez les algues brunes, mais une grande diversité de molécules a été signalée comme pouvant avoir un effet répulsif sur certains consommateurs (Hay & Fenical 1988). Les algues rouges en particulier sont capables de synthétiser une grande variété de métabolites secondaires halogénés, comme les haloacétogénines et les haloterpènes, ou non, comme les acétogénies et les indoles. Les algues vertes sont également capables de sytnhétiser une grande variété de terpènoïdes (Hay & Fenical 1988).

L'ensemble de ces points met en évidence la complexité des interactions algues-brouteurs, et la difficulté de généraliser les résultats issus d'études, d'où la nécessité d'études *in situ* complémentaires. Dans ce cadre, le couplage des approches écologiques et biochimiques de la relation algue-brouteur semble être une piste prometteuse dans l'optique de mieux comprendre les relations entre les organismes inféodés aux champs de macroalgues.

II.3- Importance de la voie détritique associée aux macroalgues

Le rôle trophique des détritus pour les consommateurs a été très tôt mis en évidence dans les écosystèmes de marais maritimes, comme les marais à spartines (Peterson et al. 1985). Dans ces écosystèmes, seuls quelques consommateurs comme le gastéropode *Littorina irrorata* sont capables de consommer les spartines à l'état frais (Haines & Montague 1979). La majorité de la production de ces végétaux alimente un compartiment détritique dont une partie est consommée localement par les consommateurs (Peterson et al. 1985 ; Currin et al. 1995), une autre partie est stockée dans les sédiments, enfin une autre est exportée vers les écosystèmes adjacents (« outwelling theory ») (Odum 1959).

En revanche, le rôle trophique des détritus dans les écosystèmes à macroalgues a jusqu'alors fait l'objet de relativement peu d'études. Les estimations montrent pourtant que la plus grande partie de la production macroalgale n'est pas consommée à l'état frais, et alimente le compartiment détritique de façon similaire à ce qui est rapporté pour les marais maritimes (Duarte & Cebrián 1996) (Figure 2). Ainsi, la croissance des Laminaires s'effectue au niveau de la zone méristèmatique située à la jonction du stipe et de la fronde. L'extrémité de la fronde, qui correspond donc aux tissus les plus âgés, est en permanence érodée. Elle représente ainsi une source continue de matière organique particulaire (MOP) et dissoute

(MOD) (Mann 1972). Dans des champs de Laminaires dominés par *Ecklonia radiata* et *Laminaria pallida* de la péninsule du Cap, en Afrique du Sud, il est estimé qu'environ $500g_C.m^{-2}.an^{-1}$ sont relargués sous forme particulaire, et $250g_C.m^{-2}.an^{-1}$ sous forme dissoute, ce qui représente environ la moitié de la production primaire annuelle (Little & Kitching 1996). Duggins et al. (1989) ont également montré que la consommation de détritus de Laminaires pouvait jouer un rôle de soutien de la production secondaire, en particulier durant les périodes de faible productivité phytoplanctonique.

La matière organique dissoute produite par les Laminaires peut également représenter une source de nourriture potentielle pour les consommateurs associés à ces milieux. En effet, les exsudats ont tendance à s'agréger en particules exopolymériques transparentes (« transparent exopolymer particles ») (Thornton 2004). Alber & Valiela (1995) ont ainsi montré que ces particules, principalement constituées de polysaccharides, pouvaient représenter une source de nourriture non négligeable pour le bivalve *Agropecten irradians*.

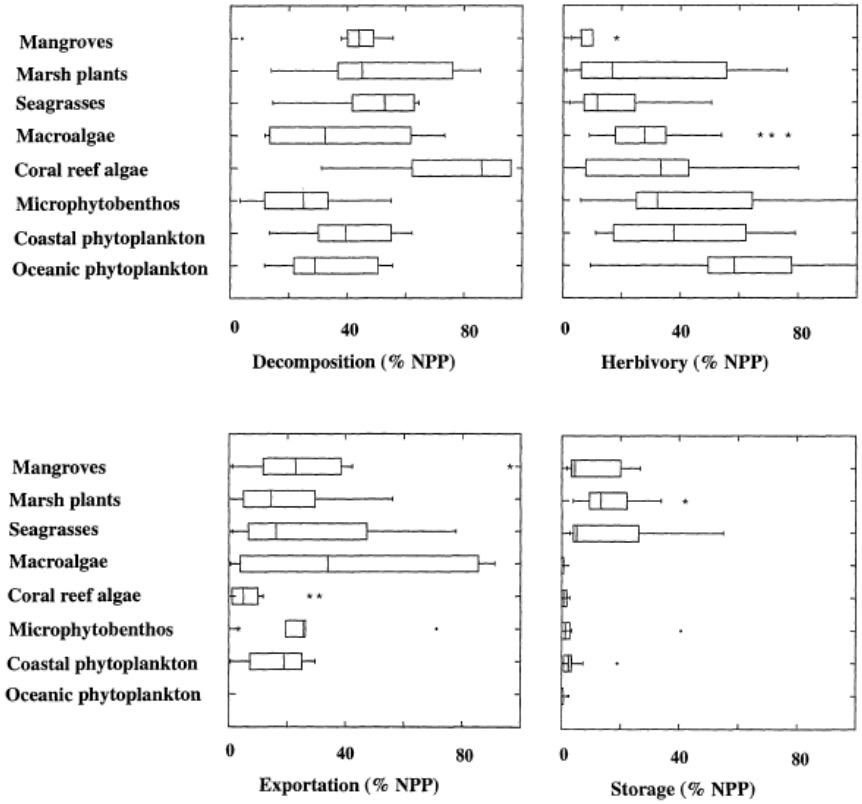

Figure 2 : Proportion de la production primaire nette décomposée, consommée, exportée et stockée pour différents types d'écosystèmes côtiers. Source : Duarte & Cebrián (1996)

II.4- Les milieux rocheux de bas d'estran

Les récentes études ayant porté sur l'organisation et le fonctionnement des réseaux trophiques en milieu rocheux se sont principalement focalisées sur deux types principaux d'habitats. Certaines d'entre elles ont porté sur le médiolittoral rocheux présentant une canopée à *Ascophyllum nodosum*, caractéristique du médiolittoral moyen (e.g. Sarà et al. 2007 ; Riera et al. 2009 ; Steinarsdóttir et al. 2009). Les autres ont été menées dans des forêts de Laminaires subtidales (Kaehler et al. 2000 ; Fredriksen 2003 ; Norderhaug et al. 2003). En revanche, la zone d'interface entre le médiolittoral et l'infralittoral a jusqu'alors été très peu étudiée du point de vue du fonctionnement des communautés, et des réseaux trophiques en particulier. Au sein des estrans rocheux, ces milieux représentent pourtant la zone la plus riche d'un point de vue de la biodiversité animale et algale (Raffaelli & Hawkins 1999). En Bretagne, la plupart de ces milieux sont caractérisés par la dominance de la Laminaire *Laminaria digitata* (Castric-Fey et al. 1997).

Cependant, sur les estrans de mode particulièrement abrité, *Laminaria digitata* est absente des bas niveaux, ces milieux étant plutôt caractérisés par un assemblage dominé par les Fucales *Fucus serratus* et *Himanthalia elongata* (Little & Kitching 1996). En Bretagne, ces habitats abrités sont souvent associés à des milieux fortement anthropisés comme les zones portuaires, fréquemment protégés de l'hydrodynamisme lié aux vagues par des digues de protection.

Les milieux côtiers ont été particulièrement affectés au cours du siècle dernier par la croissance des activités liées à la concentration humaine le long du littoral. En particulier, le développement des activités portuaires a induit la construction sur le littoral de nombreuses structures artificielles (digues, piliers, pontons…), qui représentent des écosystèmes colonisables pour les espèces inféodées aux milieux rocheux. En raison de l'importance croissante de ces habitats côtiers fortement modifiés, il est nécessaire de comprendre en quoi ces écosystèmes diffèrent des milieux équivalents situés en conditions plus préservées. Il a par exemple été montré que les communautés associées à ces milieux diffèrent de celles retrouvées en milieu naturel, du fait de différences dans la topographie du substrat (Chapman & Bulleri 2003). En revanche, l'approche fonctionnelle, et en particulier le fonctionnement trophique de ces habitats, reste très récente et encore largement méconnue.

III- Les forêts de Laminaires : des habitats remarquables

III.1- Les « Laminaires »

Le terme « Laminaires » regroupe les algues brunes appartenant à l'ordre des Laminariales. Bien que ce terme générique inclue un grand nombre de genres d'algues différents, la plupart des Laminaires partagent une morphologie voisine. Ces algues sont caractéristiques des substrats durs, auxquelles elles s'accrochent par l'intermédiaire de crampons (haptères). L'individu est également constitué d'un stipe allongé, ainsi que d'une lame (Figure 3).

Les laminaires sont présentes en densités importantes sur une grande partie des côtes rocheuses tempérées et polaires. Elles forment ainsi de véritables forêts sous-marines. A l'échelle mondiale, ces écosystèmes sont constitués par des genres différents : *Macrocystis*, *Lessonia* et *Ecklonia* dans l'hémisphère sud, *Macrocystis*, *Nereocystis* et *Laminaria* dans l'hémisphère nord (Figure 4).

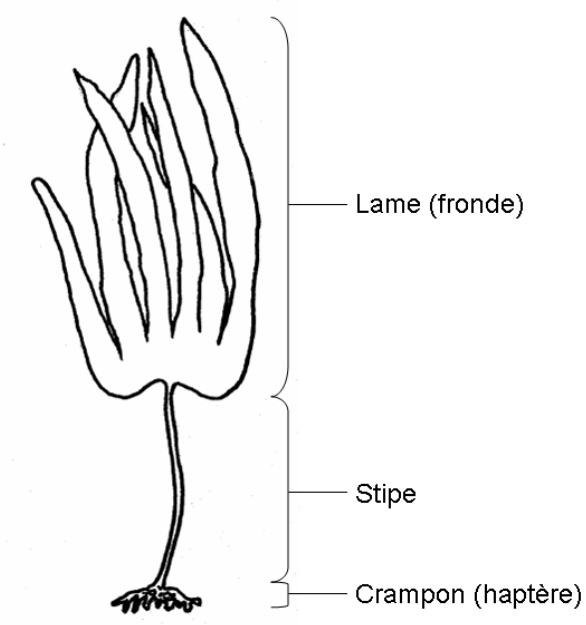

Figure 3 : Morphologie générale d'une Laminaire

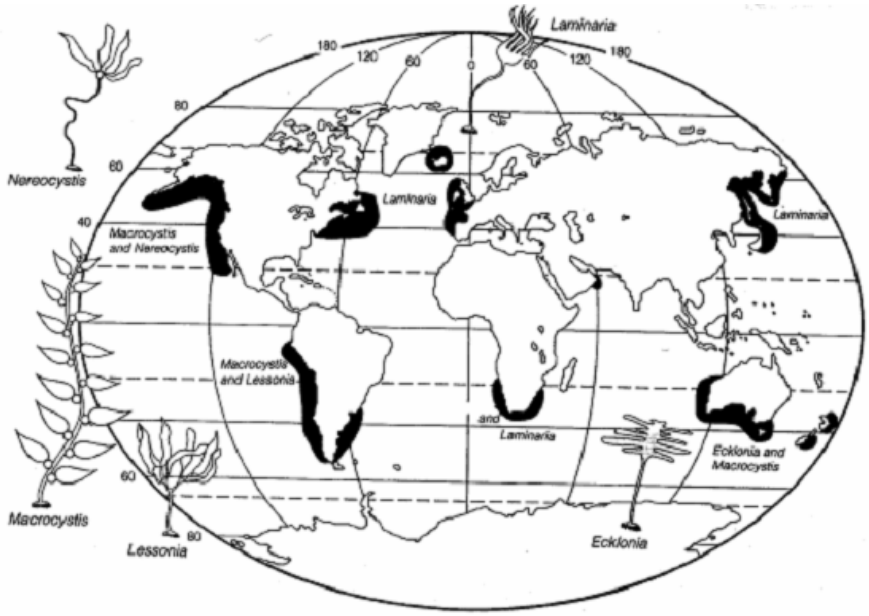

Figure 4 : Distribution mondiale des principales espèces constituant les forêts de Laminaires. Source : Raffelli & Hawkins (1999)

En Bretagne, les forêts de Laminaires sont presque exclusivement constituées d'espèces du genre *Laminaria* (Arzel 1998): *Laminaria digitata* (Lamouroux), *Laminaria ochroleuca* (Bachelot de la Pylaie) et *Laminaria hyperborea* (Foslie). D'autres espèces de laminariales sont également présentes dans la région, sans toutefois former de véritables forêts sur des surfaces importantes : *Saccharina latissima*, *Saccorhiza polyschides*, *Alaria esculenta* ainsi que l'espèce invasive originaire du Japon *Undaria pinnatifida*.

III.2- Biodiversité des forêts à *Laminaria spp*. des côtes européennes

Depuis le milieu du 20e siècle, de nombreuses études ont mis en évidence l'importante biodiversité algale et animale associée aux écosystèmes à *Laminaria* (*L. digitata* et *L. hyperborea* essentiellement) (e.g. Sloane et al. 1957 ; Schultze et al. 1990 ; Christie et al. 2003). Ces habitats sont en effet structurés en strates à l'image des forêts terrestres (Dayton 1985). Les Laminaires forment une canopée sous laquelle se développe une strate principalement dominée par *Fucus serratus* ainsi que les algues rouges *Palmaria palmata*, *Mastocarpus stellatus* et *Chondrus crispus*. D'autres espèces gazonnantes se développent sous ces algues, comme *Corallina elongata*, *Osmundea pinnatifida*, *Lomentaria articulata* ainsi que l'algue verte *Cladophora rupestris*. Certaines espèces d'algues rouges encroûtantes, telles que *Phymatolithon lenormandii* ou *Lithophyllum incrustans*, sont également abondantes dans ces milieux. Par ailleurs, le domaine rocheux est caractérisé par une forte

complexité topographique (présence de cavités, failles, surplombs…) qui augmente la surface développée disponible pour l'épifaune sessile ainsi que le nombre de niches écologiques potentiellement disponibles pour les espèces de ces milieux (Le Hir & Hily 2005). De l'ensemble de ces facteurs résulte une forte diversité animale et végétale associée aux forêts de Laminaires sur les côtes européennes. Enfin, de récents travaux ont suggéré que cette importante diversité reposait également sur la complexité morphologique des Laminaires, qui permet l'établissement d'espèces associées spécifiquement aux crampons, aux stipes ou aux frondes (Christie et al. 2003). Ces auteurs ont par exemple dénombré jusqu'à 87 espèces et 9 814 individus de macrofaune dans un seul crampon de *Laminaria hyperborea*, ce qui souligne le rôle des Laminaires en tant qu'habitat pour un grand nombre d'espèces.

Outre ce rôle d'habitat permanent, les forêts de Laminaires sont également un habitat temporaire (reproduction, nutrition) pour de nombreuses espèces, en particulier certains poissons d'intérêt économique (Bodkin 1988).

III.3- Importance socio-économique des forêts de Laminaires en Europe

Historiquement, les Laminaires ont d'abord été exploitées en Europe pour leur richesse en iode. Les algues récoltées à l'aide de faux ou collectées à l'état d'épaves sur les plages étaient brûlées dans des fours à goémon jusqu'à l'obtention de pains de soudes (Figure 5).

Depuis la deuxième moitié du 20e siècle, les Laminaires récoltées sont principalement utilisées pour leur richesse en acides alginiques (Arzel 1998). Les alginates extraits ont une importance considérable dans l'industrie agro-alimentaire pour leurs propriétés épaississantes et gélifiantes.

Les Laminaires sont récoltées par des navires « goémoniers », à l'aide d'un « scoubidou », perche courbe qui est enroulée autour des Laminaires pour les arracher au substrat (Figure 6). En Bretagne, la flotte goémonière était constituée en 1997 d'environ 60 navires, pour un tonnage annuel d'environ 70 000 tonnes. L'espèce principalement ciblée en Bretagne est *Laminaria digitata*. Sur les côtes Norvégiennes, la récolte s'élève à plus de 170 000 tonnes / an (Christie et al. 1998), et est principalement dirigée vers *Laminaria hyperborea*, qui est récoltée à l'aide de « peignes » tirés par les navires goémoniers.

Figure 5 : Four à goémon à Cléder sur la plage des Amiets. Photo : Thesupermat

Figure 6 : Navire goémonier récoltant des laminaires à l'aide de scoubidous.
Photo : Christophe Courteau

Les forêts de Laminaires hébergent également un grand nombre d'espèces d'intérêt économique, et sont donc un lieu important de pêche, à pied et en bateau. Des espèces comme l'ormeau *Haliotis tuberculata*, l'étrille *Necora puber*, le tourteau *Cancer pagurus*, les lieus *Pollachius pollachius* et *Pollachius virens* ainsi que le bar *Dicentrarchus labrax*

exploitent cette ressource au cours de leur cycle de vie, et font l'objet d'une pression de pêche en Bretagne, tant au niveau professionnel qu'amateur.

Le rôle socio-économique des Laminaires et des forêts de Laminaires en Bretagne, mais également au Portugal et au Chili, a motivé en 2006 la création d'un projet de recherche financé par l'Agence Nationale de la Recherche (ANR) visant à mieux comprendre la dynamique de la biodiversité dans ces écosystèmes, ainsi que ses implications socio-économiques dans un contexte d'exploitation goémonière. Ce projet, baptisé ECOKELP (http://www.sb-roscoff.fr/ecokelp/), regroupe des chercheurs issus de neuf instituts différents dans les trois pays impliqués, spécialisés en écologie, génétique, physiologie, biologie des populations, sociologie ou économie. Cette thèse s'inscrit largement dans le cadre de ce projet.

IV- Méthodes d'étude des réseaux trophiques en milieu côtier : apports du traçage isotopique naturel

IV.1- Méthodes d'études en écologie trophique

Différentes méthodes peuvent être utilisées pour l'étude des interactions trophiques entre organismes. Les méthodes classiques incluent l'observation de comportements alimentaires *in situ* et au laboratoire, l'analyse de contenus stomacaux ainsi que l'analyse de fèces. Bien que fournissant des informations précieuses dans la compréhension des réseaux trophiques, chacune de ces méthodes présente néanmoins des limites.

L'observation *in situ* est une méthode d'étude particulièrement répandue en écologie terrestre. Elle est cependant beaucoup plus difficile en milieu marin, et limitée par la taille des espèces étudiées. Cette méthode est également difficile à mettre en œuvre pour des organismes comme les suspensivores, dont une grande partie des représentants sont des espèces sessiles se nourrissant de manière passive parmi le pool de particules organiques en suspension.

L'analyse de contenus stomacaux permet de connaître la nourriture ingérée par les organismes en conditions naturelles, mais est une méthode particulièrement coûteuse en temps. Cette technique a néanmoins été largement mise en œuvre pour l'étude de l'écologie trophique des poissons (e.g. Norderhaug et al. 2005). Cependant, cette méthode ne permet

pas l'accès à une information intégrée dans le temps. Enfin, certains types de nourriture sont digérés plus rapidement que d'autres, d'où un risque de sous-estimation de certaines sources dans le régime d'un consommateur (Michener & Kaufman 2007).

De nombreux auteurs ont également utilisé des expériences de comportement alimentaire en conditions contrôlées (e.g. Pavia et al. 1999 ; Karez et al. 2000 ; Laurand & Riera 2007). Ces expériences présentent l'avantage de pouvoir contrôler les différents facteurs affectant le comportement trophique des espèces côtières, afin de discerner le rôle joué par chacun d'entre eux. Leur extrapolation en conditions naturelles est cependant toujours délicate du fait de la multiplicité de facteurs non contrôlables qui caractérise le milieu naturel et qu'il est impossible de reproduire en conditions contrôlées.

D'autres méthodes ont été plus récemment mises au point pour étudier les relations trophiques entre individus.

Certaines études ont utilisé des sources marquées à l'aide d'un isotope radioactif (souvent le ^{14}C) afin de mesurer les taux d'assimilation chez un consommateur (e.g. Charles et al. 1996). Cependant, ces études nécessitent de nombreuses précautions inhérentes à la manipulation de traceurs radioactifs, et leur utilisation est limitée à une ou deux sources potentielles (Michener & Kaufman 2007).

Des méthodes immunologiques ont également été mises au point pour l'étude de relations trophiques (voir Hoyt et al. 2000), mais elles nécessitent de longues mises au point de protocoles pour établir des anticorps spécifiques d'une source ou d'un groupe de sources de nourriture. Ces méthodes ont cependant été utilisées avec succès pour l'étude de relations trophiques au sein du zooplancton (e.g. Haberman et al. 2002).

Les techniques de reconnaissance moléculaire de contenus stomacaux sont de plus en plus utilisées depuis quelques années en milieu marin. Les utilisations les plus nombreuses ont porté sur la détection de la consommation de phytoplancton par des crustacés zooplanctoniques (e.g. Nejtsgaaard et al. 2003), mais certaines études ont récemment porté sur l'écologie trophique de certains consommateurs benthiques, comme la crevette de sable *Crangon affinis* (Asahida et al. 1997). Les méthodes incluant une reconnaissance moléculaire de contenus stomacaux sont multiples, comme l'amplification spécifique par PCR (Polymerisation Chain Reaction), la RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) ou la PCR quantitative (Symondson 2002).

L'autre méthode particulièrement utilisée pour l'étude des relations trophiques est basée sur l'identification d'acides gras spécifiques de certaines sources de nourriture. Les acides gras ont un rôle fondamental dans le métabolisme et dans les membranes des consommateurs

(Arts 1999). Certains acides gras ne peuvent être synthétisés *de novo* par les consommateurs et doivent donc provenir de l'alimentation, ce qui permet d'utilisation de ces molécules comme traceurs trophiques. Les différentes sources de nourriture présentent des profils d'acide gras différents, et certains acides gras sont spécifiques d'un type d'organismes (e.g. 18:1(n-7) caractéristiques des sources bactériennes, 20:5(n-3) caractéristiques des diatomées, 18:2(n-6) + 18:3(n-3) caractéristiques des phanérogames marines). La détermination des sources de nourriture des consommateurs par cette méthode a été mise en œuvre avec succès dans de nombreux écosystèmes (e.g Méziane et al. 1997 ; Richoux & Froneman 2008). Cependant, cette méthode est grandement limitée par la nécessité de caractériser au préalable l'ensemble des sources de nourriture potentielles afin de mettre en évidence des acides gras pouvant servir de marqueurs trophiques.

La méthode incontestablement la plus utilisée depuis 25 ans en écologie trophique est celle du traçage isotopique naturel, basé sur l'abondance des isotopes stables naturels du carbone (^{13}C), de l'azote (^{15}N) et du souffre (^{34}S).

IV.2- Principe du traçage isotopique naturel

Les isotopes sont des atomes possédant le même nombre de protons mais un nombre de neutrons différent, ce qui confère à leurs noyaux des masses différentes. Chaque élément est présent dans la nature sous différents isotopes en proportions fixes (Table 1). On distingue les isotopes radioactifs, qui ont la propriété de se désintégrer au cours du temps en éléments plus légers, et les isotopes stables, qui persistent indéfiniment sous la même forme.

Elément	Isotope 1	Abondance	Isotope 2	Abondance	Isotopes 3	Abondance	Isotopes 4	Abondance
Hydrogène	^{1}H	99.985 %	^{2}H	0.015 %	^{3}H	ε		
Carbone	^{12}C	98.99 %	^{13}C	1.11 %	^{14}C	ε		
Azote	^{14}N	99.64 %	^{15}N	0.36 %				
Oxygène	^{16}O	99.76 %	^{17}O	0.004 %	^{18}O	0.2 %		
Soufre	^{32}S	95.02 %	^{33}S	0.75 %	^{34}S	4.21 %	^{36}S	0.02 %

Table 1 : Abondance des isotopes naturels des principaux éléments utilisés en écologie. ε = traces

Les éléments chimiques les plus utilisés en écologie trophique sont le carbone (^{13}C) et l'azote (^{15}N). Les rapports isotopiques utilisés en écologie s'expriment en unité δ (‰). L'abondance de l'isotope lourd est rapportée à l'abondance de l'isotope léger ($^{13}C/^{12}C$ par exemple), et est comparée à un rapport fixé par un standard international. Le standard utilisé

pour le carbone est le Pee Dee Belemnite, roche fossile du Carbonifère, alors que celui utilisé pour l'azote est le rapport $^{15}N/^{14}N$ de l'azote atmosphérique. Par définition la valeur de δ des standards est égale à zéro.

$$\delta^{13}C(X) = [(R_{échantillon} / R_{standard}) - 1].\ 10^3 \quad \text{Avec } R = {}^{13}C/^{12}C$$

$$\delta^{15}N(X) = [(R_{échantillon} / R_{standard}) - 1].\ 10^3 \quad \text{Avec } R = {}^{15}N/^{14}N$$

Lors de la photosynthèse, les producteurs primaires acquièrent les rapports isotopiques de leur source de carbone et d'azote minérale. Différents facteurs, tels que la source de carbone (CO_2, HCO_3^-…), d'azote (NO_3^-, NH_3) utilisée ou la voie métabolique (C3, C4, CAM), affectent l'assimilation des différents isotopes (Raven et al. 2002). Il en résulte un décalage entre le δ de la source minérale et du consommateur primaire qui permet de distinguer les différents producteurs primaires au sein d'un écosystème (Fry & Sherr 1984).

Lors du transfert d'un producteur primaire dans les différents niveaux du réseau trophique, sa signature isotopique reste peu affectée. A chaque transfert trophique, le consommateur s'enrichit en isotope lourd (^{13}C et ^{15}N) par rapport à sa source de nourriture d'un facteur constant, appelé fractionnement isotopique.

Bien que la variabilité du fractionnement trophique entre une source et son consommateur puisse être importante et soit l'objet d'un intense débat encore actuellement (voir Dubois et al. 2007a), plusieurs revues bibliographiques ont établi que pour le carbone un consommateur était enrichi d'environ 1 ‰ par rapport à sa source (Vander Zanden & Rasmussen 2001 ; McCutchan et al. 2003). L'augmentation de $\delta^{15}N$ entre chaque niveau trophique semble beaucoup plus variable, et des différences significatives de fractionnement isotopique ont pu être mises en évidence en fonction du mode d'excrétion azotée de l'organisme considéré, de son groupe trophique ou taxonomique (Vanderklift & Ponsard 2003). Dans la présente étude, nous considèrerons généralement un fractionnement de 2.5 ‰ entre un producteur primaire et un consommateur primaire, et de 3.4 ‰ entre un consommateur primaire et un prédateur (Vander Zanden & Rasmussen 2001).

La constance du fractionnement isotopique entre deux niveaux trophiques permet la reconstruction des chaînes alimentaires sur la base des rapports isotopiques du carbone et de l'azote (Figure 7).

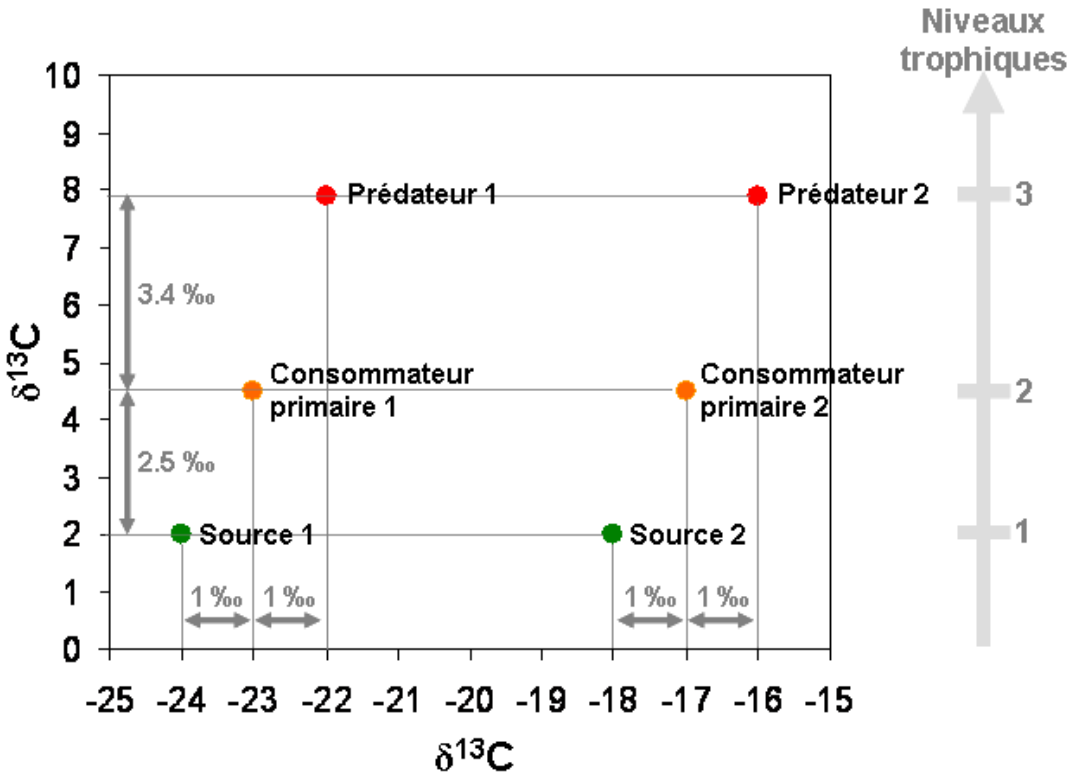

Figure 7 : Détermination des voies de transfert trophique sur la base des rapports isotopiques de sources et consommateurs virtuels.

IV.3- Les isotopes stables en écologie trophique : des concepts aux applications numériques

L'apport de la technique du traçage isotopique naturel à l'écologie trophique a été considérable. Cette méthode permet en effet de connaître la nourriture réellement assimilée (et non seulement ingérée), avec une intégration temporelle de l'information variant selon le type de tissus analysé et le turn-over tissulaire du tissu en question.

Les différences entre le carbone et l'azote au niveau du fractionnement isotopique à chaque transfert trophique confèrent à chacun de ces isotopes des utilisations variées en écologie trophique. La faible valeur de fractionnement isotopique du carbone à chaque transfert trophique confère au $\delta^{13}C$ une utilité particulière dans la détermination des sources à la base des réseaux trophiques (Fry & Sherr 1984). En effet, les producteurs primaires marins diffèrent principalement entre eux par leur $\delta^{13}C$ (différentes sources de carbone inorganique, différentes voies photosynthétiques…), ce qui permet de distinguer les consommateurs appartenant à différentes voies de transfert trophiques même pour des niveaux trophiques élevés (prédateurs de second ou de troisième ordre) (cf Figure 7). A l'échelle intraspécifique, il a souvent été proposé que les espèces les plus opportunistes étaient caractérisées par la plus

grande variabilité de $\delta^{13}C$ (Bearhop et al. 2004 ; Araújo et al. 2007). En effet, ces espèces sont capables de se nourrir indifféremment sur plusieurs sources de nourriture en fonction de leur disponibilité locale, et présentent des signatures isotopiques caractéristiques de l'appartenance à plusieurs voies de transfert trophique.

Du fait de l'importance du fractionnement isotopique affectant le $\delta^{15}N$ à chaque transfert trophique, son utilisation pour déterminer la base d'une chaîne alimentaire est plus délicate (mais voir Riera et al. 2009). Le $\delta^{15}N$ est en revanche particulièrement utilisé dans la détermination des niveaux trophiques des consommateurs (Post 2002). Ainsi lorsque les sources de nourriture potentielles présentent des $\delta^{15}N$ voisins, on constate que les prédateurs ont des $\delta^{15}N$ supérieurs à ceux des consommateurs primaires, qui eux même présentent des $\delta^{15}N$ supérieurs à ceux des producteurs primaires. Ceci permet dans certains cas d'établir des échelles de niveaux trophiques sur la base du $\delta^{15}N$ (e.g. Kwak & Zedler 1997 ; Carlier et al. 2007a). La variabilité du $\delta^{15}N$ des producteurs primaires peut toutefois induire une variabilité du $\delta^{15}N$ des consommateurs primaires qui peut mener à la nécessité de construire deux échelles de niveaux trophiques distinctes (dans le cas où deux sources prédominent) (Schaal et al. 200**8**), voire parfois à l'impossibilité d'utiliser le $\delta^{15}N$ comme indicateur de niveau trophique (Riera et al. 2009). A l'échelle intraspécifique, une variabilité importante de $\delta^{15}N$ est souvent associée à un régime incluant une grande proportion d'omnivorie (ce terme étant ici défini comme le fait de se nourrir sur des sources appartenant à plusieurs niveaux trophiques) (Sweeting et al. 2005).

Les différentes propriétés des isotopes stables en écologie trophique ont donné lieu au développement de certains outils isotopiques, comme le modèle de calcul IsoSource (encadré 1) ou à la mise au point de différentes métriques isotopiques (encadré 2) permettant une approche plus chiffrée des interactions trophiques en milieu naturel. L'utilisation de ces outils est aujourd'hui largement généralisée dans les différentes études, et leurs applications vont de l'élucidation des modalités de compétition trophique entre huître creuse (*Crassotrea gigas*) et crépidule (*Crepidula fornicata*) (Decottignies et al. 2007), à la reconstruction de paleo-régimes pour des populations humaines de l'époque Holocène (Newsome et al. 2004).

Encadré 1 : Quantification des régimes alimentaires à l'aide du modèle Isosource

La constance des fractionnements isotopiques du carbone et de l'azote permet, pour un consommateur dont on connaît le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$, d'estimer la signature isotopique de sa source de nourriture théorique, en retranchant aux $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ de ce consommateur les valeurs du fractionnement isotopique.

Dans le cas d'un régime alimentaire basé sur une source unique, les signatures isotopiques de la source théorique et de la source réellement consommée seront identiques. Dans le cas où plusieurs sources de nourriture sont réellement consommées, la contribution de chacune d'entre elles au régime du consommateur peut se calculer par la résolution du système d'équation suivant :

$$\begin{cases} \sum_{1}^{i} \lambda_i = 1 \\ \sum_{1}^{i} \delta^{13}C_i \lambda_i = \delta^{13}C(X) \\ \sum_{1}^{i} \delta^{15}N_i \lambda_i = \delta^{15}N(X) \end{cases}$$

Avec $\delta^{13}C(X)$ et $\delta^{15}N(X)$ les rapports isotopiques du consommateur étudié, et λ_i les contributions de chaque source i au régime du consommateur X.

La résolution de ce système aboutit à des solutions uniques pour les λ_i dans le cas où le nombre de source est inférieur ou égal à trois (le nombre d'isotopes utilisé + 1) (**Phillips 2001**). Dans le cas où le nombre de sources entrant en considération dépasse trois, ce système n'admet pas de solutions uniques, mais plusieurs contributions de chaque source peuvent aboutir aux rapports isotopiques mesurés chez le consommateur (**Phillips & Gregg 2003**). Une procédure basée sur des calculs itératifs a récemment été créée afin de déterminer les gammes de contributions incluant l'ensemble des solutions possibles au système d'équation (**Phillips & Gregg 2003**). Ce modèle de calcul, IsoSource, procède en quatre étapes :

(1) Le programme génère tout d'abord toutes les combinaisons de sources possibles (dont la somme est égale à 1) à partir des sources considérées, en utilisant un incrément variable, souvent fixé à 0.01.
(2) La signature isotopique de chaque combinaison générée à l'étape précédente est calculée à l'aide des équations suivantes :

$$\delta^{13}C\ (X) = \sum_{1}^{i} \delta^{13}C_i\ \lambda_i$$

$$\delta^{15}N\ (X) = \sum_{1}^{i} \delta^{15}N_i\ \lambda_i$$

(3) Toutes les signatures isotopiques sont comparées à la signature isotopique de la source théorique (calculée en retirant les fractionnements isotopiques de la signature isotopique du consommateur considéré).
(4) L'ensemble des combinaisons correspondant à la source théorique sont retenues, et la gamme de contributions possibles pour chaque source est générée (Figure ci dessous). A partir de ces figures, différents paramètres (contribution moyenne, médiane, gamme de contribution, 1ers et 3emes quartiles…) seront utilisés pour caractériser les régimes alimentaires

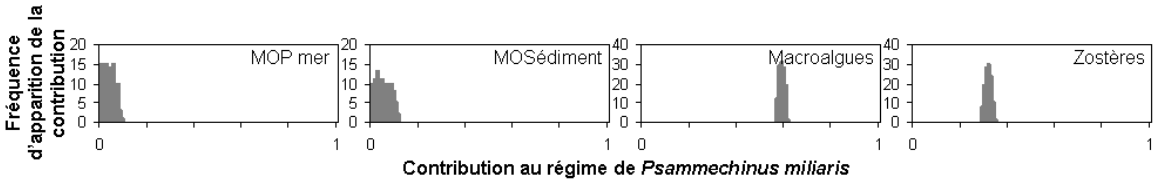

Figure ci-dessus: Exemple de graphique IsoSource présentant la répartition de l'ensemble des contributions possibles pour quatre sources de nourriture au régime de l'oursin *Psammechinus miliaris*. Source : Schaal (2006).

Encadré 2 : Métriques isotopiques

Les isotopes stables ont été utilisés dès le début des années 1980 en écologie trophique pour déterminer les sources de nourriture consommées par certaines espèces cibles (e.g. **Peterson et al. 1985 ; Currin et al. 1995 ; Riera & Richard 1996**). La généralisation de leur utilisation pour l'ensemble d'une communauté d'un écosystème est en revanche plus récente (e.g. **Bustamante & Branch 1996 ; Fredriksen 2003 ; Carlier et al. 2007a**). Certains auteurs ont ainsi tenté de mettre au point des métriques isotopiques permettant de caractériser le nuage de points créé par l'ensemble des espèces d'une communauté dans un graphique $\delta^{15}N = f(\delta^{13}C)$, ainsi que son évolution spatio-temporelle (**Layman et al. 2007 ; Schmidt et al. 2007**). Bien que faisant l'objet d'un vif débat au sein de la communauté scientifique (**voir Hoeinghaus & Zeug 2008**), ces outils ouvrent en écologie trophique des perspectives particulièrement intéressantes pour une analyse quantifiée des données isotopiques.

Au cours de cette étude, certaines des métriques proposées par **Layman et al. (2007)** seront utilisées pour caractériser la structure trophique d'une communauté sur la base des rapports isotopiques des consommateurs :

(1) Gamme de $\delta^{13}C$ ($\delta^{13}C$ range) : La gamme de $\delta^{13}C$ présentée par les consommateurs d'un écosystème est souvent considérée comme un indicateur de la diversité des sources de nourriture qui soutiennent le réseau trophique (**Layman et al. 2007**).

(2) Gamme de $\delta^{15}N$ ($\delta^{15}N$ range) : Le $\delta^{15}N$ est fréquemment utilisé en tant qu'indicateur de niveau trophique chez les consommateurs. La gamme de $\delta^{15}N$ que présente l'ensemble de la communauté peut par conséquence être assimilée au nombre de niveaux trophiques séparant l'organisme présentant le niveau trophique le plus bas (2 en général) de l'organisme présentant le niveau trophique le plus élevé, c'est-à-dire à la hauteur totale du réseau trophique (**Post 2002**).

(3) Aire totale du nuage de points dans l'espace isotopique ($\delta^{15}N = f(\delta^{13}C)$) (Total area ou TA) : Ce descripteur du nuage de points combine l'information des deux précédents descripteurs, pour donner une idée de l'espace total occupé par les consommateurs du réseau trophique dans l'espace isotopique. Il peut être assimilé à une estimation de la diversité trophique à l'intérieur d'un réseau trophique. Ce descripteur est cependant très sensible à la présence d'espèces présentant des signatures isotopiques extrêmes (**Layman et al. 2007**).

(4)Distance moyenne au barycentre (mean distance to centroid ou CD) : Cet indicateur est considéré comme une estimation du degré moyen de diversité trophique au sein du réseau trophique. Il est beaucoup moins sensible que TA à la présence de valeurs isotopique extrêmes.

(5)Distance moyenne au plus proche voisin (Mean nearest neighbour distance ou MNND : Ce descripteur mesure le niveau d'aggrégativité des signatures isotopiques des consommateurs du réseau trophique. Des valeurs faibles de MNND caractérisent des réseaux trophiques dans lesquels de nombreuses espèces présentent des niches trophiques redondantes.

(6)Ecart-type de la distance moyenne au plus proche voisin (Standard deviation of nearest neighbour distance ou SDNND) : Ce descripteur mesure la régularité de l'agrégation des points dans l'espace isotopique. De faibles SDNND caractérisent des réseaux trophiques dans lesquels la répartition des espèces au sein des niches trophiques est régulière.

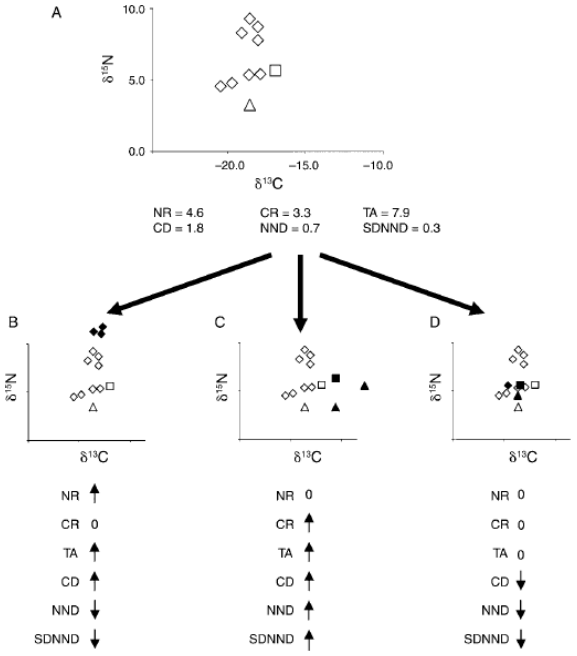

Figure ci-contre : Différents types de modifications d'un réseau trophique par l'addition de nouvelles espèces. Les symboles noirs représentent les nouvelles espèces dans le réseau trophique. La manière dont les différentes métriques réagissent aux différents scenarii est indiquée sous les trois graphiques.

L'utilisation de ces outils isotopiques est toutefois limitée à certaines conditions particulières et ne peut pas être généralisée sans précautions à l'ensemble des études globales de structure et fonctionnement des réseaux trophiques. En effet, tous les descripteurs isotopiques de réseaux trophiques sont particulièrement sensibles aux variations de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$ des sources de nourriture (**Hoeinghaus & Zeug 2008**). Les producteurs primaires n'étant pas pris en compte dans le calcul de ces descripteurs, certaines variations de ces descripteurs peuvent être dues uniquement à une variation des signatures isotopiques des producteurs primaires, sans modification de la structure du réseau trophique (voir **Hoeinghaus & Zeug 2008**).

V- Problématique et objectifs de l'étude

Ce travail se focalise sur les écosystèmes littoraux rocheux couvrant l'étage médiolittoral inférieur et le haut de l'étage infralittoral. Bien que ces niveaux soient caractérisés par des diversités animales et algales particulièrement importantes, les connaissances relatives à l'écologie trophique de ces écosystèmes sont encore assez limitées.

L'objectif principal de cette thèse est de caractériser le fonctionnement et la structure des réseaux trophiques associés à ce type d'écosystème rocheux sur les côtes bretonnes. Dans ce contexte géographique, ce travail s'est en grande partie axé (1) sur le rôle trophique de *Laminaria digitata*, espèce dominante dans les forêts de Laminaires, (2) sur l'organisation trophique des écosystèmes rocheux de bas niveaux fortement marqués par l'activité humaine, et où cette algue n'est pas présente.

Le principal outil mis en œuvre dans ce travail est le traçage isotopique naturel du carbone et de l'azote ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$). Cependant, la composition biochimique des différentes sources potentielles de nourriture a également été abordée afin de tenter de mettre en relation la valeur nutritionnelle des sources de nourriture avec leur utilisation dans le réseau trophique.

Au cours de la thèse, le travail réalisé a été valorisé sous la forme de quatre articles scientifiques soumis ou à soumettre dans des revues internationales, dont trois sont actuellement sous presse. Chacun de ces articles constitue le corps d'un chapitre de la thèse. Ces chapitres comportent une courte introduction en langue française présentant le contexte ainsi que les objectifs et les enjeux de l'étude. Un résumé des principaux résultats marquants de chaque chapitre est également présenté avant le texte original de l'article sous presse ou à soumettre.

Après cette présentation du contexte scientifique dans lequel s'inscrit ce travail, la section suivante a pour objectif de détailler précisément la méthodologie mise en œuvre dans les différentes partie de la thèse, tant au niveau de l'échantillonnage que de l'analyse isotopique et des dosages biochimiques.

Le second chapitre présente les résultats d'une étude saisonnière de la structure et du fonctionnement du réseau trophique dans une zone rocheuse anthropisée ne comportant pas de

canopée à *Laminaria digitata*. L'article lié à cette partie est actuellement sous presse dans la revue *Marine Biology*.

Le troisième chapitre est consacré à l'étude trophique d'un écosystème à canopée de *Laminaria digitata*, la pointe Ouest de l'Ile de Batz (Toull an Zarpant) à deux dates d'échantillonnage. Ce chapitre est principalement axé sur les résultats du couplage méthodologique entre traçage isotopique naturel et caractérisation biochimique des sources de nourriture. Ce travail a été valorisé par la rédaction d'un article actuellement sous presse dans la revue *Journal of Sea Research*.

Le quatrième chapitre de cette thèse consiste en une comparaison du rôle trophique de *Laminaria digitata* entre deux écosystèmes caractérisés par des conditions écologiques contrastées. Le site Toull an Zarpant préalablement étudié dans le chapitre 2 est caractérisé par un mode d'exposition battu et des conditions considérées comme préservées. Le site Ar Pourven, site atelier du programme ECOKELP, est situé en conditions plus abritées et potentiellement sous l'influence de la proximité du port de Bloscon ainsi que des apports de la rivière Penzé. Ce travail fait l'objet d'un article actuellement sous presse dans la revue *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.

Le cinquième chapitre est également une étude simultanée des sites Toull an Zarpant et Ar Pourven. Il consiste en une étude de la microvariabilité spatiale de la ressource trophique et de la structure du réseau trophique en fonction des différents microhabitats de l'écosystème. Il a également fait l'objet de la rédaction d'un article scientifique à soumettre prochainement dans la revue *Oecologia*.

Les résultats obtenus dans les différentes parties de cette thèse seront ensuite synthétisés, et les principales implications de ce travail détaillées. Les perspectives scientifiques que cette étude suggère seront également abordées.

I- Echantillonnage de terrain

I.1- Présentation des habitats étudiés

Trois sites d'étude, représentatifs des conditions rencontrées pour des écosystèmes rocheux de bas niveau, ont été choisis dans le cadre de cette thèse (Figure 8). Deux de ces sites (Toull an Zarpant et Ar Pourven) sont caractérisés par la présence d'une canopée à *Laminaria digitata*. Dans le port de Brest, *Laminaria digitata* est absente et les principales macroalgues sont *Fucus serratus* et *Himanthalia elongata*.

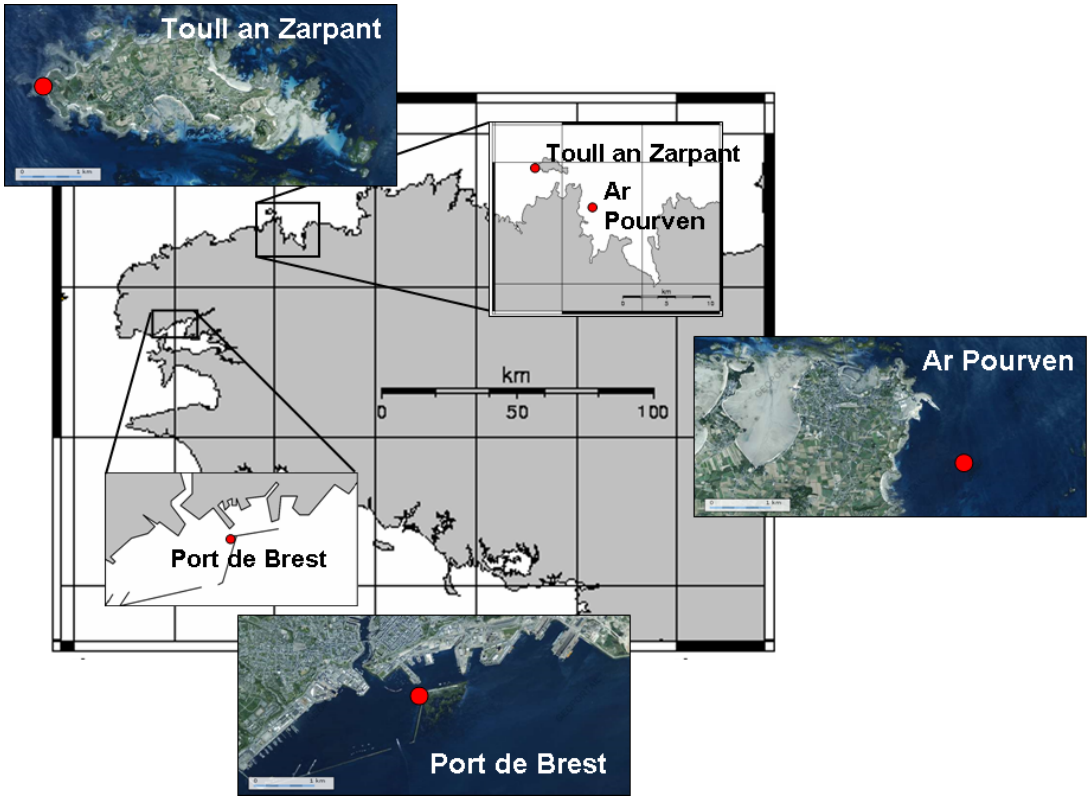

Figure 8 : Localisation des trois sites étudiés lors de cette thèse en Bretagne

Le site Toull an Zarpant est localisé à l'extrémité ouest de l'Ile de Batz, dans une zone particulièrement exposée aux vagues et à la houle liée aux vents d'ouest dominants dans la région. L'estran rocheux dans cette zone est caractéristique des estrans exposés, avec un étage médiolittoral de roche nue, comportant uniquement quelques individus de *Fucus vesiculosus* var. *linearis* (Figure 9). La frange infralittorale est en revanche caractérisée par une très forte couverture algale, principalement dominée par *Laminaria digitata*, avec des peuplements algaux caractéristiques de ce niveau hypsométrique (*Fucus serratus*, *Himanthalia elongata*, *Mastocarpus stellatus*, *Chondrus crispus*, *Palmaria palmata*, *Osmundea pinnatifda*, *Cladophora rupestris*, *Codium fragile*) (Castric-Fey et al. 1997).

Figure 9 : L'estran rocheux au site Toull an Zarpant. Image de gauche : Vue générale de l'étage médiolittoral. Image de droite : Frange infralittorale découvrant durant les basses mers de vives eaux, montrant les peuplements algaux dominés par *Laminaria digitata*. Images : V. Ouisse

Le site Ar Pourven est localisé à l'intérieur de la Baie de Morlaix, en face du port en eaux profondes de Bloscon. Ce site est donc abrité de la houle et des vagues liées aux vents d'ouest, et peut donc être considéré comme représentatif d'un mode abrité à semi-abrité. Le milieu rocheux est constitué d'une banquette granitique sur laquelle sont présents quelques blocs (Figure 10). Les communautés algales sont sensiblement les mêmes que celles retrouvées sur le site Toull an Zarpant.

Figure 10 : L'estran rocheux au site Ar Pourven. Image de gauche : Vue générale du bas de l'étage médiolittoral, avec la canopée de *Fucus serratus*, ainsi que de la frange infralittorale, avec la canopée de *Laminaria digitata*. Image de droite : Frange infralittorale découvrant durant les basses mers de vives eaux, montrant la proximité du port de Bloscon.

Le site d'échantillonnage du Port de Brest est localisé sur un remblai rocheux artificiel, destiné à stabiliser la digue extérieure du port (Figure 11). Il est constitué de blocs de tailles variables superposés, sous lesquels une grande quantité de sédiments fins est déposée. Les principales macroalgues qui caractérisent ce site sont les algues brunes *Fucus serratus* et *Himanthalia elongata*, les algues rouges *Palmaria palmata* et *Mastocarpus stellatus*, ainsi que l'algue verte *Ulva sp.*. Ce site a été choisi comme représentatif de conditions abritées fortement soumises à l'influence anthropique. Les sources de perturbations potentielles incluent par exemple la zone portuaire voisine (marina, port de commerce, port

militaire tous situés à proximité immédiate), les rejets de polluants et de matières organiques via la rivière Penfeld (embouchure située à moins d'un kilomètre du site d'étude) ainsi que les dépôts réguliers de détritus de toutes sortes sur l'estran étudié (observation personnelle).

Figure 11 : Vue générale du site d'échantillonnage du Port de Brest, depuis le môle principal. Image de gauche : Vue d'ensemble du site dans son environnement, avec un arrière-plan un pétrolier supertanker en approche du port. Image de droite : Vue montrant la zone précise où l'échantillonnage a été réalisé. Images : A. Vettoretti

I.2- Prélèvement des échantillons

Les prélèvements ont été effectués durant les vives eaux entre octobre 2006 et novembre 2007 pour les trois sites d'étude. Trois prélèvements ont été menés pour chaque site au cours de l'année (Table 2).

Table 2 : Dates, coefficients de marée et hauteurs d'eau à basse mer des différents échantillonnages réalisés sur les trois sites d'étude (Port de Brest, Toull an Zarpant, Ar Pourven)

Site d'étude	Date de prélèvement	Coefficient de marée	Hauteur d'eau à basse mer
Toull an Zarpant	9 octobre 2006	108	0,63 m
Port de Brest	8 novembre 2006	90	1,15 m
Port de Brest	23 janvier 2007	90	1,17 m
Ar Pourven	19 février 2007	110	0,58 m
Toull an Zarpant	21 février 2007	99	0,89 m
Port de Brest	15 mai 2007	91	1,10 m
Toull an Zarpant	18 mai 2007	98	1,12 m
Ar Pourven	31 août 2007	104	0,88 m
Ar Pourven	26 novembre 2007	99	0,96 m

L'échantillonnage est réalisé à pied durant la basse mer. Une attention particulière a été apportée au maintien d'un effort d'échantillonnage constant d'une date de collecte à l'autre pour un même (nombre de personnes chargées de collecter les échantillons identique, temps consacré à la récolte identique).

Durant l'échantillonnage, les sources de nourritures potentielles les plus représentatives du milieu sont prélevées. Plusieurs réplicats sont prélevés pour chaque source afin de prendre en compte les variabilités intraspécifiques de la signature isotopique et de la composition biochimique. Les macroalgues

sont stockées dans des sacs en plastique jusqu'au retour au laboratoire. Les échantillons d'épiphytes et de biofilms épilithiques sont réalisés par brossage du substrat (rochers ou algues) à l'aide d'une brosse souple propre. La matière prélevée est ensuite remise en suspension dans un récipient contenant de l'eau de mer pré-filtrée (0.45 µm). L'opération est répétée jusqu'à coloration importante de l'eau. Un prélèvement d'eau est également réalisé sur le site d'étude, si possible à pleine mer, afin de prélever la matière organique particulaire en suspension dans l'eau. 10L d'eau sont prélevés en surface à l'aide d'un bidon en plastique propre.

Les animaux les plus abondants et appartenant aux différents groupes trophiques sont collectés à la main et stockés jusqu'au retour au laboratoire dans des sachets en plastique. Pour l'ensemble des prélèvements d'Ar Pourven et les prélèvements de février et mai 2007 à Toull an Zarpant, les individus ont également été séparés en fonction du microhabitat dans lequel ils ont été prélevés : surface des rochers ou dessous des rochers.

II- Préparation des échantillons

II.1- Préparation des échantillons pour la spectrométrie de masse isotopique

Les échantillons prélevés sur le terrain sont ramenés rapidement au laboratoire. Les macroalgues sont débarrassées de tout macroépiphyte éventuel, rincées à l'eau distillée et séchées à l'étuve (48 h, 60 °C). Les espèces calcifiées sont au préalable acidifiées (HCl, 1N) jusqu'à arrêt de l'effervescence car le calcaire n'est pas représentatif du carbone assimilé par les organismes via leur alimentation, et présente des valeurs $\delta^{13}C$ particulièrement basses (Jacob et al. 2005). Les échantillons séchés sont ensuite broyés jusqu'à obtention d'une poudre fine et homogène à l'aide d'un mortier et d'un pilon. La poudre obtenue est conservée à -20 °C jusqu'à analyse des échantillons en spectrométrie de masse. Les prélèvements contenant les biofilms (épiphytes et épilithon) remis en suspension, ainsi que l'eau de mer contenant la matière organique particulaire en suspension sont filtrés sur des filtres GF/F (porosité = 0.7 µm) préalablement calcinés (5 h, 520 °C), jusqu'à colmatage du filtre. Les filtres sont ensuite rapidement acidifiés (HCl, 1N) pour éviter la présence de carbonates, rincés à l'eau distillée et séchés à l'étuve (24 h, 60 °C). Ils sont conservés à -20 °C jusqu'à l'analyse en spectrométrie de masse.

Les animaux sont mis à jeûner 24 h dans de l'eau de mer filtrée (0.45 µm) immédiatement après retour au laboratoire, afin qu'ils évacuent leur contenus intestinaux. Dans la mesure du possible, les individus sont identifiés vivants jusqu'au niveau spécifique. Cependant, pour les espèces les plus difficiles à identifier, certains individus sont fixés au formaldéhyde pour identification, et les autres traités comme pour toutes les autres espèces. Tous les individus sont ensuite tués par congélation et conservés à -20°C. Les animaux sont par la suite débarrassés de leur coquille (mollusques) ou de leur cuticule (crustacés), rapidement acidifiés (HCl, 1N) si nécessaire, rincés à l'eau distillée et séchés à l'étuve (48 h, 60 °C). Dans la mesure du possible, seul le tissu musculaire est analysé car il est le plus pauvre en lipides

et intègre l'information alimentaire sur une durée maximale (Pinnegar & Polunin 1999). Cependant, les individus appartenant aux petites espèces sont analysés entiers. Pour certaines espèces particulièrement petites (e.g. *Elminius modestus*, *Chthamalus montagui*, *Syllis hyalina*, *Amphiglenia mediterranea*), plusieurs individus ont été regroupés pour obtenir une mesure isotopique. Les individus séchés sont ensuite broyés jusqu'à obtention d'une poudre fine et homogène à l'aide d'un mortier et d'un pilon. La poudre obtenue est conservée à -20 °C jusqu'à l'analyse des échantillons en spectrométrie de masse.

II.2- Analyse en spectrométrie de masse isotopique

Les échantillons réduits en poudre sont pesés et placés dans des capsules d'étain avant d'être insérés dans l'analyseur élémentaire. La masse de chaque échantillon mise dans la capsule varie en fonction de sa teneur en azote : moins d'1 mg pour les consommateurs et jusqu'à 3 mg pour les producteurs primaires, plus pauvres en azote. Dans l'analyseur élémentaire, les échantillons sont d'abord oxydés à 1050 °C, puis réduits à 650 °C afin de transformer l'intégralité de la matière organique en CO_2 + N_2 + H_2O. Les molécules d'H_2O sont ensuite récupérées dans un piège à eau, afin que seuls le CO2 et le N2 ne soient transférés dans le spectromètre de masse isotopique, via une interface de type ConFlow III. Dans le spectromètre de masse isotopique, le CO_2 et le N_2 sont séparés, puis les atomes ionisés et focalisés dans un champ magnétique qui les dévie en fonction de leur masse. Des collecteurs comptabilisent les différents isotopes et transmettent l'information à l'interface informatique. Le gaz vecteur utilisé pour l'ensemble du système est l'hélium (He). Le fonctionnement du spectromètre de masse isotopique est résumé dans la figure 12.

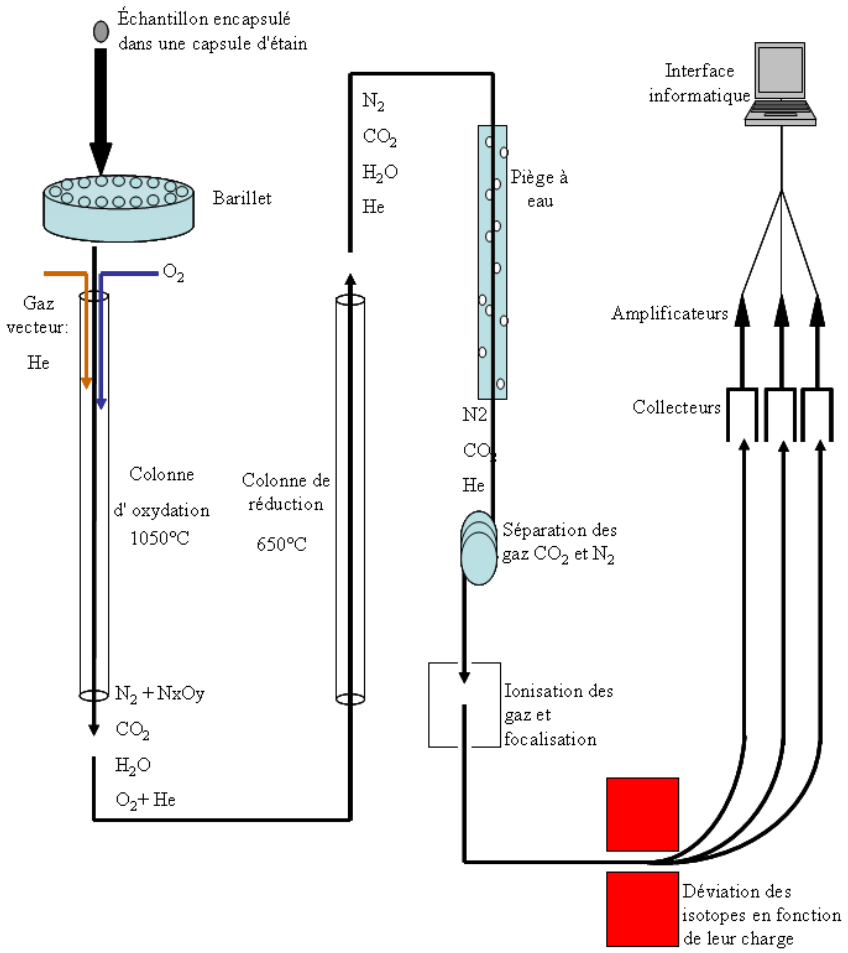

Figure 12 : Fonctionnement général du spectromètre de masse de rapports isotopiques

II.3- Préparation des échantillons pour les dosages biochimiques

Seules les algues ont été analysées du point de vue de leur composition biochimique. Les échantillons destinés à l'analyse biochimique sont rapidement rincés à l'eau distillée, broyés à l'aide d'un mixer et lyophilisés. L'échantillon déshydraté est ensuite broyé à nouveau à l'aide d'un mortier et d'un pilon et conservé à -20 °C jusqu'à analyse ultérieure.

Quatre descripteurs simples de la composition biochimique ont été utilisés dans le cadre de cette thèse. L'ensemble des mesures a été réalisé en triplicats afin de tenir compte de la variabilité de la composition biochimique des algues sur un même estran, et des incertitudes liées à la méthode de dosage employée. Les teneurs en matière organique des algues sont exprimées en proportion de la masse sèche totale, et obtenue par différence de masse entre l'échantillon sec et calciné (5 h, 520 °C). Les rapports C/N sont mesurés à l'aide de l'analyseur élémentaire (Flash EA 1112 Series) couplé au spectromètre de masse isotopique, et sont donc des mesures acquises simultanément aux rapports isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) des algues. Les teneurs en lipides totaux sont obtenues par la méthode de Barnes & Blackstock (1973). Cette méthode est constituée d'une première étape d'extraction dans le méthanol/chloroforme, puis le dosage est réalisé après ajout d'acide sulfurique pur et de vanilline par spectrophotométrie (lecture

de l'absorbance à 520 nm). Les teneurs en protéines sont obtenues par la méthode de Lowry et al. (1951) légèrement modifiée par Rice (1982). Cette méthode repose sur un double dosage des composés phénoliques, avec et sans cuivre afin de ne pas inclure les composés phénoliques non protéiques, particulièrement abondants dans certaines algues.

Une partie de ces dosages a été réalisée en janvier 2007 au laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer, au sein de l'équipe Processus et Production Biologiques à l'Interface Eau-Sédiment, sous la direction de Karine Escoubeyrou et Gilles Vetion.

I- Contexte général et résumé

Le développement des activités humaines sur le littoral a profondément modifié l'environnement côtier au cours du vingtième siècle. En particulier, la construction de nombreuses structures artificielles en relation avec la croissance des activités portuaires a eu pour conséquence l'apparition de substrats rocheux qui ont pu être colonisés par les espèces locales. Cependant, plusieurs études ont pu montrer que les communautés animales et végétales associées à ces milieux différaient de celles retrouvées dans les milieux rocheux naturels (Glasby & Connell 1998 ; Chapman & Bulleri 2003), en particulier du fait de différences au niveau de la topographie du substrat (Glasby 1999). L'étude du fonctionnement trophique de ces habitats, et des habitats côtiers anthropisés en général, reste cependant très récente.

Il a ainsi été proposé récemment que les apports anthropiques et les modifications physiques des écosystèmes côtiers pouvaient perturber le fonctionnement des réseaux trophiques. McClelland & Valiela (1998) observent ainsi une modification du producteur primaire dominant dans les zones recevant le plus d'apports anthropiques d'eaux usées de la Baie de Waquoit (Etats-Unis), avec la disparition des phanérogames marines, et de l'ensemble des voies de transfert trophique se basant sur cette source. Par ailleurs, Riera et al. (2004) ont observé sur un milieu rocheux artificiel de l'estuaire anthropisé du Westerschelde (Pays-Bas) que le réseau trophique se basait principalement sur la consommation de diatomées benthiques remises en suspension de la vasière adjacente, et que les sources locales (i.e. l'algue brune *Fucus vesiculosus*) ne semblaient pas représenter une source de nourriture significative. Plus récemment, Schaal et al. (2008) ont également observé un soutien important du réseau trophique d'un milieu rocheux artificiel par des apports provenant de l'herbier adjacent dans le Bassin d'Arcachon. Cette dernière étude a également mis en évidence l'influence trophique du milieu artificiel pour son environnement naturel adjacent, par le biais de la consommation de détritus de macroalgues par les consommateurs inféodés à l'herbier.

Les études isotopiques ont montré que les perturbations anthropiques, et en particulier les rejets d'eaux usées riches en azote, sont fréquemment associées à des valeurs particulièrement élevées de $\delta^{15}N$ chez les producteurs primaires comme les macroalgues (Hobbie et al. 1990). De telles valeurs sont également fréquemment retrouvées chez les consommateurs locaux, ce qui indique un transfert des apports anthropiques dans les différents échelons des réseaux trophiques côtiers (McClelland et al. 1997 ; Riera et al. 2000). Il a par exemple été mesuré pour *Fucus vesiculosus* des valeurs de $\delta^{15}N$ atteignant 26 ‰ dans l'estuaire pollué du Westerschelde, alors que la valeur mesurée pour la même espèce dans l'estuaire voisin de l'Oosterschelde est de 7 ‰ (Riera et al. 2000). Dans un même temps, le $\delta^{15}N$ du bigorneau *Littorina littorea* était environ 8 ‰ plus élevé dans le Westerschelde que dans l'Oosterschelde.

Dans ce contexte, l'objectif de ce chapitre est d'étudier l'évolution annuelle de la structure et du fonctionnement du réseau trophique associé à un milieu rocheux sous l'influence de perturbations anthropiques de différentes natures. Un site d'étude soumis à une diversité de perturbations d'origine anthropiques (modification physique de l'environnement, pollution chimique, pollution azotée, apports

d'eaux usées…) a été suivi à trois reprises au cours de l'année 2006-2007 dans le port de Brest, sur un remblai rocheux adjacent à la digue extérieure du port.

Les communautés algales retrouvées sur ce site d'étude, principalement dominées par *Fucus serratus*, *Himanthalia elongata* et *Palmaria palmata*, sont caractéristiques des bas niveaux du médiolittoral et de la frange infralittorale (Castric-Fey et al. 1997), qui sont les niveaux hypsométriques étudiés dans le cadre de cette thèse. Les différents échantillonnages ont permis de constater que cet environnement est caractérisé par une très forte turbidité. La matière en suspension de ce site (SPOM) a été prélevée et comparée aux valeurs existantes pour de la matière organique en suspension au milieu de la rade de Brest (OPOM) (Lorrain et al. 2002). Les résultats mettent en évidence un enrichissement en ^{13}C de la SPOM par rapport à l'OPOM, qui révèle une contribution de sources benthiques, dont les $\delta^{13}C$ sont plus élevés. La contribution de chacune des sources benthiques à la SPOM a pu être quantifiée à l'aide du modèle IsoSource, en considérant comme contributeurs potentiels l'OPOM, la matière organique sédimentaire prélevée sous les blocs rocheux (SOM), les détritus de macroalgues, les épiphytes ainsi que les biofilms épilithiques. Les résultats mettent en évidence la forte dominance de la SOM dans la composition de la SPOM. En revanche, la contribution de l'OPOM, assimilable au phytoplancton côtier, est minimale, atteignant seulement 37 % de la SPOM en novembre 2006, période consécutive à une forte augmentation de l'abondance du phytoplancton en rade de Brest (données SOMLIT). Les résultats mettent également en relief un évènement de remise en suspension des biofilms épilithiques non négligeable, puisqu'ils atteignent 35 % de la SPOM en janvier 2007. Contrairement aux études mentionnées précédemment, les valeurs de $\delta^{15}N$ mesurées pour les producteurs primaires ne sont pas particulièrement élevées, car dans la gamme de valeurs déjà relevées pour de telles espèces dans l'Atlantique Nord (Riera 1998 ; Riera et al. 2009 ; Steinarsdóttir et al. 2009). Cependant, la comparaison de ces valeurs avec celles mesurées pour les mêmes espèces prélevées simultanément dans des environnements moins perturbés (Toull an Zarpant et Ar Pourven) révèle que les valeurs de $\delta^{15}N$ à Brest sont statistiquement plus élevées (de 2 ‰ en moyenne) que dans les zones moins impactées. L'enrichissement en ^{15}N n'est donc pas aussi important que précédemment relevé dans la littérature (e.g. Riera et al. 2000 ; 2004), mais il est néanmoins décelable par les mesures de $\delta^{15}N$ des producteurs primaires, ce qui suggère un impact modéré des apports anthropiques azotés dans le port de Brest. L'intensité du brassage des eaux associée aux forts marnages dans la zone contribue probablement fortement à l'impact relativement modéré de ces apports sur les producteurs primaires de la zone.

Les prélèvements menés à trois saisons (novembre, janvier, mai) ont permis l'échantillonnage de 73 espèces de consommateurs, dominés par les mollusques, crustacés et annélides. Bien que l'échantillonnage mis en place dans le cadre de cette étude ne soit pas exhaustif ni quantitatif, ce chiffre ne semble pas indiquer de diminution de la diversité associée aux perturbations anthropiques. Par ailleurs, l'étude des variations temporelles des signatures isotopiques de l'ensemble des consommateurs suggère que le réseau trophique associé à cet habitat se caractérise par une importante stabilité temporelle.

Les larges gammes de $\delta^{13}C$ présentées par les consommateurs révèlent la diversité des sources de nourriture qui soutiennent le réseau trophique. Les gammes de $\delta^{15}N$ présentées par l'ensemble des consommateurs (entre 6,3 et 8,2 ‰) indiquent que le réseau trophique est constitué de 3 à 4 niveaux trophiques, ce qui semble être une longueur habituelle pour un habitat côtier rocheux (Fredriksen 2003 ; Riera et al. 2009).

Les consommateurs suspensivores échantillonnés aux trois dates présentent des signatures isotopiques globalement proches de la SPOM, ce qui indique que le sédiment remis en suspension qui en constitue la majeure partie est assimilé par ces consommateurs. Cependant, ces consommateurs présentent une importante variabilité de leurs $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, qui est révélatrice de capacités de sélections variables de ces organismes vis-à-vis du pool de matière organique particulaire en suspension. En particulier, les résultats suggèrent un partitionnement de la nourriture entre les différents taxons consitutant ce groupe trophique. Les ascidies présentent ainsi les valeurs les plus appauvries en ^{13}C alors que les crustacés sont les plus enrichis, révélant une contribution à leur régime des détritus de macroalgues ou des biofilms remis en suspension plus importante.

L'ensemble des caractéristiques mises en évidence dans cette étude au niveau de la structure et du fonctionnement de ce réseau trophique suggère qu'il n'existe pas de simplification du réseau trophique, comme cela avait précédemment été observé sur la base des signatures isotopiques (McClelland &Valiela 1998 ; Riera et al. 2004). Nos résultats suggèrent que le partitionnement de la ressource trophique pourrait être un facteur favorisant cette diversité, via l'augmentation du nombre de niches trophiques disponibles pour les différentes espèces. Cet argument est soutenu par la grande diversité de prédateurs, qui semblent exploiter différents microhabitats de cet estran (prédateurs de surface, prédateurs du dessous des blocs, prédateurs de sédiment). D'après cette hypothèse, la complexité topographique du substrat serait un facteur important permettant l'établissement d'un réseau trophique relativement complexe, malgré les perturbations liées aux activités humaines qui affectent ce milieu.

A SEASONAL STABLE ISOTOPE SURVEY OF THE FOOD WEB ASSOCIATED TO A PERI-URBAN ROCKY SHORE

Authors: SCHAAL Gauthier[1,2*], RIERA Pascal[1,2], LEROUX Cédric[1,3], GRALL Jacques[4]

1: UPMC Univ Paris 06. Station Biologique de Roscoff. Place Georges Teissier. 29682 Roscoff Cedex. FRANCE

2: CNRS. UMR 7144 AD2M. Equipe Ecologie Benthique.

3: CNRS. FR 2424

4: Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin. UMR 6539 CNRS, Institut Universitaire Européen de la Mer, Université de Bretagne Occidentale. Place Copernic, 29280 Plouzané, France

* : Corresponding author: Gauthier Schaal

Email: schaal@sb-roscoff.fr

phone : (+33) 2 98 29 23 77

fax: (+33) 2 98 29 23 24

Keywords: food web, stable isotopes, rocky shore, intertidal, Bay of Brest

Short title: Rocky shore associated food web in Brittany

II- Abstract

This study aimed, through a seasonal $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ study, at characterising the structure and functioning of the food web associated to an intertidal rocky shore in the harbour of Brest (Western Brittany, France). The dominance of benthic-derived organic matter, and particularily resuspended sediment, in the local pool of suspended organic matter, is highlighted. This benthic-derived organic matter dominates the diet of filter-feeders, including a certain degree of selectivity displayed by various taxa belonging to this trophic group. The food web structure appeared very stable temporally, which suggested the dominance of mixed diets, rather than the consumption of pure sources. It was constituted of 4 trophic levels, including a large diversity of predators, likely favoured by the diversity of microhabitats that characterize this intertidal habitat. From our results, the trophic functioning of this anthropised rocky shore community does not appear functionally simplified as previously reported for other anthropised and/or artificial rocky ecosystems. We suggest that the topological complexity of rocky habitats, including a diversity of microhabitats, might be responsible of the important animal diversity, in spite of the anthropogenic disturbances characterising this peri-urban area.

III- Introduction

The structure and functioning of anthropized rocky shore-associated food webs is a topic raising increasing concern since a few years. Consumers inhabiting rocky shore habitats encounter a wide diversity of potentially available food sources, including several coexisting macroalgae, epilithic or epiphytic biofilms, detritus of various origins and phytoplankton (Bode et al. 2006). Within intertidal rocky habitats, recent findings have therefore highlighted the coexistence of distinct major trophic pathways, based either on benthic production or on pelagic production (Bode et al. 2006; Riera et al. 2009). The coexistence of distinct trophic pathways is an important difference between the trophic functioning of rocky shore and other marine ecosystems (e.g. Rau et al. 1990; Carlier et al. 2007a). The consumption of macroalgae has been reported to occur mainly through the detrital pathway (Duggins et al. 1989; Bustamante and Branch 1996; Riera et al. 2009), which makes algal matter readily available to various trophic groups. For instance, In South African exposed rocky shores, this contribution was estimated at 60 % of the diet of three filter-feeding species (Bustamante and Branch 1996). This consumption has been reported to be maximal during winter, when phytoplanktonic production is low (Duggins et al. 1989). Other benthic food sources may also be locally important for the food web, such as epiphytic or epilithic biofilms, which are the favoured food source of Trochidae and Patellidae gastropods (Peduzzi 1987; Jenkins and Hartnoll 2001), which are important biota in North Atlantic rocky shores (Little and Kitching 1996).

Hydrodynamics also affects the local availability of food sources. For instance, in the Bay of Arcachon, tide currents have been observed to enhance trophic transfers between an artificial rocky habitat and its adjacent environment, via the resuspension of seagrass detritus (Schaal et al. 2008). In the Seto Inland Sea, Takai et al. (2004) also observed a resuspension of epilithic microalgae by hydrodynamism, leading to the assimilation of this matter by local filter-feeders. Hydrodynamism can also affect food webs by providing drifted macroalgae in barren grounds (Kang et al. 2008), therefore allowing the establishment of rich and diversified communities in poorly productive environments (Bustamante et al. 1995).

In addition, due to the concentration of human population along the coastal line, rocky shores are particularly subjected to disturbances related to anthropogenic activities (Benedetti-Cecchi and Chato Osio 2007). Although the effects of various human disturbances on the structure and functioning of soft-sediments communities have been widely studied (Grall and Glémarec 1997; Guyonnet et al. 2008), their impact on hard-bottom environments are to date largely misunderstood. In particular, most of stable isotopes studies dealing with trophic functioning of rocky shore's communities took place in relatively pristine environments (Fredriksen 2003; Riera et al. 2009). Recent investigations (Riera et al. 2004; Schaal et al. 2008) have however pointed out several characteristics of foods webs associated to rocky shore anthropized environments and, then, the need for studies assessing their structure and functioning.

These studies are necessary for the development of conceptual and predictive models for sustainable use and conservation, as proposed for estuarine habitats by Humborg et al. (2000).

The use of stable isotopes ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) provides new insights for the study of trophic interactions in littoral rocky environment. Several studies have highlighted the possibility to discriminate, especially with $\delta^{13}C$, between pelagic and benthic primary producers (Fry and Sherr 1984) and among benthic primary producers (Raven et al. 2002). Due to the low ^{13}C-enrichment occurring between a food source and its consumer, it is thus possible to track trophic transfers in rocky environments, where the diversity of food sources is important. Moreover, the large $\delta^{15}N$ fractionation occurring at each trophic transfer permits to infer important structural features of food webs, such as the number of trophic levels (Cabana and Rasmussen 1996), or the prevalence of omnivory (Bode et al. 2006).

In this ecological context, the aim of the study was to assess the structural and functional features of the intertidal rocky shore food web associated to a heavily anthropized harbour. Based on $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$, the study focussed on seasonal and taxonomic variability of major trophic pathways in this particular habitat. In particular, special attention was paid to study whether the diversity of food sources available had an effect on the temporal stability of the food web.

IV- Material and methods

IV.1- Study site and sampling

The Bay of Brest is a shallow semi-enclosed embayment located on the west coast of Brittany (France). The maximal tidal amplitude in this area is 8 m. This Bay is affected by nitrogen inputs from the two main tributaries, the Aulne and the Elorn, draining an extended catchment of 2800 km², where intensive pig, cattle and poultry breeding occur (Grall and Glémarec 1997). Sampling was carried out by foot in the low mediolittoral / high infralittoral fringe during spring tides in the harbour of Brest, outside the external dyke (Figure 13).

The rocky shore in this area is constituted of a boulder field adjacent to the dyke.This site was chosen due to its proximity with the important harbour complex of Brest, which includes a marina, a commercial harbour and a military harbour. Brest is the most important city of Western Brittany, with more than 140 000 residents. Although recent published data concerning the pollution status of this area are lacking, Grall & Glémarec (1997) have observed highly impacted soft-bottom communities close to our site. Although some evidence for water quality improvement exist (Grall, unpubl. data), this site is therefore characterised by high anthropogenic impact due to the vicinity of the harbour facilities and the artificial nature of the shore. The sampling took place in November 2006 and in January and May 2007. The more representative algae and consumers were collected by hand during low tides. Epiphytic and epilithic biofilms were also sampled by gently scrapping the substrate using a thin brush, and then resuspended in filtrated (0.45 µm) seawater. Sedimented organic matter (SOM) covering the underside of the rocks was sampled in the same way as epiphytes and epilithon. During sampling, water (10 L) was collected for the

measurement of site suspended particulate organic matter (SPOM) isotopic signature. The $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of offshore suspended particulate organic matter (OPOM) was obtained referring to Lorrain et al. (2002).

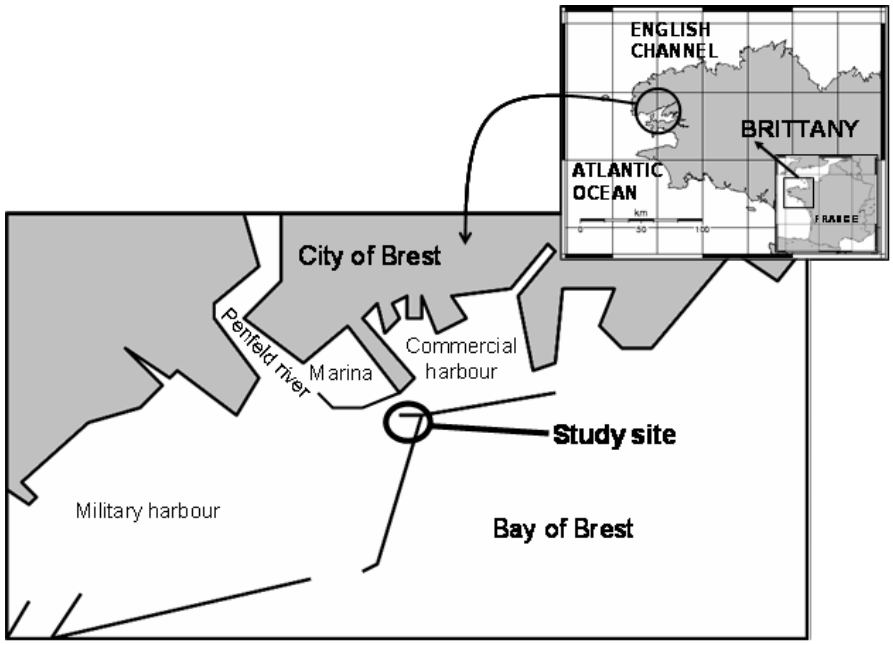

Figure 13: Localisation du site d'étude en Rade de Brest (Bretagne Occidentale, France)

Figure 13: Localization of the study site in the Bay of Brest (Western Brittany, France)

IV.2- Samples processing

Once back to the laboratory, algae were cleaned of any eventual macroepiphytes, rinsed with distilled water and dried (48h, 60°C). Animals were starved overnight in filtered (0.45 µm) seawater and then killed by freezing. They were then extracted from their shell or cuticle and, quickly acidified (HCl, 1N), rinsed with distilled water, and dried (48 h, 60°C). For large animals, only muscle was analyzed, while small organisms were analyzed as a whole. All dried samples were ground into a fine and homogeneous powder using a mortar and a pestle and stored frozen (-20 °C) until subsequent analysis.

Samples of epiphytic and epilithic biofilms and site water were prefiltered on a 63 µm mesh to remove large detritus and small animals, and then filtered on precombusted (4h, 500°C) GF/F filters. The filters were then quickly acidified (HCl, 1N), rinsed with distilled water, and dried (24 h, 60°C). They were then stored frozen (-20 °C) until subsequent analysis.

Although several studies have reported possible stable isotope ratios modifications associated with samples acidifications (e.g. Bunn et al. 1995), the duration of acidification chosed (a few seconds in most cases, never more than 5 mn) was clearly too short to cause significant altreation of both $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$.

IV.3- Stable isotopes measurements

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.

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

With $R = {}^{13}C/{}^{12}C$ for carbon and ${}^{15}N/{}^{14}N$ 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 VPDB and at-air scaling were achieved using in-house protein standards that have been calibrated against NBS-19 and IAEA N3 reference materials. The standard deviation of repeated measurements of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of a laboratory standard was 0.10 ‰ versus V-PDB and 0.05 ‰ versus at-air, respectively.

IV.4- SPOM composition

The isotopic composition of SPOM was estimated by using the IsoSource model (Phillips and Gregg 2003). Five end-members were identified: (1) offshore POM, which may be assimilated to "pure" phytoplankton due to its sampling far from the study site, (2) SOM which has been observed in other environments to be susceptible of resuspension (Sarà et al. 2007)), and may thus contribute to the SPOM pool, (3) detritus from macroalgae, which were assimilated to the mean of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of all co-occurring macroalgae, (4) epilithic biofilm, which has also been observed to be susceptible of resuspension events (Takai et al. 2004) and (5) epiphytes. IsoSource calculations were performed using various tolerance threshold values, to take into account for isotopic variability of end-members. Since the results did not vary very much according to the tolerance value used, all the results presented here are acquired using a standard value of 0.1 (Phillips and Gregg 2003).

IV.5- Satistical analyses

As the number of indivduals analysed for each species (i.e. 3 or 5 when possible)was not sufficient to satisfy the conditions of normality, non parametric tests were carried out. For species sampled at the three sampling dates, Kruskal-Wallis followed by post-hoc tests were performed. For species sampled only twice, Mann-Whitney tests were performed. No statistical comparisons were carried out for species sampled only at one occasion or for effectives lower than three individuals per species.

A hierarchical cluster analysis using the Ward's minimum variance method was performed on $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of filter-feeding species to identify within this trophic group species with similar trophic characteristics.

V- Results

V.1- Stable isotopes ratios of food sources

The $\delta^{13}C$ of the potential food sources sampled for this study ranged from -33.1 ‰ (*Lomentaria articulata*, January) to -11.7 ‰ (*Himanthalia elongata*, May) (Figure 14). The range of $\delta^{13}C$ displayed by food sources at each sampling date was 12.2 ‰, 15.8 ‰ and 13.1 ‰ for November, January and May, respectively. However, this wide range of $\delta^{13}C$ was mostly due to a few species displaying extreme $\delta^{13}C$ values (e.g. *Lomentaria articulata*, *Gelidium latifolium*, *Himanthalia elongata*). The majority of macroalgae displayed similar $\delta^{13}C$, comprised between -17 ‰ and -15 ‰. The range of $\delta^{15}N$ displayed by macroalgae was narrower, being at the same dates 6 ‰, 5 ‰ and 5.1 ‰. The values of $\delta^{15}N$ displayed by macroalgae were comprised between 6.3 ‰ and 10.2 ‰, which is much lower than the values reported for macroalgae sampled in a highly polluted environment (Riera et al. 2000).

The SPOM displayed $\delta^{13}C$ ranging from -19.8 ‰ to -18.7 ‰, which was systematically ^{13}C-enriched of at least 4 ‰ relative to OPOM values reported by Lorrain et al. (2002). Whatever the sampling date, the isotopic signatures of SPOM and SOM were very close.

The temporal variations of isotopic ratios were consistent among macroalgae. Indeed, the $\delta^{13}C$ of the four main species (i.e. *Ulva sp.*, *Palmaria palmata*, *Fucus serratus*, *Himanthalia elongata*) was similar in November and in May, while the mean $\delta^{13}C$ measured in January for these species was significantly lower (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$). For these species, the variations of $\delta^{15}N$ were less important and, excepted for *Palmaria palmata* ($H = 7.26$, $p = 0.0265$) not statistically significant ($p > 0.05$). In contrast to what is observed for macroalgae, no consistent temporal pattern emerged for the isotopic signatures of other potential food sources (i.e. SPOM, SOM, Epiphytes, Epilythic biofilm).

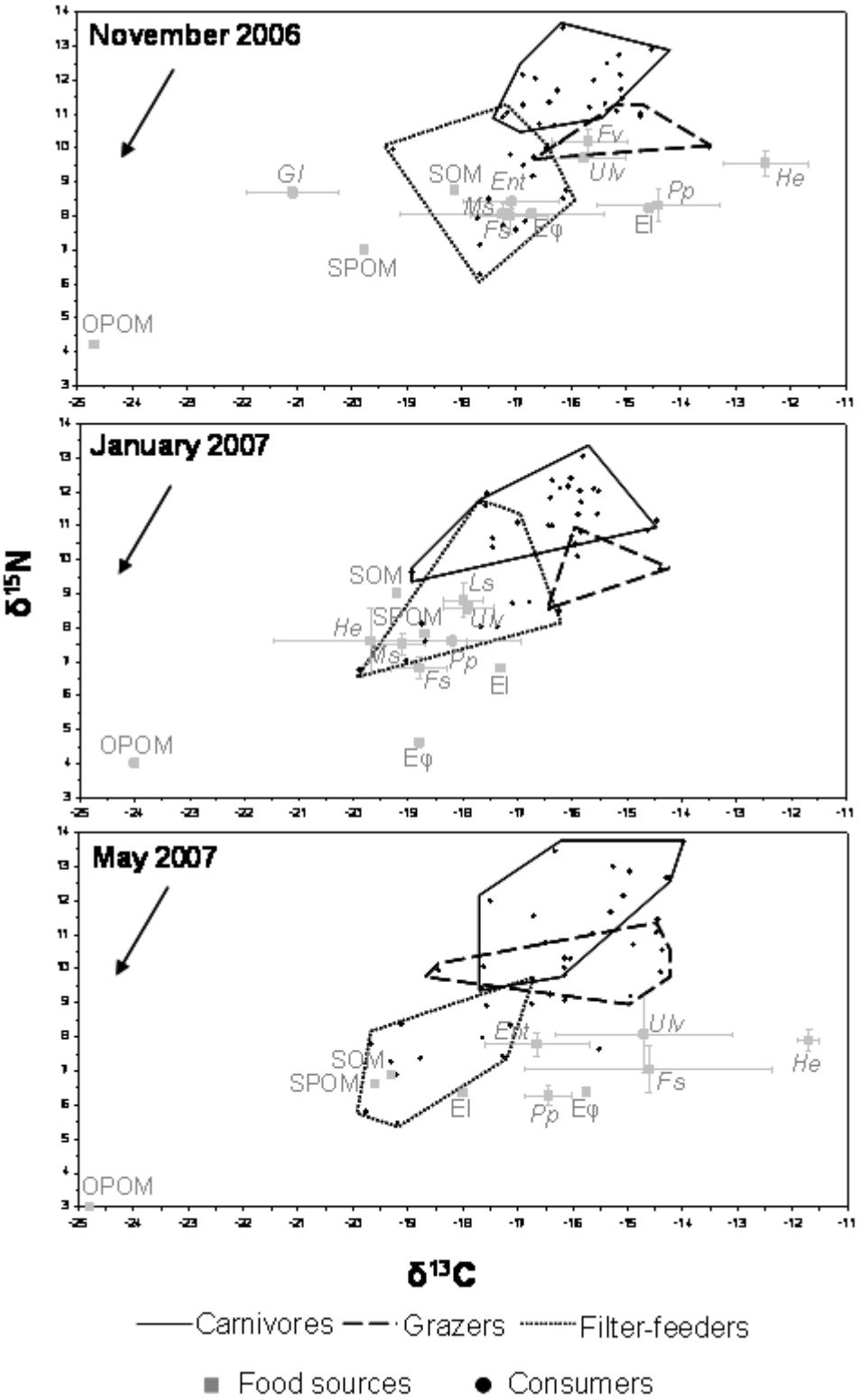

Figure 14**:** $\delta^{13}C$ vs $\delta^{15}N$ des sources de nourriture potentielles et des consommateurs échantillonnés en novembre 2006, janvier 2007 et mai 2007 dans le Port de Brest. Les polygones représentent les aires totales occupées par les différents groupes trophiques (carnivores, brouteurs, filtreurs). Les flèches représentent le fractionnement isotopique moyen entre une source et un consommateur, d'après Vander Zanden & Rasmussen (2001) et Vanderklift & Ponsard (2003). OPOM = Matière organique particulaire en suspension du large, SPOM = Matière organique particulaire en suspension du site, SOM = Matière organique sédimentaire, Eφ = Epiphytes, El = Biofilm epilithique, *Ent = Enteromorpha sp*., *Ulv = Ulva sp*., *Gl = Gelidium latifolium*, *Ms = Mastocarpus stellatus*, *Pp = Palmaria palmata*, *Fs = Fucus serratus*, *Fv = Fucus vesiculosus*, *He = Himanthalia elongata*, *Ls = Laminaria saccharina*

Figure 14: $\delta^{13}C$ vs $\delta^{15}N$ of potential food sources and consumers sampled in november 2006, january 2007 and may 2007 in the harbour of Brest. Polygons represent the total areas encompassed by trophic groups, namely carnivores, grazers and filter-feeders. Arrows represent the mean trophic fractioning occuring between a food source and its consumer, according to Vander Zanden & Rasmussen (2001)

and Vanderklift & Ponsard (2003). OPOM = Offshore Particulate Organic Matter, SPOM = Site Particulate Orgainc Matter, SOM = Sedimented Organic Matter, Eφ = Epiphytes, El = Epilithic biofilm, *Ent = Enteromorpha sp.*, *Ulv = Ulva sp.*, *Gl = Gelidium latifolium*, *Ms = Mastocarpus stellatus*, *Pp = Palmaria palmata*, *Fs = Fucus serratus*, *Fv = Fucus vesiculosus*, *He = Himanthalia elongata*, *Ls = Laminaria saccharina*

V.2- SPOM composition

The composition of SPOM varied greatly seasonally. The results strongly suggest that SOM is the main contributor to the pool of SPOM, with a contribution comprised between 0 % and 53 % in November, between 28 % and 66 % in January and between 73 % and 95 % in May (Table 3). The contribution of OPOM appeared small, excepted in November 2006 (between 32 % and 42 %). Other sources were likely of minor importance for the composition of the SPOM, excepted epilithic biofilm in January, which contributed between 17 % and 48 %.

Table 3: Composition de la matière organique en suspension échantillonnée sur le site d'étude en novembre 2006, janvier 2007 et mai 2007, calculée par le programme de calcul IsoSource (Phillips & Gregg 2003).
Table 3 : Composition of the pool of suspended particulate organic matter sampled on the study site in November 2006, January 2007 and May 2007, calculated using the IsoSource model (Phillips & Gregg 2003)

	November 2006			January 2007			May 2007		
End-member	min	mean	max	min	mean	max	min	mean	max
Offshore POM	0,32	0,37	0,42	0	0,02	0,08	0,05	0,08	0,11
SOM	0	0,26	0,53	0,28	0,49	0,66	0,73	0,84	0,95
Macroalgae	0	0,19	0,6	0	0,08	0,28	0	0,02	0,09
Epilithic biofilm	0	0,06	0,24	0,17	0,35	0,48	0	0,04	0,19
Epiphytes	0	0,12	0,46	0	0,06	0,21	0	0,02	0,08

V.3- Stable isotope ratios of consumers

73 species were sampled as representative of the whole food web (Table 4). Crustacea (20 species) and Mollusca (19 species) were the most represented taxa, followed by Annelida (15 species) and Chordata (9 species). Predators were the most diversified trophic group, comprising 30 species (filter-feeders: 22 species, deposit-feeders: 15 species, grazers: 7 species). The range of $\delta^{13}C$ displayed by the consumers remained unchanged (5.5 ‰, 5.8 ‰ and 5.5 ‰ for November, January and May, respectively), while the range of $\delta^{15}N$ was slightly more variable (7.3 ‰, 6.3 ‰ and 8.5 ‰ for November, January and May, respectively). In addition, whatever the sampling date, all the $\delta^{13}C$ of consumers were comprised between -19.9 ‰ (*Ascidia mentula*, January) and -13.5 ‰ (*Littorina obtusata*, November).

Filter-feeders were characterized by $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values lower than other trophic groups (i.e. grazers, deposit-feeders, predators) (Figure 14). However, their variability according to $\delta^{15}N$ was important, comprised between 4.1 ‰ (May) and 4.8 ‰ (November and January). Within this trophic group, consumers clustered according to their taxonomic group (Figure 15). Ascidians displayed the most ^{13}C-depleted values, while crustaceans were the most ^{13}C-enriched. Bivalves displayed intermediate $\delta^{13}C$.

In contrast to the wide range of $\delta^{15}N$ displayed by filter-feeders, the isotopic variability displayed by grazers was wider according to their $\delta^{13}C$ than to their $\delta^{15}N$. This trophic group was represented mainly by trochids gastropods (*Gibbula spp*., *Jujubinus striatus*) and limpets (*Patella vulgata*), which were among the most abundant consumers of this shore (G.S. pers. obs.). Predators displayed the most ^{15}N-enriched $\delta^{15}N$, comprised between 9.4 ‰ (*Perinereis cultrifera*, May) and 13.7 ‰ (*Cancer pagurus*, May), which is consistent with a higher trophic level.

Contrarily to food sources, the temporal variation of consumer's isotopic signatures did not display any consistent pattern. Indeed, whatever the sampling date considered, the $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of consumers did not rise or drop uniformly. Some species however displayed important seasonal variations in their isotopic ratios, such as *Cancer pagurus* ($\delta^{13}C$ = -15.4 ‰, -17.7 ‰, -14 ‰ for october, january and may, respectively), *Patella vulgata* ($\delta^{13}C$ = -16.7 ‰, -14.4 ‰, -16.1 ‰ for october, january and may, respectively) or *Necora puber* ($\delta^{15}N$ = 12.9 ‰, 11.3 ‰, 12.9 ‰ for october, january and may, respectively).

Table 4: $\delta^{13}C$ vs. $\delta^{15}N$ des consommateurs échantillonnés dans le Port de Brest. TG = groupes trophiques, FF = suspensivores, DF = déposivores, G = brouteurs, P = prédateurs. Les résultats des tests de comparaison (2 dates : tests de U de Mann-Whitney, 3 dates = tests H de Kruskall-Wallis) sont indiqués dans la colonne p-value. Les différences significatives sont indiquées en gras.
Table 4: $\delta^{13}C$ vs. $\delta^{15}N$ of consumers sampled in the harbour of Brest. TG = Trophic groups, FF = filter-feeders, DF = deposit-feeders, G = grazers, P = predators. The results of comparison tests (2 occurrences: Mann-Whitney U test, 3 occurences: Kruskal-Wallis H test) are indicated in the p-value column, statistically significant differences being bolded.

Species	TG	$\delta^{15}N \pm$ S.D.				$\delta^{13}C \pm$ S.D.			
		nov 2006	jan 2007	may 2007	p-value	nov 2006	jan 2007	may 2007	p-value
PORIFERA									
Halichondria panicea	FF			5,8 ± 0,55				-19,8 ± 0,44	
Haliclona sp.	FF		7,6 ± 0,59				-18,7 ± 0,14		
Phorbas plumosum	FF	8,5 ± 0,37		5,5 ± 0,64	**0,05**	-17,5 ± 0,07		-19,2 ± 0,40	**0,05**
CNIDARIA									
Dynamena pumila	FF	9,2 ± 0,00				-16,7 ± 0,00			
Urticina felina	P		13,1 ± 0,00	13,0 ± 2,26			-15,8 ± 0,00	-15,3 ± 1,46	
NEMERTEA									
Lineus longissimus	P		12,4 ± 0,49				-16,4 ± 0,27		
SIPUNCULA									
Golfingia vulgaris	DF			10,7 ± 0,88				-14,9 ± 0,11	
ANNELIDA									
Harmothoe imbricata	P		11,7 ± 0,35				-15,8 ± 0,48		
Harmothoe impar	P			12,2 ± 0,09				-15,1 ± 0,54	
Harmothoe sp.	P	11,3 ± 1,72				-16,4 ± 0,77			
Lepidonotus clava	P	12,7 ± 0,02	12,0 ± 0,57		0,08	-15,1 ± 0,44	-15,5 ± 0,16		0,25
Sthenelais boa	P			12,7 ± 0,19				-14,2 ± 0,16	
Arenicola marina	DF			11,5 ± 0,00				-14,5 ± 0,00	
Cirriformia tentaculata	DF			9,8 ± 0,10				-16,1 ± 0,34	
Eunice harrassi	P			10,0 ± 0,30				-16,2 ± 0,77	
Glycera tridactyla	P	13,5 ± 0,00				-16,1 ± 0,00			
Perinereis cultrifera	P	11,3 ± 0,36		9,4 ± 1,01	**0,03**	-16,9 ± 0,57		-17,7 ± 1,30	0,18
Platynereis dumerilii	DF	10,7 ± 0,31		7,7 ± 0,00		-16,3 ± 0,16		-15,5 ± 0,00	
Eulalia viridis	P	12,1 ± 0,64	11,8 ± 0,81	11,6 ± 0,00	0,81	-16,9 ± 0,42	-16,4 ± 0,11	-16,7 ± 0,00	0,38
Amphitrite groenlandica	DF	12,1 ± 0,00				-16,6 ± 0,00			
Amphitrite sp.	DF			9,0 ± 0,46				-16,7 ± 0,62	
Eupolymnia nebulosa	DF	9,5 ± 0,76				-16,9 ± 0,40			

CRUSTACEA									
Balanus perforatus	FF		11,6 ± 0,66				-17,6 ± 0,06		
Elminius modestus	FF	10,1 ± 0,20	11,1 ± 0,00			-16,4 ± 0,95	-17,0 ± 0,00		
Gammarus locusta	DF	10,1 ± 0,07				-16,2 ± 0,10			
Maera grossimana	DF			9,2 ± 0,07				-16,4 ± 0,37	
Melita hergensis	DF			8,4 ± 0,42				-17,1 ± 0,31	
Melita sp.	DF	9,8 ± 0,64				-17,1 ± 0,31			
Palaemon serratus	P		12,1 ± 0,42				-15,6 ± 0,34		
Athanas nitescens	DF		10,4 ± 0,42	8,9 ± 0,00			-17,5 ± 0,20	-17,6 ± 0,00	
Anapagurus hyndmanii	DF	11,0 ± 0,37	11,0 ± 0,48			-14,7 ± 0,56	-16,4 ± 0,69		
Galathea squamifera	DF		10,1 ± 0,33				-15,9 ± 0,34		
Galathea strigosa	P		12,1 ± 0,00				-16,2 ± 0,00		
Porcellana platycheles	FF	10,0 ± 0,24	8,8 ± 0,25	9,6 ± 0,28	**0,01**	-16,5 ± 0,61	-16,8 ± 0,61	-16,7 ± 0,25	0,6
Pisidia longicornis	FF	8,7 ± 0,00	8,0 ± 0,42	8,0 ± 1,22	0,65	-16,1 ± 0,00	-17,4 ± 1,20	-17,6 ± 0,10	0,3
Cancer pagurus	P	12,5 ± 0,39	11,7 ± 0,00	13,7 ± 0,27	0,12	-15,4 ± 0,65	-17,7 ± 0,00	-14,0 ± 0,14	0,12
Necora puber	P	12,9 ± 0,99	11,3 ± 0,30	12,9 ± 1,15	**0,02**	-14,5 ± 0,53	-15,9 ± 0,36	-15,0 ± 0,45	**0,01**
Liocarcinus pusillus	P		12,0 ± 0,00				-15,8 ± 0,00		
Carcinus maenas	P	11,7 ± 0,16				-15,1 ± 0,35			
Pilumnus hirtellus	P	11,3 ± 0,51	10,7 ± 0,65	11,0 ± 0,55	0,39	-15,4 ± 0,45	-16,0 ± 0,24	-15,6 ± 0,86	0,28
Xantho pillipes	P		11,0 ± 0,59				-16,4 ± 0,70		
Xantho incisus	P	10,9 ± 0,00	10,9 ± 0,44	10,3 ± 0,00	0,34	-15,5 ± 0,00	-14,6 ± 0,46	-16,0 ± 0,00	0,2
MOLLUSCA									
Patella vulgata	G	9,7 ± 0,73	9,7 ± 0,10	9,1 ± 0,23	0,18	-16,7 ± 0,28	-14,4 ± 0,18	-16,1 ± 0,62	**0,01**
Acanthochitona fascicularis	G			10,0 ± 1,07				-18,5 ± 0,56	
Haliotis tuberculata	G		8,5 ± 0,05	9,2 ± 0,19	0,08		-16,2 ± 0,54	-14,9 ± 0,20	0,08
Diodora graeca	P	12,1 ± 0,00		12,0 ± 0,67		-15,1 ± 0,00		-17,5 ± 1,52	
Gibbula cineraria	G	11,1 ± 0,43	10,8 ± 0,55	10,5 ± 0,22	0,08	-15,2 ± 0,32	-15,8 ± 0,42	-14,4 ± 0,23	**0,01**
Gibbula penanti	G	10,9 ± 0,43		9,9 ± 0,00		-14,7 ± 0,52		-14,4 ± 0,00	
Calliostoma zizyphinum	P	12,0 ± 0,27	12,2 ± 0,19	11,7 ± 0,55	0,28	-15,6 ± 0,44	-16,1 ± 0,31	-15,3 ± 0,13	**0,04**
Jujubinus striatus	G			11,1 ± 0,72				-14,5 ± 0,85	
Littorina obtusata	G	10,0 ± 0,25				-13,5 ± 0,56			
Trivia monacha	P	10,7 ± 0,24	9,6 ± 0,37	10,1 ± 0,38	**0,01**	-16,6 ± 1,00	-18,9 ± 0,47	-17,6 ± 1,33	**0,02**
Nassarius reticulatus	P		12,4 ± 0,39	12,7 ± 0,33	0,18		-16,0 ± 0,55	-14,3 ± 0,32	**0,03**
Nassarius incrassatus	P	11,7 ± 0,26	11,3 ± 0,16	10,3 ± 0,17	**0,01**	-16,2 ± 0,49	-15,5 ± 0,34	-16,1 ± 1,19	0,23
Berthella plumula	P	11,5 ± 0,28	10,6 ± 0,31		0,08	-15,1 ± 0,21	-17,5 ± 0,27		**0,08**
Jorunna tomentosa	P	11,2 ± 0,00				-15,7 ± 0,00			
Anomia ephippium	FF	7,7 ± 0,20	8,1 ± 0,00	7,4 ± 0,34	0,21	-17,2 ± 0,73	-18,7 ± 0,00	-18,8 ± 0,41	0,17

Mytilus edulis	FF	8,5 ± 0,17	8,0 ± 0,23	7,4 ± 0,00	**0,02**	-16,1 ± 0,39	-17,7 ± 0,35	-17,3 ± 0,00	**0,02**
Ostrea edulis	FF	7,8 ± 0,00	8,7 ± 0,00			-16,8 ± 0,00	-17,1 ± 0,00		
Chlamys varia	FF		8,5 ± 0,00				-16,4 ± 0,10		
BRYOZOA									
Frustrellidra hispida	FF	7,6 ± 0,00				-17,0 ± 0,00			
ECINODERMATA									
Asterina gibbosa	P	10,9 ± 0,05	11,9 ± 0,15			-17,2 ± 0,82	-17,6 ± 1,48		
CHORDATA									
Sydnium sp.	FF			6,9 ± 0,00				-19,2 ± 0,00	
Ascidia mentula	FF	7,9 ± 0,53	6,7 ± 0,00			-17,7 ± 0,21	-19,9 ± 0,00		
Ascidiella aspersa	FF	7,1 ± 0,56	7,0 ± 0,59	7,8 ± 0,70	0,29	-17,7 ± 0,28	-19,0 ± 0,40	-19,7 ± 0,34	**0,01**
Phallusia mamillata	FF	6,3 ± 1,73				-17,7 ± 1,17			
Styela clava	FF	11,0 ± 0,00				-17,2 ± 0,00			
Distomus variolosus	FF	10,0 ± 0,10		8,4 ± 0,45	**0,05**	-19,2 ± 0,41		-19,1 ± 0,84	0,83
Botrylloides leachi	FF			7,3 ± 0,35				-19,3 ± 0,48	
Nerophis lumbriciformis	P		10,4 ± 0,00				-15,9 ± 0,00		
Lipophrys pholis	P			13,5 ± 0,21				-16,3 ± 0,68	

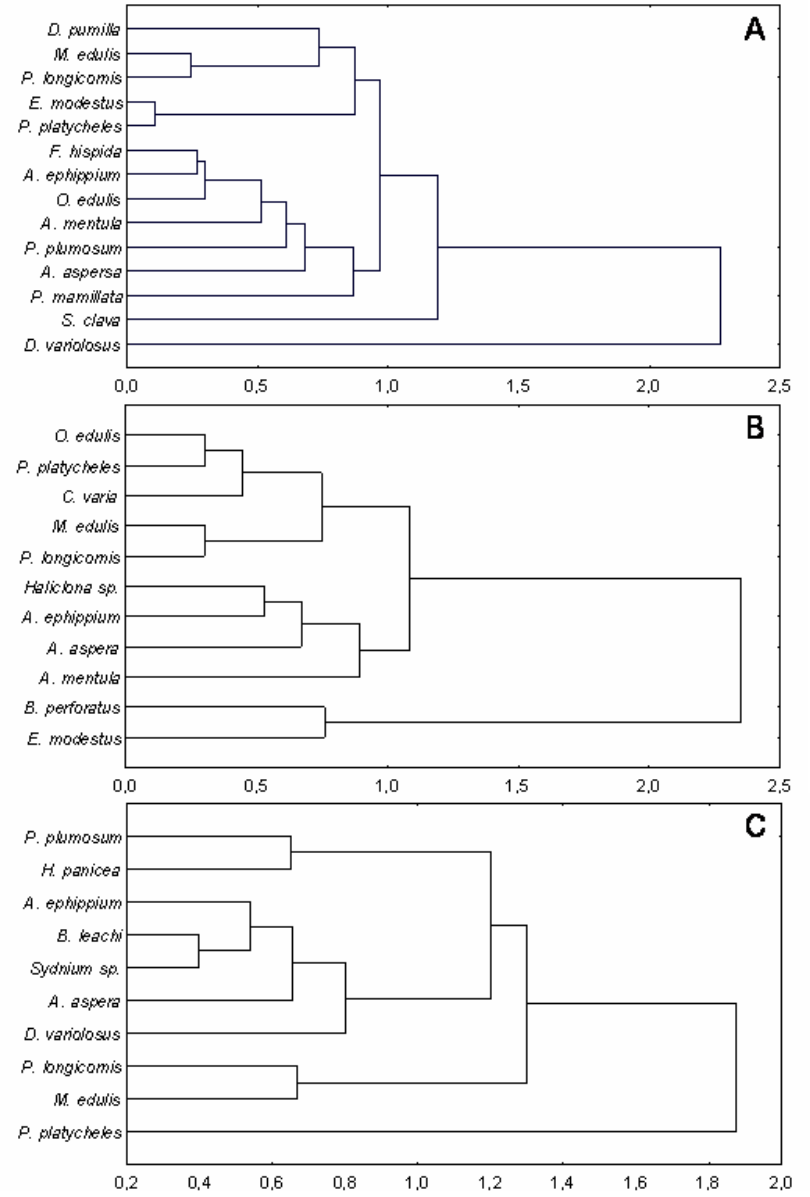

Figure 15 : Classification ascendante hiérarchique réalisée sur la base des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des espèces suspensivores échantillonnées dans le Port de Brest (A) en novembre 2006, (B) en janvier 2007, (C) en mai 2007.
Figure 15: Hierarchical clustering of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ for filter feeders species sampled in the harbour of Brest in (A) November 2006 (B) in January 2007 and (C) in May 2007.

VI- Discussion

VI.1- Food sources

The macroalgae sampled in this study are representative of the dominant species of the infralittoral fringe in French coastal waters (Castric-Fey et al. 1997). These species are well discriminated according to their $\delta^{13}C$, as previously observed in various rocky environments (Fredriksen 2003; Bode et al. 2006; Riera et al. 2009). The $\delta^{13}C$ of marine algae is mainly related to their ability to use HCO_3^- rather than dissolved CO_2 as carbon source during primary production (Raven et al. 2002). Macroalgae displaying low $\delta^{13}C$ are thought to use dissolved CO_2 as source of inorganic carbon, while $\delta^{13}C$ close to -10 ‰ involve the use of HCO_3^- as a major source of inorganic carbon. The temporal variation of macroalgae $\delta^{13}C$ highlights a ^{13}C-depletion in January. The source of ^{13}C-depleted inorganic carbon may originate from the catchment, where C3 plants dominate. In fact, a strong flood event occurring 1 month before the sampling in January 2007 (French Ministry for Ecology and Sustainable Development, 2007) could be responsible these temporal variations through a modification of the $\delta^{13}C$ of the DIC pool incorporated by intertidal macroalgae, as already observed in the Charente River by Riera & Richard (1997).

The comparison of macroalgae $\delta^{15}N$ with the measurements carried out simultaneously in a pristine environment of Northern Brittany (Batz Island) (Schaal et al. in press and unpubl. data), indicates consistent ^{15}N enrichment for similar species in the Brest harbour (Table 5). This result suggests that anthropogenic nitrogen drained in the Bay of Brest by the tributaries influences by macroalgae growing locally, as already observed in other impacted coastal environments (McClelland and Valiela 1998). The $\delta^{15}N$ observed here are however much lower than those observed by Riera et al. (2000) in the Westerschelde, which suggests a moderate impact of anthropogenic nitrogen in the harbour of Brest.

The importance of the oscillating volume at each tide (40% of the Bay high tide water volume) (Le Pape et al. 1996) may greatly dilutes the nitrogen inputs, limiting thus the impact on local primary producers.

The stable isotope ratios measured for SOM are ^{13}C-enriched compared to offshore POM (between -25 ‰ and -24 ‰) and to values typically obtained for riverine POM (e.g. between -32 ‰ and -26 ‰, Riera & Hubas 2003). High $\delta^{13}C$ in coastal sediments are often associated to a high abundance of microphytobenthos, which typically displays $\delta^{13}C$ close to -17 ‰ (Riera & Hubas 2003). However, the sediment analysed here was sampled under the rocks, which makes an important contribution of photosynthetic cells in the SOM pool very unlikely. The ^{13}C-enriched values measured here reveal therefore the contribution of detritus from macroalgae to the pool of SOM.

Table 5 : Comparaison des $\delta^{15}N$ entre des espèces échantillonnées dans un environnement préservé (Ile de Batz) et dans un environnement pollué (présente étude).

Table 5: Comparison of $\delta^{15}N$ between macroalgae sampled in a pristine environment (Batz Island) and a polluted environment (present study)

Species	Date	Batz Island	Brest Harbour
Fucus serratus	Autumn 2006	6,2 ± 0,06	8 ± 0,54
Himanthalia elongata	Autumn 2006	6,7 ± 0,20	9,5 ± 0,38
Palmaria palmata	Autumn 2006	6,0 ± 0,09	8,3 ± 0,48
Mastocarpus stellatus	Autumn 2006	6,5 ± 0,36	8,1 ± 0,29
Fucus serratus	Winter 2007	4,8 ± 0,39	6,8 ± 0,3
Mastocarpus stellatus	Winter 2007	6,0 ± 0,13	7,5 ± 0,3
Fucus serratus	Spring 2007	5,3 ± 0,20	7 ± 0,68
Himanthalia elongata	Spring 2007	6,8 ± 0,41	7,9 ± 0,32
Palmaria palmata	Spring 2007	5,5 ± 0,24	6,3 ± 0,29
Enteromorpha sp.	Spring 2007	6,2 ± 0,52	7,8 ± 0,36

The composition of SPOM may be inferred from the isotopic signatures of its potential contributors (Maksymowska et al. 2000). This composition appears to be very variable in time, with a contribution of phytoplankton (OPOM) almost negligible, excepted in November (around 35 %). The remainder of the local pool of the SPOM is thus constituted of resuspended benthic-derived organic matter (up to 85 % of the SPOM composition in May), as previously reported for coastal ecosystems (Bustamante and Branch 1996; Dunton 2001; Kaehler et al. 2006). Previous authors investigating the composition of coastal SPOM focused on the importance of detritus from macroalgae (especially brown algae). In our sampling site, the resuspended detritic organic matter pool likely originates largely from brown algae, due to their predominance in the rocky shores (pers. obs.). However, while macroalgae display high temporal variability, the SOM isotopic signature remains relatively unchanged seasonally, what suggests that SOM is constituted of a pool of detritus of various origins, without any clear dominance. The results also highlight a punctual contribution of epilithic biofilm to the SPOM, which joins the conclusions of Takai et al. (2004).

VI..2- Importance of resource partitioning among filter-feeders

The substantial ^{13}C-enrichment displayed by filter-feeding species compared to OPOM is likely too important (up to 7 ‰) to be only due to a higher-than-average isotopic fractionation (Vander Zanden and Rasmussen 2001). This enrichment indicates that these species do not feed selectively on phytoplankton, which would have resulted in more ^{13}C-depleted values. The similarity between the $\delta^{13}C$ of filter-feeders and those of SPOM suggests strongly that filter-feeders assimilate the local pool of suspended organic matter, without selectivity on the phytoplanktonic component of this SPOM pool.

In spite of the temporal variability observed in the composition of SPOM, this trophic group appears able to feed on the different sources that compose the bulk of suspended organic matter. This observation joins the conclusions of Coma et al. (2001), who described filter-feeders as "ultimate opportunists". This capacity to feed on a composite pool of suspended matter, characteristic of urban marine environments (Grall and Glémarec 1997), may be responsible of the ecological success of filter-feeders in such artificial habitats.

However, when regarding the variability within the filter-feeders group, a clear opposition can be evidenced between ascidians, that displayed the most ^{13}C-depleted isotopic ratios, and crustaceans which were more ^{13}C-enriched (Figure 15). This figure provides evidence of a preferential assimilation within the SPOM pool differing among taxa. For instance, the slight ^{13}C-depletion observed for ascidians may reveal a preferential assimilation of phytoplankton, while the ^{13}C-enrichment observed for crustaceans may reveal a higher contribution of ^{13}C-enriched macroalgal detritus.

Filter-feeders display also an important $\delta^{15}N$ variability (between 4 ‰ and 5 ‰), which reveals an important omnivory for several species. In particular, our results clearly indicate that barnacles (mean $\delta^{15}N$ = 10.9 ‰) assimilate a large part of their diet from zooplankton, and have to be considered as secondary consumers rather than as primary consumers. These results suggest strongly a resource partitioning among filter-feeder species, as already observed in a maërl bed in the Bay of Brest (Grall et al. 2006).

VI.3- Food web structure

The isotopic pattern displayed by the whole food web remained unchanged seasonally, especially for the $\delta^{13}C$, because most of consumer's stable isotope ratios did not vary significantly. Insofar the pure food sources display important seasonal variation, this strong seasonal stability suggests the dominance of mixed diets for consumers inhabiting this environment. However, the isotopic ratios of some species (e.g. *Perinereis cultrifera*, *Necora puber*, *Trivia monacha*) varied significantly, revealing more trophic specificity for these taxa. The temporal evolution of their stable isotope ratios could also be explained by factors other than diet, such as the lipid content or consumers reproductive cycle (Tieszen et al. 1983) although this hypothese appears unlikely since an effort was done to analyse only muscle tissues, whose lipid content is low (Pinnegar & Polunin 1999).

The $\delta^{13}C$ range of consumers is often reported to be representative of the diversity of food sources supporting the food web (Layman et al. 2007). The seasonal stability of consumers' $\delta^{13}C$ range (around 5.5 ‰) observed here suggests a relative temporal stability in the diversity of food sources at the base of the food web. This range is relatively similar to other studies recently carried out in rocky environments of North East Atlantic (Sarà et al. 2007; Riera et al. 2009; Steinarsdottir et al. 2009), what

suggests also a spatial stability in the diversity of food sources fueling rocky shore associated food webs.

In this anthropized rocky shore, calculating trophic levels would be of low relevance due to the important variability in the $\delta^{15}N$ of sources ($\delta^{15}N$ range between 5 ‰ in January and 6 ‰ in November) as recently reported for an other intertidal rocky shore habitat (Riera et al. 2009). However, considering a mean trophic enrichment of about 3 ‰ at each trophic transfer and other studies in comparable habitats (Fredriksen 2003; Sarà et al. 2007; Riera et al. 2009; Steinarsdottir et al. 2009), our results suggest that this food web might contain at least 4 trophic levels. The identification of benthic top predators (arbitrarily defined as species displaying $\delta^{15}N$ of 12 ‰ or more) revealed the presence of various taxa within this functional group. In addition, an important diversity in foraging behaviour can be observed among predators in this habitat. Polychaete (e.g. *Lepidonotus clava*, *Sthenelais boas*, *Glycera tridactyla*…) were found under the rocks and in the underlying sediment and may forage at the interface between this sediment and the surrounding boulders. Large crabs (e.g. *Necora puber*, *Cancer pagurus*) are found during emersion under the rocks but are highly mobile predators) likely able to forage in all the micro-habitats of the shore. Gastropods (e.g. *Calliostoma zizyphinum*, *Diodora graeca*) are more specialized on the surface of rocks, where they graze encrusting invertebrates (Ascidians, Sponges) (Graham 1988). Consequently, the diversity of microhabitats constituting this rocky shore is clearly associated with a functional diversity of predators.

The $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ difference observed between filter-feeders and grazers points out the existence of at least two distinct major trophic pathways in this habitat. The first is based on detritus of various origins that are assimilated in different proportions by filter-feeders. The second is based on fresh food sources (macroalgae, biofilms) consumed by grazers, resulting in more ^{13}C-enriched values than filter-feeders. This conclusion is in accordance with the findings of Riera et al. (2009), who described the co-occurrence of various major trophic pathways in a single *Ascophyllum nodosum* habitat. In the present study, the large range of $\delta^{13}C$ displayed by predators, which overlapped the $\delta^{13}C$ distribution of filter-feeders and grazers, may suggest that predators plays a role of coupling between these two trophic pathways, in accordance with the hypothesis of Rooney et al. (2006). From these authors, the coupling of distinct energy channels by high trophic level consumers contributed to the stability of the community against anthropogenic disturbances.

Here, the large animal diversity together with the main food web features did not reveal any functional simplification related to the anthropogenic disturbances affecting this area. An annual survey carried out in soft-sediments close to the study site indicated that the AMBI index (Borja et al. 2000) decreased from values higher than 4 until 2000 to values lower than 2 since 2006 (Grall J., unpubl. data). This recent improvement of the ecological quality of this site together with the high diversity and functional complexity of the food web emphasizes the resilience capacities of intertidal rocky ecosystems. Our results suggest that this important stability of rocky shore communities faced

anthropogenic disturbances might be related to the trophic complexity of these habitats, including the coexistence of several trophic pathways, coupled through the presence of higher trophic levels.

VII- Conclusions

This study provides a strong basis for future studies aiming at elucidating trophic relationships within intertidal rocky habitats. Until now, most of studies dealing with the functioning of intertidal rocky shores focused on trophic interactions between macroalgae and grazers (Davies et al. 2008). The present survey, carried out in low intertidal rocky shore, can contrast with previous studies since the dominant fucoid (i.e. *Fucus serratus*) did not really represent a significant food source for associated consumers. Our results suggest that macroalgae characterizing rocky shores contribute to a pool of detritic suspended organic matter which represents the actual basis for the food web, via its consumption by a wide diversity of filter-feeders and deposit-feeders. This central trophic pathway should be more specifically considered for a thorough understanding of mechanisms underlying the functioning of rocky shore associated food webs.

VIII- Acknowledgements

This work is partly funded by the ANR (National Research Agency) ECOKELP. G. Schaal is funded by a French Ministry of Research and Technologies grant. The authors thank Erwan Amice, Caroline Broudin, Benjamin Guyonnet, Robert Marc and Renaud Michel for their unvaluable help during field sampling.

I- Contexte scientifique et résumé

La majorité des écosystèmes rocheux de la frange infralittorale en Bretagne sont caractérisés par une canopée de *Laminaria digitata* (Castric-Fey et al. 1997). Ces écosystèmes abritent une faune et une flore riches et diversifiées. Les interactions liant ces différentes espèces entre elles, et en particulier le rôle de *Laminaria digitata* comme facteur structurant le réseau trophique, restent cependant encore assez mal comprises. De nombreuses études ont recemment été menées en Norvège sur l'organisation des communautés des forêts de *Laminaria hyperborea* subtidales (e.g. Fredriksen 2003 ; Norderhaug et al. 2003 ; Christie et al. 2003). L'ensemble de ces études a mis en évidence la forte biodiversité qui caractérise ces habitats, en grande partie favorisée par la complexité morphologique de *L. hyperborea,* présence d'espèces spécifiquement associées aux crampons, stipes et frondes de cette algue (Christie et al. 1998 ; 2003 ; 2007 ; Norderhaug 2004). L'étude de sources de nourriture exploitées par les invertébrés associés aux forêts de *L. hyperborea* a mis en évidence que cette algue ne semble pas représenter une source de nourriture majoritaire pour le réseau trophique (Fredriksen 2003). La valeur nutritive de *L. hyperborea*, trop faible à l'état frais, ainsi que la secrétion de métabolites secondaires, ont été avancés comme hypothèses pour expliquer cette faible consommation relative (Norderhaug et al. 2003). Cependant, si le fonctionnement trophique des zones à *Laminaria hyperborea* a été largement abordé au cours des dernières années, les recherches bibliographiques on montré qu'à ce jour, aucune étude ne s'est interessée à l'étude de la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques associés aux écosystèmes à *Laminaria digitata.*

La valeur nutritive d'une source de nourriture pour un consommateur dépend non seulement de ses caractéristiques biochimiques intrinsèques, mais également de l'interaction entre celles-ci et les capacités digestives et besoins nutritionnels du consommateur (Mayer et al. 1995). En fonction des espèces étudiées, différents facteurs ont ainsi été proposés comme étant importants pour la détermination de la qualité d'une source de nourriture pour un consommateur. Norderhaug et al. (2006) proposent ainsi que le rapport C/N d'une source de nourriture est le facteur déterminant de la valeur nutritive de *Laminaria hyperborea*, et que la teneur en phlorotanins n'a que peu d'importance pour les amphipodes *Ampithoe rubricata* et *Gammarus locusta*. D'autres études suggèrent que la teneur en protéines d'une source de nourriture est le facteur le plus important (e.g. Bowen et al. 1995). Enfin, Grémare et al. (2002) observent dans le Golfe du Lion que la teneur en lipides du sédiment est le paramètre le mieux corrélé aux abondances de méiofaune et aux biomasses de nématodes, ce qui suggère que son usage est adapté en tant que descripteur de la valeur nutritive d'une source pour ces organismes. L'étude combinée du fonctionnement des réseaux trophiques et de la composition biochimique des sources de nourriture potentielles semble donc nécessaire afin de mieux préciser les facteurs impliqués dans le choix alimentaire des invertebrés benthiques. Ce couplage méthodologique

représente donc une approche prometteuse pour une meilleure compréhension des mécanismes mis en jeu dans la régulation des communautés biologiques par les interactions trophiques.

Dans ce contexte, les objectifs de ce chapitre sont, d'une part, de caractériser la structure et le fonctionnement du réseau trophique associé à un milieu rocheux à canopée de *Laminaria digitata*, et d'autre part, de déterminer la composition biochimique des principales macroalgues qui caractérisent ce milieu, ceci afin de déterminer les éventuelles interactions entre ces deux approches pour l'étude des interactions trophiques en milieu naturel.

Quatre descripteurs de la composition biochimique, choisis parmi les plus couramment utilisés dans la littérature, ont été mesurés : la teneur en matière organique (TOM), les rapports C/N, la teneur en lipides totaux ainsi que la teneur en protéines totales. L'ensemble des résultats de ces dosages a été synthétisé dans une analyse en composantes principales (ACP). Celle-ci montre une nette opposition selon l'axe 1, qui synthétise la plus grande part de la variance totale, entre les algues vertes et rouges non calcifiées d'une part, et les algues brunes d'autre part. Les premières sont caractérisées par des C/N faibles, de faibles teneurs en lipides et de fortes teneurs en protéines, alors que les algues brunes présentent des teneurs en protéines plus faibles, et des C/N et teneurs en lipides élevées. Ces deux groupes d'algues présentent donc des caractéristiques biochimiques opposées.

L'étude de la structure du réseau trophique met en évidence sa stabilité temporelle, de façon similaire aux résultats obtenus dans le milieu très anthropisé du port de Brest. Les valeurs de $\delta^{15}N$ des consommateurs indiquent que ce réseau est constitué de trois niveaux trophiques. De plus, les $\delta^{15}N$ répartis sur un continuum semblent indiquer que de nombreuses espèces de cet écosystème consomment en réalité des sources appartenant à plusieurs niveaux trophiques, ce qui traduit un fort degré d'omnivorie. Ceci est confirmé par le calcul des niveaux trophiques de différents consommateurs, qui montre des niveaux trophiques étalés sur un continuum plutôt que centrés sur des valeurs discrètes. Les larges gammes de $\delta^{13}C$ présentées par l'ensemble des consommateurs révèlent que le réseau trophique est soutenu par une diversité importante de sources de nourriture. Clairement, *Laminaria digitata* ne constitue pas la base unique, ou même majeure, du réseau trophique qui lui est associé.

Neuf espèces de brouteurs ont été collectées, à deux dates de prélèvement. Leurs sources de nourriture ont pu être déterminées sur la base de leurs signatures isotopiques. Les principales sources assimilées par ces brouteurs semblent être les algues rouges (*Palmaria palmata*, *Mastocarpus stellatus*) ainsi que les biofilms épilithiques et épiphytiques. Une revue des données bibliographiques disponibles indique que la composition des diatomées et des cyanobactéries, qui sont les principaux constituants de ces biofilms, est caractérisée par des teneurs en protéines élevées, à l'instar des valeurs mesurées pour les algues rouges et vertes dans cette étude (e.g. Brown et al. 1996 ; 1997). Les sources de nourriture exploitées par les brouteurs de cet habitat semblent donc corrélées à des teneurs protéiques élevées,

alors que les algues brunes, plutôt caractérisées par des teneurs en lipides élevées, ne semblent pas consommées à l'état frais. Ces résultats mettent donc clairement en évidence l'importance de la teneur en protéines comme facteur déterminant de la valeur nutritive d'une source pour les consommateurs inféodés aux forêts de *Laminaria digitata*.

Les suspensivores présentent aux deux dates d'échantillonnage des enrichissements en ^{13}C par rapport au phytoplancton côtier, qui indiquent une consommation de matière dérivée de macroalgues, dont, en particulier, les Laminaires. Cette contribution a pu être estimée par l'utilisation d'équations de mélange isotopique. Les résultats montrent que l'ensemble de ces consommateurs dépend à hauteur d'au moins 35 % de détritus de Laminaires, avec une forte variabilité interspécifique et saisonnière. La contribution de détritus de Laminaires peut atteindre jusq'à plus de 80 % chez certaines espèces, comme le crustacé Anomoure *Porcellana platycheles*.

Nos résultats montrent que l'algue dominante de ces écosystèmes, *Laminaria digitata*, ne représente donc pas la source de nourriture principale de ces écosystèmes, dont les réseaux trophiques sont basés sur une grande diversité de sources de nourriture. La principale voie par laquelle la production des Laminaires est transférée dans le réseau trophique apparaît être la voie détritique. Il convient de préciser que les modalités précises de l'utilisation de cette matière organique en décomposition demeurent encore un sujet d'étude prometteur. Ces modalités d'utilisation (efficacité d'absorption, sélection post-ingestive, taux d'assimilation…) par la faune locale sont, en revanche, nettement plus étudiées au niveau des systèmes côtiers basés sur les phanérogames marines telles que les spartines, alors que paradoxalement celles-ci représentent une nourriture plus réfractaire que les macroalgues (Buchsbaum et al. 1991).

Par ailleurs, le rôle de la valeur nutritive des sources de nourriture est mis en évidence, du fait de la correspondance entre composition biochimique des sources et choix alimentaire des brouteurs. La valeur nutritive des sources de nourriture joue également un rôle dans l'assimilation de détritus de Laminaires par les suspensivores, car la décomposition des particules algales est associée à une augmentation de la valeur nutritive, du fait de la dégradation des métabolites secondaires (Duggins & Eckman 1997 ; Norderhaug et al. 2003), et de l'enrichissement en azote via la colonisation microbienne du complexe détritique (Ténore 1983).

A notre connaissance, cette étude est l'une des premières à mettre en relation, par une approche d'écologie *in situ*, le fonctionnement du réseau trophique avec la valeur nutritive des sources de nourriture. Cette approche combinée, complémentaire avec les études de choix alimentaire en conditions contrôlées, représente une perspective particulièrement intéressante permettant de replacer les résultats de ces études dans une réalité de terrain. Ce point particulier représente fréquemment une faiblesse dans l'étude des interactions trophiques en laboratoire.

TROPHIC ECOLOGY IN A NORTHERN BRITTANY (BATZ ISLAND, FRANCE) KELP (*LAMINARIA DIGITATA*) FOREST, AS INVESTIGATED THROUGH STABLE ISOTOPES AND CHEMICAL ASSAYS

Authors: SCHAAL Gauthier[1,2*], RIERA Pascal[1,2], LEROUX Cédric[1,3]

1: UPMC Univ Paris 06, UMR 7144 AD2M, Equipe Ecologie Benthique

2: CNRS, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, 29682 ROSCOFF, France

3: UPMC Univ Paris 06, FR 2424

*: Corresponding author: Gauthier Schaal

schaal@sb-roscoff.fr

tel: (+33) 2 98 29 23 77

fax: (+33) 2 98 29 23 24

Keywords: Laminaria, kelp forest, stable isotopes, food web, nutritive value

II- Abstract

This study aimed at characterizing the relationships between the food web's structure and the nutritive value of basal food sources in a Northern Brittany (France) *Laminaria digitata* bed. Stable isotopes were used to identify the food sources consumed by benthic invertebrates, and the nutritive value of primary producers was assessed according to four descriptors (total organic matter, C/N ratio, proteins content, lipids content).

Although the food web appeared to be based on a wide diversity of food sources, only Rhodophyta (red algae) and biofilms (epilithic and epiphytic) were heavily consumed by grazers. In contrast, Phaeophyta (brown algae), which are dominant in this habitat, have no specialized grazer (with the exception of *Helcion pellucidum*, specialized grazer of *Laminaria digitata*). This selective consumption may be related to the higher protein content and lower C/N ratio of Rhodophyta and biofilms, in comparison with Phaeophyta. Fresh brown algae are thus of poor nutritive value, but processes associated with their degradation are likely to improve this nutritive value, leading in the assimilation of detritus by filter-feeders, revealed by high $\delta^{13}C$ in these consumers. Our results suggest thus that the nutritive value of basal food sources may be an important factor involved in the structuration of kelp-associated food webs.

III- Introduction

Kelps form extensive beds around temperate and polar coasts in all the oceans of the world. Their importance for global biogeochemical cycles is recognised, since this kind of environment is considered to be one of the most productive of the world (Mann 1973). In European coastal areas, kelp beds are dominated by the genus *Laminaria*. In Brittany, kelp forests occur along rocky coasts from the mean low waters at spring tides to a depth of about 30 m (Arzel 1998). The three-dimensional structure created by these algae forms in a large variety of microhabitats, resulting in a high algal and animal diversity characterizing these environments (Christie et al. 2003).

In spite of their ecological importance, few is known about the functioning of the food web associated to these habitats (but see Fredriksen 2003). Particularly, the major trophic resources of consumers inhabiting kelp beds remain unclear yet. Indeed, although kelps represent an important potential food supply for consumers inhabiting these environments, most of kelp species are characterised by low nitrogen content and the presence in their tissues of herbivore-deterrent secondary metabolites (Duggins & Eckman 1997; Norderhaug et al. 2003). These characteristics result in a low nutritive value of kelps, which prevents them to be intensively grazed, as previously observed for various grazers fed *Laminaria hyperborea* (Norderhaug et al. 2003). However, coevolution processes may result in an adaptation of these grazers to a low nutritive value food (Steinberg et al. 1995). In this way, there are several evidences of kelp consumption by various consumers such as sea urchins (Lawrence 1975) or gastropods (Fredriksen 2003; Norderhaug et al. 2003). Moreover, some studies have shown that kelps could be consumed through the detrital pathway by various consumers, such as amphipods (Norderhaug et al. 2003) or bivalves (Duggins & Eckman 1997). Microbial processes occurring during the degradation of kelp-derived organic matter are responsible of an enrichment in nitrogen of the detritus (Norderhaug et al. 2003), which makes these detrital complexes readily available for several consumers. The role of kelps as a food supply for consumers inhabiting kelp forests is thus still not clear. In addition, these habitats host a large diversity of understory algae. In *Laminaria digitata* beds, the dominant algae under the canopy-forming kelps are *Fucus serratus* and *Himanthalia elongata* for Phaeophyta, *Mastocarpus stellatus*, *Chondrus crispus* and *Corallina elongata* for Rhodophyta, as described by Castric-Fey et al. (1997). Other species, such as the Rhodophyta *Palmaria palmata*, may be seasonally important (G. Schaal, pers. obs.). These understory algae are also likely to be exploited by grazers inhabiting kelp forests, as reported by Fredriksen (2003). The relative importance of kelps and understory algae as a basis for the food web is unclear yet.

Factors affecting the consumption of food sources in benthic invertebrates remain to date unclear. Several studies have investigated this issue through food choice laboratory experiments (Pavia et al. 1999; Cruz-Rivera & Hay 2000; Karez et al. 2000). Although providing precious data on factors

susceptible to affect herbivores' food choice, the conclusions of these studies appear sometime contradictory and difficult to extrapolate to natural conditions. For example, Pavia et al. (1999) found that the amphipod *Gammarus locusta* preferred to feed on *Ascophyllum nodosum* macroepiphytes rather than on the host, while Karez et al. (2000) found the contrary. Some studies suggested that herbivores consume preferentially the more nutritive food source (Cruz-Rivera & Hay 2000), while others found that herbivores prefer to consume a temporally perennial food source rather than a more nutritive, but seasonal one (Paine & Vadas 1969). Several mesograzers have been observed to choose low nutritive value seaweeds to avoid predation by omnivorous fishes (Hay et al. 1987). Finally, food choice experiment studies have contributed to a strong background in the knowledge of factors which affect herbivore's consumption of food sources. However, generalising results from laboratory experiments to processes occurring in the wild is not straightforward, and a more thorough understanding of the relative importance of these factors in the consuption of coexisting sources requires necessarily field approaches. In European kelp forests, the important diversity of potential food sources (macroalgae, epiphytic and epilithic biofilms, suspended particulate organic matter) associated to the diversity of consumers makes these issues challenging and relevant.

In this context, stable isotopes provide promising insights. This method provides a time-integrated measure of really ingested food, and is thus complementary with food choice experiments. Due to the low carbon isotope fractionation occurring from a food source to its consumer, $\delta^{13}C$ is often used to assess basal sources in food webs, while $\delta^{15}N$ is an indicator of trophic level and food webs length, due to the higher trophic fractionation occurring at each trophic transfer (Peterson 1999). Numerous examples have highlighted that rocky shore's macroalgae were efficiently discriminated by their $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ (Fredriksen 2003; Bode et al. 2006; Kang et al. 2008). Due to the possibility to clearly identify macroalgal food sources with stable isotopes, this method appears to be a powerful tool for the study of rocky shores' food webs.

The present study aimed thus at (1) describing the general features of the food web in a *Laminaria digitata* forest (2) identifying the main herbivores and their food sources (3) assessing the nutritive value of the food sources potentially available for the consumers inhabiting this habitat and (4) linking the biochemical characteristics of primary producers to their utilisation in the food web.

IV- Material and Methods

IV.1- Study site

Sampling was carried out in a granite boulder field of Western Batz Island (Brittany, France) (Figure 16). Although the intertidal shore is mainly unvegetated, a dense *Laminaria digitata* forest occurs from the mean low water spring tides. This site is characterized by a high hydrodynamism exposure, due to water motion and the intensity of tide currents along the northern coast of Brittany

(Castel et al. 1997). The English Channel, where is located our sampling site, is a megatidal sea. The maximal tidal amplitude at Roscoff is higher than 9 m. Due to the absence of city close to this study site and the high hydrodynamic exposure, this site can be considered as totally preserved from anthropogenic perturbations.

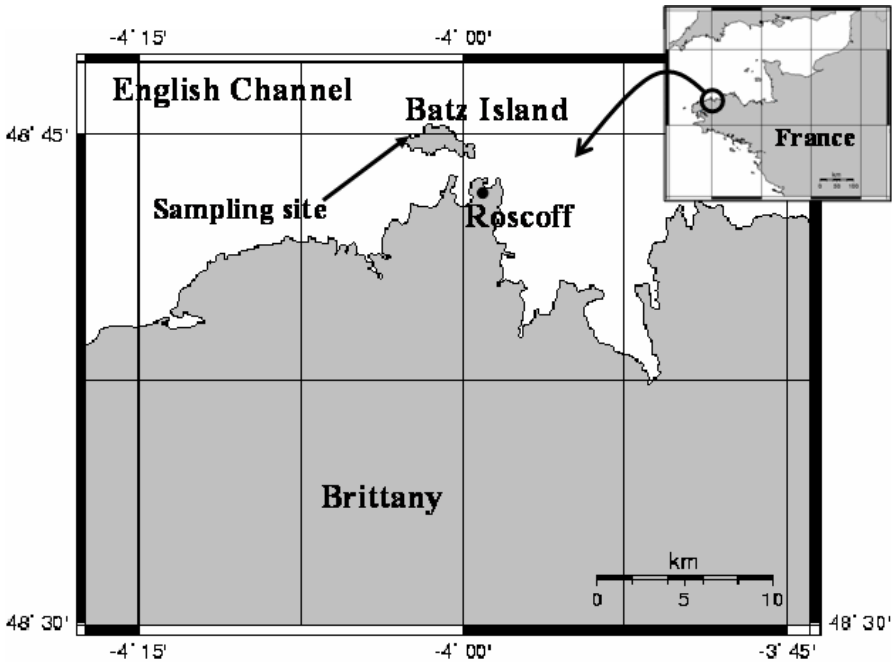

Figure 16: Situation du site d'étude en Manche Ocidentale

Figure 16 : Localization of the sampling site in the Western English Channel

IV.2- Samples processing

Sampling was carried out during spring tides in October 2006 and May 2007. At each sampling date, the most representative food sources (i.e. algae, epiphytic and epilithic biofilms, suspended particulate organic matter (SPOM) and the most abundant consumers were sampled by hand. In May 2007, detrital drifted macroalgae were also opportunistically sampled floating on the surface of the water at the study site. The water sample was carried out more than 5 km offshore in order to avoid the presence of macrophytes detritus in the water column, and to obtain an isotopic signature of a SPOM mainly dominated by phytoplankton. Zooplankton was sampled using a plankton net (mesh 200µm). Rocks and algae were gently scrapped with a thin brush to collect epiphytic and epilithic biofilms, and then cautiously resuspended in filtered (0.45 µm) seawater.

Once back to the laboratory, algae were cleaned of their eventual epiphytes, briefly acidified (HCl, 1N), rinsed with distilled water, and dried (48h, 60°C). They were then ground into a fine and homogenous powder and stored frozen (-20°C) until subsequent analysis. Animals were kept alive overnight to allow the evacuation of their stomach content. They were then killed by freezing and stored frozen until subsequent analysis. The fleshes were then extracted from their shell (molluscs) or

their cuticle (crustaceans), briefly acidified (HCl, 1N) to remove any carbonates debris, rinsed with distilled water and then processed as previously described for algae. SPOM was obtained by filtering until clogging seawater on a precombusted (520°C, 3h) GF/F filter. The filter was then quickly acidified, rinsed with distilled water, dried (24h, 60°C) and stored frozen until isotopic analysis. Epiphytic and epilithic biofilms samples were pre-filtered on a 63µm mesh to remove meiofaunal organisms and large detritus, and then processed as described for SPOM.

IV.3- Biochemical characterisation of food sources

Several biochemical analyses were conducted to estimate the respective nutritive value of food sources. Algae were freeze dried and ground into a fine and homogenous powder using a mortar and a pestle. All measurements were realized on triplicates. Total organic matter content (TOM) was measured by weight loss after combustion (5h, 520°C) in a muffle furnace. Organic carbon and nitrogen contents were measured using a Flash EA CN analyser. Total lipids contents were measured colorimetrically according to the Barnes and Blackstock (1973) procedure. Protein content was obtained according to Kjeldahl's method (AOAC 1990), using a N-prot conversion factor of 6.25. Although we acknowledge that this factor may vary according to the species considered (Lourenço et al. 2002), the variations induced by this variability are likely too weak to contradict our conclusions.

IV.4- Stable isotope measurements

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.

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

With $R = {}^{13}C/{}^{12}C$ for carbon and ${}^{15}N/{}^{14}N$ 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 VPDB and at-air scales were achieved using in-house protein standards, calibrated against NBS-19 and IAEA N3 reference materials. The standard deviation of repeated measurements of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of a laboratory standard was 0.10 ‰ versus V-PDB and 0.05 ‰ versus at-air, respectively

IV.5- Trophic levels estimation

The trophic level of each species was calculated on the basis of their mean $\delta^{15}N$, which has been proved to be a valuable indicator of trophic position (Post et al. 2000). We considered a mean trophic isotopic fractionation of 3.4 ‰ between a food source and its consumer (DeNiro & Epstein 1978). The following formula was used for the calculation of trophic levels (TL):

$$TL_i = [(\delta^{15}N_i - \delta^{15}N_G)/3.4] + 2$$

Where:
TL_i = trophic level of species i
$\delta^{15}N_i$ = mean $\delta^{15}N$ of species i
$\delta^{15}N_G$ = mean $\delta^{15}N$ of grazers
3.4 = mean trophic enrichment occurring from primary consumers

Grazers were chosen for the basis of TL calculations because they displayed very close and low $\delta^{15}N$ values, consistent with a primary consumer status. Moreover, the formula used in this study has the advantage to be independent of the trophic fractionation occurring between primary producers and primary consumers. This fractionation coefficient is known to be more variable than those occurring in upper TL (Vander Zanden & Rasmussen 2001).

V- Results

V.1- Biochemical composition of macroalgae

The results of the biochemical characterisation of potential food sources are presented Table 6. Five of the ten macroalgae species considered were present both in October and in May (*Mastocarpus stellatus*, *Palmaria palmata*, *Laminaria digitata*, *Himanthalia elongata*, *Fucus serratus*), four were present only in October (*Chondrus crispus*, *Corallina elongata*, *Lithotamnion incrustans*, *Cladophora rupestris*) and one was present only in may (*Laurencia pinnatifida*). The total organic matter content (TOM) displayed low variation among algae (between 65% and 85%), excepted for the calcareous algae, *Corallina elongata* and *Lithotamnion incrustans*, whose organic content was very low (around 15% of the total dry weight).

Table 6: Caractéristiques biochimiques (± écart-type) des algues rouges, brunes et vertes échantillonnées en octobre 2006 et mai 2007 à l'Ile de Batz.

Table 6 : Biochemical characteristics (± S.D.) of Rhodophyta, Phaeophyta and Chlorophyta sampled in october 2006 and may 2007 in Batz Island

	TOM (%)		C/N		proteins (% DW)		lipids (mg.g-1)	
Species	October 2006	May 2007	October 2006	May 2007	October 2006	May 2007	October 2006	May 2007
Chondrus crispus	75,6 (1,4)		11,1 (0,4)		17,7 (1,5)		9 (1,6)	
Mastocarpus stellatus	74,9 (1)	81,9 (0,7)	10,4 (0,8)	9,2 (1,1)	18,8 (2,2)	23,5 (4,3)	20,9 (2,2)	12,8 (1,3)
Palmaria palmata	85,7 (2,1)	73 (3,6)	11,3 (0)	9,3 (0,4)	21,4 (2,7)	29,8 (1,2)	22 (2)	16,6 (1,9)
Corallina elongata	16,9 (0,5)		7,1 (0,4)		30,9 (2,5)		18,6 (0,8)	
Lithothamnion incrustans	14,1 (2,9)		15,5 (0,7)		6,9 (0,8)		11,1 (1,8)	
Laurencia pinnatifida		77,9 (4,6)		8 (0,1)		30 (2,7)		45,6 (3,6)
Laminaria digitata	73 (0,6)	71,1 (3,5)	20,7 (0,5)	22,5 (1,8)	10,2 (2)	9,3 (0,6)	59,6 (3,2)	48,3 (8,9)
Himanthalia elongata	69,8 (1,2)	65,9 (1,3)	15,2 (0,2)		13 (0,5)	15,8 (4,7)	66,2 (4,7)	63,6 (2,7)
Fucus serratus	76,8 (0,9)	77,6 (2,1)	20,6 (1,2)	16,4 (2,8)	11,9 (1,1)	15,5 (2,4)	179,4 (15,8)	
Cladophora rupestris	62,6 (1,7)		8,7 (0,3)		29,2 (1,4)		48 (0,6)	

The C/N ratio was more discriminating among the different species, being higher in brown algae than in green and red algae (Mann-Whitney (MW) test, $p<0.001$). In the same way, brown algae were less protein-rich than green and red algae (MW test, $p<0.001$), excepted the encrusting algae *Lithotamnion incrustans*, whose protein content was low (6.9 % of dry weight). The opposite pattern was observed concerning the total lipid content, with brown algae being more rich than green and red algae (MW test, $p<0.001$).

The temporal variations did not show any clear trend, most of the variation being not statistically significant. Indeed, only two species displayed significant variation. Firstly, the TOM of *Mastocarpus stellatus* rose from 74.9 % to 81.9 % (MW test, $p=0.049$), while its lipid content decreased from 20.9 $mg.g^{-1}$ to 12.8 $mg.g^{-1}$ (MW test, $p=0.049$). Secondly, the temporal variation of the nutritive characteristics of *Palmaria palmata* decreased significantly for the TOM, C/N ratio and lipid content (MW test, $p=0.049$), while its protein content rose from October 2006 to May 2007 (MW test, $p=0.049$).

A principal component analysis (PCA) was carried out to synthesize the informations provided by the nutritional evaluation of macroalgae (Figure 17). Data were standardized prior to analysis to account for differences in the units of the descriptors (TOM, C/N ratios, lipids content, proteins content). This ordination synthesizes 82 % of the total variance on the two first factorial axes. Red and green algae are clearly opposed to brown algae on the first axis (55 % total variance), which is mainly explained by nitrogen-related descriptors (i.e. C/N ratio, protein content), and calcified versus non-calcified algae on the second axis (27 % total variance). The TOM content is the main factor contributing to the second axis.

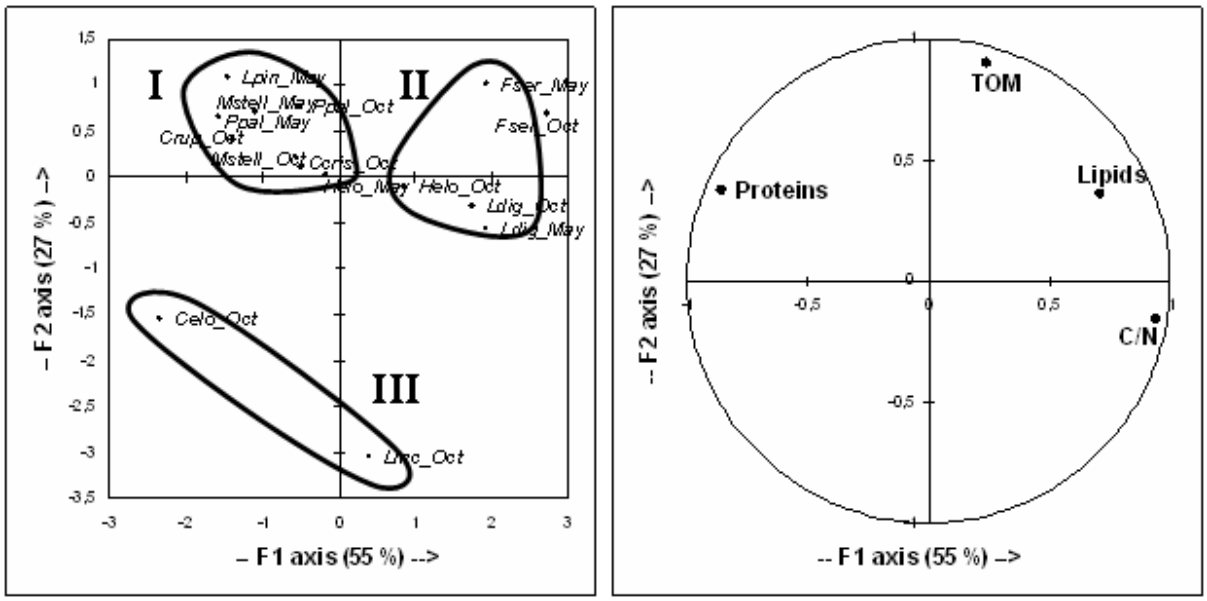

Figure 17: Analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur la base des caractéristiques biochimiques normalisées des sources de nourriture. A = Individus B = Variables. Les regroupements de points correspondent (I) aux algues rouges et vertes non-calcifiées, (II) aux algues brunes et (III) aux algues rouges calcifiées. Ccris = *Chondrus crispus*, Mstell = *Mastocarpus stellatus*, Ppal = *Palmaria palmata*, Celo = *Corallina elongata*, Linc = *Lithothamnion incrsutans*, Lpin = *Laurencia pinnatifida*, Ldig = *Laminaria digitata*, Helo = *Himanthalia elongata*, Fser = *Fucus serratus*, Crup = *Cladophora rupestris*

Figure 17: Principal component analysis (PCA) realized on standardized biochemical characteristics of food sources. A: individuals B: variables. Groups of points represent I: red and green non-calcified algae, II: brown algae, III: calcified red algae. Ccris = *Chondrus crispus*, Mstell = *Mastocarpus stellatus*, Ppal = *Palmaria palmata*, Celo = *Corallina elongata*, Linc = *Lithothamnion incrsutans*, Lpin = *Laurencia pinnatifida*, Ldig = *Laminaria digitata*, Helo = *Himanthalia elongata*, Fser = *Fucus serratus*, Crup = *Cladophora rupestris*

V.2- $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of food sources

The results of the isotopic characterisation of the potential food sources are presented Table 7. In both October and May, food sources were largely more discriminated by $\delta^{13}C$ than by $\delta^{15}N$ ($\delta^{13}C$ range = 8.8 ‰ and 12 ‰ and $\delta^{15}N$ range = 1.3 ‰ and 2.7 ‰ for October and May, respectively). The $\delta^{15}N$ of food sources ranged from 4.3 ‰ (SPOM) to 7.3 ‰ (*Cladophora rupestris*). SPOM was the more ^{13}C-depleted source and displayed unchanged $\delta^{13}C$ value of about -24 ‰, while its $\delta^{15}N$ value decreased from 6.4 ‰ in October to 4.3 ‰ in May. Among algae, the more ^{13}C-depleted were red algae (*Chondrus crispus*, *Mastocarpus stellatus*), while the more ^{13}C-enriched were brown algae (*Laminaria digitata*, *Himanthalia elongata*). In particular, *Laminaria digitata* was the most ^{13}C-enriched food sources in May (-12.3 ‰) and in October (-15.2 ‰) together with *Palmaria palmata* (-15.1 ‰ in October and -16.5 ‰ in May). The $\delta^{13}C$ of *L. digitata* in October was in the same range than this reported by Raven et al. (2002). In both October 2006 and May 2007, epilithic and epiphytic biofilms displayed $\delta^{13}C$ intermediate between red algae and *Laminaria digitata* (-18.7 ‰ and -21.2 ‰ for epilithic biofilms in October and May, respectively, and -18.1 ‰ and -19.5 ‰ for epiphytes in October and May, respectively). $\delta^{15}N$ temporal variations for the sources considered were below 1 ‰, excepted for SPOM (^{15}N-depletion of 2.1 ‰). $\delta^{13}C$ temporal variations were much more important, up to 3.3 ‰

(*Mastocarpus stellatus*), excepted for SPOM (^{13}C-depletion of 0.4 ‰). No difference was observed between fresh algae and detritus for the three species (*Palmaria palmata*, *Fucus serratus*, *Himanthalia elongata*) analyzed (MW tests, $p > 0.05$) (Table 8).

Table 7: δ^{13}C et δ^{15}N (moyenne ± écart-type) des sources de nourriture potentielles et des consommateurs échantillonnés en octobre 2006 et mai 2007 à l'Ile de Batz. n = nombre d'échantillons analysés.
Table 7: δ^{13}C and δ^{15}N (overall mean ± S.D.) of potential food sources and consumers sampled in October 2006 and May 2007 in Batz Island. n = sample size.

		October 2006			May 2007		
Code	Species	δ^{15}N (‰)	δ^{13}C (‰)	*n*	δ^{15}N (‰)	δ^{13}C (‰)	*n*
Sources							
SPOM	SPOM	6.4 ± 0.22	-23.9 ± 0.32	3	4.3 ± 0.29	-24.3 ± 0.93	2
SOM	SOM				6 ± 0	-19.5 ± 0	1
El	Epilithon	6.2 ± 0	-18.7 ± 0	1	6.5 ± 0	-21.2 ± 0	1
Ep	Epiphytes	6.6 ± 0.18	-18.1 ± 0.14	3	7 ± 0	-19.5 ± 0	1
Ent	*Enteromorpha sp.*				6.2 ± 0.52	-17.7 ± 0.52	3
Cr	*Cladophora rupestris*	7.3 ± 0.27	-19.4 ± 0.53	3			
Ce	*Corallina elongata*	6.9 ± 0.21	-20.3 ± 0.59	3			
Cc	*Chondrus crispus*	6.2 ± 0.17	-23.2 ± 1.09	3			
Ms	*Mastocarpus stellatus*	6.5 ± 0.36	-22.3 ± 0.62	3	6.6 ± 0.18	-19.1 ± 1.29	3
Pp	*Palmaria palmata*	6 ± 0.09	-15.1 ± 0.71	3	5.5 ± 0.24	-16.5 ± 0.91	3
Lp	*Laurencia pinnatifida*				6.2 ± 0.56	-14.5 ± 0.29	3
Fs	*Fucus serratus*	6.2 ± 0.06	-19.1 ± 0.88	3	5.3 ± 0.2	-17.1 ± 0.34	3
He	*Himanthalia elongata*	6.7 ± 0.20	-16.9 ± 0.51	3	6.8 ± 0.41	-13.9 ± 0.6	3
Ld	*Laminaria digitata*	7 ± 0.08	-15.2 ± 0.25	3	6.6 ± 0.81	-12.3 ± 0.01	3
Consumers							
Porifera							
1	*Halichondria panicea*	9.2 ± 0.35	-18.8 ± 0.35	3	7.3 ± 0.10	-18.6 ± 0.19	3
2	*Hymeniacidon sanguinea*	9.2 ± 0.24	-19.4 ± 0.45	4	5.9 ± 0.65	-19.9 ± 0.93	3
3	*Pachymatisma johnstonia*				9.4 ± 0.28	-17.2 ± 0.33	3
Cnidaria							
4	*Anemonia viridis*	9.9 ± 0	-17.4 ± 0	1			
5	*Urticina felina*				12 ± 0.49	-16.4 ± 0.21	3
6	*Bunodactis verrucosa*				11 ± 0	-18 ± 0	1
Annelida							
7	*Sabella pavonina*				5.3 ± 0	-18 ± 0	1
8	*Amphiglenia mediterranea*				7.4 ± 0.26	-18.2 ± 0.47	3
9	*Amphitrite gracilis*				8.3 ± 0.04	-17 ± 0.22	2
10	*Platynereis dumerilii*	8.1 ± 0.05	-19.7 ± 0.22	2	8 ± 0.43	-18 ± 0.67	3
11	*Harmothoe sp.*	11 ± 0.10	-18.1 ± 0.35	2			
12	*Perinereis cultrifera*	9.9 ± 1.55	-18.1 ± 1.45	3	8.7 ± 0.89	-18.9 ± 1.883	3
13	*Syllis hyalina*				9.9 ± 0.56	-17.6 ± 0.06	3

Crustacea							
14	*Elminius modestus*				8.2 ± 0.3	-18 ± 0.65	3
15	*Chthamalus montagui*				9.4 ± 0.02	-18.3 ± 0.56	3
16	*Balanus perforatus*	9.9 ± 0.21	-19.9 ± 0.76	2	10.7 ± 0.42	-18.1 ± 0.83	3
17	*Gammarus locusta*	7.3 ± 0.31	-16 ± 0.50	5			
18	*Ampithoe ramondi*				5.3 ± 0.04	-17.9 ± 0.13	3
19	*Elasmopus rapax*				8.4 ± 0.08	-17.6 ± 0.23	4
20	*Paragnathia formica*				10.6 ± 0	-17.1 ± 0	1
21	*Dynamene bidentata*				7.6 ± 0.65	-20.1 ± 1	4
22	*Idotea pelagica*				6.6 ± 0.63	-20.1 ± 1.29	4
23	*Pisidia longicornis*	8.2 ± 0.24	-18.7 ± 0.04	3	6.2 ± 0.55	-18.4 ± 0.09	3
24	*Porcellana platycheles*	8.8 ± 0.10	-16.1 ± 0.35	6	8.4 ± 0.19	-18.41 ± 0.63	3
25	*Galathea squamifera*	8.1 ± 0.12	-17.1 ± 0.28	1	7.6 ± 0	-18.3 ± 0	1
26	*Anapagurus hyndmanni*				6.6 ± 0	-18 ± 0	1
27	*Pagurus bernhardus*	9.7 ± 0.55	-16.6 ± 0.35	2	10.1 ± 0.26	-17 ± 0.56	3
28	*Xantho pilipes*	9.3 ± 0	-17.8 ± 0	1	9.4 ± 0.29	-17.4 ± 0.51	2
29	*Xantho incisus*	8.3 ± 0.09	-17.1 ± 0.18	2	8.8 ± 0.39	-16.6 ± 0.54	3
30	*Cancer pagurus*				12.4 ± 0.45	-15.2 ± 0.23	3
31	*Pilumnus hirtellus*	9.5 ± 0.67	-17.4 ± 0.33	2	9.7 ± 0.4	-17.2 ± 0.45	6
32	*Liocarcinus arcuatus*	9.9 ± 0	-17.5 ± 0	1			
33	*Necora puber*				10.5 ± 0.06	15.3 ± 0.14	2
Mollusca							
34	*Leptochiton cancellatus*				10.7 ± 0	-18.3 ± 0	1
35	*Acanthochitona crinitus*				10.2 ± 0.73	-17.4 ± 1.29	2
36	*Patella vulgata*	8 ± 0.32	-17.7 ± 1.45	5	8.8 ± 0.34	-18.1 ± 0.58	3
37	*Helcion pellucidum*	8.3 ± 0.20	-14.1 ± 1.51	5	7.6 ± 0.86	-13.6 ± 0.72	3
38	*Haliotis tuberculata*	7.1 ± 0.05	-20.4 ± 0.03	2			
39	*Gibbula pennanti*	8.7 ± 1.02	-16.8 ± 0.39	4	8.8 ± 0.22	-16.5 ± 0.7	6
40	*Gibbula cineraria*	8.4 ± 0.26	-16.2 ± 0.39	6	9.1 ± 0.64	-16 ± 0.29	5
41	*Calliostoma zizyphinum*	11.2 ± 0.28	-16.7 ± 0.38	7	11.2 ± 0.57	-16.3 ± 0.05	3
42	Littorinids juveniles				7.1 ± 0.39	-17.9 ± 0.66	3
43	*Nassarius incrassatus*				10.6 ± 0.26	-16.5 ± 0.05	2
44	*Nucella lapillus*				11.1 ± 0.45	-16.6 ± 0.63	6
45	*Ocenebra erinacea*	10.1 ± 0.16	-17.2 ± 0.35	6	10.4 ± 0.45	-17.2 ± 0.33	6
46	*Trivia monacha*	9.7 ± 0.35	-17.9 ± 0.79	4			
47	*Mytilus edulis*				6.1 ± 0.32	-17.8 ± 0.10	3
Bryozoa							
48	*Electra pilosa*	6.3 ± 0	-18.9 ± 0	1			
49	*Flustrellidra hispida*	6.6 ± 0.11	-19.4 ± 0.77	2			
50	*Schizoporella sp.*				6.7 ± 0.23	-16.5 ± 0	2
Echinodermata							
51	*Asterina gibbosa*				11.8 ± 0.32	-18 ± 1.54	3
52	*Henricia sanguinolenta*	11.7 ± 0.03	-14.2 ± 0.44	3			

53	*Ophiotrix fragilis*				7.3 ± 0.96	-18.8 ± 0.84	2
Chordata							
54	*Botryllus schlosseri*	7.3 ± 0.79	-18.3 ± 0.42	2	6.4 ± 0.46	-18.7 ± 0.22	3
55	*Aplidium pallidum*	8.3 ± 0	-19.5 ± 0	1			
56	*Didemnum spp.*				6.5 ± 0.51	-19.8 ± 0.32	3
57	*Dendrodoa grossularia*				8.3 ± 0.35	-19.6 ± 0.08	3
58	*Lepadogaster lepadogaster*				11.6 ± 0.24	-16 ± 0.08	4
59	Zooplankton	8.2 ± 0	-19.9 ± 0	1	8.2 ± 0.03	-19.8 ± 0.65	3

Table 8: Comparaison des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ (± écart-type) entre macroalgues fraîches et détritus pour trois espèces échantillonnées en mai 2007.
Table 8: Comparison of $\delta^{13}C$ vs $\delta^{15}N$ (± S.D.) between fresh and detrital macroalgae for three species sampled in May 2007

	$\delta^{13}C$		$\delta^{15}N$	
Species	fresh	detritus	fresh	detritus
Palmaria palmata	-16,5 ± 0,91	-16,9 ± 2,84	5,5 ± 0,24	7,5 ± 1,44
Himanthalia elongata	-13,9 ± 0,6	-13,7 ± 0,21	6,8 ± 0,41	5,6 ± 1,16
Fucus serratus	-17,1 ± 0,34	-16,8 ± 1,28	5,3 ± 0,20	5,5 ± 0,88

V.3- $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of consumers

A total of 58 species was sampled for October and May (29 in October, 48 in May). Each species was assigned to a trophic group (filter-feeders, deposit-feeders, grazers, carnivores) according to the bibliography (Table 9).

Among these species, nine were reported to be grazer species, whereas most of them were reported to be predators (22 species) or filter-feeders (19 species).The $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ measured for these consumers are presented Table 7 and Figure 18. The range of $\delta^{13}C$ displayed by the consumers was similar for the two dates (6.3 ‰ in October vs. 6.5 ‰ in May), while the range of $\delta^{15}N$ increased slightly from October (5.4 ‰) to May (7.1 ‰). The trophic level estimations of each consumer are presented Table 9. From these calculations, among the 58 species, only 4 (*Asterina gibbosa*, *Urticina felina*, *Henricia sanguinolenta*, *Cancer pagurus*) displayed TL at least equal to 3, which indicated a strictly carnivorous diet. Most of the consumers displayed TL comprised between 2 and 3, which indicated a dominance of omnivory within this food web.

Grazers displayed a wide variety of $\delta^{13}C$ values, including *Helcion pellucidum*, which was the more ^{13}C-enriched consumer both in October and May. At the opposite, the isopod *Idotea pelagica* and the abalone *Haliotis tuberculata* were the more ^{13}C-depleted grazers in October and in May, respectively. Contrarily to grazers, filter-feeders and predators presented more heterogeneous $\delta^{15}N$ values (Figure 19). On the contrary, deposit-feeders displayed isotopic ratios similar to grazers, with a wide $\delta^{13}C$ range and a restricted $\delta^{15}N$ range.

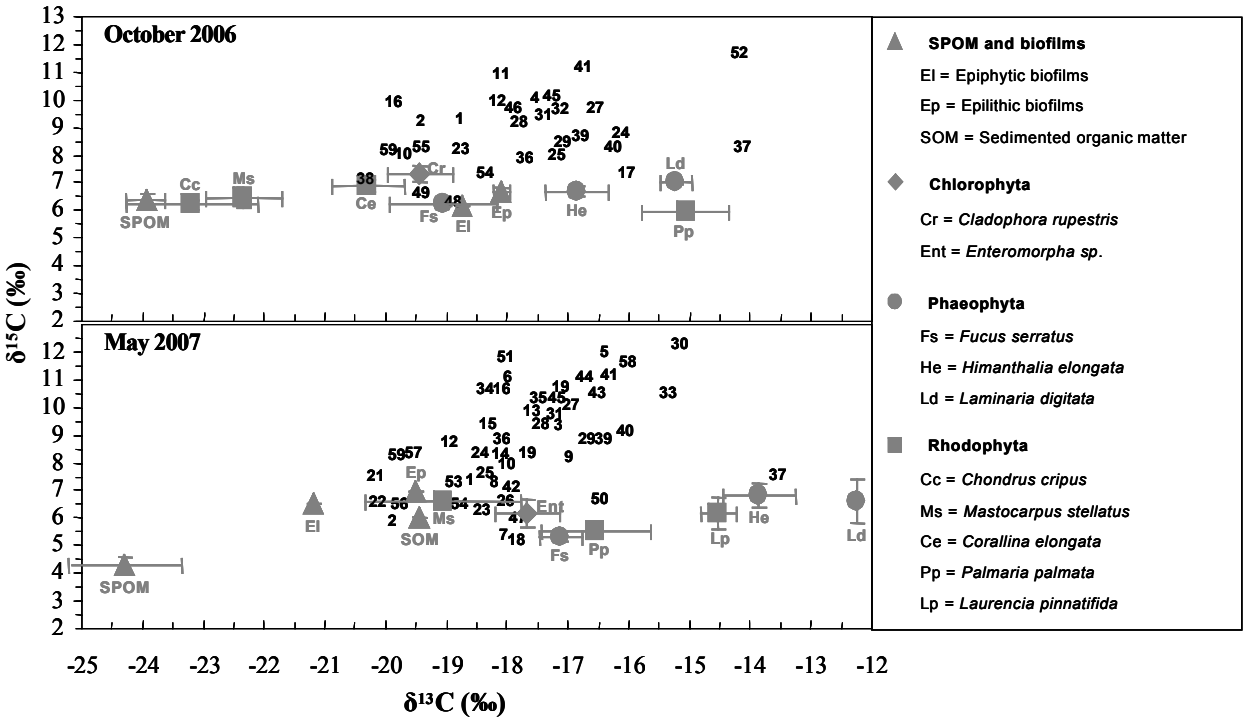

Figure 18: $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ (± écart-type) des sources potentielles de nourriture et des consommateurs échantillonnés en Octobre 2006 et Mai 2007. Les légendes pour les différents consommateurs sont indiquées dans la Table 7. Sources: SPOM = Suspended Particulate Organic Matter, SOM = Sedimented Organic Matter, El = Epilithic biofilm, Ep = Epiphytic biofilm, Cr = *Cladophora rupestris*, Ent = *Enteromorpha sp*., Cc = *Chondrus crispus*, Ms = *Mastocarpus stellatus*, Pp = *Palmaria palmata*, Lp = *Laurencia pinnatifida*, Ce = *Corallina elongata*, Fs = *Fucus serratus*, He = *Himanthalia elongata*, Ld = *Laminaria digitata*.

Figure 18: $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ (± S.D.) of potential food sources and consumers sampled in October 2006 and May 2007. Legends for consumers are given in table 7. Sources: SPOM = Suspended Particulate Organic Matter, SOM = Sedimented Organic Matter, El = Epilithic biofilm, Ep = Epiphytic biofilm, Cr = *Cladophora rupestris*, Ent = *Enteromorpha sp*., Cc = *Chondrus crispus*, Ms = *Mastocarpus stellatus*, Pp = *Palmaria palmata*, Lp = *Laurencia pinnatifida*, Ce = *Corallina elongata*, Fs = *Fucus serratus*, He = *Himanthalia elongata*, Ld = *Laminaria digitata*.

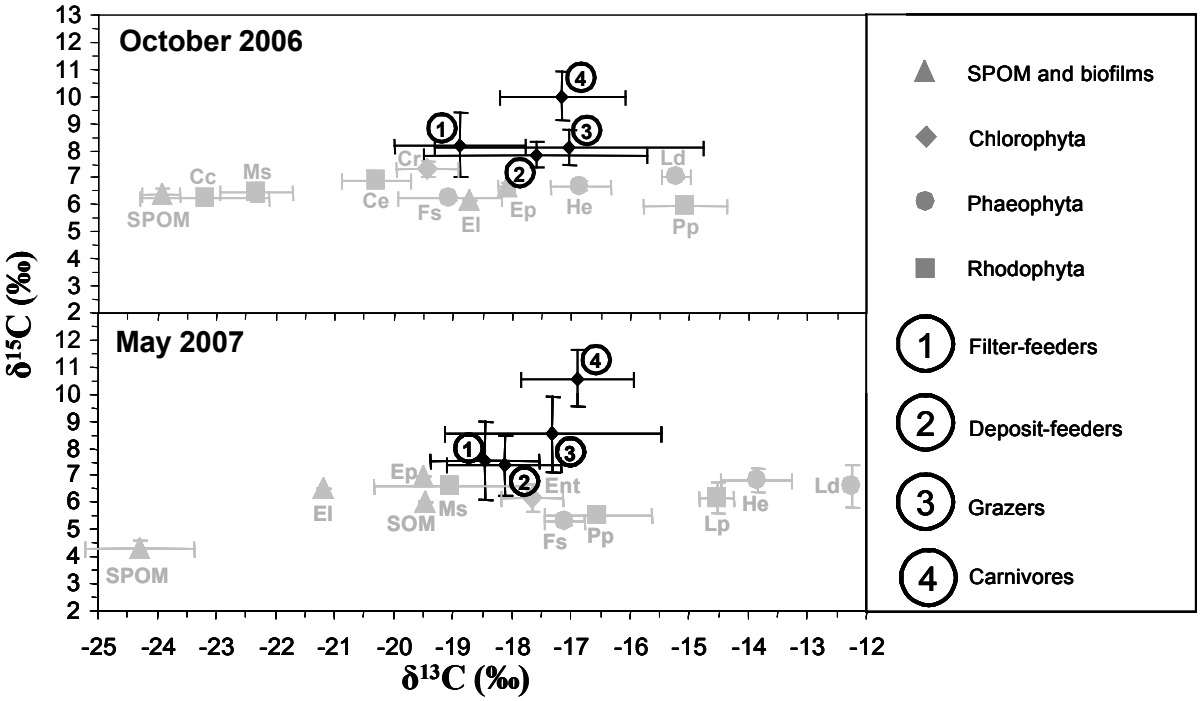

Figure 19: $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ (± écart-type) des différents groupes trophiques récoltés à l'Ile de Batz en Octobre 2006 et Mai 2007. Les légendes des sources sont les mêmes que dans la Figure 18

Figure 19: $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ (± S.D.) of filter-feeders, deposit-feeders, grazers and carnivores sampled in October 2006 and May 2007. Sources legends are the same than in Figure 18

Table 9: Niveaux trophiques calculés pour les filtreurs (F), déposivores (DF) et carnivores (P) échantillonnés en octobre 2006 et mai 2007.
Table 9: Trophic levels calculated for filter-feeders (F), deposit-feeders (DF) and carnivores (C) sampled in October 2006 and May 2007.

		Trophic levels	
Species	feeding mode	October 2006	May 2007
Sabella pavonina	F	-	1.1
Mytilus edulis	F	-	1.3
Didemnum spp.	F	-	1.4
Electra pilosa	F	1.5	-
Schizoporella sp.	F	-	1.5
Flustrellidra hispida	F	1.6	-
Ophiotrix fragilis	F	-	1.7
Botryllus schlosseri	F	1.8	1.4
Elminius modestus	F	-	1.9
Pisidia longicornis	F	2	1.3
Dendrodoa grossularia	F	-	2
Applidium pallisum	F	2.1	-
Porcellana platycheles	F	2.2	2
Hymeniacidon sanguinea	F	2.3	1.2
Halichondria panicea	F	2.3	1.7
Chthamalus montagui	F	-	2.3
Pachimatism a johnstonia	F	-	2.3
Balanus perforatus	F	2.5	2.7
Ampithoe ramondi	DF	-	1
Anapagurus hyndmanni	DF	-	1.4
Dynamene bidentata	DF	-	1.7
Gammarus locusta	DF	1.8	-
Amphitritie gracilis	DF	-	1.9
Elasmopus rapax	DF	-	2
Galathea squamifera	DF	2	1.7
Platynereis dumerilii	DF	2	1.8
Xantho incisus	C	2.1	2.1
Xantho pilipes	C	2.3	2.3
Pilumnus hirtellus	C	2.4	2.3
Syllis hyalina	C	-	2.4
Trivia monacha	C	2.5	-
Pagurus bernhardus	C	2.5	2.5
Anemonia viridis	C	2.5	-
Perinereis cultrifera	C	2.5	2.1
Liocarcinus arcuatus	C	2.5	-
Necora puber	C	-	2.6
Nassarius incrassatus	C	-	2.6
Paragnathia formica	C	-	2.6
Ocenebra erinacea	C	2.6	2.6
Bunodactis verrucosa	C	-	2.7
Harmothoe sp.	C	2.8	-
Nucella lapillus	C	-	2.8
Calliostoma zizyphinum	C	2.9	2.8
Lepadogaster lepadogaster	C	-	2.9
Asterina gibbosa	C	-	3
Urticina felina	C	-	3
Henricia sanguinolenta	C	3.1	-
Cancer pagurus	C	-	3.1

Based on these results, the contribution of macroalgae-derived organic matter to the diet of filter-feeders was assessed using a two-source mixing model on the basis of $\delta^{13}C$ values. The two end-members used for this calculation were (1) phytoplanktonic-dominated SPOM and (2) macroalgae.

Since the isotopic value of the pool of macroalgal detritus is unknown, we considered two possibilities to estimate the contribution of such detritus to the diet of filter-feeders: (1) the pool of macroalgal detritus is only constituted of kelp detritus (2) this pool is constituted of constituted of a mix of all co-occurring macroalgae, in equal proportions. The results (Table 10) show that even considering the lowest estimation, filter-feeders derive at least 30 % of their diet from macroalgae-derived organic matter.

The $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ temporal variation between October and May was non-significant for most of the consumers sampled (MW test, $p>0.05$ for the different species). However, a significant $\delta^{15}N$ decrease was observed for filter-feeders (MW test, $p=0.002$).

Table 10: Contribution (en %) des détritus de macroalgues au régimes des filtreurs échantillonnés en Octobre 2006 et Mai 2007. Les intervalles présentés correspondent aux calculs réalisés dans deux configuration, (1)en considérant un pool de détritus uniquement composé de détritus de Laminaires (2) en considérant une contribution égale de toutes les macroalgues au compartiment détritique
Table 10: Contribution of macroalgae-derived organic matter (%) to the diet of filter feeders sampled in October 2006 and May 2007. These contributions are calculated based on two configurations, (1) considering a pool of suspended detritus only constituted of kelp detritus (2) considering a pool of detritus constituted of a mix of all co-occurring macroalgae.

Species	Macroalgal contribution (% of diet)	
	October 2006	May 2007
	(1) (2)	(1) (2)
Halichondria panicea	47 - 82	39 - 56
Hymeniacidon sanguinea	40 - 70	29 - 41
Pachimatisma johnstonia		51 - 73
Sabella pavonina		45 - 64
Elminius modestus		44 - 63
Chthamalus montagui		42 - 60
Balanus perforatus	35 - 60	43 - 62
Pisidia longicornis	48 - 83	41 - 58
Porcellana platycheles	78 - 100	41 - 58
Mytilus edulis		46 - 66
Electra pilosa	46 - 80	
Schizoporella sp.		57 - 82
Flustrellidra hispida	41 - 71	
Ophiotrix fragilis		37 - 53
Didemnum spp.		30 - 42
Applidium pallidum	39 - 69	
Botryllus schlosseri	53 - 92	38 - 55
Dendrodoa grossularia		31 - 44

VI- Discussion

VI.1- Nutritional value of food sources

The results observed for the different co-occurring algae are contrasted according to the different descriptors of the nutritive value considered. This highlights the necessity of considering several descriptors for studying the nutritive value of food sources. Here, four of the most commonly used descriptors were used.

The TOM reflects the relative proportions of the organic fraction, likely to provide essential nutrients to consumers, and the mineral fraction, indigestible although providing essential minerals (Rupérez 2002). Here, only two species differed strongly from the other (the calcified red algae *Lithothamnion incrustans* and *Corallina elongata*). Their very low organic content is likely to be responsible of a poor nutritive value. Hence, a consumer feeding on these algae will have an energetic cost more elevated than when feeding on non-calcified algae.

The C/N ratio is one of the most commonly used descriptors of food source nutritive value. For Norwegian amphipods inhabiting *Laminaria hyperborea* forests, this ratio has been observed to be important for the suitability of kelps as food source (Norderhaug et al. 2003; 2006). A limit value of 17 is usually adopted as the limit over which a food source is not nutritive enough to meet the nutritional requirement of a consumer (Russel-Hunter 1970). Indeed, if N is not abundant enough in a food source, the imbalance between the N content of alga and grazers causes carbon to be less efficiently used by the consumer, resulting in a lower nutritive value (Sterner & Hessen 1994). From our results, it appears clearly that brown algae display too high C/N ratios to be considered as highly nutritive food sources. Indeed, *Laminaria digitata* has the highest C/N ratio of the macroalgae considered both in October (20.7) and May (22.5), and *Fucus serratus* and *Himanthalia elongata* have also C/N ratios ranging from 15.2 to 20.6. On the contrary, red and green algae display values around 10, which is consistent with a higher nutritive value of these algae.

The protein content of food sources has been observed to be one of the most important characteristics of the nutritive value (Bowen et al. 1995). Indeed, consumers derive most of their nitrogen from dietary proteins, which are composed of several essential amino-acids that invertebrates are incapable to synthesize *de novo*. In the present kelp forest, the protein contents of macroalgae are in accordance with those observed in the literature, the brown algae being less protein-rich than red and green algae (Fleurence 1999). In particular, two of the most abundant understory red algae (i.e. *Mastocarpus stellatus*, *Palmaria palmata*) are among the more nutritive food sources concerning proteins.

Our total lipid content measurements are in agreement with those previously observed (Fleurence et al. 1994; Herbreteau et al. 1997), indicating that brown algae are most enriched in lipids than red and green algae. Notably, *Fucus serratus* exhibited much higher total lipid content than measured by these

authors. This discrepancy may be the result of the seasonal variation in the lipid content of algae but may also result from the presence of lipid-rich reproductive organs on the thalli of algae.

The PCA realized on the different descriptors of the nutritive value of food sources differentiates three groups of algae (Figure 17). The first axis (55 % of total variance) is representative of nitrogen-related descriptors (C/N, protein content). According to this axis, total lipids are negatively correlated to proteins, and red algae are opposed to brown algae. C/N, protein content and total lipid content have all been reported to be paramount in determining the nutritive value of food sources (Bowen et al. 1995; Grémare et al. 2003; Norderhaug et al. 2006). Consequently, based on these chemical descriptors, it appears difficult to attribute a more or less elevated nutritive value to one of these two groups. Indeed, a given food source can be of acceptable nutritive value for a consumer, while it may be unable to support the growth of others (Norderhaug et al. 2003). The nutritive value of a food source really undergone by consumers can thus only be inferred from its consumption or not by consumers.

VI.2- $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of food sources

In both October 2006 and May 2007, the potential food sources displayed close $\delta^{15}N$ values, while their $\delta^{13}C$ values were distributed over a wide range. This pattern seems to be the most commonly observed among co-occurring macroalgae in temperate coastal environments (Fredriksen 2003; Bode et al. 2006; Kang et al. 2008). In fact, several factors can influence the $\delta^{13}C$ of algae, such as the fixation of HCO_3^- rather than dissolved CO_2 or the use of inorganic carbon of different origins (reviewed in Raven et al. 2002). It results in the wide range of $\delta^{13}C$ displayed by marine algae. On the contrary, although factors affecting nitrogen isotope discrimination in algae are fewly studied (but see Pennock et al. 1996), this discrimination appears here to vary fewly among these co-occurring macroalgae. The $\delta^{15}N$ observed here for macroalgae are relatively low, as compared to those observed in areas submitted to anthropogenic loading (Camusso et al. 1998; McClelland et al. 1997; Riera et al. 2000). These values are in accordance with the absence of anthropogenic nitrogen sources in this site, which would have resulted in ^{15}N-enrichment in primary producers (McClelland et al. 1997).

The pattern of $\delta^{13}C$ observed here among algae appears consistent in the time, with red algae such as *Mastocarpus stellatus* or *Chondrus crispus* being the more ^{13}C-depleted, while brown algae (i.e. *Himanthalia elongata*, *Laminaria digitata*) are the most0 ^{13}C-enriched among the co-occurring algae. This result is in accordance with the observations of Fredriksen (2003) in a *Laminaria hyperborea* forest. This author found a group of red algae departing from the others through their ^{13}C enrichment, while kelps were the more ^{13}C-depleted among co-occurring algae.

The $\delta^{13}C$ observed for *Laminaria digitata* is comparable in October to the $\delta^{13}C$ of -15.49 ‰ reported by Raven et al. (2002). The temporal variation in the $\delta^{13}C$ of this kelp (^{13}C enrichment in May compared to October) may result from its growth cycle, which is known to be strongly seasonal

(Schaffelke & Lüning 1993). Indeed, the sampling of May corresponds to the end of the growth period of *Laminaria digitata* (Pérez 1969). The tissues analyzed are thus mainly newly formed tissues, which have been observed to be more ^{13}C-depleted than old tissues (Fredriksen 2003). The temporal variation observed here highlights the importance of the growth cycle of algae in their isotopic ratios. Since the isotopic signature of kelp frond is known to be variable within a single individual (Fredriksen 2003), we analysed both basal and distal parts of the kelps fronds, in order to estimate the variability occurring within individuals. In contrast to the previously cited study, the intra-individual $\delta^{13}C$ variability observed here was relatively low for *Laminaria digitata*.

The $\delta^{13}C$ of SPOM was around -24 ‰ both in October and in May, which is close to values previously measured in the same site (Riera & Hubas 2003) and around the French Atlantic coast (Riera & Richard 1996; Grall et al. 2006; Dubois et al. 2007b). Due to the sampling of SPOM, this value seems to be associated to a phytoplankton-dominated SPOM**.** In addition**,** the presence of detritus from macroalgae in the water column has been reported in the literature to be associated with a ^{13}C-enrichment of SPOM (Kaehler et al. 2000).

VI.3- Food web structure of the *Laminaria digitata* forest

The food web of this habitat was relatively stable in time (Figure 18). In October 2006 and May 2007, the range of $\delta^{13}C$ displayed by the consumers was large as compared to the range of $\delta^{15}N$. These important $\delta^{13}C$ ranges for sources and consumers clearly suggest that consumers inhabiting this ecosystem exploit a diversity of food sources rather than a unique one, as it has been recently observed in other subtidal environments (Grall et al. 2006; Carlier et al. 2007a; Le Loc'h et al. 2008). Consequently, this habitat likely contains a diversity of major trophic pathways, which seems to be a characteristic of natural and artificial rocky shore (Fredriksen 2003; Bode et al. 2006; Kang et al. 2008; Schaal et al. 2008).

Due to the large nitrogen trophic fractionation occurring between a consumer and its food source, $\delta^{15}N$ has often been used for the determination of consumers' trophic levels (Post et al. 2000). In the present study, trophic groups reported to be mainly primary consumers (i.e. grazers, deposit-feeders) displayed close and low $\delta^{15}N$ (Figure 19), which is consistent with a strict primary consumer status. The range of $\delta^{15}N$ displayed by grazers in May 2007 was slightly higher due to the presence of two chitons whose $\delta^{15}N$ was higher than other grazers. These low and homogeneous $\delta^{15}N$ makes grazers and deposit-feeders suitable for the establishment of trophic levels (Table 4). The trophic levels scale points out the shortness of this benthic food web, since top predators only displayed a TL of 3.1, which reveals a first order predator level. This is comparable to other recent findings in comparable rocky environments (Fredriksen 2003; Kang et al. 2008), but shorter than what can be observed in other marine ecosystems (see Vander Zanden & Fetzer 2007). As a consequence, most of species reported in

the literature to be predators are considered as omnivores in this ecosystem because displaying TL between 2 and 3. The strong degree of omnivory in the *Laminaria digitata* habitat is consistent with the conclusions of Thompson et al. (2007). Based on a review of 10 marine ecosystems, these authors concluded that above the TL 2, food webs are characterized by a "tangled web of omnivores", which likely plays a role in the resilience capacities of ecosystems against perturbations.

VI.4- Trophic resources of filter-feeders

In the present study, considering a mean $\delta^{13}C$ trophic fractioning of 1 ‰, the theoretical food source of filter-feeders is ^{13}C-enriched of at least 4 ‰ as compared with SPOM. This indicates the use of other sources than phytoplankton. Indeed, it seems unlikely that phytoplankton from the study site differed significantly from phytoplankton sampled 5 km offshore, considering the motion of water masses due to tide currents in the English Channel (Castel et al. 1997). Filter-feeders assimilate thus a ^{13}C-enriched fraction of the local SPOM. Considering the stable isotope values of macroalgae and the extent of kelp beds along the Northern Coast of Brittany (Arzel 1998), this fraction corresponds likely to detritus derived from macroalgae. The modification of macroalgae isotopic signature during decomposition is not a clearly identified pattern. However, previous experimental studies indicated that the $\delta^{13}C$ of macroalgae does not vary significantly during decomposition (Stephenson et al. 1986; Fellerhof et al. 2003; Machás et al. 2006). The $\delta^{13}C$ of the three species of drifted macroalgae (i.e. *Palmaria palmata*, *Himanthalia elongtata*, *Fucus serratus*) sampled in May supports this hypothesis, since it does not differ significantly from those of fresh algae (Table 8). Moreover, in a rocky intertidal site close to our sampling area, and characterized by an important algal canopy, SPOM exhibited a $\delta^{13}C$ of -15.1 ‰ (Golléty 2008), which supports the importance of macroalgal detritus in the water surrounding rocky shores.

The use of detritus derived from macroalgae was previously reported in the southeastern Atlantic (Bustamante and Branch, 1996) and for *Mytilus spp*. living near kelp beds (Duggins et al., 1989). The origin of these detritus is variable, but kelps are likely to be the main contributor to this pool of suspended detritus because *Laminaria digitata* is largely dominant on the study site. Moreover, an important amount of dissolved and particulate organic matter is released by kelps during their growth (Mann 1972). However, considering the diversity and abundance of other co-occurring macroalgae, it seems very unlikely that only *Laminaria digitata* contributes to the pool of suspended macroalgae-derived detritus. Thus, to obtain a more realistic estimation of the contribution of macroalgae to the diet of filter-feeders, we calculated a range of contribution based on two configurations, (1) considering a pool of suspended detritus only constituted of kelp detritus (2) considering a pool of detritus constituted of a mix of all co-occurring macroalgae which likely contribute to the detritic organic matter pool available to filter feeders. From these estimations, the filter-feeders derive at least between 35 % and 50

% of their diet from macroalgal-derived organic matter (Table 10). These results are in accordance with those previously reported by Kaehler et al. (2006), who found that the filter-feeder brachiopod *Magellania kerguelenensis* assimilated 41 % of kelp-derived organic matter. In addition, Fredriksen (2003) reported that most of the filter-feeders inhabiting a *Laminaria hyperborea* forest derived around 50% of the carbon from kelp-derived organic matter. It should be noted that these authors based their estimations of kelp contribution considering a pool a detritus only constituted of kelp-derived detritus, which makes it difficult to compare with the higher limits of our range. Nevertheless, our results suggest that previous estimations underestimate the trophic importance of macroalgal carbon in the diet of coastal filter-feeders. Hence, the present results point out the ability of filter feeders inhabiting *Laminaria digitata* forests to significantly derive their food source from macroalgae-derived detritus.

The degradation of kelp detritus has been shown to be associated with a nitrogen-enrichment and a loss of herbivore-deterrent phenolic compounds (Norderhaug et al. 2003). This results in a nutritive enrichment of the detritus leading to its assimilability by filter-feeders. Considering the fact that a great part of the diversity in kelp forest is represented by filter-feeding species, it appears thus that a great part of *Laminaria digitata* primary production is transferred in the food web through the detrital pathway. Since this trophic pathway necessitates the resuspension in the water column of kelp detritus, advective transfers of organic matter are thus favoured and these environments are likely to be widely implicated in sustaining trophically adjacent environments (Bustamante & Branch 1996; Kaehler et al. 2006), as it has been recently observed by Vanderklift & Wernberg (2008).

Contrarily to grazers and deposit-feeders, filter-feeders displayed a wide range of $\delta^{15}N$, which suggests a differential assimilation of more or less ^{15}N-enriched components of SPOM. The highest TL filter-feeder (*Balanus perforatus*) displayed a TL of 2.7, which suggests that most of the barnacles' diet is constituted of animal items. The lowest TL of filter-feeders were mainly occupied by bryozoans, which appears thus to be strictly primary consumers. The resource appears thus to be partitioned among filter-feeders, as already observed in maerl communities (Grall et al. 2006). Our results do not allow us to detect if this resource partitioning is related to an assimilation of different size classes of detritus or to the use of detritus of different origins.

VI.5- Trophic resources of grazers

The range of $\delta^{13}C$ displayed by grazers is comparable to those displayed by the food sources, which indicates that there is no privileged unique source for grazers in this environment. This suggests rather a resource partitioning among grazers, which do not base their diet on the quantitatively dominant source (*Laminaria digitata*). Interestingly, in this study the ^{13}C-enrichment observed for *L. digitata as* compared to other primary producers provides an opportunity to assess the role of the dominant alga as support for the associated food web.

Contrarily to their wide $\delta^{13}C$ range, the range of $\delta^{15}N$ displayed by grazers was much narrow, which is consistent with a primary consumer trophic status. This can appear contradictory with the conclusions of Camus et al. (2008). These authors found more than 40% of animal items in the gut of the 29 herbivore species inhabiting a Chilean rocky shore. Our results suggest that invertebrates ingested by grazers are not significantly assimilated in the tissues of these consumers.

Considering a mean $\delta^{15}N$ trophic enrichment of 2.5 ‰ between primary producers and their consumers, the $\delta^{15}N$ of several grazers (*Helcion pellucidum*, *Haliotis tuberculata*, *Patella vulgata*) corresponds to the value of a food source whose $\delta^{15}N$ is lower than the lowest $\delta^{15}N$ observed for the food sources (Figure 18). In fact, consumers feeding on nitrogen-poor sources often display lower-than-average nitrogen trophic fractionation due to a lower discrimination between isotopes (Adams & Sterner 2000). Considering the C/N ratios displayed by most of food sources, whose C/N is higher than 10, this may be the reason of the low $\delta^{15}N$ values observed for some grazers. Such lower than average trophic fractionation seems to be common in rocky environments where algae are an important food source, since a proximity between the $\delta^{15}N$ of grazers and their respective algal food sources has already been observed (Lepoint et al. 2000; Pinnegar & Polunin 2000; Fredriksen 2003). Consequently, due to 1) the high variability induced by these low algal nitrogen contents in the trophic fractionation of nitrogen, and 2) the low $\delta^{15}N$ range observed in food sources, we considered only $\delta^{13}C$ values to infer the food sources of grazers.

In this habitat, *Helcion pellucidum* is the only species directly specialized on the consumption of *Laminaria digitata* (Figure 18). *H. pellucidum* is a highly specialized gastropod, which is found exclusively on *L. digitata*, excepted for juveniles also often found in *Mastocarpus stellatus* and *Chondrus crispus* (G.Schaal pers. obs.). This specialisation may have allowed adaptations in this species relative to the low nitrogen and protein content of its food source, as it was previously described for sea urchins by Steinberg et al. (1995). In contrast, other grazers are too ^{13}C-depleted to base most of their diet on kelps. This relative absence of consumption of living *L. digitata* may be related to its low protein content and its high C/N ratio, making this alga a food source difficult to use directly by most invertebrates.

The $\delta^{13}C$ of the two top-shells (*Gibbula penanti*, *Gibbula cineraria*), close to the $\delta^{13}C$ of epiphytic biofilms both in October and May, suggests that epiphytes are their privileged food source. This is consistent with their rhipidoglossan radula, which is not considered to allow them feeding on algae, but rather brushing microorganisms living on the thalli of algae (Steneck & Watling 1982). However, these two grazers are slightly ^{13}C-enriched relative to the epiphytes, which implies the consumption of carbon derived from a more ^{13}C-enriched source. It can be hypothesised that these grazers assimilate a fraction of their carbon from *Laminaria digitata*, on the frond of which they were collected. Since top-shells appear to be unable to feed on leathery macrophytes such as kelps, the assimilation of kelp-derived matter may be through the mediation of microorganisms assimilating DOC from kelps. This would

imply that kelp production is also transferred in the local food web through the consumption of their dissolved exudates. This consumption of DOC from macroalgae has already been observed for filter-feeders (Alber & Valiela 1995) but, to our knowledge, it is the first time that this is suggested for grazers.

The $\delta^{13}C$ of the limpet *Patella vulgata* is consistent with the consumption of epilithic biofilms, already reported to be their main food source (Hawkins et al. 1989). Since *Gibbula penanti*, *Gibbula cineraria* and *Patella vulgata* are among the most abundant species of this habitat (G.S. pers. obs.), the epilithic and epiphytic biofilms appears thus to be a privileged resource for communities associated to this kelp bed. For technical reasons, we were unable to sample enough of these sources the perform biochemical assays to quantify their nutritive value. Biofilms are constituted of living microalgae and bacteria embedded in a matrix of polysaccharides (Hawkins et al. 1989). Previous studies investigating the nutritive value of bacteria and microalgae have reported high protein content and lipid content similar to those measured for red algae in the present study (Brown et al. 1996; 1997).

The ^{13}C-depletion of the abalone *Haliotis tuberculata* suggests the assimilation of *Chondrus crispus* and/or *Mastocarpus stellatus*, which are the only sources whose $\delta^{13}C$ is likely to explain such depletion. However, other sources are assimilated by *Haliotis tuberculata*, as revealed by the ^{13}C-enrichment compared to the algae previously cited. For example, *Palmaria palmata* is likely to be also consumed, which is confirmed by field observations of abalones grazing on this alga. The isopod *Idotea pelagica* displays a $\delta^{13}C$ which suggests a diet mostly based on *Mastocarpus stellatus*, where this isopod can be regularly found in this area. The significant utilisation of these 3 red algae (*Mastocarpus stellatus*, *Chondrus crispus*, *Palmaria palmata*) is coherent with their high nutritive value, with respect to the C/N ratio and protein content.

Except the case of *Helcion pellucidum,* this study point out that *Laminaria digitata* kelps and more generally brown algae are poorly consumed directly by grazers. On the contrary, our results indicate a more readily utilisation of red algae in spite of their much lower abundance. Epilithic and epiphytic biofilms, which are likely to display a nutritive composition close to red algae, are also observed to be highly consumed. Hence, the consumption of the different coexisting algae seems in accordance with the nutritive value associated to these sources (as evaluated through chemical assays), which indicated a clear opposition between brown algae and other species, in relation with nitrogen-related biochemical descriptors (C/N ratio, protein content) (Figure 17). The total lipid content appears thus to be of less importance than C/N and protein content for the food choice of consumers studied here. These results show thus that the nutritive value of food sources is likely to be an important factor affecting the structure of the food web in kelp forests communities.

VII- Conclusions

This study is to our knowledge the first to assess simultaneously the structure and functioning of the whole food web together with the nutritive value of food sources. The results of the present study are sensibly different to what was previously described for the extensively studied northeastern Pacific kelp forests habitat, were the giant kelp *Macrocystis pyrifera* supports most of the food web associated with this habitat (Graham 2004). Here, the dominant kelp (i.e. *Laminaria digitata*) does not contribute preferentially to the diet of grazers, although its trophic contribution via the detrital pathway for filter-feeders appears important. This food web appears rather to be based on a diversity of food sources.

The use of a combined approach provided new perspectives, suggesting that the respective nutritive value of food sources may be an important factor controlling the diversity of food sources used in a food web. This concordance between these two parallel approaches suggests that assessing the nutritive value of food sources is of particular relevance when studying food webs. Our results suggest thus that the nutritive value of food sources may be an important factor involved in the structuration of European kelp forests communities.

Unfortunately, in the present study we did not consider phenols as decriptors of nutritive value, as previously done by several authors (Granado & Caballero 2001; Norderhaug et al. 2003). Phenols are the main secondary metabolites of brown algae, and have been reported to deter herbivores (Granado & Caballero 2001). Several other molecules have also been reported to act as deterrents, such as halogenated compounds, terpenoids and acetogenins (Hay & Fenical 1988). Although the secondary metabolite content is often not related to food choice in coastal invertebrates (Steinberg et al. 1995), a more thorough approach based on these compounds in co-occurring macroalgae represents 0a promising way to address food web issues in kelp forests ecosystems.

VIII- Acknowledgements

This work was supported by the Agence Nationale de la Recherche (ANR) ECOKELP. G.S. is funded by a French Ministry for National Education, Research and Technologies (MENRT) grant. A special thank is due to K. Escoubeyrou and G. Vetion for their invaluable help with biochemical assays. We also would like to thank A. Vettoretti, V. Ouisse and the crew of the R.V. Mysis for their help during field sampling.

I- Contexte général et résumé

Les écosystèmes à canopée de macroalgues, et en particulier les forêts de Laminaires, sont caractérisés par une grande diversité de sources de nourriture, dont la composition biochimique semble jouer un rôle important dans les choix alimentaires des consommateurs (*cf* chapitre III). Plusieurs études ont montré que cette composition était susceptible de varier d'un site à l'autre. Par exemple, en Mer Baltique, la teneur en azote de *Fucus vesiculosus* peut varier du simple au double pour des individus prélevés à une dizaine de kilomètres de distance (Hemmi & Jormalainen 2004). Le long de la côte Nord-Est du Pacifique, Van Alstyne et al. (1999) ont également montré pour différentes espèces des variations de la teneur en polyphénols à différentes échelles spatiales, pouvant aller jusqu'à un ordre de grandeur pour l'algue brune *Hedophyllum sessile*. Par ailleurs, l'hydrodynamisme est également connu pour affecter le fonctionnement des réseaux trophiques, en particulier par la remise en suspension de détritus, qui peut favoriser les échanges de matière entre habitats adjacents (Kang et al. 2008 ; Schaal et al. 2008). La variabilité spatiale affectant ces facteurs suggère fortement que les réseaux trophiques associés aux milieux rocheux sont également susceptibles de présenter des variations spatiales. La prise en compte de cette variabilité est nécessaire à l'établissement de bilans globaux de flux au sein des écosystèmes côtiers et entre les différents écosystèmes.

Dans certains écosystèmes côtiers, comme les lagunes côtières, des variations spatiales du fonctionnement des réseaux trophiques ont été mises en évidence, et reliées à différents facteurs, comme l'intensité des apports continentaux, l'influence marine ou encore la nature du producteur primaire dominant (Carlier et al. 2007b ; Kanaya et al. 2007). En milieu rocheux, Bode et al. (2006) ont montré, le long des côtes de Galice, des variations de l'influence relative du phytoplancton et des macroalgues dans le régime de différents consommateurs benthiques, en relation avec la présence d'un upwelling. A l'exeption de cette étude, les connaissances relatives à la variabilité spatiale du fonctionnement des réseaux trophiques associés aux écosystèmes littoraux rocheux sont encore très rares.

L'objectif de ce chapitre était d'étudier les variations de l'importance trophique de *Laminaria digitata* pour son réseau trophique associé dans deux sites soumis à des conditions écologiques contrastées. Les deux principales voies de transfert de cette algue dans le réseau trophique, sous forme détritique et sous forme fraîche via le broutage direct, ont été étudiées.

Deux sites à canopée de *Laminaria digitata* ont été ainsi étudiés simultanément au mois de Février 2007. Le site Toull an Zarpant, déjà présenté dans le chapitre III, est caractérisé par un mode exposé. L'autre site, Ar Pourven, site atelier du programme ANR ECOKELP, est caractérisé par des conditions plus abritées, du fait de sa localisation à l'intérieur de la Baie de Morlaix. Le réseau trophique est

caractérisé à l'aide des isotopes stables, et la composition biochimique de *Laminaria digitata* mesurée dans les deux cas.

La valeur nutritive de *Laminaria digitata* diffère fortement entre ces deux sites, en particulier sur la base des teneurs en protéines, qui représentent 19.4 % du poinds sec à Ar Pourven, et seulement 11.2 % à Toull an Zarpant. Le schéma inverse est retrouvé pour les teneurs en lipides, plus élevées à Toull an Zarpant qu'à Ar Pourven. Ces résultats confirment la nature variable de la composition biochimique des algues en fonction des conditions locales, en accord avec les études précédemment citées.

Le réseau trophique ne semble pas présenter de différences majeures d'un point de vue structural. Les sources et les consommateurs se répartissent sur des gammes de $\delta^{13}C$ similaires, ce qui indique que la diversité de sources soutenant le réseau trophique ne diffère pas de manière importante entre les deux milieux. La nette distinction entre les $\delta^{15}N$ des consommateurs primaires et des prédateurs suggère que le degré d'omnivorie est moins important que précédément observé pour le site Toull an Zarpant en ocotbre et en mai.

L'étude de la structure du réseau trophique ne suggère pas différence marquée entre les deux sites, en particulier au niveau du nombre de niveaux trophiques. En revanche, l'étude des herbivores révèle que leurs sources de nourriture ne sont pas toutes les mêmes entre Ar Pourven et Toull an Zarpant. Pour le site de Toull an Zarpant, les résultats sont en accord avec les conclusions du chapitre III, et montrent que seuls *Helcion pellucidum* et, dans une moindre mesure, *Gibbula cineraria*, dépendent de *Laminaria digitata* pour leur allimentation. En revanche, le rôle de cette algue comme source de nourriture pour les brouteurs apparaît plus important à Ar Pourven, où cinq des sept espèces appartenant à ce groupe trophique en dépendent (*Helcion pellucidum* var. *pellucudim* et var. *laevis*, *Gibbula cineraria, Gibbula umbilicalis*, *Acanthochitona fascicularis*). Il apparait donc que le rôle de *L. digitata* comme source de nourriture pour les brouteurs est variable à l'échelle régionale en fonction de l'environnement considéré. La différence observée dans les niveaux de consommation de *L. digitata* par les brouteurs coïncide avec les plus fortes teneurs en azote et en protéines à Ar Pourven. Ces résultats confirment donc ceux précédement acquis sur le site Toull an Zarpant (*cf* chapitre III) pour le rôle de la teneur en azote et en protéines des sources de nourriture dans le fonctionnement des réseaux trophiques. La composition biochimique de ces sources est donc susceptible d'affecter les réseaux trophiques à l'échelle locale, comme présenté dans le chapitre III, mais est également un facteur important à prendre en compte pour des sites localisés à quelques kilomètres de distance

La contribution des détritus issus de la dégradation de *L. digitata* à la nourriture des filtreurs des deux habitats a été estimée à l'aide du modèle de mélange Isosource. Les résultats mettent en évidence que ces organismes dépendent de ces détritus en moyenne 15 % de plus à Ar Pourven qu'à Toull an Zarpant. Ces résultats sont à mettre en relation avec les différences dans le mode d'exposition entre ces deux sites. Il a en effet été montré que les détritus de Laminaires doivent être dégradés par les microorganismes avant de devenir une source de nourriture assimilable par les suspensivores (Duggins

& Eckman 1997). Nos résultats suggèrent ainsi que dans les milieux exposés, l'exportation immédiate des détritus de Laminaires limite leur disponibilité pour les consommateurs locaux. A l'inverse, les détritus produits dans les milieux abrités sont dégradés localement et peuvent devenir une source de nourriture plus importante pour les consommateurs locaux.

La production des Laminaires est transférée dans les réseaux trophiques via deux principales voies : (1) la consommation de détritus (micro et macro-détritus) par les suspensivores et les déposivores, (2) la consommation à l'état frais par les brouteurs. Cette étude est, à notre connaissance, l'une des premières à montrer clairement que ces deux voies sont affectées par les processus locaux. La différence de mode d'exposition entre les deux sites semble, ici, être le facteur principal expliquant la variabilité observée. Ce facteur semble agir sur la disponibilité en détritus via un export accru dans les zones exposées, et moins important dans les zones abritées, ce qui permet une rétention suffisament importante pour permettre la dégradation microbienne des détritus, processus nécessaire à l'assimilation de ces détritus par les suspensivores. Le rôle du mode d'exposition sur la consommation par les brouteurs semble lié à son effet sur la composition biochimique des macroalgues, d'où un effet direct sur la diversité des espèces capables de consommer *Laminaria digitata*. Cette étude révèle donc, à l'instar de certains autres écosystèmes côtiers, que les milieux côtiers rocheux se caractérisent par une forte variabilité spatiale du fonctionnement de leurs réseaux trophiques. La prise en compte de cette variabilité spatiale et des facteurs sous-jacents qui la génèrent, sera une nécessité pour une compréhension approfondie des interactions trophiques, encore peu connues dans ces écosystèmes.

Trophic significance of the kelp *Laminaria digitata* (Lamour.) for the associated food web: a between-sites comparison

Gauthier SCHAAL[1,2*], Pascal RIERA[1,2], Cédric LEROUX[1,3]

1 : UPMC Univ Paris 06. Station Biologique de Roscoff. Place Georges Teissier. BP 74 29682 Roscoff Cedex. France

2 : CNRS UMR 7144 AD2M. Equipe Réseaux Trophiques et Productions Benthiques

3 : CNRS FR 2424

* : Corresponding author : G. SCHAAL

Email : schaal@sb-roscoff.fr

Tel : (+33)2 98 29 23 77

Fax : (+33)2 98 29 23 24

Keywords : kelp forest, *Laminaria*, food web, stable isotopes, hydrodynamics, detritus

Short title: *Laminaria digitata* trophic significance

II- Abstract

This study aimed at establishing the trophic significance of the kelp *Laminaria digitata* for consumers inhabiting two rocky shores of Northern Brittany (France) displaying contrasted ecological conditions. The general trophic structure did not vary between these two sites, with a wide diversity of filter-feeders and predators, and only 14% of the species sampled belonging to the grazers' trophic group. The diversity of food sources fueling the food web appeared also similar. The food webs comprised four trophic levels and the prevalence of omnivory appeared relatively low compared to previous studies in the same area. Conversely, to the food web structure, which did not differ, the biochemical composition of *L. digitata* differed between the two sites, and was correlated to a larger diversity of grazers feeding on this kelp in sheltered conditions. This indicated that the spatial variability occurring in the nutritive value of *L. digitata* is likely to deeply affect the functioning of kelp-associated food webs. The contribution of *L. digitata*-derived organic matter to the diet of filter-feeders inhabiting these two environments was assessed using the mixing model Isosource, which showed the higher contribution of kelp matter in sheltered conditions. These results highlight the spatial variability that may occur in the functioning of kelp-associated food webs. Moreover, this suggests that hydrodynamics is likely to control the availability of kelp-derived organic matter to local filter-feeders, probably through an increase of detritus export in exposed areas.

III- Introduction

The study of macroalgae-based ecosystems has provided recently increasing evidences that food webs associated to these environments are mostly based on the consumption of detritus rather than on direct grazing of fresh algae (Fredriksen 2003; Norderhaug et al. 2003; Riera et al. 2009; Schaal et al. 2008; Schaal et al. in press). Kelps low nutritive value and high polyphenolic content prevents them from extensive grazing (Norderhaug et al. 2003). Most of kelp production remains thus ungrazed until decomposition of senescent individuals. Yet in these environments, the main source of algal detritus is not the decomposition of senescent individuals, but rather matter originating from the erosion of the distal extremity of healthy individuals, which represent a continuous and abundant source of kelp-derived organic matter (Khailov & Burlakova 1969; Mann 1982).

Several studies have highlighted the improvement of algal nutritive value associated to decomposition processes (Duggins & Eckman 1997; Norderhaug et al. 2003). The formation around the detritus of a microbial layer enriches the detritic complex in nitrogen and degrades refractory structural polymeric compounds (Newell 1965). Once released in the water column and decomposed, kelp detritus become therefore readily available to various trophic groups of consumers inhabiting kelp forests and adjacent environments (Bustamante & Branch 1996; Kaehler et al. 2006). In particular, kelp-derived detritus have been reported to represent an important food source for filter-feeders during low phytoplanktonic production periods (Duggins et al. 1989). This food source has been estimated to represent until 41 % of the diet for the brachiopod *Magellania kerguelenensis* (Kaehler et al. 2006) and 55 % for the bivalve *Hiatella arctica* (Fredriksen 2003).

Kaehler et al. (2006) have shown that the trophic significance of kelp-derived organic matter for filterers decreased when the distance to the closest kelp bed increased. This is to our knowledge the only study that addressed the issue of spatial variability in benthic consumers trophic reliance on kelp-derived organic matter. For instance, the role played by local exposure mode, which has been reported to strongly affect coastal food webs (Bustamante & Branch 1996; Kang et al. 2008; Schaal et al. 2008), in the availability of kelp-derived organic matter to local consumers, remains largely understudied.

In this context, the aims of the present study were to assess the variability occurring in the trophic significance of the kelp *Laminaria digitata* (Lamour.) between two sites displaying contrasted ecological conditions 1) in structuring the associated food web 2) in providing food subsidies for the different trophic guilds.

IV- Material and methods

IV.1- Sampling sites

Two sampling sites were chosen in Northern Brittany for this study (Figure 20). The "Toull an Zarpant" site is located at the Western end of Batz Island, and characterized by an important wave exposure, due to dominant eastward winds. This site is a large granite boulder field where *Laminaria digitata* are particularly abundant under low water marks. Other important primary producers in this area are understory brown (e.g. *Fucus serratus*) and red (e.g. *Mastocarpus stellatus*, *Palmaria palmata*) algae.

"Ar Pourven" is located 5 km at the south east from Batz Island, in the inner Bay of Morlaix, and is thus protected from waves induced by the dominant winds. This site is also a granite bed including some boulders deposits, and the main macroalgae are the same than in Batz Island.

IV.2- Samples processing

The sampling was carried out during spring tides in February 2007. The main consumers (including filter-feeders, deposit-feeders, grazers and predators) and the most abundant macroalgae were sampled during low tide. Epilithic and epiphytic biofilms were sampled by gently scrapping the substrate with a thin brush, and then resuspended in prefiltered (0.45 µm) seawater. During the same tide cycle, a water sample (5 L) was conducted more than five kilometres offshore to measure the isotopic ratios of a suspended organic matter dominated by phytoplankton.

Once back to the laboratory, consumers were starved overnight in filtered (0.45 µm) seawater to allow gut emptying, and killed by freezing. They were then extracted from their cuticle (crustaceans) or shell (molluscs), quickly acidified (HCl, 1 N) to remove any carbonates, rinsed with distilled water, and dried (48 h, 60 °C). Macroalgae were cleaned of any visible macroepiphytes, quickly acidified (HCl, 1 N), rinsed with distilled water and dried (48 h, 60 °C). The water sample and resuspended biofilms were filtered on precombusted (520 °C, 4h) GF/F filters. The filters were then acidified (HCl, 1 N) until the effervescence stopped, rinsed with distilled water and dried (24 h, 60 °C). All samples were ground into a fine and homogeneous powder using a mortar and a pestle and weighed in tin capsules before isotopic analysis.

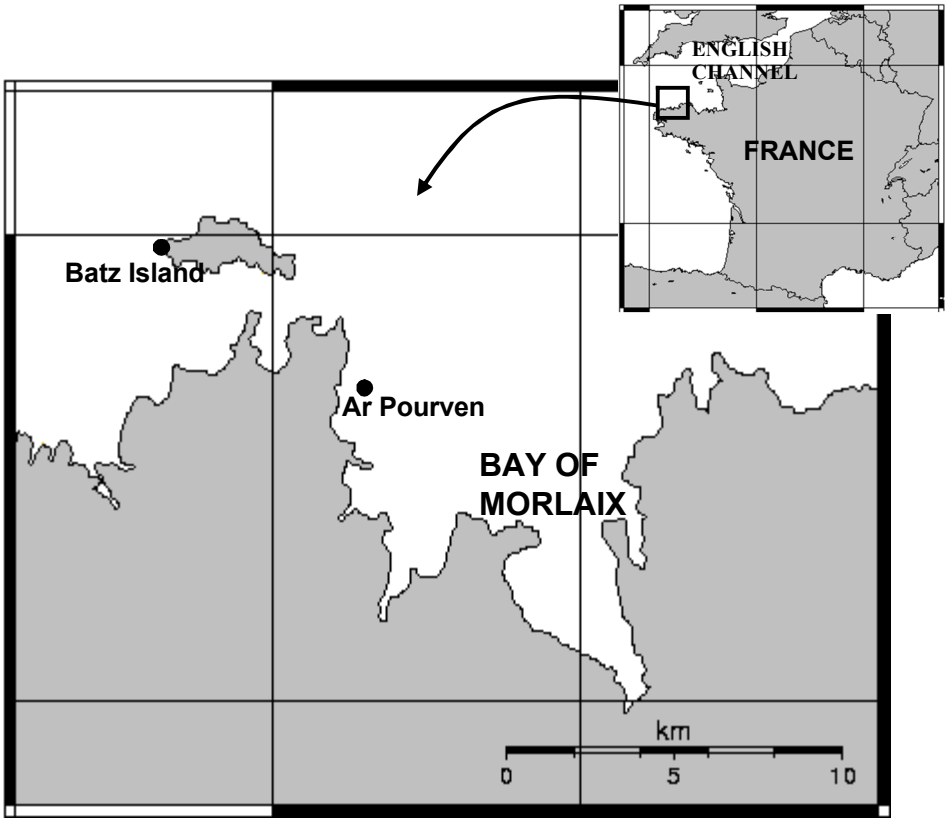

Figure 20: Localisation des deux sites d'étude en Baie de Morlaix (Manche Occidentale). Du fait des vents dominants de secteur ouest, le site de l'Ile de Batz est caractérisé par un mode d'exposition exposé, alors que le site Ar Pourven est situé en conditions plus abritées.
Figure 20: Localizations of the two sampling areas in the Bay of Morlaix (Western English Channel). Due to the dominant eastward winds, Batz Island is characterized by exposed conditions, while Ar Pourven is in more sheltered conditions.

IV.3- Isotopic analysis

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.

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

With $R = {}^{13}C/{}^{12}C$ for carbon and ${}^{15}N/{}^{14}N$ 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 VPDB and at-air scaling were achieved using in-house protein standards that have been calibrated against NBS-19 and IAEA N3 reference materials. The standard deviation of repeated measurements of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of a laboratory standard was 0.10 ‰ versus V-PDB and 0.05 ‰ versus at-air, respectively.

IV.4- Biochemical characterization of *Laminaria digitata*

The biochemical composition of *Laminaria digitata*, considered as indicative of nutritive value, was compared between the two sites according to four biochemical descriptors (Total organic matter, C/N ratios, total lipid content, protein content). All measurements were realized on triplicates. The total organic matter (TOM, in % of dry weight (DW)) was obtained by weight loss after total combustion in muffle furnace (520 °C, 6 h). The C/N ratios were obtained using a Flash EA CN analyzer. The total lipid content was obtained colorimetrically according to the Barnes & Blackstock (1973) method. The protein content was measured using the Lowry method (Lowry et al. 1951), as slightly modified by Rice (1982).

IV.5- Data analysis

The contribution of *Laminaria digitata* to the filter-feeders diet was calculated using the Isosource isotopic routine (Phillips & Gregg 2003). Three end-members were chosen as potential food sources: Suspended particulate organic matter (SPOM), detritus from *Laminaria digitata* (kelp detritus were assumed to display the same isotopic signature than fresh kelps), and detritus from other macroalgae (considered as the arithmetic mean of all co-occurring macroalgae). Fractionation coefficients between sources and primary consumers were chosen according to Vander Zanden & Rasmussen (2001) at 1 ‰ for carbon and 2.5 ‰ for nitrogen. A standard 0.5 ‰ tolerance threshold was used for most species. However, some species displayed too ^{15}N-depleted values to make Isosource modelling possible. As nitrogen isotopic fractionation is recognized to be highly variable, we decided for these species to gradually increase the tolerance value, until enough feasible solutions yielded for statistical comparison of outputs (Table 11). The tolerance was therefore voluntarily chosen higher than the 0.1 – 0.2 ‰ recommended by Phillips & Gregg (2003) to incorporate isotopic measurements errors. Our broad tolerance values integrate these different uncertainty sources, such as intraspecific variability of trophic resource, isotopic fractionation or inherent variability (Barnes et al. 2008).

The totality of feasible contributions was compared for the same species between the two sites using non-parametric Mann-Whitney U tests, since most outputs did not satisfy the conditions of normality.

V- Results

The two sites were characterized by an important *Laminaria digitata* cover and comparable algal communities, including the typical *Laminaria digitata – Fucus serratus – Mastocarpus stellatus – Corallina elongata* assemblage (from canopy-forming to turf-forming species) (Castric-Fey et al. 1997). Among these four dominant species, only *Mastocarpus stellatus* isotopic ratios differed significantly between these two sites (Mann-Whitney U test, $p < 0.05$). Other primary producers did not differ between the two sites (Table 12). Moreover, the global $\delta^{13}C$ range displayed by primary producers was similar between the two sites ($\delta^{13}C$ of primary producers comprised between - 4 ‰ and - 16.9 ‰ in Batz Island, and between -23.6 ‰ and -16.8 ‰ in Ar Pourven). The $\delta^{15}N$ variability exhibited by primary producers was much lower than for $\delta^{13}C$, both interspecifically and intraspecifically (Figure 21).

Table 11: Valeurs de tolérance isotopique utilisée pour les calculs de contribution des sources à l'aide du modèle Isosource., et nombre total de solution possibles obtenu pour les 9 suspensivores échantillonnés simultanément sur les sites Toull an Zarpant et Ar Pourven.
Table 11 : Mass-balance tolerance used for Isosource computations, and total number of feasible solutions found for 9 filter-feeders sampled simultaneously in Toull an Zarpant and Ar Pourven.

	Toull an Zarpant		Ar Pourven	
Species	Tolerance	feasible solutions	Tolerance	feasible solutions
Grantia compressa	1,2	1043	1,2	69
Halichondria panicea	0,5	1612	1	278
Hymeniacidon sanguinea	0,5	821	0,5	490
Stylostichon plumosum	2,7	2926	0,5	1257
Nicolea venustula	0,5	621	0,5	127
Porcellana platycheles	0,5	520	0,8	239
Flustrellidra hispida	2	1649	0,8	139
Electra pilosa	1,8	1995	1,5	610
Applidium pallidum	0,8	711	0,5	907

Table 12: Comparaison des rapports isotopiques (± écart-type) mesurés pour les producteurs primaires échantillonnés dans les deux sites d'étude. Des tests non paramétriques de Mann-Whitney ont été réalisés afin de comparer les données acquises dans les deux sites dans le cas où le nombre de réplicats était suffisant.
Table 12: Comparison of stable isotope ratios (± S.D.) measured for primary producers sampled both in Batz Island and Ar Pourven. Non-parametric Mann-Whitney tests were performed to compare the values when enough replicates were available. n.c. = non calculated. p = p-value

	$\delta^{13}C$			$\delta^{15}N$		
	Batz Island	Ar Pourven	p	Batz Island	Ar Pourven	p
SPOM	- 24 (0)	- 22.3 (0)	n.c.	6.3 (0)	5.2 (0)	n.c.
Epiphytes	- 18.3 (0)	- 19.2 (0)	n.c.	5.4 (0)	6.6 (0)	n.c.
Epilithon	- 20.2 (0)	- 19.4 (0)	n.c.	6 (0)	6.6 (0)	n.c.
Corallina elongata	- 23.4 (0.8)	- 23.6 (0.4)	>0.05	6.4 (0.5)	8 (0.4)	<0.05
Mastocarpus stellatus	- 22.7 (1.5)	- 20.5 (0.3)	<0.05	6 (0.1)	7.2 (0.3)	<0.05
Fucus serratus	- 20.5 (0.3)	- 21 (1.6)	>0.05	4.8 (0.4)	5.8 (1.6)	>0.05
Laminaria digitata	- 16.9 (0.5)	- 17.4 (1.4)	>0.05	5.7 (0.5)	5.7 (1.1)	>0.05

Table 13: Comparaison de la composition biochimique de *Laminaria digitata* échantillonnée simultanément à l'Ile de Batz et à Ar Pourven.
Table 13: Comparison of the biochemical composition of *Laminaria digitata* sampled simultaneously in Batz Island and Ar Pourven.

	Batz Island	Ar Pourven
TOM (% DW)	72 ± 1.1	62.3 ± 1.3
C/N	19.3 ± 0.2	9.9 ± 2.2
Total lipids (mg.g^{-1})	18.2 ± 2.5	11.3 ± 3.1
Proteins (% DW)	11.2 ± 0.6	19.4 ± 3.6

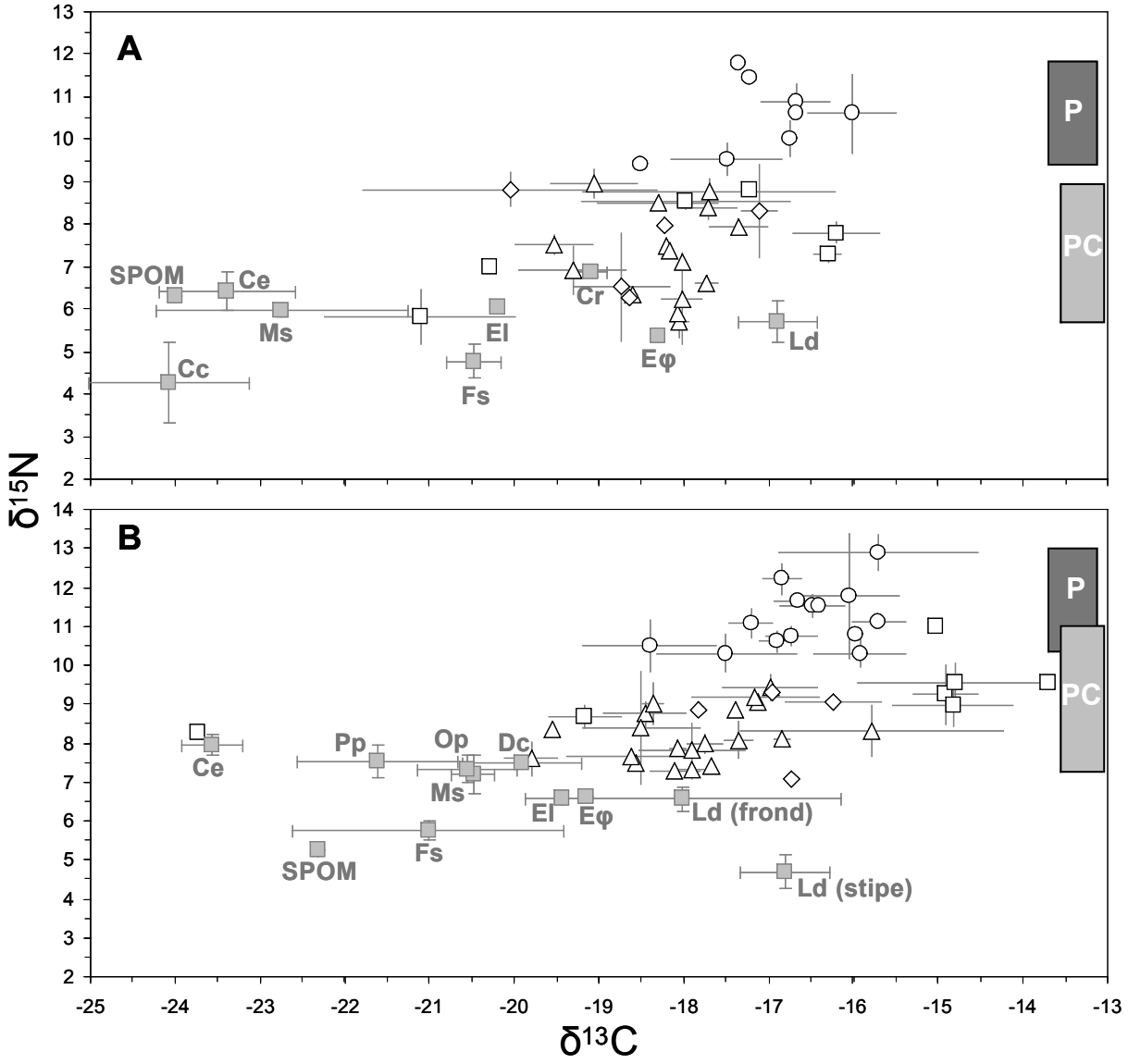

Figure 21: $\delta^{13}C$ vs. $\delta^{15}N$ moyens des sources potentielles de nourriture (■), filtreurs (Δ), déposivores (◊), brouteurs (□) et prédateurs (○) échantillonnés à l'Ile de Batz (A) et à Ar Pourven (B). Les barres grisées verticales représentent les gammes de $\delta^{15}N$ sur lesquelles se répartissent les différents niveaux trophiques.
Figure 21 mean $\delta^{13}C$ vs. $\delta^{15}N$ (± S.D.) biplots of potential food sources (■), filter-feeders (Δ), deposit-feeders (◊), grazers (□) and predators (○) sampled in Batz Island (A) and in Ar Pourven (B). Vertical grey bars represent the $\delta^{15}N$ extend encompassed by primary consumers (PC) and predators (P).Cc = *Chondrus crispus*, Ce = *Corallina elongata*, Cr = *Cladophora rupestris*, El = Epilithic biofilm, Eφ = Epiphytes, Dc = *Dilsea carnosa*, Fs = *Fucus serratus*, Ld = *Laminaria digitata*, Ms = *Mastocarpus stellatus*, Op = *Osmundea pinnatifida*, Pp = *Palmaria palmata*, SPOM = Suspended particulate organic matter.

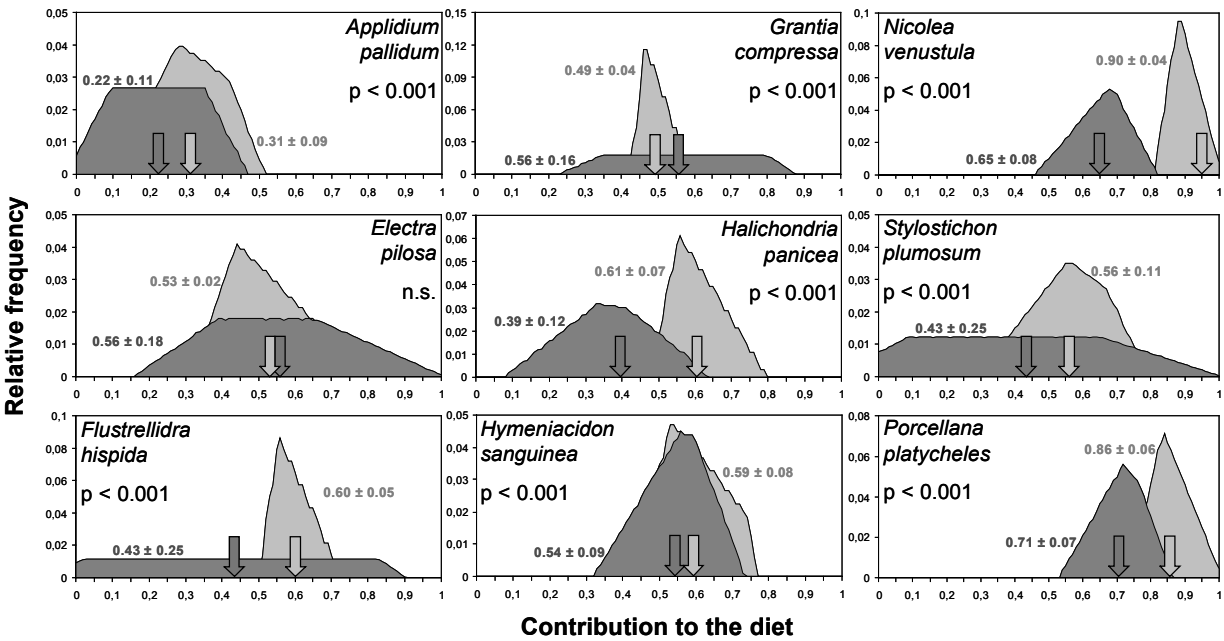

Figure 22: Distribution of feasible contributions of *Laminaria digitata* to the diet of various filter-feeding invertebrates sampled both in Batz Island and Ar Pourven, calculated using IsoSource. The mean contribution (± S.D.) is indicated for each site, and represented by the arrows. The results of the statistical tests comparing the contribution of *L. digitata* in the two environments are indicated for each graph (Mann-Whitney U test).
Figure 22: Distribution des contributions possibles de *Laminaria digitata* au régime des différents filtreurs présents à Ar Pourven (gris clair) et à l'Ile de Batz (gris sombre), calculées à l'aide du modèle Isosource. La contribution moyenne (± écart-type) est indiquée dans les deux sites et représentée par les flèches. Les résultats des tests statistiques comparant la contribution de *L. digitata* dans les deux sites sont également indiqués sur le graphe (Mann-Whitney U test).

The biochemical composition of *Laminaria digitata* varied strongly between these two sites (Table 13). The TOM was 72 % ± 1.1 in Batz Island vs. 62.3 % ± 1.3 in Ar Pourven. Individuals sampled in Ar Pourven exhibited higher protein content (19.4 % DW ± 3.6) and lower C/N ratios (9.9 % DW ± 2.2) than those from exposed conditions. In turn, kelps sampled in Batz Island were richer in total lipids than those from Ar Pourven (18.2 $mg.g^{-1}$ ± 2.5 vs. 11.3 $mg.g^{-1}$ ± 3.1 for Batz Island and Ar Pourven, respectively).

Fifty-six consumers were sampled on the two sites, 12 of them being specific to Batz Island, 22 specific to Ar Pourven, and 22 present both in Toull an Zarpant and in Ar Pourven (Table 14). Filter-feeders were the most diversified trophic group (24 species), while grazers comprised only 8 species. The number of species found was slightly higher in Ar Pourven than in Toull an Zarpant, mostly due to the higher diversity of filter feeders (20 sp. in Ar Pourven vs. 15 sp. in Batz Island) and predators (14 spp. in Ar Pourven vs. 8 spp. in Batz Island) in Ar Pourven. Contrarily to what was observed for sources, consumers' $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ ranges were similar (e.g. 5.1 ‰ and 6.1 ‰ for $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ ranges, respectively, in Batz Island) (figure 12).

The $\delta^{13}C$ range in Ar Pourven was higher (i.e. 10 ‰) than in Toull an Zarpant, due to the highly ^{13}C-depleted value displayed by the isopod *Idotea granulosa* ($\delta^{13}C$ = -23.7 ‰). Among trophic groups,

grazers were those displaying the widest $\delta^{13}C$ range (4.9 ‰ in Batz Island and 10 ‰ in Ar Pourven). In Ar Pourven, 5 species (*Helcion pellucidum* var. *pellucidum*, *Helcion pellucidum* var. *laevis*, *Gibbula cineraria*, *Gibbula pennanti*, *Acanthochitona fascicularis*) clustered and differed from the other through their ^{13}C-enrichment (between -15 ‰ and -13.7 ‰). Predators displayed ^{15}N-enriched values, and their $\delta^{15}N$ did not overlap those of lower trophic levels species, which confirms this trophic status. The highest $\delta^{15}N$ were the anemone *Urticina felina* in Toull an Zarpant ($\delta^{15}N$ = 11.8 ‰) and the velvet swimming crab *Necora puber* in Ar Pourven ($\delta^{15}N$ = 12.9 ‰).

The mean contribution of kelp-derived organic matter to the diet of filter-feeders ranged in Toull an Zarpant from 22 % (*Applidium pallidum*) to 71 % (*Porcellana platycheles*) and in Ar Pourven from 31 % (*Applidium pallidum*) to 90 % (*Nicolea venustula*) (figure 22). For the majority of species common to the two study sites (excepted the calcareous sponge *Grantia compressa*), the contribution of kelp-derived organic matter was clearly higher in Ar Pourven than in Batz Island. The mean contribution of *Laminaria digitata* to the diet of filter-feeders was at mean 15 % higher in Ar Pourven than in Toull an Zarpant for species displaying significant differences.

Table 14: Liste des espèces échantillonnées à l'Ile de Batz et à Ar Pourven. Pour chaque espèce est indiquée un groupe trophique basé sur les données disponibles dans la littérature. (F) filtreurs (G) brouteurs (DF) déposivores (P) prédateurs.
Table 14: List of species sampled in Batz Island, Ar Pourven and both. For each species, an indicative trophic group, based on bibliographic survey, is given. (F) filter-feeders (G) grazers (DF) deposit-feeders (P) predators.

		$\delta^{15}N$		$\delta^{13}C$	
Species	TG	Batz Island	Ar Pourven	Batz Island	Ar Pourven
PORIFERA					
Grantia compressa	FF	**7,1** ± 0,00	**7,3** ± 0,00	**-18,0** ± 0,00	**-18,1** ± 0,29
Halichondria panicea	FF	**9,0** ± 0,34	**7,8** ± 0,73	**-19,1** ± 0,51	**-17,9** ± 0,62
Stylostichon plumosum	FF	**5,7** ± 0,37	**9,0** ± 0,53	**-18,1** ± 0,11	**-18,4** ± 0,12
Hymeniacidon sanguinea	FF	**8,5** ± 0,05	**8,4** ± 1,44	**-18,3** ± 0,71	**-18,5** ± 0,69
CNIDARIA					
Amphisbetia operculata	FF	**5,9** ± 0,00		**-18,1** ± 0,00	
Urticina felina	P	**11,8** ± 0,00	**12,2** ± 0,41	**-17,3** ± 0,00	**-16,8** ± 0,23
ANNELIDA					
Sabella pavonina	FF		**8,1** ± 0,11		**-16,8** ± 0,09
Nicolea venustula	FF	**8,4** ± 0,25	**9,4** ± 0,32	**-17,7** ± 0,33	**-17,0** ± 0,56
Platynereis dumerilii	DF	**8,3** ± 1,10		**-17,1** ± 0,21	
Perinereis cultrifera	P	**10,6** ± 0,92	**10,8** ± 0,00	**-16,0** ± 0,52	**-16,0** ± 0,00
Marphysa sanguinea	P	**11,5** ± 0,00		**-17,2** ± 0,00	
Lepidonotus clava	P		**11,5** ± 0,00		**-16,4** ± 0,00
Harmothoe sp.	P	**10,6** ± 0,00	**10,3** ± 0,34	**-16,7** ± 0,00	**-15,9** ± 0,54
CRUSTACEA					
Elasmopus rapax	DF	**8,8** ± 0,40		**-20,0** ± 1,73	
Melita sp.	DF	**8,0** ± 0,00		**-18,2** ± 0,00	
Gammarus locusta	DF	**6,5** ± 1,26		**-18,7** ± 0,57	
Jassa falcata	FF	**6,2** ± 1,08		**-18,0** ± 0,23	
Idotea granulosa	G	**5,8** ± 0,65	**8,3** ± 0,00	**-21,1** ± 1,13	**-23,7** ± 0,00
Dynamene bidentata	DF	**6,3** ± 0,00	**7,1** ± 0,00	**-18,6** ± 0,00	**-16,7** ± 0,00
Porcellana platycheles	FF	**7,9** ± 0,17	**9,2** ± 0,13	**-17,4** ± 0,34	**-17,2** ± 0,75
Pisidia longicornis	FF		**8,1** ± 0,47		**-17,4** ± 0,17
Galathea squamifera	DF		**9,0** ± 0,13		**-16,2** ± 0,57
Athanas nitescens	DF		**9,3** ± 0,00		**-17,0** ± 0,00
Anapagurus hyndmanni	DF		**8,9** ± 0,00		**-17,8** ± 0,00
Cancer pagurus	P		**11,8** ± 1,62		**-16,0** ± 0,58
Xantho pillipes	P		**11,1** ± 0,08		**-15,7** ± 0,31
Pilumnus hirtellus	P	**9,5** ± 0,38	**10,3** ± 0,47	**-17,5** ± 0,65	**-17,5** ± 0,82
Necora puber	P		**12,9** ± 0,46		**-15,7** ± 1,17
MOLLUSCA					
Acanthochitona fascicularis	G		**11,0** ± 0,00		**-15,0** ± 0,00
Patella aspera	G	**8,5** ± 0,18		**-18,0** ± 1,23	
Patella vulgata	G	**8,8** ± 0,00	**8,7** ± 0,29	**-17,2** ± 0,00	**-19,2** ± 0,43
Haliotis tuberculata	G	**7,0** ± 0,18		**-20,3** ± 0,06	
Helcion pellucidum	G	**7,3** ± 0,19	**9,0** ± 0,56	**-16,3** ± 0,16	**-14,8** ± 0,71
Helcion pellucidum var. laevis			**9,5** ± 0,00		**-13,7** ± 0,00
Gibbula cineraria	G	**7,8** ± 0,23	**9,2** ± 0,77	**-16,2** ± 0,51	**-14,9** ± 0,38
Gibbula pennanti	G		**9,6** ± 0,46		**-14,8** ± 1,14
Calliostoma zizyphinum	P	**10,9** ± 0,40	**11,5** ± 0,30	**-16,7** ± 0,41	**-16,5** ± 0,38
Nassarius incrassatus	P		**10,7** ± 0,23		**-16,7** ± 0,30
Nucella lapillus	P		**11,1** ± 0,38		**-17,2** ± 0,25
Ocenebra erinacea	P	**10,0** ± 0,41	**10,6** ± 0,28	**-16,8** ± 0,02	**-16,9** ± 0,20
Trivia arctica	P		**10,5** ± 0,67		**-18,4** ± 0,78
Trivia monacha	P	**9,4** ± 0,00		**-18,5** ± 0,00	
Anomia ephippium	FF		**8,0** ± 0,24		**-17,7** ± 0,21
Mytilus edulis	FF	**7,5** ± 0,00		**-18,2** ± 0,00	
Musculus marmoratus	FF		**7,4** ± 0,00		**-17,7** ± 0,00
BRYOZOA					
Schizzoporella sp.	FF	**7,4** ± 0,00		**-18,2** ± 0,00	
Electra pilosa	FF	**6,6** ± 0,17	**7,3** ± 0,14	**-17,7** ± 0,13	**-17,9** ± 0,16
Flustrellidra hispida	FF	**6,3** ± 0,05	**7,9** ± 0,02	**-18,6** ± 0,06	**-18,1** ± 0,10
ECHINODERMATA					
Cucumaria sp.	FF		**9,1** ± 0,00		**-17,1** ± 0,00
Ophiothrix fragilis	FF		**8,8** ± 0,00		**-17,4** ± 0,00
CHORDATA					
Didemnum candidum	FF	**6,9** ± 0,57	**8,3** ± 0,67	**-19,3** ± 0,63	**-15,8** ± 1,55
Didemnum maculosum	FF	**8,8** ± 0,29	**8,7** ± 0,32	**-17,7** ± 1,49	**-18,5** ± 0,48
Applidium pallidum	FF	**7,5** ± 0,24	**8,3** ± 0,00	**-19,5** ± 0,46	**-19,6** ± 0,00
Sydnium sp.	FF		**7,6** ± 0,12		**-18,6** ± 0,76
Botryllus schlosseri	FF		**7,5** ± 0,00		**-18,6** ± 0,00
Distomus variolosus	FF		**7,6** ± 0,44		**-19,8** ± 0,31
Lepadogaster lepadogaster	P		**11,7** ± 0,18		**-16,7** ± 0,27

VI- Discussion

VI.1- Food web structure

An accurate comparison of food web structure between two ecosystems on the basis of consumers' stable isotope signatures often requires the establishment of isotopic baselines accounting for differences in the isotopic signatures of primary producers (Post 2002). However, in the present study it was not necessary due to the close $\delta^{15}N$ displayed by primary producers in the two sites (Table 12). Indeed, even for species whose stable isotope ratios varied among these two sites (*e.g. Mastocarpus stellatus*), the difference did never exceed 2 ‰. Moreover, the global $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ ranges displayed by primary producers were similar and the dominant primary producer (i.e. the kelp *Laminaria digitata*) was the most ^{13}C-enriched of all co-occurring macroalgae both in Batz Island and in Ar Pourven. This resulted in very similar isotopic patterns for primary producers in these two environments.

The comparison of food web structure between these two ecosystems did not reveal any marked difference. The $\delta^{13}C$ range was slightly higher in Ar Pourven than in Batz Island, but mostly due to an outlier species (the ^{13}C-depleted *Idotea granulosa*), therefore suggesting that the diversity of basal food sources fueling the food web is similar in the two habitats.

The $\delta^{15}N$ ranges displayed by consumers in the two environments (about 6 ‰) correspond to a food web length of about 4 trophic levels (up to second order predators), which is consistent with other studies carried out in rocky environments (Fredriksen 2003; Kang et al. 2008; Riera et al. 2009). However, contrarily to what had previously been observed for other sampling seasons in Batz Island (Schaal et al. in press), no $\delta^{15}N$ overlapping between predators and primary consumers was observed (Figure 2), as previously reported on a local rocky shore (Riera et al. 2009). This might correspond to a lower prevalence of omnivory in this food web. This important feature of natural food webs appears thus to be highly variable temporally in *Laminaria digitata* associated communities.

In these two environments, filter-feeders and predators were the most diversified trophic groups, while only 8 grazer species were sampled This can appear surprising considering the huge algal biomass characterizing these environments. However, these results are consistent with those previously acquired in Batz Island, which suggested that the low nutritive value of most macroalgae explained the low diversity of co-occurring grazers (Schaal et al. in press). Most of macroalgal biomass is therefore released in the water column and decomposed, fuelling a composite pool of suspended organic matter that feed the wide diversity of filter-feeders that characterize kelp forests and adjacent environments (Duggins & Eckman 1994; Bustamante & Branch 1996; Fredriksen 2003; Schaal et al. in press).

VI.2- Direct consumption of *Laminaria digitata* by grazers

The nutritive value of fresh *Laminaria digitata* varied strongly between the two sites, individual from the inner Bay of Morlaix being more protein-rich, while individual from the exposed site were characterized by more important lipid contents (Table 13). This spatial variability might be related to different nutrient statuses in the two areas studied. Although in the present study we did not measure nutrients in seawater, it has already been observed that different concentrations can lead to different biochemical compositions of macroalgae (Gagné et al. 1982), through a modification of energetic storage in macroalgal cells. Although Western English Channel waters are generally considered homogeneous due to strong tidal mixing (Pingree et al. 1985) the discharge of large amounts of nutrients by the two main tributaries, the Penzé River and the River of Morlaix, might cause local differences in nutrient content which could explain the differences observed here. An other explanation for the differences observed in the biochemical composition of algae could be the higher exposure to waves of algae growing in Toull an Zarpant, which is more exposed than Ar Pourven, which might affect the nutrients allocation within macroalgal tissues.

The identification of grazers food sources in the two habitats revealed some important differences in *Laminaria digitata* trophic role. In Toull an Zarpant, this trophic role appeared minor, only two species (i.e. *Helcion pellucidum* and *Gibbula cineraria*) exhibiting $\delta^{13}C$ consistent with a diet based on *L. digitata*. Conversely, a cluster of five grazers departed from the others in Ar Pourven through their ^{13}C-enrichment, indicating the higher importance of *L. digitata* for grazers in Ar Pourven. In accordance with the variability of *L. digitata* biochemical content, the trophic role of this alga appears thus also highly spatially variable, being more important as the protein content of *L. digitata* is high and the C/N ratio is low. The nutritive value of a food source depends both on its own biochemical characteristics and on the digestive capacities of its consumer (Mayer et al. 1995). For instance, depending on the consumer studied, several descriptors have been reported to determine the nutritive value of a food source, such as C/N ratios (Norderhaug et al. 2006), protein content (Bowen et al. 1995) or lipid content (Grémare et al. 2003). Our results support the idea that nitrogen-related descriptors (i.e. C/N ratio, protein content) are paramount in determining the nutritive value of a food source (Schaal et al. in press). A limit C/N ratio of 17 is usually adopted as the limit over which a food source is not nutritive enough to meet the nutritional requirement of a consumer (Russel-Hunter 1970). Although our results show that this value is not universal, since some species (*Helcion pellucidum*, *Gibbula cineraria*) are able to feed on a food source whose C/N ratio is higher than 20, we clearly show that a higher number of consumers is able to feed on *Laminaria digitata* when its C/N ratio is low. This parameter, which is easy to measure in stable isotope studies, appears therefore to be a useful descriptor of nutritive value in food web studies dealing with macroalgal food source.

Our results suggest that, although having quite similar structure, food sources which constitute the base of the food webs can be modified locally in response to variations of macroalgae nutritive value. From this study, the higher number of consumers species directly feeding on *Laminaria digitata* is not due to diet shifts compared to Toull an Zarpant, but mostly related to the presence of other grazer species (*Gibbula pennanti*, *Acanthochitona fascicularis*, *Helcion pellucidum* var. *laevis*) in Ar Pourven. This might indicate that a higher nutritive value of basal food sources can support a higher diversity within some trophic guilds in the food web. Finally, our results emphasize the need to consider food sources biochemical composition in food web studies, for a thorough understanding of factors underlying food web functioning.

VI.3- Consumption of kelp detritus by filter-feeders

The sampling of water for SPOM isotopic characterization was carried out about five kilometres offshore, to minimize the importance of macroalgal detritus in the pool of suspended organic matter, and to have an estimation of the "pure" phytoplankton isotopic signature (Schaal et al. 2008). Although the presence of algal detritus offshore cannot been excluded due to intense water mixing in the macrotidal Western English Channel, the $\delta^{13}C$ of SPOM, around -23 ‰, is similar to those typically obtained for phytoplankton-dominated SPOM in the North East Atlantic and English Channel (Riera & Richard 1996; Grall et al. 2006; Dubois et al. 2007b; Le Loc'h et al. 2008). This measure can thus be assimilated as representative of phytoplankton isotopic signature.

The diet of filter-feeders inhabiting kelp forests and adjacent environments is known to be largely based on kelp detritus (Bustamante & Branch 1996; Duggins & Eckman 1994; Fredriksen 2003; Schaal et al. in press). Although it was not possible to measure the stable isotopes of such detritus, we used the isotopic ratios of kelp fronds as a proxy for kelp detritus (Fredriksen 2003). Indeed, although the $\delta^{15}N$ of macroalgae is known to be highly affected by decomposition processes, most of authors reported small or no variation of $\delta^{13}C$ (e.g. Stephenson et al. 1986; Fenton & Ritz 1988). Here, the potential food sources for filter-feeders differ mostly according to their $\delta^{13}C$ ($\delta^{13}C$ range around 7 ‰ in the two areas while $\delta^{15}N$ range did not exceed 2 ‰). Consequently, even considering an unusually high $\delta^{15}N$ fractionation during kelp degradation, the results of IsoSource modelling would not be greatly affected. Moreover, the tolerance threshold used for IsoSource modelling was rather important (i.e. at least 0.5 ‰) to cope with the variability of isotopic fractionation, both during decomposition of algae and during the assimilation of detritus by filter-feeders.

Other co-occurring macroalgae are also likely to contribute to the pool of suspended organic matter, but their importance with regard to kelp detritus is still largely unknown. Previous studies investigating the trophic role of kelp detritus to the diet of benthic consumers did not consider their contribution to the global pool of detritus (Bustamante & Branch 1996; Kaehler et al. 2006; Fredriksen 2003), probably

due to the quantitative dominance of kelps in these environments and the release of large amounts of particulate and dissolved organic matter during growth by these algae (Khailov & Burlakova 1969; Mann 1982). However, these detritus are also present in the water column, and have to be considered as a potential food source for filter-feeders. Moreover, excluding them from end-members in isotopic mixing models can lead to artificial over- or underestimation of kelp contribution.

In the present study, due to the distinct $\delta^{13}C$ displayed by phytoplankton-dominated SPOM, *Laminaria digitata* and other macroalgae, it was possible to quantify the contribution of each component of the local pool of suspended organic matter to the diet of filter-feeders, using the IsoSource routine (Phillips & Gregg 2003). Here, considering the filter-feeding species sampled both in Batz Island and in Ar Pourven, the mean contribution of kelp-detritus ranged from 22 % (*Applidium pallidum*) to 71 % of the diet (*Porcellana platycheles*) in Toull an Zarpant, and from 31 % (*Applidium pallidum*) to 90 % (*Nicolea venustula*) in Ar Pourven. Previous estimations of the trophic role of kelps for benthic filter-feeders fell around 50 % (Fredriksen 2003; Kaehler et al. 2006). Our results suggest that the kelp contribution to filter-feeders is more variable, revealing a high trophic plasticity within this trophic group. Moreover, our results highlight the spatial variability of the trophic dependence of benthic filter-feeders toward kelp-derived organic matter. Indeed, seven of the nine filterer species analyzed exhibited a more heavily trophic dependence on kelp-derived organic matter in Ar Pourven than in Toull an Zarpant (mean contribution 15 % higher). The lowest contribution of kelp detritus to filter-feeders in Toull an Zarpant might be related to the higher exposure mode of this area. Indeed, increased hydrodynamics might lead to an increase of detritus export, resulting in a decreased availability of this food source to local filter-feeders. This joins the conclusions of Bode et al. (2006), who reported a higher dependence of filter-feeders on macroalgae-derived organic matter in sheltered conditions. Moreover, as fresh kelp detritus have been reported to be a lower nutritive source than aged ones (Duggins & Eckman 1997), sheltered areas are more likely to retains detritic particles long enough to make them readily available to local consumers. Our results suggest therefore an important role of the exposure mode in driving the spatial variability of filter-feeders diet.

VII- Conclusions

Processes driving the availability of kelp-derived organic matter to benthic consumers are still far to be fully understood. The present study is, to our knowledge, among the first to compare simultaneously in two different areas the structure and functioning of the food web and benthic consumer's trophic reliance toward kelp-derived organic matter (but see Kaehler et al. 2006). It is well recognized that kelps are transferred in benthic food webs through two main trophic pathways: (1) direct grazing of living plants by grazers and (2) consumption of kelp-derived organic matter by filter-feeders and

deposit-feeders. Our results indicate that local processes can strongly influence these two trophic pathways, leading in an important spatial variability. On the one hand, the grazing of kelps appears to be largely controlled by plants' nutritive value, which may vary at small spatial scale in response to various nutrient statuses. On the other hand, our results suggest that other factors, such as different exposure modes, can also affect the consumption of kelp detritus by filter-feeders. These factors and the spatial variability that they generate should be seriously considered before generalising patterns observed in food web studies.

VIII- Acknowledgements

This work is funded by the Agence Nationale de la Recherche (ANR) ECOKELP. G. Schaal benefits from a French Ministry of Science and Higher Education grant. The authors would like to acknowledge two anonymous reviewers, whose comments greatly contributed to improve this manuscript. Thanks are due to Céline Houbin for her help with field sampling, and to the crew of the R/V Mysis.

I- Contexte général et résumé

Les résultats du chapitre précédent montrent que certains facteurs agissant à l'échelle locale peuvent affecter les différentes voies reliant les principaux producteurs primaires aux différents échelons des réseaux trophiques. Ces conclusions mettent en exergue la nécessité de considérer la variabilité spatiale susceptible de caractériser le fonctionnement des réseaux trophiques. En effet, le fonctionnement des réseaux trophiques peut varier à différentes échelles spatiales : à l'échelle régionale, par exemple en relation avec la présence de fronts hydrologiques ou de structure d'upwelling (Bode et al. 2006 ; Mallela & Harrod 2008), ou à l'échelle locale, en fonction du mode d'exposition à l'hydrodynamisme des différents milieux (*cf* chapitre IV). En revanche, jusqu'à très récemment, aucune étude ne s'est intéressée à la possibilité d'une variabilité de la ressource trophique à micro-échelle. Identifier les échelles spatiales pertinentes dans la variabilité du fonctionnement des écosystèmes est pourtant une nécessité afin d'identifier les processus clé qui contrôlent ce fonctionnement (Levin 1992).

Dans un écosystème de mangrove en Thaïlande, Kon et al. (2007) ont récemment mis en évidence que la nourriture de certains consommateurs, comme le bivalve *Laternula truncata*, pouvait varier en fonction du microhabitat (i.e. forêt, clairière, chenaux) exploité, remettant ainsi en cause la possibilité de généraliser les résultats issus d'études ne prenant pas en compte cette échelle d'approche. Cependant, à notre connaissance, aucune n'étude ne s'est encore interessée, en particulier en milieu côtier rocheux, à l'existence d'une variabilité spatiale des réseaux trophiques à des échelles encore plus fines, de l'ordre du mètre au centimètre

Les estrans rocheux sont des écosystèmes caractérisés par une forte complexité topographique, et la présence de nombreux microhabitats (failles, cavités sous les rochers, sédiment piégé entre les blocs…). Cette structure de l'habitat est l'un des facteurs permettant la forte biodiversité qui caractérise ces écosystèmes (McGuiness & Underwood 1986). De récents travaux menés sur différents estrans de la pointe bretonne ont mis en évidence les principales caractéristiques de la structure des communautés associées à ces écosystèmes (Le Hir 2002 ; Le Hir & Hily 2005). En particulier, en travaillant à l'échelle des microhabitats sur la macrofaune vagile, ces auteurs mettent en évidence une nette divergence entre les communautés associées à la surface des blocs, et celles associées aux cavités situées sous ceux-ci. A l'instar des écosystèmes de mangroves, la microstructure de l'habitat semble donc également jouer un rôle dans l'organisation des communautés.

Dans ce contexte, l'objectif de ce dernier chapitre était de vérifier si la la structure à micro-échelle des communautés de champs de blocs, telle que décrite par Le Hir & Hily (2005), était associée à une variabilité à micro-échelle de son fonctionnement trophique, en considérant les deux principales entités mises en évidence par ces auteurs, la surface des blocs et les zones protégées situées sous ces blocs.

Les prélèvements ont été conduits sur les deux sites à canopée de *Laminaria digitata*, Toull an Zarpant et Ar Pourven, et à plusieurs dates, afin de vérifier la stabilité spatio-temporelle des résultats

obtenus. Deux microhabitats ont été définis *a priori*, sur la base des travaux de Le Hir & Hily (2005) : (1) les surface rocheuses ouvertes, en contact direct avec l'eau libre (2) les surfaces rocheuses protégées, situées dans les cavitées localisées entre les blocs rocheux et le substrat rocheux.

L'étude s'est tout d'abord focalisée sur les éponges *Hymeniacidon sanguinea* et *Halichondria panicea*, qui sont deux espèces caractéristiques des estrans rocheux en Bretagne. Pour les deux sites et les deux dates considérées, les résultats mettent en évidence une tendance similaire pour ces deux espèces. Les individus prélevés sous les rochers sont ainsi toujours significativement enrichis en ^{15}N par rapport à ceux prélevés en surface. La stabilité spatio-temporelle de ce résultat suggère que cette différence n'est pas due à une différence de fractionnement entre les éponges en fonction de leur localisation sur les blocs. Au contraire, nos résultats indiquent que les consommateurs localisés sous les blocs assimilent une source dans un état de dégradation plus avancé que ceux situés en surface des blocs. La dégradation des détritus, impliquant notamment la colonisation bactérienne du complexe détritique, a en effet été observée comme augmentant le $\delta^{15}N$ du complexe ainsi formé. Cette hypothèse implique ainsi que les cavités situées sous les blocs rocheux seraient des zones d'intense activité bactérienne du fait d'un hydrodynamisme réduit impliquant une rétention accrue des particules détritiques. Elle est également renforcée par le fait que cette différence est la plus marquée pour les éponges, qui filtrent préférentiellement les particules de petite taille (i.e. <10 µm), qui correspondent à la taille typique des bactéries (Rolff 2000), alors que les filtreurs retenant les plus grosse particules présentent un enrichissement en ^{15}N sous les rochers moins marqué.

A l'échelle de l'ensemble des filtreurs, on constate également en février une nette ségrégation entre les deux microhabitats, ce qui semble confirmer l'hypothèse d'une hétérogénéité spatiale de la matière organique en suspension, impliquant une forte proportion de bactéries sous les rochers. Cependant, la différence est moins marquée au mois de novembre, et inexistante au mois d'août, ce qui pourrait indiquer une saisonnalité du partitionnement de la ressource trophique entre ces deux microhabitats.

En considérant l'ensemble des consommateurs de trois groupes trophiques (filtreurs, brouteurs, prédateurs), une corrélation négative significative est mise en évidence entre le $\delta^{15}N$ des espèces et la différence de $\delta^{15}N$ entre les deux microhabitats. Le $\delta^{15}N$ étant fréquemment utilisé en tant que proxy pour le niveau trophique, ce résultat suggère une corrélation négative entre le niveau trophique des individus et le partitionnement de la ressource entre les deux microhabitats. Les espèces de faible $\delta^{15}N$ présentent ainsi des signatures isotopiques distinctes entre les deux microhabitats du fait de leurs capacités de mobilité réduites, alors que les espèces présentant les $\delta^{15}N$ les plus élevés, correspondant à un statut trophique de prédateur, sont nettement plus mobiles. Leur signature isotopique ne reflète par conséquent pas l'utilisation d'un habitat trophique particulier car ces organismes ne se sédentarisent pas vis-à-vis des différents microhabitats qui constituent les estrans rocheux.

Cette étude est à notre connaissance l'une des premières à mettre en relation la structure à micro-échelle de l'habitat avec le fonctionnement trophique des communautés qui y sont associées. Elle met

en évidence la nécessité de considérer l'hétérogénéité de l'habitat et ses conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème dans l'établissement de bilans globaux de flux au sein des écosystèmes. En particulier, le rôle des cavités situées sous les rochers dans le contrôle du rapport consommation locale/exportation des détritus de macroalgues reste encore à déterminer. Enfin, cette étude révèle l'importance que peut prendre la variabilité de la ressource trophique pour certains invertébrés benthiques dans les habitats hautement hétérogènes que sont les estrans rocheux. Cette variabilité semble de nature à modifier les bilans globaux de flux de matière au sein et entre les écosystèmes côtiers. Sa prise en compte dans les futures études portant sur la structure et le fonctionnement des réseaux trophiqes associés aux écosystèmes côtiers devrait permettre d'affiner la compréhension des mécanismes impliqués dans leur régulation.

Microhabitats on rocky shores induce small-scale variability of trophic pathways

Gauthier SCHAAL[1,2*], Pascal RIERA[1,2], Cédric LEROUX[1,3]

1 : UPMC Univ Paris 06. Station Biologique de Roscoff. Place Georges Teissier. BP 74 29682 Roscoff Cedex. France

2 : CNRS UMR 7144 AD2M. Equipe Réseaux Trophiques et Productions Benthiques

3 : CNRS FR 2424

* : Corresponding author : G. SCHAAL

Email : schaal@sb-roscoff.fr

Tel : (+33)2 98 29 23 77

Fax : (+33)2 98 29 23 24

Keywords : habitat structure, rocky shore, food web, filter-feeders, detritus

II- Abstract

Up to date, most studies dealing with trophic interactions on littoral rocky ecosystems only considered spatial variability from local to regional scale. Here, we investigate, using carbon and nitrogen stable isotopes, the relationship between habitat structure and the trophic resource variability of kelp forest-inhabiting invertebrates. According to their position on boulders (on the top or underneath), the sponges *Halichondria panicea* and *Hymeniacidon sanguinea*, among the most common consumers on european shores, displayed distinct isotopic ratios, suggesting that their diet is likely to be variable at spatial scale from centimeters to decimeters. The general resource partitioning among suspensivores, revealed by higher $\delta^{15}N$ on the top than underneath the rocks, strongly suggests that suspended organic matter in these two different microhabitats differs by increased bacterial activity under the rocks. A general trend toward decreasing resource partitioning between the two microhabitats when increasing trophic level was also observed, suggesting a paramount role of mobility patterns in maintainting this difference. Finally, our results emphasize the need to consider spatial variability on its whole possible extent before generalizing patterns in empirical and theoretical food web studies.

III- Introduction

The spatial variability of food web functioning in marine environments has been studied during the ten last years at different spatial scales, from regional (e.g. Mallela & Harrod 2008; Hill & McQuaid 2009) to local (e.g. Jennings et al. 1997; Carlier et al. 2009). The variability observed has been related to various factors affecting spatial scales, such as resource availability (Kanaya et al. 2007), anthropogenic disturbance (Mallela & Harrod 2008) or various hydrodynamics exposure (Bode et al. 2006; Schaal et al. in press b). Only recently, Kon et al. (2007) addressed issues of food web variability in a Western Thailand mangrove and observed for several consumers, such as the bivalve *Laternula truncata*, that their trophic resource was likely to vary at a smaller spatial scale, between the different microhabitats composing the mangrove (i.e. tidal creeks, forest, forest gaps). This result raises important questions about the validity of patterns obtained from empirical studies which often do not consider spatial variability on the whole range of its possible extent. In particular, microscale (i.e. at a scale of centimeters to meters) variability of trophic resource and food web functioning has, to our knowledge, still never been studied in marine environments.

Identifying relevant spatial scales is a major concern in ecology (Levin 1992). In highly heterogeneous habitats, the pattern observed at a given spatial scale may in fact result of the combination of several patterns driven by factors acting at a smaller spatial scale. Our perception of the main processes driving the patterns observed in the nature is thus strongly dependant of the observation scale chosen for a study (Levin 1992; Bishop et al. 2002).

Intertidal boulders fields are highly heterogeneous habitats constituted of boulders strewn on sediment, on bedrock or on other boulders. These environments are composed by a multiplicity of microhabitats, which lead to a high biodiversity (McGuiness and Underwood 1986; Hily & Jean 1997; Takada 1999; Le Hir & Hily 2005). In particular, Le Hir & Hily (2005) emphasized the differences between the communities associated to various microhabitats of a Molène Island (Western Brittany, France) boulder field. These authors stressed the relevant scales underlying community structure, and pointed out the differences between communities associated with the surface and the underside of rocks. The structure and functioning of food webs associated to these environments has recently raised increasing concern (see Fredriksen 2003; Riera et al. 2004; Bode et al. 2006; Sarà et al. 2007; Schaal et al. 2008; Riera et al. 2009; Steinarsdöttir et al. 2009; Schaal et al. in press b). All these authors have stressed the coexistence of various trophic pathways, based either on fresh or on detritic matter. However, the role of habitat structure as a basis to sustain food web patterns observed in coastal rocky ecosystems remains still unclear. The important role played by microhabitats in structuring the community suggests that they are also likely to play a role for the food web in these ecosystems.

IV- Material and methods

IV.1- Study sites, sampling and samples processing

This study has been carried out on two contrasted sites of Northern Brittany. Most of the data presented in the present study were acquired at Ar Pourven. This site is located in the inner Bay of Morlaix (Northern Brittany, France) and is constituted of a granite boulder field with a high cover of the kelp *Laminaria digitata*, and the presence of a typical *Fucus serratus* - *Mastocarpus stellatus* - *Corallina elongata* understorey algal assemblage. In order to test for the spatial consistency of microscale patterns observed on this first site, some measurements were carried out at the Western end of Batz Island, about five kilometres far from Ar Pourven. This second study site is a boulder field characterized by similar algal assemblages, but very exposed hydrodynamic conditions.

All samplings were carried out during spring tides, in February, August and November 2007 in Ar Pourven, and in February only in Batz Island. Individuals collected on the top of boulders were distinguished and analyzed separately from those sampled under the rocks. Animals analyzed for stable isotopes were 1) the most abundant filter-feeders and 2) all other species present simultaneously at the surface and underneath the boulders. Once back to the laboratory, animals were starved overnight for gut emptying and killed by freezing. They were extracted from their shell (molluscs) or cuticle (crustaceans), and the flesh was quickly acidified (HCl, 1 N) to remove any carbonated debris. The duration of acidification (less than one minute) was insufficient to cause significant alteration of samples $\delta^{15}N$. The flesh was rinsed with distilled water and dried (60 °C, 48 h). When possible, only muscle was analyzed, but small animals were analyzed entirely. Dried samples were ground into a fine and homogeneous powder using a mortar and a pestle and weighed in tin capsules for isotopic analysis.

IV.3- Stable isotope measurements

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.

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

With $R = {}^{13}C/{}^{12}C$ for carbon and ${}^{15}N/{}^{14}N$ 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 VPDB and at-air scaling were achieved using in-house protein standards that have been calibrated against NBS-19 and IAEA N3

reference materials. The standard deviation of repeated measurements of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of a laboratory standard was 0.10 ‰ versus V-PDB and 0.05 ‰ versus at-air, respectively.

V- Results

Filter-feeders stable isotope ratios measured in Ar Pourven remained relatively unchanged seasonally ($\delta^{13}C$ comprised between -20 ‰ and -16 ‰, $\delta^{15}N$ comprised between 6 ‰ and 10 ‰). Considering the whole filter-feeding community sampled in each microhabitat, the pattern obtained for the two microhabitats in February differed markedly from August and November (Figure 23). In February, all filter-feeders found underneath the rocks displayed higher $\delta^{15}N$ than those from the top (between 8 ‰ and 9.7 ‰ for samples form the underneath, and between 7.2 ‰ and 8 ‰ for samples from the top). However, this pattern was not observed in August and less marked in November than in February, dur to strong $\delta^{15}N$ overlapping between suspensivores from the two microhabitats. No clear distinction was observed between the $\delta^{13}C$ of filter-feeders of the two microhabitats.

A focus was done on two sponges, *Halichondria panicea* and *Hymeniacidon sanguinea*, which are among the most abundant consumers of rocky environments on Northern Atlantic shores (Riera et al. 2009), and specifically on these two sites (personnal observation). *Halichondria panicea* was compared at two different dates for the same sampling site, and *Hymeniacidon sanguinea* was compared at two different sites for the same sampling date (Figure 24). Whatever the species/site/date considered, the pattern was the same, individuals from underneath boulders being significantly ^{15}N-enriched compared to those from the boulders surface (Mann-Whitney U tests, $p < 0.05$). The difference between the two microhabitats ranged from 1.1 ‰ (*Halichondria panicea*, February, Ar Pourven) to 2.5 ‰ (*Hymeniacidon sanguinea*, February, Ar Pourven). For the same species, the $\delta^{13}C$ did not differ between the two microhabitats.

At each sampling occasion, all species present simultaneously on the top and underneath the rocks, whetever their trophic group (i.e. filter-feeders, grazers, predators), were also analysed. A relationship has been established linking for each species the $\delta^{15}N$ difference between the two microhabitats (considered as a proxy for resource partitioning) and the $\delta^{15}N$ (considered as a proxy for trophic level) ($y = -0.3079x + 3.1765$; $R^2 = 0.433$; $p<0.05$) (Figure 25).

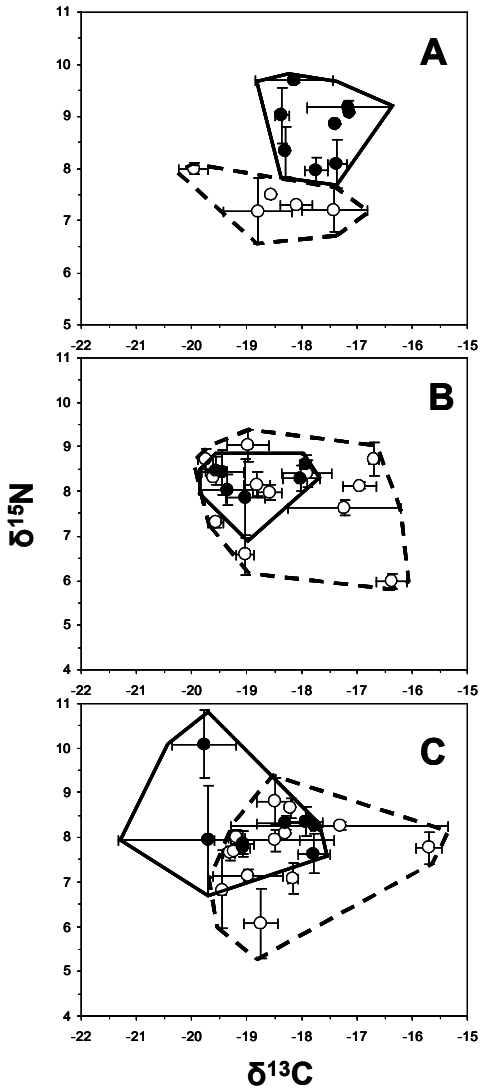

Figure 23: $\delta^{13}C$ vs $\delta^{15}N$ des filtreurs récoltés (A) en Février (B) en Aôut et (C) en Novembre à Ar Pourven. (○) individus prélevés en surface des blocs (●) individus prélevés sous les blocs. Les barres d'erreur représentent les écarts-types.
Figure 23: $\delta^{13}C$ vs $\delta^{15}N$ biplots of filter-feeders sampled (A) in February (B) in August and (C) in November. (○) individuals sampled at the top of boulders (●) individuals sampled under the boulders. Error bars are S.D.

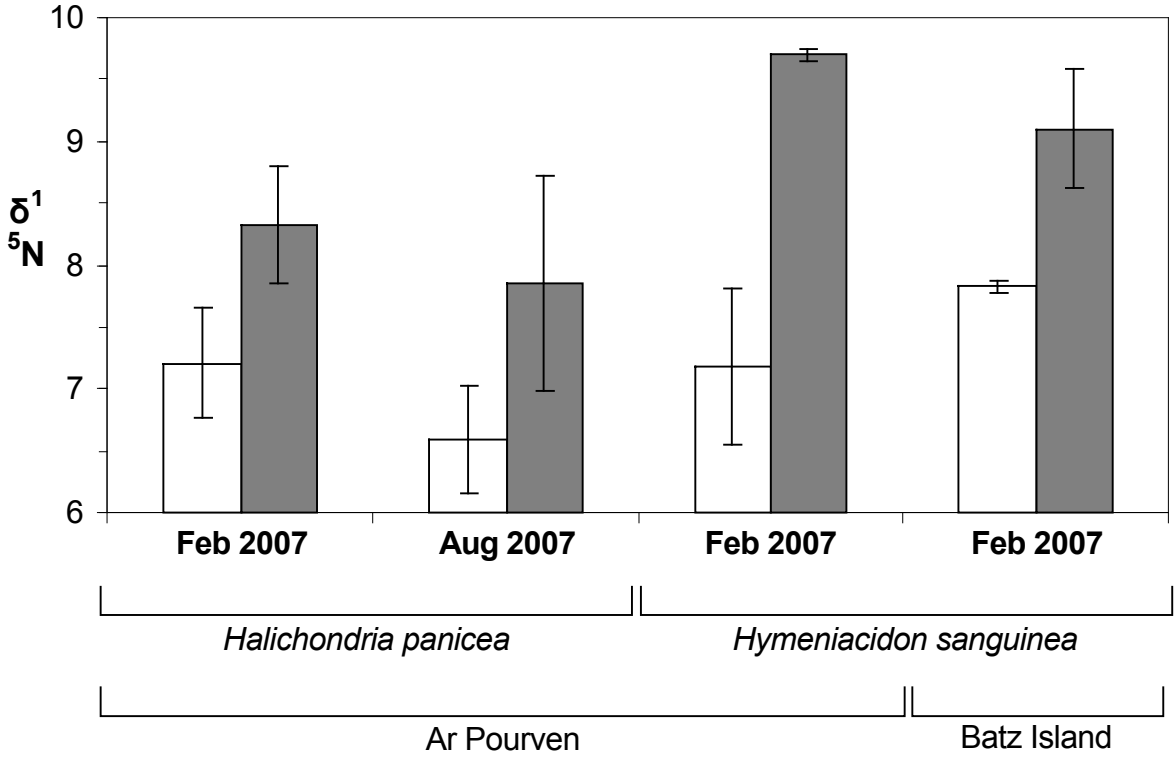

Figure 24: comparaison des $\delta^{15}N$ (± écart-type) mesurés pour les éponges *Halichondria panicea* et *Hymeniacidon sanguinea* en surface (gris clair) et sous les rochers (gris sombre) à deux différents sites, Ar Pourven et Ile de Batz.
Figure 24: Comparison of $\delta^{15}N$ (± S.D.) measured for species sampled simultaneously both at the top and under the boulders for the two sponges, *Halichondria panicea* and *Hymeniacidon sanguinea*, at two different sampling sites, Ar Pourven and Batz Island.

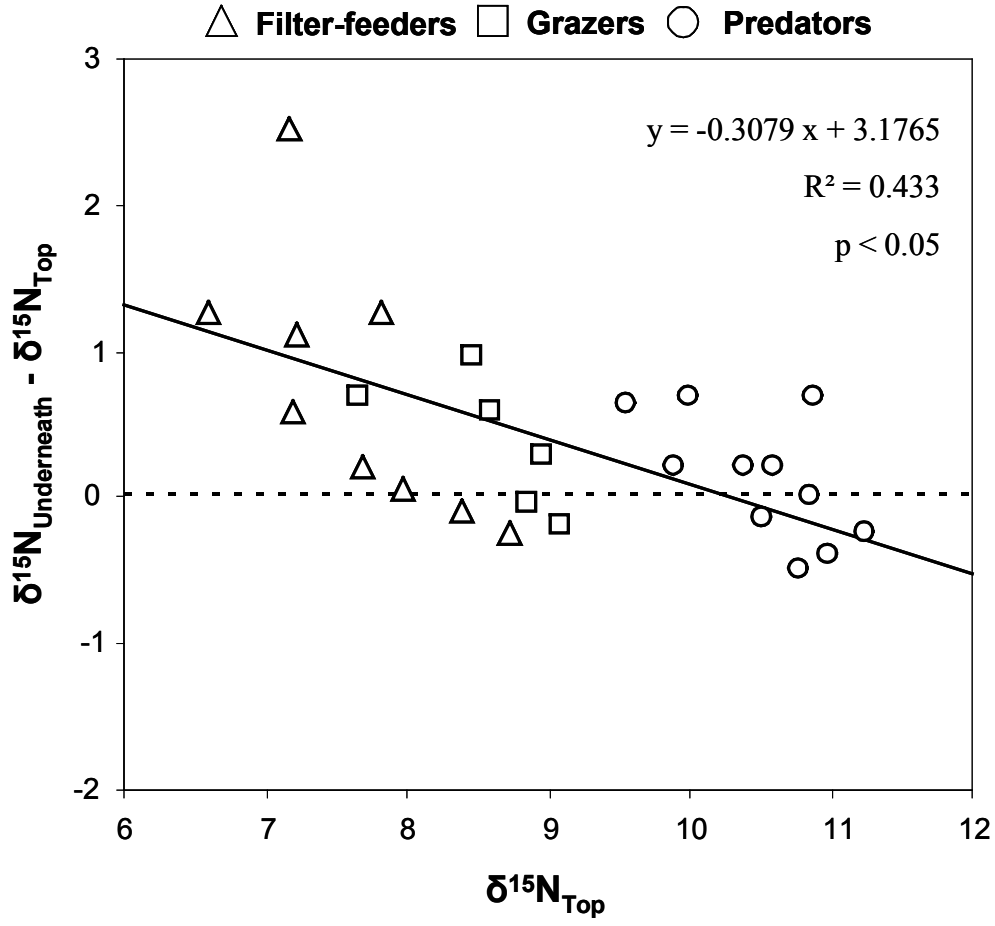

Figure 25: Relation entre le $\delta^{15}N$ mesuré à la surface des rochers et la différence de $\delta^{15}N$ entre les deux microhabitats pour l'ensemble des espèces prélevées, tous groupes trophiques et sites confondus.
Figure 25: Relationship between the $\delta^{15}N$ measured on boulders top and the difference between the top and underneath the rocks for all trophic groups and all sites confounded.

VI- Discussion

Our results point out the relationship between fine habitat structure and community trophic organization. This study is to our knowledge the first to highlight food web variability occuring for several benthic species at a centimeter scale in coastal rocky environments.

Sponges are key consumers in several ecosystems, and have a paramount functional role, owing to the important volumes filtered by these organisms (Bell 2008). In coastal ecosystems, these organisms feed within a composite pool of suspended organic matter. In macroalgae-dominated ecosystems, this pool is largely dominated by algal detritus, which are likely to constitute a substantial part of filter-feeders diet (Bustamante & Branch 1996; Schaal et al. in press a). Here, the $\delta^{15}N$ of the two species studied (i.e. *Hymeniacidon sanguinea*, *Halichondria panicea*) was significantly higher for individuals found under the rocks than for those from the top (Figure 24). Although animals fed the same food source can sometime display different isotopic signatures due to various fractionation during assimilation (Vanderklift & Ponsard 2003), the spatial (sheltered Ar Pourven vs. exposed Batz Island) and temporal (February vs. August) stability of this difference strongly suggests that sponges do not rely on the same trophic resource according to their position on boulders.

Most studies dealing with the evolution of algae isotopic ratios during degradation reported ^{15}N enrichment but few or no evolution of $\delta^{13}C$ (Stephenson et al. 1986; Schaal et al. in press a). The ^{15}N-enrichment occuring during degradation is likely to vary substantially among macroalgae (Hill & McQuaid 2009), making it difficult to assess detritus stable isotope signature on the sole basis of fresh plants. A possible explanation of the ^{15}N enrichment found underneath the rocks would be that sponges in this microhabitat assimilate detritus from other algae. However, this would imply that detritus derived from other algae constituting the pool of suspended matter under the rocks differ from those in open waters, which is unlikely. The $\delta^{15}N$ difference suggests therefore that sponges under the rocks consume a more decomposed detritic food source than those found on the top.

The presence of highly degraded detritus could arise from higher particle retention under the rocks due to decreased water motion and water retention during low tide. Macroalgae's detritus produced on

boulder fields are trapped in the numerous cavities under the rocks and mineralized by bacteria, leading in a ^{15}N-enrichment due to bacteria ^{14}N preferential mineralization (Thornton and McManus 1994). This ^{15}N-enriched food source is tranferred in the upper levels of food webs through its consumption by filter-feeders. Accordingly, the cavities underneath the rocks would be hotspots of bacterial activity, playing a crucial role in the fate of algal detritus on rocky shores. Some additional measurement, such as bacterial production and aminopeptidase activity in the water underneath the rocks would provide promising insights to validate or invalidate this hypothesis

We found a similar pattern for most of the different co-occurring filter-feeders, although less marked than for sponges (Figure 25). The suspended particles retained by suspensivores vary according to their feeding apparatus. Among this trophic group, sponges are known to retain the most efficiently small (< 10 µm) particles (Thomassen & Riisgård 1995). Preferential assimilation of this size class, which is typical size of bacteria (Rolff 2000), would explain why the difference observed is more pronounced for sponges than for other suspensivores, which select preferential larger particles.

The relatively wide $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ ranges displayed by the whole suspensivores community reveal the ability of benthic suspensivores to differentially assimilate the different components of suspended organic matter, in accordance with previous studies (e.g. Decottignies et al. 2007; Schaal et al. 2008). In February, suspensivores from boulders top clearly differed from found under the rocks, through their ^{15}N enrichment (Figure 23). This indicates that individuals underneath the rocks and on their surface do not use the same trophic habitat, and thus that food source availability differs between the two microhabitats. Resource partitioning exists therefore at the whole community scale. The global ^{15}N-enrichment supports the idea that underneath boulders water is characterised by the abundance of detritus-decomposing bacteria, and highlights the role of habitat structure on the trophic functioning of rocky communities.

This pattern was less clear in August and in November, due to partial isotopic overlap between suspensivores of the two microhabitats (Figure 23). The ^{15}N difference was yet still significant for the sponges. This indicates some seasonality of resource partitioning, maybe related to temporality of food source availability. For instance, in the Western English Channel, February is characterised by the lowest phytoplankton abundances (Not et al. 2004), which might induce the need for alternative food source for filter-feeders inhabiting underneath boulders.

Considering all species found simultaneously in the two microhabitat, a significant relationship was observed between their $\delta^{15}N$ and the difference between the top and underneath of rocks (Figure 25). The use of $\delta^{15}N$ as trophic level indicator has been proposed to be relevant in *Laminaria digitata* beds, due to $\delta^{15}N$ homogeneity of basal food sources (Schaal et al. in press a). The correlation observed here suggests therefore a negative relationship between resource partitioning and consumers trophic level. Species mobility is likely to play a crucial role in the maintenance of this pattern, inducing higher

microhabitat specialisation for low mobility species, and more spatial homogeneity for highly mobile and high trophic level species (*e.g.* the gastropods *Nucella lapillus* and *Ocenebra erinacea*). This pattern is strengthened by suspensivores' selective capacities toward small sized particles, likely to be the most ^{15}N-enriched. According to this relationship low trophic level species closely reflect their feeding habitat, while predators, by foraging at a wider spatial scale, display homogeneous stable isotope signature in all microhabitats composing boulder fields.

VII- Conclusion

This study highlights the importance of trophic resource microscale variability in the global functioning of rocky ecosystems. Our results suggest that future studies aiming at elucidating trophic interactions in highly heterogeneous habitats such as boulder fields should consider spatial variability on its whole possible range, from microscale to regional scale.

Our results suggest a paramount functional role of microhabitats in both the structure and functioning of boulder fields associated communities. Le Hir & Hily (2005), working on the sessile fauna of boulder fields, observed that communities inhabiting the underside of boulders differed from those inhabiting the top of boulders, resulting in increased global biodiversity for these habitats. Our results suggest that the diversity of microhabitas also increases the diversity of trophic niches available to sessile consumers.

This study illustrates the relationship between habitat structure and ecosystem functioning, by proposing that the degradation of algal detritus in boulder fields is partly controlled by hotspots of bacterial activity underneath the rocks. In providing areas of favourized bacterial activity, these microhabitats therefore also play a role in the regulation of the ecosystem export - local consumption balance.

VIII- Acknowledgements

This work was funded by the French National Research Agency (ANR) ECOKELP. G.S. benefit from a French Ministry for National Education, Research and Technologies (MENRT) doctoral grant. The authors would like to thank C. Broudin, C. Houbin, V. Ouisse and A. Vettoretti for their help during field sampling.

L'objectif de mon travail de thèse était de caractériser la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques associés aux écosystèmes rocheux de la frange infralittorale en Bretagne. Trois sites ont été choisis comme représentatifs de ces milieux en Bretagne. Deux étaient caractérisés par une canopée à *Laminaria digitata*, l'un dans un mode d'exposition exposé (Toull an Zarpant) et l'autre dans un mode plus abrité (Ar Pourven). Le troisième site d'étude a été choisi car fortement modifié par l'activité humaine, à proximité immédiate du port de Brest, et ne comportait pas de canopée à *L. digitata*.

La frange infralittorale est située à l'interface entre l'étage médiolittoral et l'étage infralittoral. Ces milieux ne sont émergés qu'à l'occasion des vives eaux de coéfficients supérieurs à 90. Les difficultés d'échantillonnage associées à cette localisation sur l'estran (temps disponible pour l'échantillonnage à l'émersion très court, difficulté de mettre en place une stratégie d'échantillonnage régulière) rendent les études d'écologie dans ces milieux assez rares, en comparaison de celles relatives à la zone médiolittorale, tant en substrats durs que meubles.

I- Compositions isotopiques des sources

Les différentes mesures isotopiques réalisées sur les trois sites d'étude ont permis de mettre en évidence un certain nombre de points communs entre les différentes sources potentielles de nourriture. Au sein d'un même site d'étude, les différents producteurs primaires sont majoritairement caractérisés par des valeurs de $\delta^{15}N$ voisines. Par exemple, pour les deux sites à canopée de *Laminaria digitata*, les valeurs des producteurs primaires sont comprises entre 4,3 ‰ et 8,7 ‰, alors que les $\delta^{13}C$ des mêmes organismes varient entre -34,1 ‰ et -12,2 ‰. Ces faibles gammes de variation des producteurs primaires sur le $\delta^{15}N$ semblent néanmoins fréquentes dans les milieux rocheux en conditions préservées, car des gammes similaires ont pu être retrouvées dans le médiolittoral (Sarà et al. 2007 ; Riera et al. 2009) aussi bien que dans des forêts de *Laminaria hyperborea* infralittorales (Fredriksen 2003). Dans le port de Brest, bien que les $\delta^{15}N$ des producteurs primaires soient plus élevées qu'aux deux autres sites, on constate également une variabilité isotopique plus importante pour le $\delta^{13}C$ que pour le $\delta^{15}N$.

Les facteurs affectant le fractionnement isotopique de l'azote par les algues entre l'assimilation de matière minérale et la synthèse de matière organique sont encore mal connus (Pennock et al. 1996). Cependant, la similarité des $\delta^{15}N$ des macroalgues dans les différents environnements suggère que le principal facteur expliquant cette valeur est le $\delta^{15}N$ de la source d'azote inorganique assimilée (NO_3^-, NH_4^+), et que les facteurs intrinsèques, susceptibles de varier entre les différentes espèces, n'affectent que secondairement la valeur de $\delta^{15}N$.

A la différence du $\delta^{15}N$, les valeurs de $\delta^{13}C$ des producteurs primaires se répartissent sur de très larges gammes (plus de 20 ‰). De nombreuses études ont portées sur les facteurs affectant le $\delta^{13}C$ des producteurs primaires (*e.g.* Raven et al. 1995 ; 2002). La source de carbone minéral utilisée, CO_2

dissous ou HCO_3^-, est la principale source de variation entre producteurs primaires. Les algues assimilant des carbonates présentent ainsi des $\delta^{13}C$ assez élevés (autour de -15 ‰) alors que celles assimillant le CO_2 dissous présentent des valeurs plus faibles, souvent inférieures à -30 ‰ (Raven et al. 2002). De telles valeurs sont particulièrement fréquentes chez les algues rouges. D'autres facteurs, comme la voie métabolique utilisée pour la photosynthèse (C3, C4 ou CAM), la morphologie de l'algue en question, ou encore l'hydrodynamisme, sont également susceptibles d'affecter le $\delta^{13}C$.

La matière organique en suspension prélevée au large, ainsi que les valeurs utilisées dans le cadre de l'étude dans le port de Brest, issues d'une publication antérieure (Lorrain et al. 2002), présentent des valeurs conformes aux mesures précédemment publiées pour des zones à dominance marine le long de la façade Manche-Atlantique française (Riera & Richard 1996 ; Bardonnet & Riera 2005 ; Le Loc'h et al. 2008), avec des $\delta^{13}C$ compris entre -24 ‰ et -20 ‰. Ces valeurs sont révélatrices d'une matière en suspension dominée par le phytoplancton. Au contraire, la matière organique en suspension présente sur les sites d'étude est particulièrement hétérogène, et comprend une part détritique importante, ainsi que d'autres composantes, telles que du sédiment remis en suspension. L'estimation de la part du phytoplancton (réalisée à Brest) montre que celle-ci n'atteint que 35 % du total de la matière en suspension durant les périodes d'efflorescences en rade de Brest, et est négligeable le reste de l'année. Au cours de cette thèse, des prélèvements ont donc été réalisés au large afin d'estimer la signature isotopique du phytoplancton « pur », nécessaire à la détermination de la part de chacune des sources dans le régime des différents consommateurs étudiés.

La différenciation isotopique des sources basales de nourriture, en particulier par le $\delta^{13}C$ est un préambule nécessaire à toute étude isotopique visant à déterminer leur importance relative dans le régime de consommateurs (Peterson & Fry 1987). Les $\delta^{13}C$ mesurés pour les différentes macroalgues durant cette thèse se répartissent sur une large gamme (de -34,1 ‰ à 12,2 ‰), correspondant à la gamme de valeurs communément observées à l'échelle mondiale (Raven et al. 2002) ainsi qu'à celle de la Bretagne (Dauby 1998). Les valeurs les plus faibles sont majoritairement représentées par les algues rouges (*Lomentaria articulata*, -33,1 ‰ en janvier dans le port de Brest, et -34,1 ‰ en février à Ar Pourven). A l'inverse, les algues les plus enrichies en ^{13}C sont majoritairement les algues brunes (*Laminaria digitata*, *Himanthalia elongata*), avec des valeurs voisines de -15 ‰. En particulier, l'enrichissement marqué en ^{13}C de *Laminaria digitata*, non prévisible a priori, distingue cette algue des autres sources potentielles de nourriture, ce qui a permi, dans le cas des sites Ar Pourven et Toull an Zarpant, de déterminer dans quelle mesure l'ensemble du réseau trophique utilise cette algue comme base trophique.

II- Composition biochimique des macroalgues

L'un des objectifs était de coupler l'approche classique de description globale de la structure et du fonctionnement du réseau trophique avec une caractérisation biochimique de la valeur nutritive des macroalgues. Dans ce cadre, l'idée principale de cette partie de l'étude n'était pas une description fine de la composition biochimique des différentes algues, dont l'étude a auparavant fait l'objet de nombreuses publications (e.g. Fleurence et al. 1994 ; Fleurence 1999 ; Dawczynski et al. 2007), mais l'utilisation d'un certain nombre de descripteurs simples, représentatifs des principales composantes susceptibles d'affecter la valeur nutritive des algues.

II.1- Matière organique totale

La teneur en matière organique (TOM) distingue la fraction minérale des algues, indigestible bien que procurant un certain nombre de minéraux nécessaires, de la fraction organique qui contient l'ensemble des nutriments qu'assimilent les consommateurs (Rupérez 2002). Les différentes mesures réalisées indiquent que la TOM varie entre 70 % et 90 % de la masse totale, en accord avec les mesures précédement publiées (Rupérez 2002**)**. Seules les algues calcifiées (*Lithophyllum incrustans*, *Corallina elongata*) se démarquent par des TOM voisines de 20 %, révélatrices de la teneur en calcaire de ces algues.

II.2- Lipides totaux

Les lipides ont un rôle structural et fonctionnel essentiel dans les membranes cellulaires des différents organismes, et sont par conséquent nécessaires à la croissance et à la reproduction des différents organismes (Arts 1999). La teneur en lipides d'une source de nourriture peut revêtir une importance considérable dans la détermination de sa valeur nutritive. En effet, certains acides gras, les acides gras essentiels, ne peuvent être synthétisés *de novo* par les consommateurs, qui doivent par conséquent les obtenir par leur alimentation. Il a par exemple été montré que la teneur en lipides des sédiments était fortement corrélée à l'abondance et la biomasse de méiofaune dans le Golfe du Lion, ce qui suggère un rôle important de ces composés dans la détermination de la valeur nutritive de ces sources de nourriture pour ces consommateurs (Grémare et al. 2003). Les teneurs en lipides totaux mesurées dans cette thèse pour les différentes macroalgues varient fortement d'une algue à l'autre (de 4,9 $mg.g^{-1}$ à 192,4 $mg.g^{-1}$), ainsi qu'au cours de la saison (entre 18,2 $mg.g^{-1}$ et 59,6 $mg.g^{-1}$ pour *Laminaria digitata* au site Toull an Zarpant), mais restent dans les gammes de valeurs précédemment relevées pour des algues (Fleurence et al. 1994 ; McDermid & Stuercke 2002). Les teneurs en lipides les plus fortes sont trouvées chez *Fucus serratus* et *Ulva sp.*, alors que les principales algues rouges se

distinguent par des teneurs particulièrement faibles, comprises entre 4,9 mg.g^{-1} et 22 mg.g^{-1}. Les valeurs des principales macroalgues, moyennées sur tous les sites et dates d'échantillonnages sont présentées dans la Figure 26.

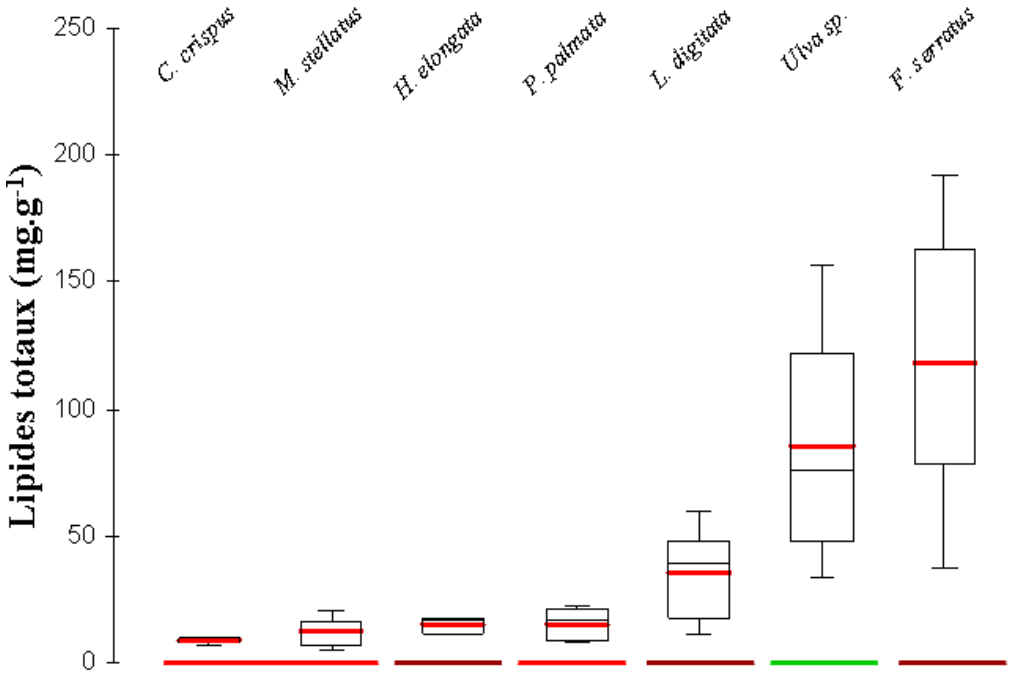

Figure 26 : Distribution des teneurs en lipides totaux mesurées pour les principales macroalgues caractéristiques de la frange infralittorale en Bretagne, pour l'ensemble des sites et des dates d'échantillonnages. Les barres colorées indiquent la classe à laquelle appartient chaque algue. Rouge : Rhodophyta, Brun : Phaeophyta, Vert : Chlorophyta

II.3- Rapports carbone/azote (C/N)

Le rapport carbone/azote d'une source de nourriture est l'un des descripteurs de valeur nutritive les plus utilisés en écologie. L'azote est habituellement considéré comme un élément limitant dans la nutrition des animaux (Sterner & Hessen 1994), et son abondance relative dans une source par rapport au carbone est déterminante pour caractériser la valeur nutritive. En effet, une trop forte teneur en carbone dans une source est susceptible d'affecter l' « assimilabilité » de l'azote pour un consommateur (Sterner & Hessen 1994). On considère généralement qu'au dessus d'un rapport C/N de 17, une source de nourriture ne contient pas assez d'azote pour soutenir la croissance d'un consommateur (Russel-Hunter 1970). L'ensemble des résultats met en évidence des valeurs nettement plus élevées chez les algues brunes que chez les algues rouges (Figure 27). En particulier, la majorité des mesurées réalisée sur *Laminaria digitata* révèlent des valeurs supérieures à 20, révélatrices d'une teneur particulièrement faible en azote. Seules les mesurées réalisées à Ar Pourven en Février et en Novembre 2007 présentent des valeurs inférieures au seuil de 17 (respectivement 9,9 et 14,8).

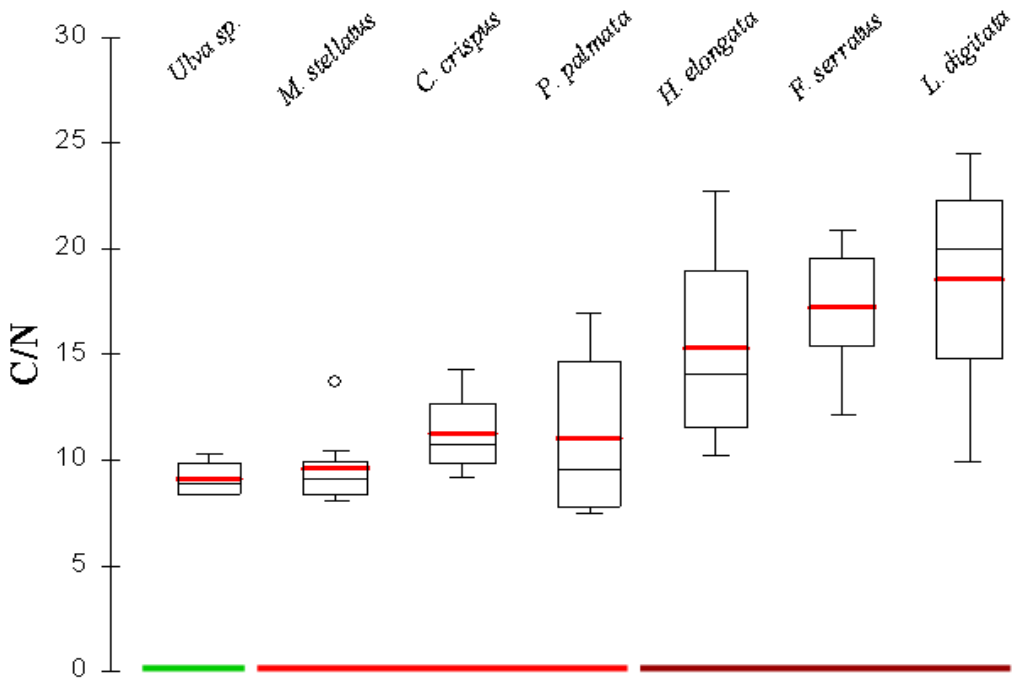

Figure 27 : Distribution des rapports carbone/azote mesurés pour les principales macroalgues caractéristiques de la frange infralittorale en Bretagne, pour l'ensemble des sites et des dates d'échantillonnage. Les barres colorées indiquent la classe à laquelle appartient chaque algue. Rouge : Rhodophyta, Brun : Phaeophyta, Vert : Chlorophyta

II.4- Protéines totales

Les teneurs en protéines montrent, en accord avec plusieurs études antérieures (Fleurence 1999 ; Dawczynski et al. 2007), une tendance similaire à celle observée pour les C/N, les algues rouges présentant les valeurs les plus élevées, et les algues brunes les plus faibles. Cette similarité s'explique par le fait que les protéines représentent les principaux composés azotés dans les algues (Dawczynski et al. 2007), ce qui confère à ces deux descripteurs une certaine redondance. Ces deux descripteurs ont cependant été considérés car les rapports C/N prennent également en compte les composés azotés non protéiques, tels que les acides nucléiques et les pigments, dont la concentration est susceptible de varier de manière significative entre les différentes algues (Dawczynski et al. 2007).

L'intégralité des mesures biochimiques réalisées dans le cadre de cette thèse met donc en évidence une nette opposition au niveau de la composition entre les algues brunes et les algues rouges. Pour des raisons techniques, le prélèvement des biofilms épilithiques et épiphytiques en vue de dosages biochimiques n'a pas été possible. Une revue des données disponibles dans la littérature révèle cependant que les bactéries et les diatomées, qui en sont les principaux constituants, sont caractérisées par de fortes teneurs protéiques, similaires à celles retrouvées chez les algues rouges (Brown et al.

1996 ; 1997). Sur le plan biochimique, ces sources de nourriture semblent donc plus proches des algues rouges que des algues brunes.

II.5- Variabilité spatiale de la composition biochimique des sources

La variabilité spatiale de la composition des macroalgues est particulièrement marquée pour *Laminaria digitata*, dont les rapports C/N sont nettement plus faibles à Ar Pourven qu'à Toull an Zarpant (*cf Chapitre IV*). Il existe à ce jour encore relativement peu d'études portant sur la variabilité spatiale de la valeur nutritive des macroalgues (mais voir Gagné et al. 1982). Cependant, il a pu être montré au Canada pour *Laminaria longicruris* que la concentration en nutriments azotés dans l'eau de mer pouvait modifier le stockage de réserves chez ces algues de manière variable entre différents milieux (Gagné et al. 1982). Bien que la Manche Occidentale soit une mer macrotidale dont les masses d'eau sont bien mélangées (Pingree et al. 1985), la proximité de l'estuaire de la Penzé, qui décharge d'importantes quantités d'azote en Baie de Morlaix pourrait être l'une des causes des différences observées dans la composition biochimique de *L. digitata* entre Ar Pourven et Toull an Zarpant. Le rôle du stress lié à l'environnement hydrodynamique dans le métabolisme des algues ne peut cependant pas être totalement exclu, et pourrait représenter une hypothèse alternative expliquant les différences observées entre ces deux sites.

III- Ecologie trophique des brouteurs de la frange infralittorale

III.1- Diversité des brouteurs de la frange infralittorale

Sur l'ensemble des campagnes d'échantillonnage conduites, 18 espèces de brouteurs ont été collectées (Table 15). Il est à noter que cette liste ne contient pas l'ensemble des animaux susceptibles de consommer des algues, car certains consommateurs échantillonnés n'ont pas été considérées comme brouteurs, mais sont néanmoins capables d'en consommer occasionnellement (par exemple, le crabe *Xantho incisus* ou les amphipodes *Gammarus locusta* et *Jassa falcata*) (Karez e al. 2000 ; Norderhaug et al. 2003).

Table 15 : Liste des brouteurs et microbrouteurs échantilonnés

Espèce	Classe	Ar Pourven			Toull an Zarpant			Port de Brest		
		19/02/2007	31/08/2007	26/11/2007	10/10/2006	21/02/2007	18/05/2007	09/11/2006	23/01/2007	15/05/2007
Idotea granulosa	Isopoda	X				X				
Idotea pelagica	Isopoda						X			
Callochiton septemvalvis	Polyplacophora		X	X						
Leptochiton cancellatus	Polyplacophora						X			
Leptochiton asellus	Polyplacophora		X							
Acanthochitona fascicularis	Polyplacophora	X								
Acanthochitona crinitus	Polyplacophora						X			
Aplysia fasciata	Gastropoda			X						
Patella vulgata	Gastropoda	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Patella aspera	Gastropoda					X				
Haliotis tuberculata	Gastropoda		X		X	X				
Helcion pellucidum	Gastropoda	X	X	X	X	X	X			
Tectura tessulata	Gastropoda			X						
Gibbula pennanti	Gastropoda	X	X	X	X		X	X		X
Gibbula cineraria	Gastropoda	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Jujubinus striatus	Gastropoda									X
Tricolia pullus	Gastropoda		X							
Littorina obtusata	Gastropoda							X		
Nombre de brouteurs par date		6	8	6	5	6	7	4	2	4
Nombre total de brouteurs pour le site		11			10			5		

Les milieux rocheux de bas niveau sont caractérisés par de fortes biomasses algales, qui représentent une source potentielle de nourriture considérable pour les espèces associées. Dans ce contexte, le nombre d'espèces de brouteurs collectées peut sembler relativement faible en comparaison des 50 suspensivores et des 55 prédateurs collectés simultanément. Des résultats similaires obtenus dans la même zone géographique par Le Hir (2002) suggèrent qu'une telle structure trophique, impliquant une dominance des suspensivores et des prédateurs en termes de richesse spécifique, est cependant fréquente en milieu rocheux. Ces résultats doivent toutefois être pondérés par l'absence d'échantillonnage quantitatif dans notre étude. En effet, les espèces appartenant au groupe des brouteurs apparaissent comme parmi les plus abondantes de ces milieux (observation personnelle) et sont représentées par des organismes à forte biomasse individuelle (en particulier les gastéropodes *Patella vulgata*, *Gibbula cineraria* et *Gibbula pennanti*). L'importance fonctionelle jouée par ce groupe trophique dans ces écosystèmes peut par conséquent ne pas être aussi faible que suggérée par la richesse spécifique.

Parmi les brouteurs, une proportion importante est représentée par des racleurs, *a priori* plus à même de consommer les biofilms épilithiques et/ou épiphytiques que les macroalgues elles-mêmes. En particulier, les gastéropodes Trochidés (*Gibbula spp*., *Jujubinus striatus*) sont caractérisés par une radula de type rhipidoglosse, dont la faible minéralisation est plutôt adaptée à la consommation de matériel superficiel, et ne permet pas de consommer les tissus des algues saines (Steneck & Watling 1982). De même, la radula docoglosse des Patellidés (*Patella spp*., *Helcion pellucidum*) semble plutôt adaptée au raclage de substrats durs, comme les rochers, qu'à la consommation de macroalgues (Steneck & Watling 1982). La classification fonctionnelle des gastéropodes herbivores sur la base des critères morphologiques de la radula doit toutefois être pondérée par un certain nombre d'observations de terrain. Il a ainsi été montré que *Patella vulgata* était capable de se nourrir sur les frondes

d'*Ascophyllum nodosum*, allant parfois même jusqu'à provoquer son éradication locale (Davies et al. 2007).

III.2- Identification des sources de nourriture des brouteurs

Les résultats isotopiques obtenus nous permettent d'émettre un certain nombre d'hypothèses concernant les sources de nourriture consommées par les brouteurs de la frange infralittorale en Bretagne. La détermination des sources de nourriture des herbivores sur la base des rapports isotopiques dans des écosystèmes à forte diversité de sources potentielles de nourriture est cependant compliquée par certains facteurs :

- Du fait de la grande diversité de sources de nourriture, plusieurs d'entre elles présentent fréquemment des rapports isotopiques proches, rendant difficile l'identification de celles réellement consommées à l'aide du seul traçage isotopique naturel. Cependant, l'acquisition de données dans différents environnements et à différentes dates permet cependant souvent de résoudre ces incertidudes. De plus, l'enrichissement en ^{13}C de *Laminaria digitata* par rapport aux autres algues nous garantit que les consommateurs présentant des $\delta^{13}C$ élevés dépendent pour une large part de cette algue pour leur nutrition.
- La signature isotopique d'un consommateur est la résultante de l'assimilation de nourriture intégrée sur un temps correspondant au turn-over des tissus analysés (Dalerum & Angerbjörn 2005). Il existe donc potentiellement, dans le cas de sources hypervariables dans le temps, un décalage entre la signature isotopique d'un consommateur et celle de sa source. Cependant, la faible variabilité temporelle des sources (à de rares exceptions près) observée dans ma thèse rend peu vraisemblable l'introduction d'un tel biais.
- Le fractionnement isotopique entre un consommateur et sa source de nourriture est susceptible d'être variable. Cette variabilité, particulièrement marquée sur le $\delta^{15}N$, peut être induite par des facteurs aussi différents que la composition biochimique de la source, ou encore le mode d'excretion azotée ou même du taxon du consommateur considéré (Vanderklift & Ponsard 2003). Cependant, les rapports isotopiques des producteurs primaires de cette thèse, montrent des $\delta^{15}N$ relativement proches. Le principal isotope permettant de déterminer l'identité des sources est donc le ^{13}C, dont le fractionnement isotopique est beacoup plus constant (Vander Zanden & Rasmussen 2001). Le biais induit par la variabilité du fractionnement isotopique de l'azote n'est donc pas susceptible d'affecter la détermination des sources consommées par les animaux échantillonnés dans le cadre de cette thèse.

Parmi les différents brouteurs, seul *Helcion pellucidum*, présente des rapports isotopiques indiquant de manière claire une assimilation quasi-exclusive de *Laminaria digitata* (Figure 28).

Le gastéropode *Gibbula cineraria* présente également à certaines occasions (Toull an Zarpant 21/02/2007, Ar Pourven 19/02/2007 et 26/11/2007) des rapports isotopiques enrichis en ^{13}C qui révèlent qu'une partie au moins du carbone de cette espèce dérive de cette algue. La morphologie de la radula de *G. cineraria* rend cependant peu vraisemblable une consommation directe de *Laminaria digitata* (Steneck & Watling 1982). Leur appareil nutritif permet en effet aux gibbules de brosser la surface des substrats pour consommer la matière déposée de manière superficielle. Nos résultats suggèrent ainsi que le carbone dérivé de *L. digitata* est essentiellement assimilé par *G. cineraria* via la consommation d'exsudats secrétés à la surface de l'algue.

D'autres espèces, comme le chiton *Acanthochitona fascicularis*, la variété *laevis* d'*Helcion pellucidum* ainsi que la Patelle *Patella vulgata* présentent également à Ar Pourven des enrichissements en ^{13}C laissant suggérer que ces espèces assimilent *Laminaria digitata*, au moins de façon saisonnière (Figure 28).

A l'exception des quelques espèces précédemment citées capables de consommer *L. digitata*, l'ensemble des autres brouteurs semble s'alimenter à partir des algues rouges, très diversifiées dans ces milieux (Schultze et al. 1990), et des biofilms épilithiques et/ou épiphytiques. Il est particulièrement remarquable qu'aucun brouteur d'algues brunes, comme *Fucus serratus* et *Himanthalia elongata*, pourtant très abondantes sur les sites d'études, ne soit clairement mis en évidence au niveau isotopique. Ceci à l'exception peut être de *Littorina obtusata*, récoltée à une seule occasion à Brest, et présentant un léger enrichissement en ^{13}C pouvant impliquer un régime partiellement basé sur *H. elongata*. La dépendance trophique envers les algues rouges est particulièrement évidente pour certains herbivores, comme l'ormeau *Haliotis tuberculata*, l'opistobranche *Aplysia fasciata* ou les isopode *Idotea pelagica* et *Idotea granulosa*, très abondant dans les touffes de *Mastocarpus stellatus* (observations personnelles), qui présentent des valeurs de $\delta^{13}C$ assez faibles, caractéristiques des algues rouges comme *Chondrus crispus* ou *Mastocarpus stellatus* (Raven et al. 2002). En revanche, l'enrichissement en ^{13}C présenté par *Palmaria palmata* exclut toute participation majeure au régime de l'ormeau, dont elle était jusqu'alors considérée constituer la base du régime alimentaire (Mai et al. 1996). Les espèces consommatrices de biofilms sont essentiellement représentées par *Gibbula pennanti* et *Gibbula cineraria*, qui semblent modifier leur régime alimentaire au cours de l'année, *Patella vulgata* et *Patella aspera* ainsi que les différentes espèces de chitons.

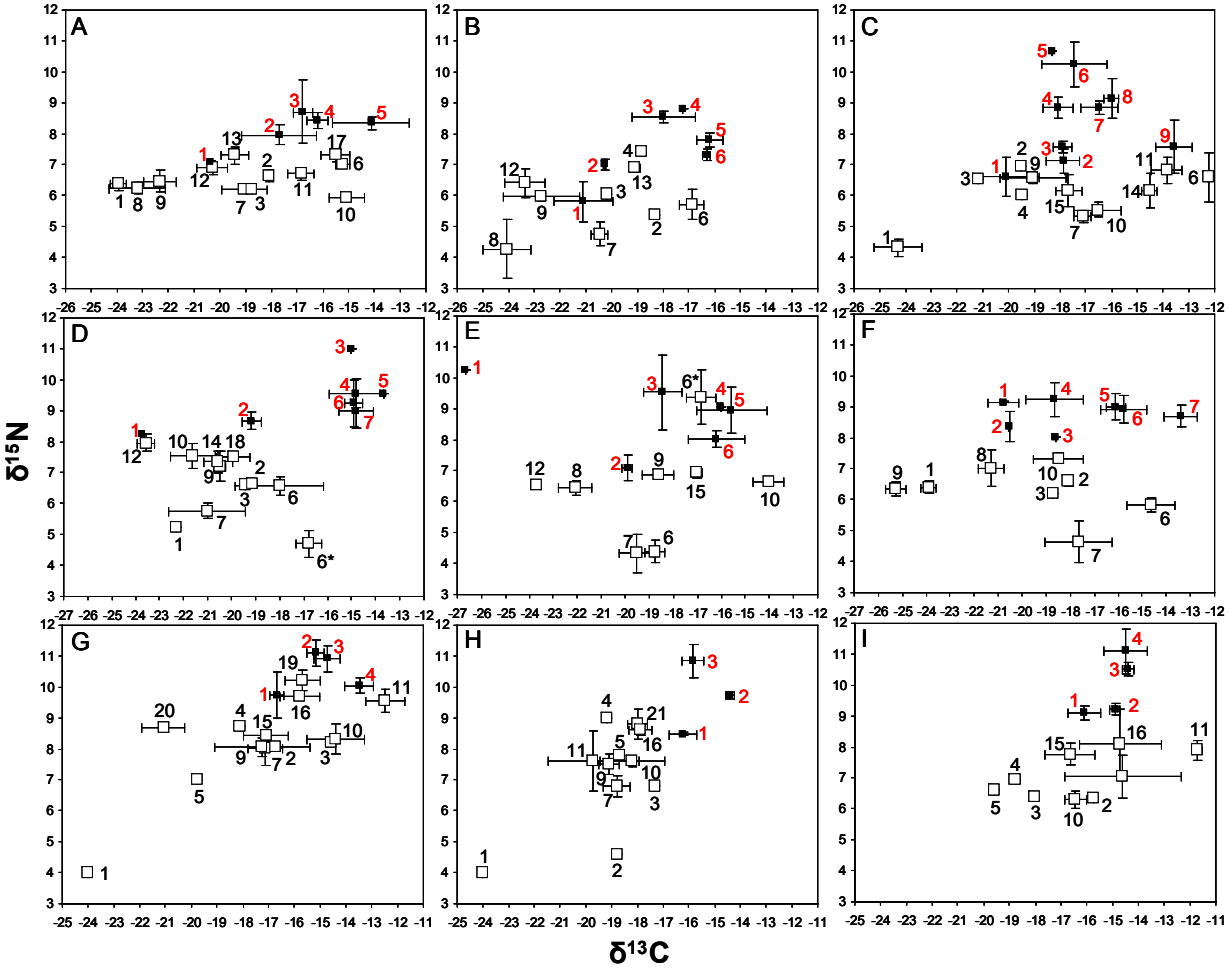

Figure 28 : Rapports isotopiques mesurés pour les brouteurs (carrés noirs) et les sources de nourriture (carrés blancs) dans l'ensemble de ce travail de thèse. A: Toull an Zarpant 09/10/2006 B: Toull an Zarpant 21/02/2007 C: Toull an Zarpant 18/05/2007 D: Ar Pourven 21/02/2007 E: Ar Pourven 31/08/2007 F: Ar Pourven 26/11/2007 G: Port de Brest 08/11/2006 H: Port de Brest 23/01/2007 I: Port de Brest 15/05/2007.

Les chiffres en rouge indiquent l'identitié des brouteurs:

(A) 1- *Haliotis tuberculata* 2- *Patella vulgata* 3- *Gibbula pennanti* 4- *Gibbula cineraria* 5- *Helcion pellucidum* **(B)** 1- *Idotea granulosa* 2- *Haliotis tuberculata* 3- *Patella aspera* 4- *Patella vulgata* 5- *Gibbula cineraria* 6- *Helcion pellucidum* **(C)**1- *Idotea pelagica* 2- Juvéniles de Littorinidés 3- *Helcion pellucidum* (sur *Mastocarpus*) 4- *Patella vulgata* 5- *Leptochiton cancellatus* 6- *Acanthochitona crinitus* 7- *Gibbula pennanti* 8- *Gibbula cineraria* 9- *Helcion pellucidum* (sur *Laminaria*) **(D)** 1- *Idotea granulosa* 2- *Patella vulgata* 3- *Acanthochitona fascicularis* 4- *Gibbula pennanti* 5- *Helcion pellucidum laevis* 6- *Gibbula cineraria* 7- *Helcion pellucidum* **(E)** 1- *Leptochiton asellus* 2- *Haliotis tuberculata* 3- *Tricolia pullus* 4- *Patella vulgata* 5- *Gibbula cineraria* 6- *Gibbula pennanti* **(F)** 1-*Aplysia fasciata* 2- *Tectura tessulata* 3- *Callochiton septemvalvis* 4- *Patella vulgata* 5- *Gibbula cineraria* 6- *Gibbula pennanti* 7- *Helcion pellucidum* **(G)** 1- *Patella vulgata* 2- *Gibbula cineraria* 3- *Gibbula pennanti* 4- *Littorina obtusata* **(H)** 1- *Haliotis tuberculata* 2- *Patella vulgata* 3- *Gibbula cineraria* **(I)** 1- *Patella vulgata* 2- *Haliotis tuberculata* 3- *Gibbula cineraria* 4- *Jujubinus striatus*

Les chiffres en noir indiquent l'identité des sources :

1- Matière organique en suspension marine 2- Epiphytes 3- Epilithon 4- Matière organique sédimentée 5- Matière organique en suspension sur le site d'étude 6- frondes de *Laminaria digitata* 6*- stipe de *Laminaria digitata* 7- *Fucus serratus* 8- *Chondrus crispus* 9- *Mastocarpus stellatus* 10- *Palmaria palmata* 11- *Himanthalia elongata* 12- *Corallina elongata* 13- *Cladophora rupestris* 14- *Osmundea pinnatifida* 15- *Enteromorpha sp.* 16- *Ulva sp.* 17- *Lithophyllum incrustans* 18- *Dilsea carnosa* 19- *Fucus vesiculosus* 20- *Gelidium latifolium* 21- *Saccharina latissima.*

III.3- Lien entre composition biochimique des sources et consommation par les brouteurs

La concordance entre les résultats des dosages biochimiques, qui opposent les algues brunes aux autres sources, et la détermination des sources de nourriture des brouteurs, qui met en évidence une préférence de la majorité des espèces envers les algues rouges ou les biofilms, suggère un rôle prépondérant de la composition biochimique des sources dans le choix alimentaire des herbivores associés à la frange infralittorale. Cette importance est renforcée par la plus grande diversité d'espèces assimilant *Laminaria digitata* à Ar Pourven (Figure 28), où ses rapports C/N sont les plus bas et sa teneur protéique la plus élevée.

Les différentes études ayant porté sur les interactions entre herbivores et algues ont montré la diversité des facteurs susceptibles d'affecter le choix des sources de nourriture de ces consommateurs (Nicotri 1980 ; Pavia et al. 1999 ; Cruz-Rivera & Hay 2000 ; Karez et al. 2000). En particulier, le choix alimentaire des consommateurs ne se porte pas systématiquement sur la source présentant la valeur nutritive *a priori* la plus élevée. Certains consommateurs sont en effet capables de s'alimenter à partir d'une source d'une valeur nutritive médiocre, en compensant par une activité de nutrition accrue (Cruz-Rivera & Hay 2000). Par ailleurs, d'autres facteurs peuvent également affecter le choix alimentaire des invertebrés benthiques, comme l'échappement à la prédation par certains poissons (Paine & Vadas 1969) ou la morphologie des algues (Nicotri 1980). La diversité des facteurs identifiés par des expériences *ex situ* rend ainsi difficile l'identification de ceux prévalant en milieu naturel. Dans ce contexte, nos résultats suggèrent que les teneurs en azote et en protéines prévalent dans le choix alimentaire sur les autres facteurs, et ceci pour la majorité des herbivores échantillonnés. Ces résultats concordent avec plusieurs études antérieures ayant mis en avant l'importance des composés azotés dans la détermination de la valeur nutritive des sources de nourriture (Bowen et al. 1995 ; Barile et al. 2004). Ainsi, la complémentarité d'études au laboratoire de choix alimentaire avec des études d'écologie de terrain, comme la présente étude est particulièrement évidente en milieu rocheux, où la diversité (spécifique, morphologique, biochimique) des macroalgues rend la détermination des sources principales particulièrement complexe.

L'une des principales limitations du traçage isotopique naturel, liée à la nécessité d'avoir des sources différenciées au niveau isotopique, est la difficulté d'identifier les sources de nourritures de certains herbivores. L'apport d'autres techniques d'étude des relations trophiques en milieu naturel, permettant une identification plus ciblée au niveau spécifique, pourrait dans ce cadre apporter des perspectives particulièrement intéressantes. En particulier, les profils d'acides gras permettraient peut-être d'améliorer la résolution des liens trophiques. Les algues brunes et rouges présentent en effet des profils d'acides gras différents (Fleurence et al. 1994), ce qui suggère que leur utilisation en tant que traceurs trophiques pour clarifier la détermination des sources de nourriture des herbivores pourrait être

efficace. Les méthodes d'identification moléculaire des sources de nourriture peuvent également procurer des perspectives interessantes, car elles sont parmi les seules à donner accès à une information à l'échelle spécifique. Cependant, leur utilisation, bien développée dans l'étude des régimes alimentaires de prédateurs, terrestres ou marin (Symondson 2002), ou d'espèces du zooplancton (Nejstgaard et al. 2003), n'a encore jamais été étendue à l'étude des régimes alimentaires des mollusques herbivores, et necessiterait un développement méthodologique préalable.

IV- Rôle des détritus de macroalgues comme source de nourriture

IV.1- Rôle des détritus dans d'autres types de milieux : notion de complexe détritique

Le rôle des détritus en tant que source de nourriture pour les consommateurs côtiers a tout d'abord été mis en évidence dans les écosystèmes de type marais maritimes, dominés par les spartines (Haines & Montague 1979). Dans ces milieux, le producteur primaire dominant représente une source de nourriture très pauvre du fait de sa teneur en fibres ligno-cellulosiques, et seules de rares espèces sont capables de le consommer. En revanche, les spartines alimentent un compartiment détritique très important qui, après dégradation microbienne, représente la source de nourriture majeure de la plupart des consommateurs de ces écosystèmes et des milieux adjacents (Currin et al. 1995). En revanche, si le rôle trophique des détritus de macroalgues a été mis en évidence relativement tôt (Duggins et al. 1989), peu d'études y ont encore été consacrées (Duggins & Eckman 1994 ; Bustamante & Branch 1996).

Nos résultats mettent clairement en relief que la principale voie de transfert de *Laminaria digitata* dans les réseaux trophiques est la voie détritique. Les Laminaires produisent en permanence de grandes quantités de matière organique particulaire et dissoute (Mann 1972), issue de l'érosion de l'extrêmité distale des algues et de la secrétion d'exoplymères (EPS) par les algues pour se protéger contre différents stress (Wotton 2004). Cette matière est d'abord principalement « réfractaire » du fait de sa faible teneur en azote et de la présence de composés phénoliques diminuant la valeur nutritive du détritus pour les consommateurs (Duggins & Eckman 1997 ; Norderhaug et al. 2003). Toutefois, le détritus est ensuite colonisé par une flore microbienne qui enrichit l'ensemble en azote et dégrade les composés réfractaires, d'où la notion de « complexe détritique » développée par Tenore (1983) nottament. Ce processus explique que les détritus de macroalgues nécessitent d'être âgés pour représenter ue source de nourriture de qualité pour les différents consommateurs (Duggins & Eckman 1997 ; Norderhaug et al. 2003).

IV.2- Quantification de la contribution des détritus aux régimes des filtreurs

La détermination de la contribution des détritus algaux aux régimes des différents consommateurs nécessite de connaître la composition isotopique de ces détritus. Il est techniquement difficile d'isoler les différents détritus en fonction de leur origine afin d'en mesurer la signature isotopique, car ils sont la plupart du temps constitués de débris cellulaires amorphes englués dans du mucilage (observation personelle). Au cours des différentes estimations réalisées dans cette thèse, la signature isotopique des détritus a été considérée quasi-identique à celle des algues vivantes. Le $\delta^{13}C$ des algues est connu pour ne varier que très peu au cours de la dégradation (Fenton & Ritz 1988 ; Hill & McQuaid 2009). La détermination des contributions des sources au régime des consommateurs étant principalement basée sur le $\delta^{13}C$ dans le cas de cette étude, l'approximation réalisée ne semble donc pas de nature à induire un biais important. De plus les valeurs de tolérance isotopique utilisées dans cette thèse ont volontairement été choisies relativement élevées (0,5 ‰ au lieu des 0,1 ‰ recommandés par Phillips & Gregg 2003) afin de tenir compte de cette variabilité difficilement quantifiable.

Du fait des grandes quantités de matière détritique produites par les Laminaires, la composition de la matière organique en suspension en milieu rocheux est connue pour être largement dominée par les détritus issus de la dégradation de ces algues (Bustamante & Branch 1996 ; Kaehler et al. 2006). La plupart des études ayant quantifié la part des Laminaires dans les régimes des suspensivores n'ont pas considéré l'éventualité d'une contribution des détritus d'autres algues (Bustamante & Branch 1996 ; Fredriksen 2003 ; Kaehler et al. 2006). Cette éventualité ne peut cependant pas être écartée compte tenu de la diversité et de l'abondance des autres algues dans ces écosystèmes. Par ailleurs, dans le cadre de l'utilisation du modèle Isosource ou d'équations de mélange, l'identification des sources susceptibles de contribuer au régime du consommateur étudié est une étape clé (Phillips & Gregg 2003). Ne pas consirérer une source qui est réellement consommée peut ainsi fausser l'ensemble des estimations, en augmentant artificellement le « poids » des autres sources présentant des rapports isotopiques voisins. Dans cette étude, la contribution de l'ensemble des algues a ainsi été considérée afin d'affiner l'estimation de la contribution réelle des détritus de *Laminaria digitata* au régime des différents suspensivores.

Nos estimations mettent en évidence que la majorité des espèces considérées dépendent, selon les estimations les plus basses, à 40 % de ces détritus. Les estimations les plus hautes atteignent quasiment 100 % du régime (pour le crustacé *Porcellana platycheles*). Ces estimations rejoignent globalement celles réalisées précédemment. Dans une forêt de *Laminaria hyperborea* de Norvège, Fredriksen (2003) estime ainsi que 55 % du régime du bivalve *Hiatella arctica* dépend de détritus de cette algue. Dans un écosystème sub-antarctique, Kaehler et al. (2006) ont également mis en évidence que le brachiopode *Magellania kerguelenensis* dépendait des détritus de macroalgues entre 20 % et plus de 80 % en fonction de son éloignement de la forêt de *Macrocystis laevis* la plus proche. Enfin, Bustamante &

Branch (1996) on estimé que plus de 80 % de l'alimentation du polychète *Gunnarea capensis* dépendait de détritus de Laminaires. Par rapport aux différentes estimations disponibles dans la littérature, nos résultats montrent la forte variabilité de l'utilisation des détritus au sein des filtreurs. Ces différences sont à mettre en relation avec les différentes capacités de sélection des filtreurs vis-à-vis des différentes composantes de la matière en suspension. Des différences dans la capacité de sélectionner parmi les composantes de la matière en suspension ont déjà été montrées chez plusieurs espèces de suspensivores, comme l'huître creuse *Crassostrea gigas* et la crépidule *Crepidula fornicata* (Riera et al. 2002 ; Decottignies et al. 2007). Les résultats acquis dans le port de Brest suggèrent que la variabilité isotopique présentée par les filtreurs est en partie liée à l'appartenance à un taxon particulier. En effet, en comparaison de la variabilité isotopique générale du groupe trophique, les différents taxons (ascidies, bivalves, crustacés) sont caractérisés par une relative homogénéité isotopique, ce qui révèle un partitionnement de la ressource entre les différents taxons. Les ascidies semblent ainsi être les filtreurs sélectionnant le plus le phytoplancton au détriment des détritus, alors que la contribution de ces détritus au régime des crustacés est nettement plus importante. Un tel partitionnement de la ressource entre les différents taxons suspensivores avait déjà été mis en évidence lors d'une étude isotopique sur les bancs de maërl de la Rade de Brest (Grall et al. 2006). Enfin, les fortes valeurs de $\delta^{15}N$ (souvent voisines de 10 ‰) présentées par les différentes espèces de balanes étudiées dans cette thèse (*Balanus perforatus*, *Chthamalus montagui*, *Elminius modestus*) suggèrent que ces consommateurs assimilent en majorité une source de nourriture hétérotrophe. La consommation de zooplancton par les cirripèdes côtiers avait déjà été notée dans certaines études (Glasstetter & Senn 1986). Les résultats acquis dans les différents sites étudiés lors de cette thèse suggèrent que cette nourriture est majoritaire chez ces organismes.

V- Variabilité spatio-temporelle des réseaux trophiques de la frange infralittorale

V.1- Variabilité saisonnière

L'ensemble des suivis saisonniers mis en place dans les trois sites étudiés a mis en évidence la relative stabilité temporelle de la structure et du fonctionnement des réseaux trophiques. Dans le port de Brest, par exemple, l'utilisation de différentes métriques isotopiques révèle que la structure du réseau trophique est caractérisée par une stabilité temporelle aux trois dates de prélèvements (Table 16). Seul le prélèvement du mois de mai 2007 diffère légèrement des autres par une une augmentation de l'aire totale du nuage de points en mai 2007, qui semble indiquer une augmentation de la diversité trophique générale à cette date. L'absence d'augmentation de l'aire totale occupée par les sources entre les mêmes dates suggère que cette augmentation n'est pas un artefact lié à une modification des rapports

isotopiques des sources, comme mentionné par Hoeinghaus & Zeug (2008), mais est bien révélatrice d'une modification de la structure du réseau trophique. L'augmentation de la distance moyenne au barycentre et de la distance moyenne au plus proche voisin indique également que l'augmentation de la diversité trophique est liée à une réduction de la redondance trophique au sein de ce milieu.

Table 16 : Exemple d'évolution annuelle des différents descripteurs isotopiques pour le réseau trophique du port de Brest (cf encadré 2 dans l'introduction).

Descripteur	08/11/2006	23/01/2007	15/05/2007
Gamme de $\delta^{13}C$	5,8	5,5	5,8
Gamme de $\delta^{15}N$	7,3	6,3	8,2
Aire totale des consommateurs	16,3	17,3	26,8
Aire totale des sources	24,5	16,2	14,5
Distance moyenne au barycentre	1,8	1,8	2,3
Distance moyene au plus proche voisin	0,42	0,36	0,55
Ecart type de la distance au plus proche voisin	0,39	0,31	0,3

A l'instar des résultats observés dans le port de Brest, l'évolution temporelle de la structure du réseau trophique à Toull an Zarpant n'indique pas de modification flagrante au cours de l'année (*cf Chapitre III*), à l'exception toutefois d'une légère augmentation de la gamme de $\delta^{15}N$ en mai qui suggère une augmentation de la longueur du réseau trophique. Si la structure générale du réseau trophique dans son ensemble n'est pas caractérisée par une évolution saisonnière marquée, certaines espèces (e.g. le tourteau *Cancer pagurus* à Brest) présentent de fortes variations saisonnières de leur signature isotopique, laissant suggérer une modification de leur régime alimentaire au cours de l'année. Ces variations soulignent le caractère généraliste et opportuniste de certaines espèces associées aux estrans rocheux (Golléty 2008).

V.2- Variabilité spatiale à l'échelle locale

A l'inverse de l'évolution temporelle des réseaux trophique, qui se caractérise par une certaine stabilité, cette étude met en évidence plusieurs échelles spatiales auxquelles une variabilité peut être observée, et propose un certain nombre de facteurs qui affectent à ces échelles le fonctionnement des réseaux trophiques.

L'ensemble des mécanismes écologiques est caractérisé par une variabilité spatiale à différentes échelles qu'il est important d'étudier afin de comprendre de rôle des différents facteurs écologiques affectant le processus considéré (Levin 1992). Deux échelles spatiales ont été appréhendées lors de cette thèse : l'échelle locale, lors de la comparaison des deux sites à canopée de *Laminaria digitata*, et la micro-échelle, lors de l'étude portant sur les microhabitats sur la ressource trophiques des consommateurs inféodés aux écosystèmes à Laminaires.

La comparaison des deux sites à canopée de *Laminaria digitata* révèle de fortes différences dans l'importance de cette algue pour le réseau trophique associé, sous forme fraîche comme sous forme détritique. La diversité de brouteurs consommant *L. digitata* apparaît plus importante à Ar Pourven qu'à Toull an Zarpant, en relation avec les teneurs en protéines plus importantes sur ce site. Ces résultats suggèrent ainsi que les facteurs susceptibles d'affecter la composition biochimique des macroalgues, et en particulier leur teneur en azote et en protéines (richesse des eaux en nutriments, hydrodynamisme), peuvent également indirectement représenter une cause de variation spatiale du fonctionnement des réseaux trophiques. La consommation de détritus de Laminaires par les filtreurs est également plus importante à Ar Pourven qu'à Toull an Zarpant d'environ 15 % en moyenne, mettant en relief le rôle probable de l'hydrodynamisme dans une exportation accrue en milieu battu. Les deux principales voies de trasnfert de *L. digitata* dans le réseau trophique semblent donc affectées par des variations en réponse aux conditions locales.

V.3- Variabilité spatiale à micro-échelle

Les résultats présentés dans le chapitre V révèlent que la structure à micro-échelle de l'habitat rocheux affecte la voie de transfert trophique menant des détritus de macroalgues aux suspensivores, et, de manière générale à l'ensemble des consommateurs à faibles capacités de mobilité. Certaines études antérieures ont observé dans d'autres types d'écosystèmes, comme des mangroves (Kon et al. 2007) ou des zones de culture ostréicole (Dubois et al. 2007 b), que certaines voies trophiques pouvaient présenter une variabilité à fine échelle, de l'ordre de la dizaine à la centaine de mètres. Cependant, cette étude est, à notre connaissance et dans ce type de milieux, la première à mettre en évidence une variabilité de la ressource trophique pour des consommateurs à une échelle si fine, de l'ordre du décimètre au centimètre. Ces résultats, associés à ceux précédemment acquis en Bretagne par Le Hir (2002) et Le Hir & Hily (2005) suggèrent fortement que la structure de l'habitat rocheux est un facteur fondamental de contrôle de la structure et du fonctionnement des communautés rocheuses. Par ailleurs, l'enrichissement en ^{15}N observé chez les organismes localisés sous les rochers suggère que ces microhabitats peuvent être des zones d'intense minéralisation bactérienne des détritus. Les micro-organismes dégradant la matière détritique respirent en effet de façon préférentielle le^{14}N (Thornton and McManus 1994), ce qui aboutit à un enrichissement général en ^{15}N du pool de matière organique en suspension dans les zones ou l'activité microbienne est la plus intense.

L'ensemble de ces résultats met en relief la complexité des facteurs affectant la variabilité spatiale des réseaux trophiques, d'où la difficulté de généraliser les différents caractères propres aux réseaux trophiques de ces écosystèmes sur la base d'études ne prenant pas en compte cette variabilité.

V.4- Diversité et écologie trophique des prédateurs de la frange infralittorale

Les trois sites étudiés présentent comme point commun une grande diversité de prédateurs, en accord avec les observations de Le Hir (2002). Sur les 41 espèces prédatrices (hors poissons) échantillonnées figurent 13 crustacés, 11 polychètes, 11 mollusques, 4 cnidaires et 2 echinodermes. Les rapports isotopiques des trois principaux groupes taxonomiques de prédateurs benthiques sont caractérisés par un certain recouvrement isotopique (Figure 29), qui suggère que l'ensemble de ces consommateurs s'alimente à partir d'un pool commun de consommateurs primaires, principalement constitué de suspensivores du fait de la proximité des valeurs de $\delta^{13}C$ entre ces deux groupes trophiques. En dépit de ce recouvrement isotopique entre les différents taxons, certaines tendances apparaissent cependant, qui suggèrent une certaine spécialisation des prédateurs.

Lors de la majorité des prélèvements réalisés, les crustacés (principalement représentés par les crabes *Cancer pagurus*, *Necora puber*, *Xantho incisus* et *Pilumnus hirtellus*) sont ainsi les prédateurs les plus enrichis en ^{13}C et en ^{15}N. Ceci indique (1) une dépendance trophique accrue envers les brouteurs, qui sont généralement les consommateurs les plus enrichis en ^{13}C, (2) un niveau trophique légèrement supérieur à celui des autres prédateurs, impliquant notamment la consommation de prédateurs de premier ordre. Le léger enrichissement relatif en ^{13}C peut être mis en relation avec la consommation de gibbules, souvent présentées comme une proie habituelle de certains crabes (Muntz et al. 1965), et présentant des $\delta^{13}C$ élevés dans nos trois sites d'étude.

Les mollusques présentent, dans 6 des 9 prélèvements réalisés, les valeurs les plus faibles de $\delta^{13}C$, qui suggèrent une alimentation quasi-exclusivement basée sur les suspensivores, en accord avec les connaissances relatives à la nutrition de ces espèces, principalement représentées par des brouteurs d'invertebrés encrôutants (e.g. *Calliostoma zizyphinum*) (Graham 1988) ou des perceurs de balanes ou de moules (e.g. *Nucella lapillus*, *Ocenebra erinacea*) (Fisher 2007).

Ce partitionnement partiel de la ressource trophique entre les différents taxons de prédateurs semble également lié à l'hétérogéneité spatiale de l'habitat rocheux. En effet, les spécificités morphologiques propres à chacun de ces trois principaux taxons prédateurs leur confèrent des zones de prospection trophique différentes. Les polychètes se nourrisent principalement sous les rochers ou dans le sédiment déposé entre les blocs, où ils trouvent un abri contre la prédation par les poissons. Les gastéropodes se nourrisent principalement à la surface des blocs (observation personnelle), alors que les importantes capacités de mobilité des différentes espèces de crabes leur permettent de prospecter à l'immersion sur l'ensemble de la zone (observation personnelle).

L'ensemble des résultats concernant les prédateurs de ces habitats traduit une diversité de niches trophiques et une diversité de comportements alimentaires, et met ainsi en évidence la diversification fonctionelle qui caractérise ce groupe trophique.

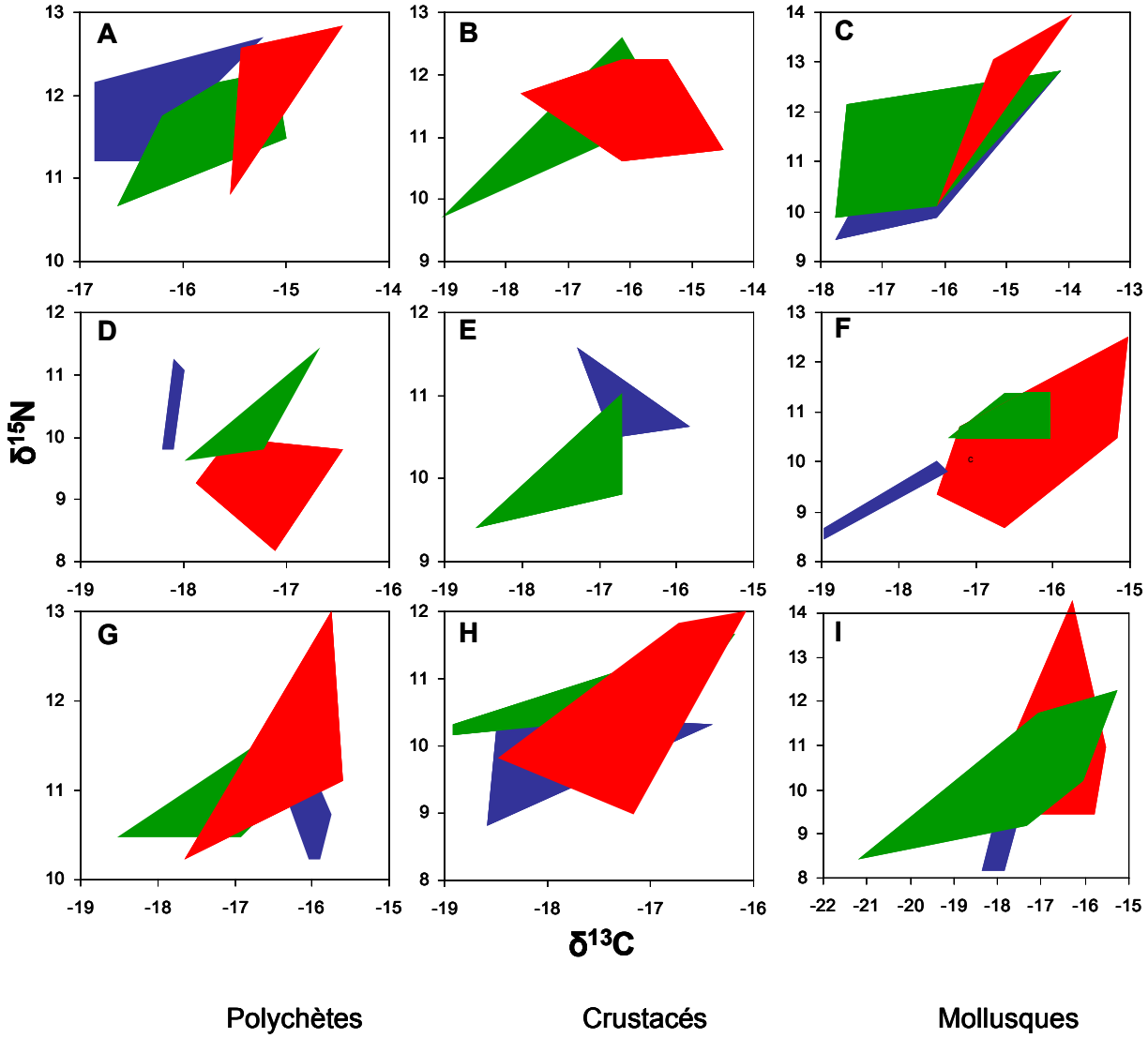

Figure 29 : Aires isotopiques occupées par les différents représentants des trois principaux taxons de prédateurs des trois sites d'études, polychètes, mollusques et crustacés. (A) port de Brest 08/11/2006 (B) port de Brest 23/01/2007 (C) port de Brest 15/05/2007 (D) Toull an Zarpant 09/10/2006 (E) Toull an Zarpant 21/02/2007 (F) Toull an Zarpant 18/05/2007 (G) Ar Pourven 19/02/2007 (H) Ar Pourven 31/08/2007 (I) Ar Pourven 26/11/2007.

Du fait de la méthode de prélèvement, à pied, utilisée dans le cadre de cette thèse, le compartiment des poissons a été peu abordé. Un échantillonnage dédié à ce compartiment a néanmoins été conduit à Ar Pourven au mois de Novembre 2007 en utlisant des casiers à crustacés. Les poissons capturés dans les casiers à crevettes de certains pêcheurs de Roscoff ont également été récupérés et analysés. En accord avec les observations de Norderhaug et al. (2005) dans une forêt de *Laminaria hyperborea*, l'ichtyofaune des forêts de *Laminaria digitata* est dominée par les espèces de la famille des Labridés (Table 17).

Table 17 : Liste des espèces de poissons échantillonnées dans le cadre de cette thèse

Famille	Espèce
Congridae	*Conger conger*
Gobiesocidae	*Lepadogaster lepadogaster*
Gadidae	*Ciliata mustela*
Syngnathidae	*Nerophis lumbriciformis*
Cottidae	*Taurulus bubalis*
Labridae	*Centrolabrus exoletus*
	Crenilabrus melops
	Ctenolabrus rupestris
	Labrus bergylta
Blenniidae	*Lipophrys pholis*
Gobiidae	*Gobius paganellus*

Les mesures isotopiques réalisées sur ces poissons traduisent leur statut de prédateur supérieur dans ces milieux, avec des $\delta^{15}N$ compris entre 11,6 ‰ (*Lepadogaster lepadogaster*) et 14,8 ‰ (*Conger conger*). Leur faible gamme de variation de $\delta^{13}C$ (entre -17,2 ‰ et -15,9 ‰ pour *Lepadogaster lepadogaster* et *Conger conger*, respectivement) met en évidence la faible diversification des régimes alimentaires de ces consommateurs. L'enrichissement en ^{13}C présenté par ces consommateurs par rapport à une nourriture qui serait basée sur la production phytoplanctonique ($\delta^{13}C$ voisin de -24 ‰) révèle cependant que leur alimentation dérive plutôt d'une production primaire benthique (plus enrichie en ^{13}C), ce qui confirme l'hypothèse d'une alimentation locale (Norderhaug et al. 2005).

VI- Effet de l'anthropisation sur le fonctionnement trophique des écosystèmes de la frange infralittorale

Les différentes perturbations d'origine anthropique affectant les communautés côtières sont connues pour affecter la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques associés à ces milieux. Par exemple, McClelland & Valiela (1998) ont mis en évidence dans la Baie de Waquoit (USA) que dans les estuaires recevant les apports en eaux usées les plus importants, les phanérogames marines (*Zostera marina*) disparaissaient avec l'ensemble des voies de transfert trophique associées, renforcant en conséquence l'importance des voies de transfert trophiques basées sur les macroalgues, éphémères ou non. Dans l'estuaire particulièrement pollué du Westerschelde, Riera et al. (2000) ont observé des valeurs anormalement enrichies en ^{15}N pour les producteurs primaires et les consommateurs locaux (jusqu'à 26 ‰ pour l'algue brune *Fucus vesiculosus*), associées à une forte simplification fonctionelle du réseau trophique, et impliquant la consommmation préférentielle de matériel allochtone (microphytobenthos remis en suspension en provenance de la vasière adjacente) plutôt que de macroalgues locales (Riera et al. 2004). Enfin, Schaal et al. (2008) ont également montré que les échanges trophiques entre habitats adjacents, via les transports de détritus de macroalgues et de

phanérogames marines, étaient affectés par la présence d'une digue rocheuse à proximité du port d'Arcachon.

Bien que les valeurs de $\delta^{15}N$ des macroalgues obtenues dans le port de Brest ne soient pas particulièrement élevées en comparaison de celles précédemment rapportées pour des milieux soumis à de forts apports anthopiques (Riera et al. 2000), la comparaison avec les mêmes espèces prélevées simultanément à Toull an Zarpant met en évidence une augmentation, légère mais significative, du $\delta^{15}N$ à Brest, qui révèle une assimilation par les macroalgues de Brest des nutriments azotés d'origine anthropique. L'importance du volume échangé à chaque cycle de marée entre la rade de Brest et la Mer d'Iroise (40 % du volume de la rade) joue ainsi probablement un rôle de dilution de ces apports (Le Pape et al. 1996).

Au niveau des communautés animales associées à ce milieu hautement anthropisé, les résultats se démarquent de ceux précédemment cités par l'absence de simplification apparente du réseau trophique. En effet, les différentes caractéristiques du réseau trophique associé au port de Brest semblent similaires à celles retrouvées dans des écosystèmes préservés. En particulier, bien que l'échantillonnage réalisé dans le cadre de cette thèse ne soit pas exhaustif ni quantitatif, la diversité spécifique (73 espèces) est tout à fait comparable à celle retrouvée dans les sites préservés à canopée de *Laminaria digitata* (65 à Toull an Zarpant, 79 à Ar Pourven) (Figure 30), et ne suggère pas de réduction de la biodiversité en réponse à l'anthropisation de ce site.

La structure de la communauté en termes de diversité des différents groupes trophiques ne semble pas non plus différer fortement entre le port de Brest et les autres sites, avec toutefois une plus grande diversité de déposivores probablement liée à l'hydrodynamisme réduit qui permet à du sédiment de se déposer sous les blocs rocheux, permettant la présence d'espèces typiques de milieux sédimentaires, comme le polychète *Arenicola marina* ou le sipunculien *Golfingia vulgaris*.

Les gammes de $\delta^{15}N$ présentées par l'ensemble des consommateurs aux trois dates d'échantillonnage suggèrent que le réseau trophique de ce milieu est contitué de trois à quatre niveaux trophiques, ce qui est une longueur habituelle en milieu marin (Vander Zanden & Fetzer 2007). Il n'y a donc pas de réduction de la longueur du réseau trophique dans cet environnement perturbé, à la différence des observations de Riera et al. (2004) au sein du complexe Oosterschelde/Westerschelde.

La nature des facteurs contrôlant la longueur des réseaux trophiques n'est aujourd'hui toujours pas clairement établie (Oksanen et al. 1981 ; Persson et al. 1992 ; Post et al. 2000). Cependant, des résultats isotopiques acquis dans le Westerschelde suggèrent une diminution de cette longueur dans les écosystèmes fortement affectés par les activités humaines (pollutions, modifications physiques de l'environnement) (Riera et al. 2004).

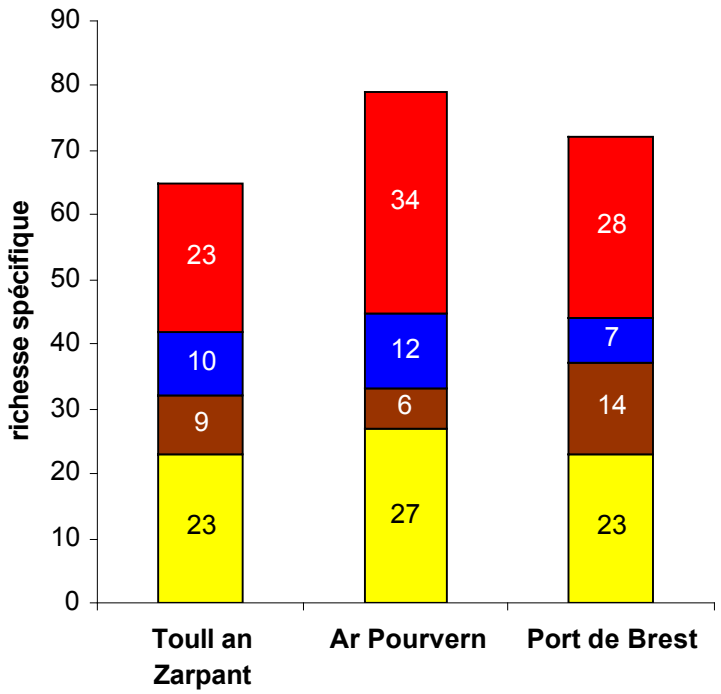

Figure 30 : Répartition de la richesse spécifique des différents groupes trophiques échantillonnés dans les trois sites d'étude. Jaune = suspensivores, brun = déposivores, bleu = brouteurs, rouge = prédateurs/nécrophages.

Ces résultats sont en revanche à rapprocher de ceux obtenus par Carlier et al. (2008) qui, en comparant deux lagunes méditerranéennes soumises à des degrés d'eutrophisation différents, n'observent pas de réduction de la longueur du réseau trophique dans l'étang de Canet, très affecté par les activités humaines. Dans le cas du port de Brest, il est probable que la complexité topographique de l'habitat rocheux qui, bien qu'artificiel, reste proche d'un habitat de champ de blocs rocheux naturel, joue un rôle dans le maintien d'une structure trophique diversifiée. La variété de microhabitats qui caractérise cet estran permet en effet la coexistence de prédateurs exploitant des niches trophiques variées qui contribuent à la diversité fonctionelle globale de cet habitat anthropisé.

Plusieurs caractéristiques importantes du fonctionnement trophique des écosystèmes rocheux de la frange infralittorale ont été mises en évidence dans cette thèse, comme les niveaux d'utilisation de *Laminaria digitata* par les herbivores associés à ces écosystèmes, l'importance prise par les détritus de ces algues dans le régime des suspensivores ou encore la nature variable des différentes caractéristiques des réseaux trophiques dans les écosystèmes hautement hétérogènes que sont les milieux rocheux.

Ces résultats ouvrent un certain nombre de perspectives qui permettraient d'affiner encore plus notre vision du fonctionnement de ces écosystèmes, de leurs interactions avec les écosystèmes adjacents et de leur rôle dans le maintien de l'importante biodiversité qui caractérise les milieux côtiers.

I- Modalités d'assimilation de *Laminaria digitata* dans les réseaux trophiques

Nos résultats mettent clairement en évidence le rôle trophique de *Laminaria digitata* pour les différents groupes trophiques. Les modalités précises de son assimilation restent cependant encore assez obscures sur un certain nombre de points.

Des consommateurs particulièrement abondants dans les forêts de *L. digitata* sont les gastéropodes trochidés *Gibbula cineraria* et *Gibbula pennanti*. Les résultats isotopiques acquis dans les différents sites montrent clairement qu'une partie au moins du carbone de ces consommateurs dérive de la production de *L. digitata*, ce qui semble cependant difficilement compatible avec la morphologie de la radula, de type rhipidoglosse (Steneck & Watling 1982). Il est cependant difficile de différencier la contribution des épiphytes de celle de *L. digitata* du fait de $\delta^{13}C$ souvent voisins. Du fait de l'abondance de ces organismes dans ces milieux, ainsi que dans d'autres milieux rocheux à forte couverture algale, la détermination précise du régime de ces consommateurs revêt une importance considérable.

Ainsi, dans le cas de systèmes de type « algue – épiphytes » ou « phanérogames marines – épiphytes », l'incubation en présence de nutriments enrichis en ^{13}C ou en ^{15}N représente une perspective intéressante permettant de distinguer les contributions de chacuns au régime d'un consommateur donné (Winning et al. 1999). Cette méthode, basée sur la différence de vitesse d'assimilation entre les épiphytes et l'algue/phanérogame substrat, permet de différencier d'un point de vue isotopique deux sources présentant initialement des valeurs similaires, et ainsi de déterminer laquelle contribue le plus au régime d'un consommateur donné. Bien que l'adaptation de cette méthode à l'expérimentation *in situ* représente un travail de mise au point important, incluant notamment l'utilisation d'enceintes étanches à disposer à l'immersion, elle représente une perspective complémentaire avec la méthode de traçage istopique naturel, et pourrait être utilisée afin d'affiner la compréhension d'autres interactions algues – herbivores impliquant potentiellement une contribution des épiphytes.

II- Interactions entre forêts de Laminaires et écosystèmes adjacents

Nos résultats suggèrent que les détritus de Laminaires représentent la principale voie par laquelle la production des Laminaires est transférée dans le réseau trophique. Le rôle indispensable des processus de dégradation microbienne dans la disponibilité de ces détritus pour les consommateurs implique nécessairement une période de latence entre la production du détritus par l'algue et sa disponibilité pour les consommateurs. Dans les milieux à fort hydrodynamisme comme la Manche Occidentale, caractérisés par de forts courants de marée, cette période favorise le transport advectifs des particules détritiques. Cette importance fonctionnelle de l'exportation des détritus est renforcée par la plus forte consommation locale des détritus d'Ar Pourven, où l'hydrodynamisme est restreint en comparaison de Toull an Zarpant. La compréhension complète du rôle des forêts de Laminaires dans le fonctionnement global des milieux côtiers passe donc par la détermination de l'emprise spatiale de l'exportation de détritus, et du devenir de ces détritus pour les milieux adjacents. Il a, par exemple, été montré que des macrodétritus algaux pouvaient représenter une source de nourriture prédominante dans certains canyons sous-marins du plateau continental californien (Harrold et al. 1998). Les macro-détritus algaux peuvent également représenter une source de nourriture pour l'amphipode *Talitrus saltator* une fois déposés en haut d'estran dans la « laisse de mer » (Adin & Riera 2003). Enfin, Kaehler et al. (2006) ont pu montrer que l'influence des détritus de la Laminaire *Macrocystis laevis* pouvait être détectable dans la matière organique en suspension jusqu'à 15 km de la population la plus proche.

L'ensemble de ces études suggère que le rôle des détritus de Laminaires comme source de nourriture pourrait s'étendre non seulement aux écosystèmes dans lesquelles elles représentent le producteur primaire dominant, mais également à l'ensemble du domaine côtier. Une étude isotopique visant à déterminer le devenir de ces détritus à la fois dans la colonne d'eau et au niveau du substrat serait dans ce cadre très complémentaire avec les résultats présentés dans cette thèse.

Par ailleurs, une autre voie favorisant les transferts de matière entre habitats est représentée par les prédateurs très mobiles, comme les poissons (Rooney et al. 2006). Bien que les poissons échantillonnés dans le cadre de cette thèse (Labridés essentiellement) soient des espèces presque exclusivement inféodées aux forêts de Laminaires, d'autres espèces plus mobiles comme les lieus (*Pollachius pollachius* et *Pollachius virens*) ou les bars (*Dicentrarchus labrax*) fréquentent également ces milieux pour leur nutrition. Il a, par exemple, été observé que les estomacs de lieus capturés sur le site Ar Pourven dans le cadre d'une expérience de pêche expérimentale étaient exclusivement remplis de *Perinereis cultrifera*, polychète commun dans les forêts de *Laminaria digitata* (Stage de master 1 de François Lloret, Juin 2009). L'étude isotopique d'individus prélevés le long d'un gradient côte – large permettrait d'estimer dans quelle mesure ces espèces de poissons contribuent au transfert de la production de Laminaires vers les écosystèmes adjacents.

III- Rôle des forêts de Laminaires comme support de diversité structurelle et fonctionnelle

Nos résultats montrent la forte biodiversité animale qui caractérise les forêts de *Laminaria digitata*, et suggèrent que cette diversité n'est pas principalement liée à l'abondante source de nourriture que représente cette algue pour les herbivores, mais plutôt à la production d'une grande quantité de détritus qui représente l'une des principales bases du réseau trophique dans ces écosystèmes

Un autre élément mis en relief dans cette thèse et dans des travaux précédents (Le Hir 2002 ; Le Hir & Hily 2005) est le rôle de la structure de l'habitat pour la diversité structurelle et fonctionelle de ces milieux. En particulier, nos résultats ont révélé l'hétérogénéité de la matière organique en suspension présentes sous les rochers et dans l'eau libre, via des différences isotopiques mesurées chez les éponges qui consomment ces particules. La caractérisation précise de cette hétérogénéité, et plus particulièrement la pertinence de l'hypothèse selon laquelle ces cavités situées sous les rochers seraient des « hotspots » d'activité bactérienne, devrait être réalisée prochainement par des tests d'activité bactérienne dans les deux microhabitats. Des tests de production bactérienne, d'activité aminopeptidase, β-glucosidase ou lipase sont ainsi prévus afin d'approfondir ce point précis du fonctionnement des écosystèmes côtiers rocheux.

Enfin, de précédents résultats avaient mis en évidence le rôle fondamental des crampons de *Laminaria hyperborea* comme support de la biodiversité dans ces milieux, avec plus de 90 espèces de la macrofaune recensées (Christie et al. 2003). Des prélèvements ont également été réalisés dans ce microhabitat particulier, mais non présentés dans le cadre de cette thèse. Leur analyse isotopique devra permettre de révéler dans quelle mesure ces écosystèmes à micro-échelle fonctionnement comme une entité homogène ou échangent de la matière avec leur environnement.

A

Adams, T., Sterner, R., 2000. The effect of dietary nitrogen content on trophic level ^{15}N enrichment. Limnology and Oceanography 45, 601-607.

Adin, R., Riera, P., 2003. Preferential food utilization among stranded macroalgae by *Talitrus saltator* (Amphipod, Talitridae): a stable isotope study in the northern coast of Brittany (France). Estuarine, Coastal and Shelf Science 56, 91-98.

Alber, M., Valiela, I., 1995. Organic aggregates in detrital food webs: incorporation by bay scallop *Agropecten irradians*. Marine Ecology Progress Series 121, 117-124.

Araujo, M.S., Bolnick, D.I., Machado, G., Giaretta, A.A., dos Reis, S.F., 2007. Using $\delta^{13}C$ stable isotope to quantify individual-level diet variation. Oecologia 152, 643-654.

Arrontes, J., 1990. Diet, food preference and digestive efficiency in intertidal isopods inhabiting macroalgae. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 139, 231-249.

Arts, M.T. (1999) Lipids in freshwater zooplankton: selected ecological and physiological aspects. In: M. T. Arts and B. C. Wainman (eds) Lipids in freshwater ecosystems. Springer, New York, p 71-90.

Arzel, P., 1998. Les laminaires sur les côtes bretonnes. Evolution de l'exploitation et de la flotille de pêche, état actuel et perspectives. Ifremer. Brest.

Asahida, T., Yamashita, Y., Kobayashi, T., 1997. Identification of consumed stone flounder, *Kareius bicoloratus* (Basilewsky), from the stomach contents of sand shrimp, *Crangon affinis* (De Haan) using mitochondrial DNA analysis. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 217, 153-163.

Association of Official Analytical Chemists – AOAC, 1990. Official methods of analysis. 15th Edn. AOAC. Washington D.C.. 556 pp.

B

Bardonnet, A., Riera, P., 2005. Feeding of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the course of their estuarine migration: new insights from stable isotope analysis. Estuarine, Coastal and Shelf Science 63, 201-209.

Barile, P.J., Lapointe, B.E., Capo, T.R., 2004. Dietary nitrogen availability in macroalgae enhances growth of the sea hare *Aplysia californica* (Opistobranchia: Anaspidea). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 303, 65-78.

Barnes, H., Blackstock, J., 1973. Estimation of lipids in marine animals and tissues: detailed investigations of the sulphophosphovanillin method for "total" lipids. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 12, 103-118.

Barnes, C., Jennings, S., Polunin, N., Lancaster, J.E., 2008. The importance of quantifying inherent variability when interpreting stable isotope field data. Oecologia 157, 227-235.

Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A., MacLeod, H., 2004. Determining trophic nich width: a novel approach using stable isotope analysis. Journal of Animal Ecology 73, 1007-1012.

Bedford, A.P., Moore, P.G., 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.

Bode, A., Alvarez-Ossorio, M.T., Varela, M., 2006. Phytoplankton and macrophyte contributions to littoral food webs in the Galician upwelling estimated from stable isotopes. Marine Ecology Progress Series 318, 89-102.

Bodkin, J.L., 1988. Effects of kelp forest removal on associated fish assemblages in Central California. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 117, 227-239.

Borja, A., Franco, J., Pérez, V., 2000. A marine biotic index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within European estuaries and coastal environments. Marine Pollution Bulletin 40, 1100-1114.

Bowen, S.H., Lutz, E.V., Ahlgren, M.O., 1995. Dietary protein and energy as determinants of food quality: trophic strategies compared. Ecology 76, 899-907.

Bell, J.J., 2008. The functional role of marine sponges. Estuarine, Coastal and Shelf Science 79, 341-363.

Benedetti-Cecchi, L., Chato Osio, G., 2007. Replication and mitigation of effects of confounding variables in environmental impact assessment: effect of marinas on rocky-shore assemblages. Marine Ecology Progress Series 334, 21-35.

Bishop, M.J., Underwood, A.J., Archambault, P., 2002. Seawage and environmental impacts on rocky shores: necessity of identifying relevant spatial scales. Marine Ecology Progress Series 236, 121-128.

Breen, P.A., Mann, K.H., 1976. Changing lobster abundance and the destruction of kelp beds by sea urchins. Marine Biology 34, 137-142.

Brown, M.R., Barrett, S.M., Volkman, J.K., Nearhos, S.P., Nell, J.A., Allan, G.L., 1996. Biochemical composition of new yeasts and bacteria evaluated as food for bivalve aquaculture. Aquaculture 143, 341-360.

Brown, M.R., Jeffrey, S.W., Volkman, J.K., Dunstan, G.A., 1997. Nutritional properties of microalgae for mariculture. Aquaculture 151, 315-331.

Bunn, S.E., Loneragan, N.R., Kempster, M.A., 1995. Effects of acid washing on stable isotope ratios of C and N in penaeid shrimp and seagrass: implications for food-web studies using multiple stable isotopes. Limnology and Oceanography 40, 622-625.

Buchsbaum, R., Valiela, I., Swain, T., Dzierzeski, M., Allen, S., 1991. Available and refractory nitrogen in detritus of coastal vascular plants and macroalgae. Marine Ecology Progress Series 72, 131-143.

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.

Bustamante, R., Branch, G., Eekhout, S., 1995. Mantenance of an exceptional intertidal grazer biomass in South Africa: subsidy by subtidal kelps. Ecology 76, 2314-2329.

Cabana, G., Rasmussen, J.B., 1996. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. Proceeding of the National Academy of Science USA 93, 10844-10847.

Camus, P.A., Daroch, K., Opazo, L.F., 2008. Potential for omnivory and apparent intraguild predation in rocky intertidal herbivore assemblages from Northern Chile. Marine Ecology Progress Series 361, 35-45.

Camusso, M., Martinotti, W., Balestrini, R., Guzzi, L., 1998. C and N stable isotopes and trace metals in selected organisms from the river Po delta. Chemosphere 37, 2911-2920.

Carlier, A., Riera, P., Amouroux, J., Bodiou, J., Grémare, A., 2007a. Benthic trophic network in the Bay of Banyuls sur Mer (northwest Maditerranean, France): an assesment based on stable carbon and nitrogen isotopes analysis. Estuarine, Coastal and Shelf Science 72, 1-15.

Carlier, A., Riera, P., Amouroux, J.-M., Bodiou, J.-Y., Escoubeyrou, K., Desmalades, M., Caparros, J., Grémare, A., 2007b. A seasonal survey of the food web in the Lapalme Lagoon (northwestern Mediterranean) assessed by carbon and nitrogen stable isotope analysis. Estuarine, Coastal and Shelf Science 73, 299-315.

Carlier, A., Riera, P., Amouroux, J.-M., Bodiou, J.-Y., Desmalades, M., Grémare, A., 2008. Food web structure of two Mediterranean lagoons under varying degree of eutrophication. Journal of Sea Research 601 264-275.

Carlier, A., Riera, P., Amouroux, J.-M., Bodiou, J.-Y., Desmalades, M., Grémare, A., 2009. Spatial heterogeneity in the food web of a heavily modified Mediterranean lagoon: stable isotope evidence. Aquatic Biology 5, 167-179.

Castel, J., Dauvin, J.-C., Glémarec, M., 1997. Les conditions générales en Atlantique, Manche et Mer du Nord. In : Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord : synthèse, menaces et perspectives. Dauvin, J.-C. (Edit.) Laboratoire de Biologie des Invertebrés Marins et Malacologie – Service du Patrimoine naturel / IEGB / MNHN. Paris. 376 pp.

Castric-Fey, A., Girard-Descatoire, A., Gentil, F., Davoult, D., Dewarumez, J.-M. (1997) Macrobenthos des substrats durs intertidaux et subtidaux. In : Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord : synthèse, menaces et perspectives. Dauvin, J.-C. (Edit.) Laboratoire de Biologie des Invertebrés Marins et Malacologie – Service du Patrimoine naturel / IEGB / MNHN. Paris. 376 pp.

Chapman, M.G., Bulleri, F., 2003. Intertidal seawalls - new features of landscape in intertidal envornments. Landscape and Urban Planning 62, 159-172.

Charles, F., Grémare, A., Amouroux, J.-M., 1996. Ingestion rates and absorption efficiencies of *Abra ovata* (Mollusca : Bivalvia) fed on macrophytobenthic detritus. Estuarine, Coastal and Shelf Science 42, 83-102.

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., Jorgensen, N.M., Norderhaug, K.M., 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., Jorgensen, N.M., Norderhaug, K.M., 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.

Coma, R., Ribes, M., Gili, J.-M., Hughes, R.N., 2001. The ultimate opportunists: consumers of seston. Marine Ecology Progress Series 219, 305-308.

Connan, S., Goulard, F., Stiger, V., Deslandes, E., Ar Gall, E., 2004. Interspecific and temporal variation in phlorotannin levels in an assemblage of brown algae. Botanica Marina 47, 410-416.

Cruz-Rivera, E., Hay, M.E., 2000. Can quantity replace qualtity? food choice, compensatory feeding, and fitness of marine mesograzers. Ecology 81, 201-219.

Cruz-Rivera, E., Hay, M.E., 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.

Currin, C., Newell, S., Paerl, H., 1995. The role of standing dead *Spartina alterniflora* and benthic micoralgae in salt marsh food webs: considerations based on multiple stable isotopes analysis. Marine Ecology Progress Series 121, 99-116.

D

Dalerum, F., Angerbjörn, A., 2005. Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occuring stable isotopes. Oecologia 144, 647-658.

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.

Davies, A.J., Johnson, M.P., Maggs, C.A., 2007. Limpet grazing and loss of *Ascophyllum nodosum* canopies on decadal time scales. Marine Ecology Progress Series 339, 131-141.

Dawczynski, C., Schubert, R., Jahreis, G., 2007. Amino acids, fatty acids, and dietary fibre in edible seaweed products. Food Chemistry 103, 891-899.

Dayton, P.K., 1985. Ecology of kelp communities. Annual Review of Ecology and Systematic 16, 215-245.

Decottignies, P., Beninger, P.G., Rincé, Y., R.J., R., Riera, P., 2007. Exploitation of natural food sources by two sympatric, invasive suspension-feeder: *Crassostrea gigas* and *Crepidula fornicata*. Marine Ecology Progress Series 334, 179-192.

DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochimica et Cosmochimica Acta 42, 495-506.

Duarte, C.M., Cebrian, J., 1996. The fate of marine autotrophic production. Limnology and Oceanography 41, 1758-1766.

Dubois, S., Blin, J.-L., Bouchaud, B., Lefebvre, S., 2007a. Isotope trophic-step fractionation of suspension-feeding species: implications for food partitioning in coastal ecosystems. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 351, 121-128.

Dubois, S., Orvain, F., Marin-Léal, J.C., Ropert, M., Lefebvre, S., 2007b. Small-scale spatial variability of food partitioning between cultivated oysters and associated suspension-feeding species, as revealed by stable isotopes. Marine Ecology Progress Series 336, 151-160.

Duggins, D.O., Eckman, J.E., 1994. The role of kelp detritus in the growth of benthic suspension feeders in an understory kelp forest. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 176, 53-68.

Duggins, D.O., Eckman, J.E., 1997. Is kelp detritus a good food for suspension feeders? Effects of kelp species, age and secondary metabolites. Marine Biology 128, 489-495.

Duggins, D.O., Simenstad, C., Estes, J.A., 1989. Magnification of secondary production by kelp detritus in coastal marine ecosystems. Science 245, 270-273.

Dunton, K.H., 2001. $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ measurements of Antarctic Peninsula fauna: trophic relationships and assimilation of benthic seaweeds. American Zoologist 41, 99-112.

F

Fellerhoff, C., Voss, M., Wantzen, K.M., 2003. Stable carbon and nitrogen isotope signatures of decomposing tropical macrophytes. Aquatic Ecology 37, 361-375.

Fenton, G.E., Ritz, D.A., 1988. Changes in carbon and hydrogen stable isotope ratios of macroalgae and seagrass during decomposition. Estuarine, Coastal and Shelf Science 26, 429-436.

Fisher, J.A.D., 2007. Variation among dogwhelks (*Nucella lapillus*) modifies predator-prey interactions within intertidal assemblages. Dissertation Abstratcts International 68, no. 07. suppl. B. 170pp.

Fleurence, J., 1999. Seaweed proteins, nutritional aspects and potential uses. Trends in Food Science and Technology 10, 25-28.

Fleurence, J., Gutbier, G., Mabeau, S., Leray, C., 1994. Fatty acids from 11 marine macroalgae of the French Brittany coast. Journal of Applied Phycology 6, 527-532.

Fredriksen, S., 2003. Food web studies in a Norwegian kelp forest based on stable isotope ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) analysis. Marine Ecology Progress Series 260, 71-81.

Fry, B., Sherr, E., 1984. $\delta^{13}C$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. Contributions in Marine Science 27, 13-47.

G

Gagné, J.A., Mann, K.H., Chapman, A.R.O., 1982. Seasonal patterns of growth and storage in *Laminaria longicruris* in relation to differing patterns of availability of nitrogen in the water. Marine Biology 69, 91-101.

Gazeau, F., Smith, S.V., Gentili, B., Frankignoulle, M., Gattuso, J.P., 2004. The european coastal zone: characterization and first assessment of ecosystem metabolism. Estuarine, Coastal and Shelf Science 60, 673-694.

Glasby, T.M., 1999. Differences between subtidal epibiota on pier pilings and rocky reefs at marinas in Sydney, Australia. Estuarine, Coastal and Shelf Science 48, 281-290.

Glasby, T.M., Connell, S.D., 1998. Urban structures as marine habitats. Ambio 28, 595–598.

Glasstetter, M., Senn, D.G., 1986. Oral feeding apparatus and feeding behaviour of *Balanus crenatus* (Cirripedia, Crustacea) on the coast of Luc-sur-Mer (Normandy, France). Vie et Milieu 36, 75-79.

Golléty, C., 2008. Fonctionnement (métabolisme et réseau trophique) d'un système intertidal rocheux abrité, la zone à *Ascophyllum nodosum*, relation avec la biodiversité algal et animale. Thèse de doctorat. Université Pierre et Marie Curie.

Golléty, C., Migné, A., Davoult, D., 2008. Benthic metabolism on a sheltered rocky shore: role of the canopy in the carbon budget. Journal of Phycology 44, 1146-1153.

Graham, A.F.R.S. (ed) (1988) Molluscs: Prosobranch and pyramidellid gastropods. Leiden, New York, Kobenhavn, Köln

Graham, M.H., 2004. Effects of local deforestation on the diversity and structure of southern California giant kelp forest food webs. Ecosystems 7, 341-357.

Graham, M.H., Kinlan, B.P., Druehl, L.D., Garske, L.E., Banks, S., 2007. Deep-water kelp refugia as potential hotspots of tropical marine diversity and productivity. Proceeding of the National Academy of Science USA 104, 16576-16580.

Granado, I., Caballero, P., 2001. Feeding rates of *Littorina striata* and *Osilinus atratus* in relation to nutritional quality and chemical defenses of seaweeds. Marine Biology 138, 1213-1224.

Grall, J., Glémarec, M., 1997. Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbations in the Bay of Brest. Estuarine, Coastal and Shelf Science 44A, 43-53.

Grall, J., Le Loc'h, F., Guyonnet, B., Riera, P., 2006. Community structure and food web based on stable isotopes ($\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$) analysis of a North Eastern Atlantic maerl bed. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 338, 1-15.

Gray, J.S., 1997. Marine biodiversity: patterns, threats and conservation needs. Biodiversity and Conservation 6, 153-175.

Grémare, A., Medernach, L., DeBovee, F., Amouroux, J.-M., Vetion, G., Albert, P., 2002. Relationships between sedimentary organics and the benthic meiofauna on the continental shelf and the upper slope of the Gulf of Lions (NW Mediterranean). Marine Ecology Progress Series 234, 85-94.

Grémare, A., Medernach, L., DeBovee, F., Amouroux, J., Charles, F., Dinet, A., Vetion, G., Albert, P., Colomines, J.C., 2003. Relationship between sedimentary organic matter and benthic fauna within the Gulf of Lion: synthesis on the identification of new biochemical descriptors of sedimentory organic nutritional value. Oceanologica Acta 26, 391-406.

Guyonnet, B., Grall, J., Vincent, B., 2008. Modified otter trawl legs to reduce damage and mortality of benthic organisms in North East Atlantic fisheries (Bay of Biscay). Journal of Marine Systems 72, 2-16.

H

Haberman, K.L., Ross, R.M., Quetin, L.B., Vernet, M., Nevitt, G.A., Kozlowski, W., 2002. Grazing by Antarctic krill *Euphausia superba* on *Phaeocystis antarctica*: an immunochemical approach. Marine Ecology Progress Series 241, 139-149.

Hagen, N.T., 1983. Destructuve grazing of kelp beds by sea urchins in Vestfjorden, Northern Norway. Sarsia 68, 177-190.

Harrold, C., Light, K., Lisin, S., 1998. Organic enrichment od submarine-canyon and continental-shelf benthic communities by macroalgal drift imported from nearshore kelp forest. Limnology and Oceanography 43, 669-678.

Hawkins, S.J., Watson, D.C., Hill, A.S., Harding, S.P., Kyriakides, M.A., Hutchinson, S., Norton, T.A., 1989. A comparison of feeding mechanisms in microphagous, herbivorous, intertidal prosobranch in relation to ressource partitioning. Journal of Molluscan Studies 55, 151-165.

Haines, E., Montague, C., 1979. Food sources of estuarine invertebrates analysed using $^{13}C/^{12}C$ ratios. Ecology 60, 48-56.

Hay, M.E., Fenical, W., 1988. Marine plant-herbivor interactions: the ecology of chemical defense. Annual Review of Ecology and Systematic 19, 111-145.

Hay, M.E., Duffy, J.E., Pfister, C.A., Fenical, W., 1987. Chemical defences against marine herbivores: are amphipods insects equivalents? Ecology 68, 233-245.

Hemmi, A., Jormalainen, V., 2004. Geographic covariation of chemical quality of the host alga *Fucus vesiculosus* with fitness of the herbivorous isopod *Idotea baltica*. Marine Biology 145, 759-768.

Herbreteau, F., Coiffard, J.M., Derrien, A., De Roeck-Holtzhauer, Y., 1997. The fatty acid composition of five species of macroalgae. Botanica Marina 40, 25-27.

Hily, C., Jean, F., 1997. Macrobenthic biodiversity in intertidal habitats of the Iroise bioshere reserve (Brittany, France). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 77, 311-323.

Hill, J.M., McQuaid, C.D., 2009. Variability in the fractionation of stable isotopes during degradation of two intertidal red algae. Estuarine, Coastal and Shelf Science 82, 397-405.

Hobbie, J.E., Larrson, U., Elmgren, R., Fry, B., 1990. Seawage derived ^{15}N in the Baltic traced in *Fucus*. Eos 71, 190.

Hoeinghaus, D.J., Zeug, S.C., 2008. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? Comment. Ecology 89, 2353-2357.

Hoyt, M., Fleeger, J.W., Siebeling, R., Feller, R.J., 2000. Serological estimation of prey-predator gut-residence time and quantification of meal size for grass shrimp consuming meiofaunal copepods. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 248, 105-119.

Humborg, C., Fennel, K., Pastuszka, M., Fennel, W., 2000. A bow model approach for a long-term assessment of estuarine eutrophication, Szczecin lagoon, Southern Baltic. Journal of Marine Systems 25, 387-403.

J

Jacob, U., Mintenbeck, K., Brey, T., Knust, R., Beyer, K., 2005. Stable isotope food web studies: a case for standardized sample treatment. Marine Ecology Progress Series 287, 251-253.

Jenkins, S., Hartnoll, R., 2001. Food supply, grazing activities and growth rate in the limpet *Patella vulgata* L.: a comparison between exposed and sheltered shores. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 258, 123-139.

Jenkins, S.R., Hawkins, S.J., Norton, T.A., 1999. Direct and indirect effects of a macroalgal canopy and limpet grazing in structuring a sheltered inter-tidal community. Marine Ecology Progress Series 188, 81-92.

Jennings, S., Renones, O., Morales-Nin, B., Polunin, N., Moranta, J., Coll, J., 1997. Spatial variation in the ^{15}N and ^{13}C stable isotope composition of plant, invertebrates and fishes on Mediterranean reefs: implications for the study of trophic pathways. Marine Ecology Progress Series 146, 109-116.

K

Kaehler, S., Pakhomov, E., McQuaid, C., 2000. Trophic structure of the marine food web at the Prince Edward Islands (Southern Ocean) determined by $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ analysis. Marine Ecology Progress Series 208, 13-20.

Kaehler, S., Pakhomov, E., Kalin, R.M., 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.

Kanaya, G., Takagi, S., Nobata, E., Kikuchi, E., 2007. Spatial dietary shift of macrozoobenthos in a brackish lagoon revealed by carbon and nitrogen stable isotope ratios. Marine Ecology Progress Series 345, 117-127.

Kang, C.-K., Choy, E.J., Son, Y., Lee, J.-Y., Kim, J.K., Kim, Y., Lee, K.-S., 2008. Food web structure of a restored macroalgal bed in the eastern Korean peninsula determined by C and N stable isotope analyses. Marine Biology 153, 1181-1198.

Karez, R., Engelbert, S., Sommer, U., 2000. Co-consumption and protecting coating: two new proposed effects of epiphytes on their macroalgal hosts in mesograzer-epiphyte-host interactions. Marine Ecology Progress Series 205, 85-93.

Khailov, K.M., Burlakova, Z.P., 1969. Release of dissolved organic matter by marine seaweeds and distribution of their total organic production to inshore communities. Limnology and Oceanography 14, 521-527.

Kon, K., Kurokura, H., Hayashizaki, K., 2007. Role of microhabitats in food webs of benthic communities in a mangrove forest. Marine Ecology Progress Series 340, 55-62.

Küpper, F.C., Kloareg, B., Guern, J., Potin, P., 2001. Oligoguluronates elicit an oxydative burst in brown algal kelp, *Laminaria digitata*. Plant Physiology 125, 279-291.

Kwak, T., Zedler, J., 1997. Food web analysis of southern California wetlands using stable isotopes. Oecologia 110, 262-277.

L

Laurand, S., Riera, P., 2006. Trophic ecology of the supralittoral rocky shore (Roscoff, France): a dual stable isotope ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) and experimental approach. Journal of Sea Research 56, 27-36.

Lawrence, J.M., 1975. On the relationship between marine plants and sea urchins. Oceanography and Marine Biology. An Annual Review 13, 213-286.

Layman, C.A., Arrington, D.A., Montana, C.G., Post, D., 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? Ecology 88, 42-48.

Lepoint, G., Nyssen, F., Gobert, S., Dauby, P., Bouquegneau, J., 2000. Relative impact of a seagrass bed and its adjacent epilithic algal community in consumer diets. Marine Biology 136, 513-518.

Levin, S.A., 1992. The problem of pattern and scale in ecology. Ecology 73, 1943-1967.

Le Hir, M., 2002. Les champs de blocs intertidaux à la pointe de Bretagne (France): Biodiversité, structure et dynamique de la macrofaune. Thèse de doctorat. Université de Bretagne Occidentale.

Le Hir, M., Hily, C., 2005. Macrofaunal diversity and habitat structure in intertidal boulder fields. Biodiversity and Conservation 14, 233-250.

Le Loc'h, F., Hily, C., Grall, J., 2008. Benthic community and food web structure on the continental shelf of the Bay of Biscay (North Eastern Atlantic) revealed by stable isotope analysis. Journal of Marine Systems 72, 17-34.

Le Pape, O., Del Amo, Y., Menesguen, A., Aminot, A., Quequiner, B., Treguer, P., 1996. Resistance of a coastal ecosystem to increasing eutrophic conditions: the Bay of Brest (France), a semi-enclosed zone of Western Europe. Continental Shelf Research 16, 1885-1907.

Little, C., Kitching, J.A. (1996) The biology of rocky shores. Oxford University Press, Oxford

Lorrain, A., Paulet, Y.-M., Chauvaud, L., Savoye, N., Donval, A., Saout, C., 2002. Differential $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ signatures among scallop tissues: implications for ecology and physiology. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 275, 47-61.

Lourenço, S.O., Barbarino, E., De Paula, J.C., Pereira, L.O., Lanfer Marquez, U.M., 2002. Amino acid composition, protein content and calculation of nitrogen-to-protein conversion factors for 19 tropical seaweeds. Phycological Research 50, 233-241.

Lowry, O.H., Rosebrough, N.J., Farr, A.L., Randall, R.J., 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. Journal of Biological Chemistry 1, 265-275.

M

Machas, R., Santos, R., Peterson, B., 2006. Elemental and stable isotopes composition of *Zostera noltii* (Horneman) leaves during the early phases of decay in a temperate mesotidal lagoon. Estuarine, Coastal and Shelf Science 66, 21-29.

Magalhaes, C.M., Bordalo, A.A., Wiebe, W.J., 2003. Intertidal biofilms on rocky substratum can play a major role in estuarine carbon and nitrogen dynamics. Marine Ecology Progress Series 258, 275

Mai, K., Mercer, J.P., 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.

Maksymowska, D., Richard, P., Piekarek-Jankowska, H., Riera, P., 2000. Chemical and isotopic composition of the organic matter sources in the Gulf of Gdansk (Southern Baltic Sea). Estuarine, Coastal and Shelf Science 51, 585-598.

Mallela, J., Harrod, C., 2008. $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ reveal sigificant differences in the coastal foodwebs of the seas surrounding Trinidad and Tobago. Marine Ecology Progress Series 368, 41-51.

Mann, K.H., 1972. Macrophyte production and detritus food chains in coastal waters. Memoria del Istitute Italiano de Idrobiologia 29, 353-383.

Mann, K.H., 1973. Seaweeds: their productivity and strategy for growth. Science 182, 975-981.

Mann, K.H. (1982) Ecology of coastal waters. A system approach. Oxford.

Mayer, L.M., Schick, L.L., Sawyer, T., Plante, C.J., Jumars, P.A., Self, R.L., 1995. Bioavailable amino acids in sediments: a biomimetic, kinetics-based approach. Limnology and Oceanography 40, 511-520.

McClelland, J.W., Valiela, I., 1998. Changes in food web structure under the influence of increased anthropogenic nitrogen inputs to estuaries. Marine Ecology Progress Series 168, 259-271.

McClelland, J.W., Valiela, I., Michener, R.H., 1997. Nitrogen-stable isotope signature in estuarine food webs: a record of increasing urbanization in coastal watersheds. Limnology and Oceanography 42, 930-937.

McCutchan Jr, J., Lewis, W., Kendall, C., McGrath, C., 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. Oikos 102, 378-390.

McDermid, K.J., Stuercke, B., 2003. Nutritional composition of edible Hawaiian seaweeds. Journal of Applied Phycology 15, 513-524.

McGuinness, K.A., Underwood, A.J., 1986. Habitat structure and the nature of communities on intertidal boulders. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 104, 97-123.

Meziane, T., Bodineau, L., Retiere, C., Thoumelin, G., 1997. The use of lipid markers to define sources of organic matter in sediment and food web of the intertidal salt-marsh-flat ecosystem of Mont-Saint-Michel Bay, France. Journal of Sea Research 38, 47-58.

Muntz, L., Ebling, F.J., Kitching, J.A., 1965. The ecology of Lough Ine. XIV. Predatory activity of large crabs. Journal of Animal Ecology 34, 315-329.

N

Nejstgaard, J.C., Frischer, M.E., Raule, C.L., Gruebel, R., Kohlberg, K.E., Verity, P.G., 2003. Molecular detection of algal prey in copepod gut and fecal pellets. Limnology and Oceanography: Methods 1, 29-38.

Newsome, S.D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., Phillips, D.L., 2007. A niche for isotopic ecology. Frontiers in Ecology and Environment 5, 429-436.

Newell, R., 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit-feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalves *Macoma balthica*. Proceedings of the Zoological Society of London 144, 25-45.

Nicotri, M., 1980. Factors involved in herbivore food preference. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 42, 13-26.

Norderhaug, K.M., 2004. Use of red algae as hosts by kelp-associted amphipods. Marine Biology 144, 225-230.

Norderhaug, K.M., 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, K.M., Christie, H., Fossa, J.H., 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, K.M., Nygaard, K., Fredriksen, S., 2006. Importance of phlorotanins content and C : N ratio of *Laminaria hyperborea* in determining its palatability as food for consumers. Marine Biology Research 2, 367-371.

Not, F., Latasa, M., Marie, D., Cariou, T., Vaulot, 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.

O

Odum, E.P., 1959. Fundamentals of ecology. Saunders W.B. Co., Londres. 574 pp.

Oksanen, L., Fretwell, S.D., Arruda, J., Niemela, P., 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary production. American Naturalist 118, 240-261.

P

Paine, R.T., Vadas, R.L., 1969. Calorific value of benthic algae and their postulated relation to invertebrate food preference. Marine Biology 4, 79-86.

Pauly, D., Christensen, V., 1995. Primary production required to sustain global fisheries. Nature 374, 255-257.

Pavia, H., Toth, G.B., 2000. Inducible chemical resistance to herbivory in the brown seaweed *Ascophyllum nodosum*. Ecology 81, 3212-3225.

Pavia, H., Carr, H., Aberg, P., 1999. Habitats and feeding preferences of crustacean mesoherbivores inhabiting the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. and its epiphytic macroalgae. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 236, 15-32.

Pennock, J.R., Velinsky, D.J., Ludlam, J.M., Sharp, J.H., 1996. Isotopic fractionation of ammonium and nitrate during uptake by *Skeletonema costatum*: Implications for $\delta^{15}N$ dynamics under bloom conditions. Limnology and Oceanography 41, 451-459.

Peduzzi, P., 1987. Dietary preferences and carbon absorption by two grazing gastropods, *Gibbula umbilicalis* (Linné) and *Jujubinus striatus* (Linné). Marine Ecology 8, 359-370.

Pérez, R., 1969. Croissance de *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux étudiée sur trois années consécutives. Proceedings of the International Seaweed Symposium 6, 329-344.

Persson, L., Diehl, S., Johansson, L., Andersson, G., Hamrin, S.F., 1992. Trophic interactions in temperate lake ecosystems : A test of food chain theory. American Naturalist 140, 59-84.

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, B., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecological studies. Annual Revue of Ecology and Systematics 18, 293-320.

Peterson, B., Howarth, R., Garritt, R., 1985. Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. Science 227, 1361-1363

Phillips, D.L., 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. Oecologia 127, 166-170.

Phillips, D.L., Gregg, J.W., 2003. Source partitioning using stable isotopes. Coping with too many sources. Oecologia 136, 261-269.

Pingree, R.D., Mardell, D.T., Maddock, L., 1985. Tidal mixing in the Channel Isles region derived from the results of remote sensing and measurements at sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science 20, 1-18.

Pinnegar, J.K., Polunin, N., 1999. Differential fractionation of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ among fish tissues: implications for the study of trophic structure. Functional Ecology 13, 225-231.

Pinnegar, J.K., Polunin, N., 2000. Contributions of stable isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. Oecologia 122, 399-409.

Post, D., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic positions: models, methods, and assumptions. Ecology 83, 703-718.

Post, D., Pace, M.L., Hairston Jr, N.G., 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. Nature 405, 1047-1049.

Potin, P., Bouarab, K., Salaün, J.-P., Pohnert, G., Kloareg, B., 2002. Biotic interactions of marine algae. Current Opinion in Plant Biology 5, 1-10.

R

Raffaelli, D., Hawkins, S., 1999. Intertidal ecology. Kluwer Academic Publishers. Londres. 356 pp.

Rau, G.H., Teyssie, J.-L., Rassoulzadegan, F., Fowler, S.W., 1990. $^{13}C/^{12}C$ and $^{15}N/^{14}N$ variations among size-fractionated marine particles: implications for their origin and trophic relationships. Marine Ecology Progress Series 59, 33-38.

Raven, J.A., Walker, D.I., Johnston, A.M., Handley, L.L., Kübler, J.E., 1995. Implications of ^{13}C natural abundance measurements for photosynthetic performance by marine macrophytes in their natural envirnment. Marine Ecology Progress Series 123, 193-205.

Raven, J.A., Johnston, A.M., Kübler, J.E., Korb, R., McInroy, S.G., Handley, L.L., Scrimgeour, C.M., Walker, D.I., Beardall, J., Vanderklift, M.A., Fredriksen, S., Dunton, K.H., 2002. Mechanistic interpretation of carbon isotope discrimination by marine macroalgae and seagrasses. Functional Plant Biology 29, 355-378.

Rice, D.L., 1982. The detritus nitrogen problem: new observations and perspectives from organic geochemistry. Marine Ecology Progress Series 9, 153-162.

Richoux, N.B., Froneman, P.W., 2008. Trophic ecology of dominant zooplankton and macrofauna in a temperate, oligotrophic South African estuary: a fatty acid approach. Marine Ecology Progress Series 357, 121-137.

Riera, P., 1998. $\delta^{15}N$ 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., 2007. Trophic subsidies of *Crassostrea gigas*, *Mytilus edulis* and *Crepidula fornicata* in the Bay of Mont Saint Michel (France): A $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ investigation. Estuarine, Coastal and Shelf Science 72, 33-41.

Riera, P., Richard, P., 1996. Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine bay of Marennes-Oléron. Estuarine, Coastal and Shelf Science 42, 347-360.

Riera, P., Richard, P., 1997. Temporal variations of $\delta^{13}C$ in particulate organic matter and oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oléron Bay (France): effect of freshwater inflow. Marine Ecology Progress Series 147, 105-115.

Riera, P., Hubas, C., 2003. Trophic ecology of nematodes from various microhabitats of the Roscoff Aber Bay (France): importance of stranded macroalgae evidenced through $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$. Marine Ecology Progress Series 260, 151-159.

Riera, P., Stal, L.J., Nieuwenhuize, J., 2000. Heavy $\delta^{15}N$ in intertidal benthic algae and invertebrates in the Scheldt estuary (The Netherlands): effects of river nitrogen inputs. Estuarine, Coastal and Shelf Science 51, 365-372.

Riera, P., Stal, L.J., Nieuwenhuize, J., 2002. $\delta^{13}C$ versus $\delta^{15}N$ of co-occuring molluscs within a community dominated by *Crassostrea gigas* and *Crepidula fornicata* (Oosterschelde, The Netherlands). Marine Ecology Progress Series 240, 291-295.

Riera, P., Stal, L.J., Nieuwenhuize, J., 2004. Utilization of food sources by invertebrates in a man-made intertidal ecosystem (Westerschelde, the Netherlands): a $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ study. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 84, 323-326.

Riera, P., Escaravage, C., Leroux, C., 2009. Trophic ecology of the rocky shore community associated to the *Ascophyllum nodosum zone* (Roscoff, France): a $\delta^{13}C$ vs $\delta^{15}N$ investigation. Estuarine, Coastal and Shelf Science 81, 143-148.

Rolff, C., 2000. Seasonal variation in $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of size-fractionated plankton at a coastal station in the northern Baltic proper. Marine Ecology Progress Series 203, 47-65.

Rooney, N., McCann, K.S., Gellner, G., Moore, J.C., 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. Nature 442, 265-269.

Rupérez, P., 2002. Mineral content of edible marine seaweeds. Food Chemistry 79, 23-26.

Russel-Hunter, W.D., 1970. Aquatic productivity. Macmillian. New York.

S

Sarà²r, G., De Pirro, M., Romano, C., Rumolo, P., Sprovieri, M., Mazzola, A., 2007. Sources of organic matter for intertidal consumers on *Ascophyllum*-shores (SW Iceland): a multi-stable isotope approach. Helgoland Marine Research 61, 297-302.

Schaal, G., 2006. Structure et fonctionnement du réseau trophique d'un écosystème fortement modifié : le système « digue – vasière – herbier » à proximité de la zone protuaire d'Arcachon. Apports des isotopes stables du carbone et de l'azote, et du programme Isosource. Rapport de stage de Master 2. Université Pierre et Marie Curie.

Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., 2008. Trophic coupling between two adjacent benthic food webs within a man-made intertidal area: A stable isotopes evidence. Estuarine, Coastal and Shelf Science 77, 523-534.

Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., sous presse a. 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.

Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., sous presse b. Trophic significance of the kelp *Laminaria digitata* (Lamour.) for the associated food web : a between-sites comparison. Estuarine, Coastal and Shelf Science.

Schaffelke, B., Lüning, K., 1993. A circannual rythm controls seasonal growth in the kelps *Laminaria hyperborea* and *L. digitata* from Helgoland (North Sea). European Journal of Phycology 29, 49-56.

Schmidt, S.N., Olden, J.D., Solomon, C.T., Vander Zanden, M.J., 2007. Quantitative approaches to the analysis of stable isotope food web data. Ecology 88, 2793-2802.

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). Helgoland Wissenschalft Meeresuntersuchungen 44, 39-51.

Sloane, J.F., Ebling, F.J., Kitching, J.A., Sylvia, J.L., 1957. The ecology of Lough Ine Rapids with special reference to water currents. V. The sedentary fauna of the Laminarian algae in the Lough Ine area. Journal of Animal Ecology 26, 197-211.

Steinarsdottir, M.B., Ingolfsson, A., Olafsson, E., 2009. Trophic relationships on a fucoid shore in south-western Iceland as revealed by stable isotope analyses, laboratory experiments, field observations and gut analyses. Journal of Sea Research 61, 206-215.

Steinberg, P.D., Estes, J.A., Winter, F.C., 1995. Evolutionary consequences of food chain length in kelp forest communities. Proceeding of the National Academy of Science USA 92, 8145-8148.

Steneck, R., Watling, L., 1982. Feeding capabilities and limitations of herbivorous molluscs: a functional group approach. Marine Biology 68, 299-319.

Stephenson, R.L., Tan, F.C., Mann, K.H., 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.

Sterner, R., Hessen, D.O., 1994. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. Annual Review of Ecology and Systematic 25, 1-29.

Sweeting, C.J., Jennings, S., Polunin, N., 2005. Variance in isotopic signatures as a descriptor of tissue turnover and degree of omnivory. Functional Ecology 19, 777-784.

Symondson, W.O.C., 2002. Molecular identification of prey in predator diets. Molecular Ecology 11, 627-641.

T

Takada, Y., 1999. Influence of shade and number of boulder layers on mobile organisms on a warm temperate bouder shore. Marine Ecology Progress Series 189, 171-179.

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.

Tenore, K., 1983. What controls the availability to animals of detritus derived from vascular plants: organic nitrogen or caloric availability? Marine Ecology Progress Series 10, 307-309.

Thomassen, S., Riisgard, H.U., 1995. Growth and energetics of the sponge *Halichondria panicea*. Marine Ecology Progress Series 128, 239-246.

Thompson, R.M., Hemberg, M., Starzomski, B.M., Shurin, J.B., 2007. Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real food webs. Ecology 88, 612-617.

Thornton, D.C.O., 2004. Formation of transparent exopolymeric particles (TEP) from macroalgal detritus. Marine Ecology Progress Series 282, 1-12.

Thornton, S.F., 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.

Tieszen, L.L., Boutton, T.W., Tesdahl, K.G., Slade, N.A., 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}C$ analysis of diet. Oecologia 57, 32-37.

Toth, G.B., Pavia, H., 2002. Lack of phlorotanins induction in the kelp *Laminaria hyperborea* in response to grazing by two gastropod herbivores. Marine Biology 140, 403-409.

V

Valiela, I., 1995. Marine ecological processes. Springer-Verlag, Inc., New York.

Van Alstyne, K.L., McCarthy III, J.J., Hustead, C.L., Duggins, D.O., 1999. Geographic variation in polyphenolic levels of Northeastern Pacific kelps and rockweeds. Marine Biology 133, 371-379.

Vander Zanden, M.J., Rasmussen, J.B., 2001. Variation in $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ trophic fractionation. Implications for aquatic food web studies. Limnology and Oceanography 46, 2061-2066.

Vander Zanden, M.J., Fetzer, W.W., 2007. Global patters of aquatic food chain length. Oikos 116, 1378-1388.

Vanderklift, M.A., Ponsard, S., 2003. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}N$ enrichment: a meta-analysis. Oecologia 136, 169-182.

Vanderklift, M.A., Wernberg, T., 2008. Detached kelps from distant sources are food subsidy for sea urchins. Oecologia 157, 327-335.

W

Winning, M.A., Connolly, R.M., Loneragan, N.R., Bunn, S.E., 1999. ^{15}N enrichment as a method of separating the isotopic signatures of seagrass and its epiphytes for food web analysis. Marine Ecology Progress Series 189, 189-294.

Wollast, R., 1991. The coastal organic carbon cycle: fluxes, sources, and sinks. In *Ocean Margin Processes in Global Change*, ed. RFC Mantoura, J-M Martin, R Wollast, pp. 365–81. Chichester, UK: Wiley & Sons

Wotton, R.S., 2004. The essential role of exopolymers (EPS) in aquatic systems. Oceanography and Marine Biology. Annual Review 42, 57-94.

Annexe 1 : Liste des espèces échantillonnées

Porifera (7)

Clathrina coriacea
Grantia compressa
Pachimatisma johnstonia
Tethya aurantium
Halichondria panicea
Hymeniacidon sanguinea
Haliclona sp.

Cnidaria (5)

Amphisbetia operculata
Dynamena pumilla
Anemonia viridis
Bunodactis verrucosa
Urticina felina

Nemertea (1)

Lineus longissimus

Sipuncula (1)

Golfingia vulgaris

Annelida (21)

Harmothoe imbricata
Harmothoe impar
Harmothoe sp.
Lepidonotus clava
Sthenelais boa
Arenicola marina
Cirriformia tentaculata
Eunice harrassi
Marphysa sanguinea
Glycera tridactyla
Perinereis cultrifera
Platynereis dumerilii
Eulalia viridis
Syllis hyalina
Amphitrite gracilis
Amphitrite groenlandica
Amphitrite sp.
Eupolymnia nebulosa
Nicolea venustula
Amphiglenia mediterranea
Sabella pavonina

Crustacea (31)

Chthamalus montagui
Balanus perforatus
Elminius modestus
Paragnathia formica
Dynamene bidentata
Idotea granulosa
Idotea pelagica
Synisoma lancifer
Gammarus locusta
Maera grossimana
Melita hergensis
Melita sp.
Elasmopus rapax
Ampithoe ramondi
Jassa falcata
Palaemon serratus
Athanas nitescens
Anapagurus hyndmanni
Pagurus bernhardus
Galathea squamifera
Galathea strigosa
Porcellana platycheles
Pisidia longicornis
Cancer pagurus
Necora puber
Liocarcinus arcuatus
Liocarcinus pusillus
Carcinus maenas
Pilumnus hirtellus
Xantho pillipes
Xantho incisus

Mollusca (32)

Leptochiton asellus
Leptochiton cancellatus
Callochiton septemvalvis
Acanthochitona fascicularis
Acanthochitona crinitus
Haliotis tuberculata
Diodora graeca
Tectura tessulata
Patella vulgata
Patella ulyssiponensis
Helcion pellucidum
Gibbula cineraria
Gibbula pennanti
Calliostoma zizyphinum
Jujubinus striatus
Tricolia pullus
Littorina obtusata
Trivia monacha
Trivia arctica
Nucella lapillus
Ocenebra erinacea
Ocinebrina aciculata
Nassarius reticulatus
Nassarius incrassatus
Aplysia fasciata
Berthella plumula
Jorunna tomentosa
Anomia ephippium
Mytilus edulis
Musculus marmoratus
Ostrea edulis
Chlamys varia

Bryozoa (4)

Electra pilosa
Membranipora membranacea
Schizoporella sp.
Flustrellidra hispida

Echinodermata (4)

Asterina gibbosa
Henricia sanguinolenta
Ophiothrix fragilis
Cucumaria sp.

Chordata (24)

Applidium pallidum
Fragarium elegans
Sydnium sp.
Didemnum maculosum
Didemnum candidum
Ascidia mentula
Ascidiella aspersa
Phallusia mammilata
Dendrodoa grossularia
Styela clava
Distomus variolosus
Botrylloides leachi
Botryllus schlosseri
Conger conger
Lepadogaster lepadogaster
Cilliata mustela
Nerophis lumbiciformis
Taurulus bubalis
Centrlabrus exoletus
Crenilabrus melops
Ctenolabrus rupestris
Labrus bergylta
Lipophrys pholis
Gobius paganellus

Annexe 2 : Liste des groupes trophiques utilisés dans cette thèse

Filtreurs

Clathrina coriacea
Grantia compressa
Pachimatisma johnstonia
Tethya aurantium
Halichondria panicea
Hymeniacidon sanguinea
Haliclona sp.
Amphisbetia operculata
Dynamena pumilla
Amphiglenia mediterranea
Sabella pavonina
Chthamalus montagui
Balanus perforatus
Elminius modestus
Jassa falcata
Porcellana platycheles
Pisidia longicornis
Anomia ephippium
Mytilus edulis
Musculus marmoratus
Ostrea edulis
Chlamys varia
Electra pilosa
Membranipora membranacea
Schizoporella sp.
Flustrellidra hispida
Ophiothrix fragilis
Cucumaria sp.
Applidium pallidum
Fragarium elegans
Sydnium sp.
Didemnum maculosum
Didemnum candidum
Ascidia mentula
Ascidiella aspersa
Phallusia mammilata
Dendrodoa grossularia
Styela clava
Distomus variolosus
Botrylloides leachi
Botryllus schlosseri

Brouteurs

Idotea granulosa
Idotea pelagica
Leptochiton asellus
Leptochiton cancellatus
Callochiton septemvalvis
Acanthochitona fascicularis
Acanthochitona crinitus
Haliotis tuberculata
Tectura tessulata
Patella vulgata
Patella ulyssiponensis
Helcion pellucidum
Gibbula cineraria
Gibbula pennanti
Jujubinus striatus
Tricolia pullus
Littorina obtusata
Aplysia fasciata

Déposivores

Golfingia vulgaris
Arenicola marina
Cirriformia tentaculata
Platynereis dumerilii
Amphitrite gracilis
Amphitrite groenlandica
Amphitrite sp.
Eupolymnia nebulosa
Nicolea venustula
Dynamene bidentata
Gammarus locusta
Maera grossimana
Melita hergensis
Melita sp.
Elasmopus rapax
Ampithoe ramondi
Athanas nitescens
Anapagurus hyndmanni
Galathea squamifera

Prédateurs

Anemonia viridis
Bunodactis verrucosa
Urticina felina
Lineus longissimus
Harmothoe imbricata
Harmothoe impar
Harmothoe sp.
Lepidonotus clava
Sthenelais boa
Eunice harrassi
Marphysa sanguinea
Glycera tridactyla
Perinereis cultrifera
Eulalia viridis
Syllis hyalina
Paragnathia formica
Synisoma lancifer
Palaemon serratus
Pagurus bernhardus
Galathea strigosa
Cancer pagurus
Necora puber
Liocarcinus arcuatus
Liocarcinus pusillus
Carcinus maenas
Pilumnus hirtellus
Xantho pillipes
Xantho incisus
Diodora graeca
Calliostoma zizyphinum
Trivia monacha
Trivia arctica
Nucella lapillus
Ocenebra erinacea
Ocinebrina aciculata
Nassarius reticulatus
Nassarius incrassatus
Berthella plumula
Jorunna tomentosa
Asterina gibbosa
Henricia sanguinolenta
Conger conger
Lepadogaster lepadogaster
Cilliata mustela
Nerophis lumbiciformis
Taurulus bubalis
Centrlabrus exoletus
Crenilabrus melops
Ctenolabrus rupestris
Labrus bergylta
Lipophrys pholis
Gobius paganellus

Annexe 3 : Liste des publications

Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., 2008. Trophic coupling between two adjacent benthic food webs within a man-made intertidal area: A stable isotopes evidence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 77, 523-534. doi:10.1016/j.ecss.2007.10.008

Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., sous presse. 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*. doi:10.1016/j.seares.2009.09.002

Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., sous presse. Trophic significance of the kelp *Laminaria digitata* (Lamour.) for the associated food web : a between-sites comparison. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. doi:10.1016/j.ecss.2009.09.027

Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., Grall, J., sous presse. A seasonal stable isotope survey of the food web associated to peri-urban rocky shore. *Marine Biology*. doi: 10.1007/s00227-009-1316-9

Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., en préparation. Microhabitats on rocky shores induce small scale variability of trophic pathways.

Résumé

L'objectif de ce travail est de caractériser la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques associés aux écosystèmes de la frange infralittorale rocheuse en Bretagne, à canopée de *Laminaria digitata* ou fortement affectés par l'activité humaine. Contrairement aux études précédentes, le réseau trophique n'apparaît simplifié ni fonctionnellement ni structurellement en milieu anthropisé, probablement en lien avec la complexité topographique de l'habitat, permettant la coexistence de plusieurs voies de transfert trophique menant à des prédateurs exploitant des niches trophiques variées. Les résultats mettent en évidence pour les trois sites étudiés que le réseau trophique se base sur une large diversité de sources et, en particulier, que *L. digitata* ne représente pas une source de nourriture majoritaire à l'état frais pour la majorité des consommateurs. L'utilisation de cette algue par les différents groupes trophiques semble toutefois varier en fonction des conditions locales, à l'état fraîche comme sous forme détritique. Enfin, nos résultats montrent un lien entre la microstructure spatiale de l'habitat rocheux et une variabilité de certaines voies de transfert trophiques à très fine échelle. L'ensemble de ces résultats suggère que les écosystèmes rocheux de la frange infralittorale sont caractérisés par une forte diversité fonctionnelle qui contribue au maintien d'une importante biodiversité dans ces milieux.

Abstract

The aim of this thesis was to characterize food web's structure and functioning on Northern Brittany infralittoral fringe ecosystems, with *Laminaria digitata* canopy or in highly man-disturbed environments. Contrarily to previous studies; the food webs did not exhibit any functional or structural simplifications, likely owing to the topographical complexity of the habitat, which allows the coexistence of various trophic pathways including predators foraging in different trophic niches. Our results show in the three sites studies that the food web is based on a wide diversity of sources and, in particular, that *L. digitata* does not represent the main food source for most consumers. The use of this alga by the different trophic groups seems to vary according to local conditions, both as fresh food or as detritic food. Finally, our results show the link between habitat microscale spatial structure of rocky shores and the variability of trophic pathways at very fine spatial scale. Our results suggest that these ecosystems are characterized by an important functional diversity, which supports the high biodiversity of these environments.