



Fonctionnement (métabolisme et réseau trophique) d'un système intertidal rocheux abrité, la zone à *Ascophyllum nodosum*, relation avec la biodiversité algale et animale

Claire Golléty

► To cite this version:

Claire Golléty. Fonctionnement (métabolisme et réseau trophique) d'un système intertidal rocheux abrité, la zone à *Ascophyllum nodosum*, relation avec la biodiversité algale et animale. Biodiversité et Ecologie. Paris 6, 2008. Français. NNT : . tel-01110988

HAL Id: tel-01110988

<https://hal.sorbonne-universite.fr/tel-01110988>

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'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE**

Spécialité
Océanographie Biologique

Présentée par

Mlle. Claire GOLLÉTY

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

**Fonctionnement (métabolisme et réseau trophique) d'un
système intertidal rocheux abrité, la zone à *Ascophyllum
nodosum*, relation avec la biodiversité algale et animale**

Soutenue le 5 décembre 2008

Devant le jury composé de :

Pr. Jacques CLAVIER, Université de Bretagne Occidentale
Dr Pierre RICHARD, CNRS - Université La Rochelle
Pr Bernard KLOAREG, Université Pierre et Marie Curie
Dr Valérie STIGER, Université de Bretagne Occidentale
Pr Dominique DAVOULT, Université Pierre et Marie Curie
Dr Pascal RIERA, Université Pierre et Marie Curie

(Rapporteur)
(Rapporteur)
(Président du Jury)
(Examineur)
(Directeur de thèse)
(Directeur de Thèse)

Remerciements

Ca y est ! Voilà ! Enfin ! Enfin... Voilà....Ca y est...[†]

Je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement Dominique Davoult et Pascal Riera de m'avoir fait confiance pour travailler sur ce sujet de thèse. Merci pour votre disponibilité, votre écoute, vos conseils, merci d'avoir comblé une partie de mes (nombreuses !) lacunes de statistiques et aussi merci de vous être assurés que je prenais assez de vacances et que je tenais le coup pendant la rédaction de ce manuscrit : vous aurez été bien plus que juste des 'encadrants' ou des 'chefs' ! Merci Dominique de m'avoir acceptée dans ton bureau et surtout de m'avoir supportée pendant bientôt quatre ans. Merci pour les nombreux surnoms et tous mes « fiancés » : grâce à toi j'ai l'embarras du choix !

Je remercie tous les membres du jury, les rapporteurs le Dr Pierre Richard et le Pr Jacques Clavier et les examinateurs le Dr Valérie Stiger-Pouvreau et le Pr Bernard Kloareg d'avoir accepté de corriger ce travail de thèse et de s'être déplacé pour venir m'écouter.

J'adresse un très grand merci à tous les membres de l'équipe écologie benthique. Merci à tous les permanents pour toutes les connaissances et les compétences que vous êtes toujours prêts à partager. Merci à tous ceux qui ont contribué aux nombreux moments agréables de ce séjour en écologie benthique. Merci plus particulièrement à Franck pour toutes les connaissances de faunistique que tu es toujours prêt à transmettre aux étudiants et surtout pour ton accueil lorsque j'ai visité le laboratoire et la Station Biologique pour la première fois. Merci à Eric d'avoir vu mon dossier « d'étudiante américaine » comme un atout et pas seulement comme une difficulté administrative. Merci à Thierry de ta disponibilité en tant que « bureau voisin » et pour l'ambiance aux pauses café. Merci à Caro, pour tout le terrain (et encore désolée pour tes épaules), pour m'avoir prêté ta voiture quand j'ai cru que je ne tiendrais pas le coup pour mon premier hiver 'coincée' à Roscoff, pour l'ambiance au labo et les soirées 'tri-déterm'/broyage d'échantillons ! Merci à Gauthier pour les discussions isotopes, les échanges d'articles et pour avoir relu plusieurs chapitres de cette thèse pendant les matchs d'échecs ! Merci à Cédric pour mes connaissances sur les bactéries. Un grand merci à Renaud, Aline, Dominique, Pascal, Caro, Gauthier, Franck, François, Céline, Vincent, Jihane, Sakina, Cédric, Gaspard, Sophie et Brice pour m'avoir aidé sur le terrain (même si les cloches, c'est moins drôle que la

déterm) ou juste pour m'avoir aidé à transporter le matériel ; pour avoir plusieurs fois risqué d'être coincés par la marée sur l'Ile Verte et pour avoir surveillé depuis le labo que je rentres à temps ; enfin merci à tous ceux qui sont venus aussi en hiver, sous la pluie (ou la grêle), quand l'eau transforme les doigts en knackies et parfois même les weekends : c'est aussi grâce à toute votre aide que j'ai pu réaliser ce travail de thèse.

Ce travail n'aurait d'ailleurs pas non plus été possible sans la participation de nombreuses personnes de la Station Biologique. Je remercie évidemment tous les personnels des services communs qui participe à la vie à la Station et rendent possible notre travail au laboratoire. Plus particulièrement, je tiens à remercier Cédric Leroux pour avoir passé les échantillons d'isotopes stables au spectromètre ; Nicole Guyard, pour tous les articles que tu nous fournis et pour ton aide sur Photoshop ; Thierry Cariou pour les données SOMLIT et les mesures de PAR ; tous les membres du service mer, pour les sorties en mer, pour les prélèvements d'eau, pour toute l'aide logistique sur le terrain ou pour y accéder et aussi pour être venue nous chercher quand la marée remontait plus vite que nous ! Vous avez tous participé à ce travail et votre aide m'a été précieuse.

Je souhaite à présent remercier tous ceux qui ont contribué à ce que mon séjour à Roscoff soit si agréable. Merci à la Drink team, au moins pour la transition master-thèse. Merci (dans le désordre) à Sakina, Jihane, Jérôme, François, PO, Sophie, Andrés, Daniella, Valeria pour votre amitié, pour toutes les bonnes recettes partagées et tous les bons moments ! Merci les filles pour les soirées tricot ces derniers mois qui m'ont aidé à ne pas devenir folle : promis je reviens bientôt ! Merci à toute la troupe de l'Association Roscovite Théâtrale : Merci à Chantal de m'avoir fait confiance et merci à tous de m'avoir fait découvrir la vie à Roscoff en dehors de la Station. Merci pour tous les bons moments, et les moins bons, passés sur scène ou en dehors ! Merci enfin à Tételle, Yves et Clau pour tout : j'ai hâte de vous revoir !

Laure, je te consacre un grand merci rien que pour toi : merci d'être toujours disponible, même après des mois d'absence ! Merci pour ton intérêt sur la vie des moules, les balanes, la classification des invertébrés et d'avoir retenu ma blague muséum préférée : je crois que tu es la plus scientifique de tous les non-scientifiques que je connais ! Merci pour les soirées sans fin, les lectures, les cartes postales magnifiques et ton choix du timbre 'rien que pour moi' et merci de m'avoir aidé à me lancer sur Photoshop : je te dois beaucoup dans la réalisation de mes figures... qui aurait cru que l'écologie benthique pouvait autant bénéficier de l'architecture d'intérieur !!!

Je ne remercierais jamais assez toute ma famille : merci pour vos encouragements et votre soutien ; merci à ceux qui ont fait le déplacement jusqu'à Roscoff pour venir m'écouter. Je remercie plus particulièrement mes parents pour votre soutien, votre confiance depuis le début de mes études et pour avoir toujours respecté mes choix même s'ils ont été parfois difficiles à supporter. Merci, merci, merci : c'est aussi grâce à vous que je suis là aujourd'hui.

Enfin, parce que je garde toujours le meilleur pour la fin, merci Jeff pour TOUT...

*"I'd like to be under the sea
in an Octopus' garden in the shade"*

Ringo Starr (1969)

Table des matières

Liste des tableaux.....	ix
-------------------------	----

Liste des figures.....	xi
------------------------	----

Introduction.....	1
-------------------	---

1	Fonctionnement et biodiversité des écosystèmes côtiers	1
1.1.	Etude du fonctionnement des écosystèmes.....	2
1.2.	Diversité spécifique et fonctionnelle : relation avec le fonctionnement des écosystèmes	3
2	Le milieu rocheux intertidal.....	4
2.1.	Etude du métabolisme.....	4
2.2.	Etude des réseaux trophiques	7
3	Ascophyllum nodosum	9
3.1.	Description de l'espèce	9
3.2.	Fonctionnement de la zone à <i>Ascophyllum nodosum</i>	11
4	Questions abordées pendant la thèse	12

Chapitre I : Matériel et Méthodes.....	15
--	----

I.1.	Sites d'étude.....	15
I.1.1.	Description des sites de Roscoff.....	15
I.1.2.	Description des sites supplémentaires le long des côtes bretonnes	17
I.2.	Estimations du recouvrement, des densités, des longueurs et des biomasses d'A. nodosum et de F. serratus	19
I.2.1.	Mesures des recouvrements, densités, longueurs et circonférences et structure de population d'A. nodosum.....	19
I.2.2.	Échantillonnage et mesure directe et indirecte de la biomasse d'A. nodosum	20
I.2.3.	Mesures du recouvrement, des densités et des biomasses de Fucus serratus	21
I.3.	Echantillonnage de la communauté algale et animale.....	21
I.3.1.	Diversité et biomasse algales.....	21
I.3.2.	Diversité et biomasse animales.....	21
I.4.	Utilisation des signatures isotopiques pour l'étude du réseau trophique	22

I.4.1. Principe de la méthode	22
I.4.2. Prélèvements et préparation des échantillons	24
I.5. Métabolisme benthique	28
I.5.1. Principes de la mesure <i>in situ</i> des flux de CO ₂	28
I.5.2. Calcul de la production primaire et de la respiration de la communauté	29
I.5.3. Mesure des flux de CO ₂ à l'interface air-substrat	30
I.5.4. Mesures de la production primaire en fonction de l'irradiance	33
I.5.5. Effet de la dessiccation sur le métabolisme de la zone à <i>A. nodosum</i>	34
I.5.6. Production secondaire et calcification des balanes	34
I.6. Paramètres physiques de la zone à <i>A. nodosum</i> de l'Ile Verte	36
I.7. Etats des stocks d'<i>A. nodosum</i> en Bretagne et relation avec la diversité	37
I.8. Bilan annuel de la zone à <i>A. nodosum</i>	37
I.9. Études expérimentales	39
I.9.1. Effet de la récolte totale ou partielle d' <i>A. nodosum</i> sur la diversité et le fonctionnement	39
I.9.2. Effet du retrait de la canopée de <i>Fucus serratus</i> sur le fonctionnement	40
I.10. Analyses statistiques	41
I.10.1. Régressions linéaires	41
I.10.2. Régressions non linéaires	41
I.10.3. Analyses multivariées	42
I.10.4. Tests statistiques	42
 <i>Chapitre II: Description de la zone à <i>Ascophyllum nodosum</i> en Bretagne</i>	 45
II.1. Introduction	45
II.2. Description des stocks et des communautés associées	47
II.2.1. Stocks et structures de population d' <i>A. nodosum</i>	47
II.2.2. Communautés algales associées à <i>A. nodosum</i>	50
II.2.3. Communautés animales associées à <i>A. nodosum</i>	52
II.3. Discussion	55
II.3.1. Etat des stocks en lien avec la récolte d' <i>A. nodosum</i>	55
II.3.2. Relation entre les communautés algales et animales et l'état des stocks d' <i>A.</i> <i>nodosum</i>	57
II.4. Synthèse	59

<i>Chapitre III: Bilan annuel des flux de carbone de la zone à <i>Ascophyllum nodosum</i></i>	61
III.1. Introduction	61
III.2. Construction du bilan annuel	62
III.2.1. Flux horaires et productivités	62
III.2.2. Paramètres photosynthétiques	65
III.2.3. Effet de la durée de l'émersion sur les flux globaux	68
III.2.4. Longueurs et biomasses moyennes d' <i>A. nodosum</i> sur l'Ile Verte	69
III.2.5. Construction du bilan annuel	69
III.3. Bilan annuel global et part de la canopée d'<i>A. nodosum</i>	76
III.4. Discussion	77
III.4.1. Variations des flux de carbone de la zone à <i>A. nodosum</i> à l'échelle annuelle et à l'échelle du cycle tidal	77
III.4.2. Bilan annuel des flux de carbone de la zone à <i>A. nodosum</i>	83
III.5. Synthèse	86
 <i>Chapitre IV: Rôle de la canopée dans le fonctionnement de l'étage médiolittoral moyen abrité</i>	 87
IV.1. Introduction	87
IV.2. Effet du retrait partiel ou total de la canopée d'<i>A. nodosum</i> sur le fonctionnement et la diversité de la zone	89
IV.2.1. Effet de la coupe sur la structure de la canopée	89
IV.2.2. Effet de la coupe sur le métabolisme	94
IV.2.3. Effet de la coupe sur la diversité algale et animale	96
IV.3. Comparaison des flux de la zone à <i>A. nodosum</i> à ceux d'autres milieux	105
IV.3.1. Etage médiolittoral moyen abrité (zone à <i>Ascophyllum nodosum</i> et <i>Fucus vesiculosus</i>)	105
IV.3.2. Etage médiolittoral inférieur abrité (zone à <i>Fucus serratus</i>)	106
IV.3.3. Etage médiolittoral moyen exposé (zone à balanes)	109
IV.4. Discussion	113
IV.4.1. Effet du retrait de la canopée sur le fonctionnement et la diversité de la zone	113
IV.4.2. Flux de carbone dans l'étage médiolittoral des estrans rocheux	117
IV.5. Synthèse	121

<i>Chapitre V : Architecture trophique de la zone à <i>Ascophyllum nodosum</i></i>	123
V.1. Introduction	123
V.2. Compositions isotopiques des sources et des consommateurs	124
V.2.1. Les sources	125
V.2.2. Les consommateurs	128
V.3. Discussion	130
V.3.1. Sources disponibles sur la zone à <i>A. nodosum</i>	130
V.3.2. Analyse des groupes trophiques de la zone à <i>A. nodosum</i>	133
V.3.3. Complexité trophique de l'habitat d' <i>A. nodosum</i>	140
V.4. Synthèse	142
 <i>Chapitre VI : Synthèse générale et perspectives</i>	143
VI.1. Métabolisme des zones à <i>A. nodosum</i> des côtes de Bretagne	143
VI.2. Rôle de la canopée dans le fonctionnement de la zone à <i>A. nodosum</i>	145
VI.3. Fonctionnement des milieux rocheux intertidaux	148
 <i>Bibliographie</i>	151

Liste des tableaux

Tableau I.1. : Calendrier des mesures réalisées sur les sites d'études de cette thèse. N, D, PSLC, WCaCO₃ = densités, diamètre rostro-carénal, poids sec libre de cendre et poids de calcaire moyens des cohortes des balanes, l et c = longueurs totales et circonférences maximales des individus d'*A. nodosum*, $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ = signatures isotopiques du carbone et de l'azote, PPN = production primaire nette de la communauté benthique, PPB = production primaire brute de la communauté, RC = respiration de la communauté benthique, Chl a = concentration de chlorophylle a, P/E = mesure de la production primaire en fonction de l'irradiance, PAR = radiations actives pour la photosynthèse. Les flèches indiquent le début et la fin de la période de thèse.

Tableau I.2. : Abondances moyennes des principaux isotopes stables utilisés en écologie.

Tableau I.3. : Liste complète des sources et consommateurs prélevés tous sites et dates confondus. Les sources en vert et les consommateurs en bleu ont été échantillonnés à chaque date, pour les deux sites, excepté *P. lanosa* et *C. rupestris* échantillonnés à l'Ile Verte en février et en mai; ce sont les échantillons sur lesquels les tests statistiques de variations saisonnières ont été réalisés.

Tableau I.4. : Succession des filtres utilisés pour étudier la relation entre la PPB et l'irradiance *in situ*. Une incubation supplémentaire se fait sans aucun filtre.

Tableau II.1. : Présence ('+'), nombre total et nombre moyen ($\pm$ écart-type) des taxons de la macrofaune observée aux cinq sites d'étude le long des côtes de Bretagne.

Tableau II.2. : Présence ('+') et densité lorsque cela était possible des taxons de la macrofaune, nombre total de taxons, nombre moyen ($\pm$ écart-type) de taxons (taxon.cadrat⁻¹) et des densités (ind.m⁻²) à chaque site.

Tableau III.1: Biomasses algales totales présentes sous la cloche benthique lors du suivi mensuel des flux d'*Ascophyllum nodosum* sur l'Ile Verte et part représentée par la biomasse d'*A. nodosum*.

Tableau III.2.: Paramètres photosynthétiques estimés sur la zone à *Ascophyllum nodosum* de l'Ile Verte d'avril 2007 à juin 2008. Pm (mgC.m⁻².h⁻¹) est la production primaire brute globale maximale, I_k (μmolphotons.m⁻².s⁻¹) l'irradiance saturante à laquelle cette production est atteinte et I_c (μmolphotons.m⁻².s⁻¹) l'irradiance minimum nécessaire pour que la production primaire brute globale compense la respiration de la communauté. *** p < 0,001.

Tableau III.3.: Biomasses algales totales (B_{tot}) présentes sous la cloche benthique lors de chaque mesure de P-I et standardisation de la Pm en fonction de cette biomasse.

Tableau III.4.: Part de la respiration globale due à la canopée (R_{canopée}) à l'émersion.

Tableau III.5.: Exemple de mesures de lumière à l'immersion en fonction de la hauteur d'eau sur la zone à *Ascophyllum nodosum* et pourcentage correspondant de la lumière incidente mesurée sur le toit de la Station Biologique de Roscoff le 13/06/2006.

Tableau IV.1. : Macroalgues identifiées au cours de l'étude de l'effet du retrait total ou partiel de la canopée d'*Ascophyllum nodosum*. Notez que le genre *Polysiphonia* possède

des espèces libres (gazonnante) et épiphytes (*P. lanosa* est une épiphyte obligatoire d'*A. nodosum*). *Fucus vesiculosus*, généralement fixée sur le substrat, peut également être épiphyte d'*A. nodosum*.

Tableau IV.2. : Taxons de la macrofaune identifiés au cours de l'étude de l'effet du retrait total ou partiel de la canopée d'*Ascophyllum nodosum*.

Tableau IV.3. : Moyennes ($\pm$ l'écart type) des densités, biomasses, calcimasses, productions organique et calcaire de *Chthamalus montagui* et *Elminius modestus* au site 1.

Tableau IV.4. : Moyennes ($\pm$ écart-type) des densités, biomasses, calcimasses, productions organique et calcaire au site 1 (*C. montagui* et *E. modestus*) et au site 2 (*E. modestus*).

Tableau IV.5. : Moyennes ($\pm$ écart-type) des flux de CO₂ (gC.m⁻².an⁻¹) issus de la respiration et issus de la calcification (1) des populations de *Chthamalus montagui* et d'*Elminius modestus* présentes au site 1; (2) au site 1, les deux espèces de balanes confondues; (3) au site 2, dominé par la population d'*E. modestus*.

Tableau IV.6. : Récapitulatif du métabolisme mesuré lors du suivi mensuel sur la zone à *Ascophyllum nodosum*, de l'étude expérimentale sur la zone à *A. nodosum*, de l'étude expérimentale sur la zone à *F. serratus* et du suivi sur la zone de balanes. PPB, production primaire brute globale, PPBs production primaire brute globale lorsque la zone a été maintenue sans canopée, PPBR production primaire brute résiduelle juste après le retrait de la canopée, RC respiration de la communauté, RCs, respiration de la communauté lorsque la zone a été maintenue sans canopée, RR respiration résiduelle juste après le retrait de la canopée. En grisé apparaissent les valeurs mesurées en l'absence (naturelle ou artificielle) de canopée algale.

Liste des figures

Figure 1: Distribution d'*Ascophyllum nodosum* à l'échelle globale (d'après Sharp 1987), délimitée au nord par le cercle polaire arctique et au sud par le 40^{ème} parallèle nord.

Figure 2: Photo de frondes d'*Ascophyllum nodosum* formant une canopée à l'émersion et dessin légendé d'une fronde en période de reproduction (réceptacles présents) et portant l'algue épiphyte obligatoire *Polysiphonia lanosa* (D'après M C Noailles). Noter que la distance du crampon au premier flotteur est plus généralement entre 10 et 20 cm (Baardseth 1955; observation personnelle).

Figure I.1.: Localisation du site de l'Ile Verte à Roscoff (a) et zones à *Fucus serratus*, en premier plan, et à *Ascophyllum nodosum*, plus haut sur l'estran, sur le site de l'Ile Verte à Roscoff (b).

Figure I.2.: Localisation des zones à balanes sur le site 1 (a), devant la Souris, et le site 2 (b), devant le vivier de la Station Biologique de Roscoff.

Figure I.3. : Sites d'échantillonnage des stocks d'*A. nodosum* et de la diversité associée à la canopée le long des côtes bretonnes (a) et zone à *Ascophyllum nodosum* sur le site de Penmarc'h (b).

Figure I.4. : Schéma fonctionnel (d'après Riera P. et Leroux C.) du couplage Analyseur élémentaire –Spectromètre de masse isotopique (EA-IRMS).

Figure I.5. : Le circuit fermé (a), contenant l'analyseur de gaz à infrarouge, est relié à la chambre benthique tandis que le capteur de PAR (b) est branché directement sur le data-logger.

Figure I.6. : Changement du CO₂ au cours du temps durant une incubation à la lumière, le retour à l'équilibre et une incubation à l'obscurité. La régression permettant le calcul des pentes est figurée en rouge.

Figure I.7. : Lors du suivi mensuel des flux de carbone de la zone à *A. nodosum*, la chambre benthique est constituée d'une embase cylindrique et d'un dôme transparent (a) pour la mesure à la lumière ou d'un dôme opaque (b) lors de l'incubation à l'obscurité.

Figure I.8. : Photo de la chambre benthique utilisant l'embase carrée en plexiglas (a), utilisation *in situ* (b) et schéma annoté des différentes parties la constituant (c).

Figure I.9. : Mesure de la RC à l'aide de la chambre benthique placée sous une bâche opaque.

Figure I.10. : Système de cadre opaque placé autour de la chambre benthique (a) permettant de filtrer le PAR arrivant sur la chambre (b).

Figure I.12. : Préparation des petits capteurs de température, profondeur et PAR de haut en bas et de gauche à droite.

Figure I.13. : Suivi réalisé en 2006 de la température de l'eau (SOMLIT) à quelques centaines de mètres du site d'étude et moyenne bimensuelle de la température de l'air, mesurée par Météo France à quelques kilomètres du site d'étude. En hiver, la température de l'eau est supérieure à celle de l'air (zones en bleu), en été, elle est inférieure à celle de l'air (zone en rouge) et au printemps, elle est quasiment égale à celle de l'air (zone en violet).

Figure II.1.: Longueurs (a), densités (b) et biomasses (c) moyennes ($\pm$ écart-type) des frondes d'*A. nodosum* échantillonnées à Penmarc'h (n = 48), Molène (n = 64), Coulouarn (n = 64), Bréhat ouest (n = 72) et Bréhat est (n = 42) en février 2005.

Figure II.2.: Histogrammes de fréquence de longueurs d'*Ascophyllum nodosum* de classes de longueurs de 10 cm réalisés à partir d'histogrammes lissés à l'aide de moyennes mobiles de troisième degré à (a) Penmarc'h, (b) Molène, (c) Coulouarn, (d) Bréhat ouest, (e) Bréhat est. La figure présente également le pourcentage de frondes mesurant (1) moins de 20 cm, qui est la longueur légale française de récolte manuelle, (2) plus de 70 cm, qui est la longueur moyenne mesurée lors de l'étude et (3) entre 20 cm et 70 cm. Les flèches indiquent les limites des groupes de classes de tailles à 20 cm et 70 cm.

Figure II.3. : Dendrogramme basé sur les données de présence/absence algales réalisé sur une matrice de 57 cadrats x 18 taxons à l'aide de l'indice de Bray-Curtis aux sites de (P) Penmarc'h, (M) Molène, (C) Coulouarn, (Bo) Bréhat ouest, (Be) Bréhat est. L'analyse met en évidence une opposition entre les groupes A (en bleu) et B (en vert) et entre les groupes A1 (bleu foncé) et A2 (bleu clair).

Figure II.4.: Dendrogramme basé sur les données de présence/absence animales réalisé sur une matrice de 60 cadrats x 21 taxons à l'aide de l'indice de Bray-Curtis aux sites de (P) Penmarc'h, (M) Molène, (C) Coulouarn, (Bo) Bréhat ouest, (Be) Bréhat est.

Figure II.5. : Analyse Factorielle de Correspondances réalisée sur les densités de la macrofaune présente à chaque site. Les taxons en gras sont ceux ayant une contribution significative ($CTR > 100/n$ pour $n = 14$ le nombre de taxons pris en compte dans l'analyse) à l'un des deux premiers axes alors que les cadrats en gras ont à la fois une contribution significative ($CTR > 100/n$ pour $n = 60$ le nombre de cadrats pris en compte dans l'analyse) à l'un des deux premiers axes et un $COS^2 > 0.5$. Les étiquettes soulignées correspondent aux cadrats et taxons qui contribuent significativement au premier axe tandis que les étiquettes encadrées correspondent aux cadrats et taxons qui contribuent significativement au deuxième axe.

Figure III.1. : Mesures de production primaire brute globale (PPB) et de respiration de la communauté (RC) réalisées de janvier 2006 à mars 2007 sur la zone à *Ascophyllum nodosum* de l'Ile Verte.

Figure III.2. : Mesures de la production primaire brute globale et de la respiration de la communauté standardisées par la biomasse algale totale (B_{tot}) présente chaque mois sous la cloche (respectivement PPB/B_{tot} et RC/B_{tot}), réalisées de janvier 2006 à mars 2007 sur la zone à *Ascophyllum nodosum* de l'Ile Verte.

Figure III.3. : Mesures de production primaire brute et de respiration résiduelles (PPBR et RR respectivement) réalisées de janvier 2006 à mars 2007 sur la zone à *Ascophyllum nodosum* de l'Ile Verte.

Figure III.4.: Exemple de relation P-I établie par des mesures de production primaire brute globale (PPB) en fonction de l'irradiance (I) le 18 mai 2008 sur la zone à *Ascophyllum nodosum*. L'équation de la régression permet d'estimer les paramètres photosynthétiques P_m et I_k .

Figure III.5. : Évolution saisonnière de la production primaire brute maximale standardisée par la biomasse algale totale (P_m/B_{tot}) et de l'irradiance saturante à laquelle la production maximale est atteinte (I_k).

Figure III.6. : Suivi de la production primaire brute globale (PPB) et de la respiration de la communauté (RC) de la zone à *Ascophyllum nodosum* mesurées au cours d'une émergence en septembre 2007, avril et mai 2008 à l'Ile Verte.

Figure III.7. : Production primaire brute globale (PPB) et respiration de la communauté (RC) en fonction de la température de l'air (T) mesurée en 2006 à quelques kilomètres du site d'étude (données Météo France).

Figure III.8. : Irradiance naturelle mesurée (IM) sur le toit de la Station Biologique de Roscoff et irradiance optimale (IO) correspondant à l'absence de nébulosité. L'importante différence entre l'irradiance optimale et l'irradiance mesurée du 1^{er} avril au 1^{er} septembre est due aux mauvaises conditions climatiques de l'été 2007.

Figure III.9. : Pourcentage de l'irradiance incidente restante dans l'eau (%I) en fonction de la hauteur d'eau (h) sur la zone à *Ascophyllum nodosum*.

Figure III.10 : Exemples de régressions polynomiales d'ordre deux ajustées sur la relation entre la durée depuis le début de l'émersion (d) et la hauteur d'eau (h) (données par le SHOM) lors de périodes d'immersions de la zone à *Ascophyllum nodosum* (niveau moyen 4,82 m) pour un coefficient de marée de 40 (24 juin 2007), de 70 (1 janvier 2007) et de 100 (18 mai 2007).

Figure III.11. : Relation entre les coefficients de marée et d'une part le coefficient a, d'autre part le coefficient b des régressions polynomiales établies entre les hauteurs d'eau et les durée depuis le début de l'émersion pour 73 immersions.

Figure III.12. : (a) Production primaire brute globale mesurée sous irradiance optimale (PPB IO) ou sous irradiance mesurée (PPB IM) et respiration de la communauté (RC) à l'échelle journalière ; (b) bilan de production primaire nette sous irradiance optimale (PPN IO) ou mesurée (PPN IM).

Figure III.13. : Moyennes ($\pm$ écart-type) du rendement quantique optimal (F_v/F_m), mesuré en septembre 2007 (a) et en mai 2008 (b) sur trois thalles provenant d'individus différents, au cours d'un cycle de marée. Les périodes d'immersion sont illustrées par les zones en bleu et l'irradiance donnée est celle disponible pour les algues aussi bien à l'émersion et qu'à l'immersion (I_{dispo}).

Figure IV.1. : Moyennes ($\pm$ écart-type) du pourcentage de recouvrement d'*Ascophyllum nodosum* (a) et de *Fucus vesiculosus* (b) avant le traitement (T0, mars 2006) et après en octobre 2006 (T7), mars 2007 (T12), octobre 2007 (T19) et mars 2008 (T24) sur la zone 1, intacte, la zone 80, où tous les thalles d'*A. nodosum* ont été coupés à 80 cm du crampon, la zone 20, où la coupe a été faite à 20 cm du crampon, et la zone 0, où les frondes d'*A. nodosum* ont été enlevées avec les crampons.

Figure IV.2. : Moyennes des longueurs (cm) et des biomasses ($kg_{PS} \cdot m^{-2}$) d'*Ascophyllum nodosum* avant le traitement (T0, mars 2006), et après en octobre 2006 (T7), mars 2007 (T12), octobre 2007 (T19) et mars 2008 (T24).

Figure IV.3. : Histogrammes de fréquences de longueurs d'*Ascophyllum nodosum* (classes de longueurs de 10 cm, données lissées à l'aide de moyennes mobiles d'ordre 3) sur la zone 1 et la zone 80 en mars (T0, a) et novembre 2006 (T7, b), en mars (T12, c) et novembre 2007 (T19, d) et en mars 2008 (T24, e). La figure présente également le pourcentage de frondes mesurant (1) moins de 20 cm, (2) entre 20 cm et 70 cm et (3) plus de 70 cm. Les flèches indiquent les limites des groupes de classes de tailles à 20 cm et 70 cm.

Figure IV.4. : Histogrammes de longueurs d'*Ascophyllum nodosum* la zone 20 et la zone 0 en mars (T0, a) et novembre 2006 (T7, b), en mars (T12, c) et novembre 2007 (T19, d) et en mars 2008 (T24, e). La distribution du pourcentage de frondes selon les mêmes groupes de classes de tailles utilisés pour la zone 1 et 80, ainsi que les flèches indiquant les limites

de ces groupes (figure IV.3.) sont également données. Notez que l'échelle de l'axe des ordonnées change à partir de T7.

Figure IV.5. : Moyennes ($\pm$ écart-type) de la production primaire brute globale (PPB) et de la respiration de la communauté (RC) après le traitement en novembre 2006 (T8), mars 2007 (T12), octobre 2007 (T19) et avril 2008 (T25). Aucune mesure n'a eu lieu à T0 et la PPB et la RC n'ont été mesurées que sur un cadrat de la zone 1 et de la zone 20 à T8.

Figure IV.6. : Nombre moyen ($\pm$ écart-type) de taxons de macroalgues par cadrat avant le traitement (T0, mars 2006), et après en octobre 2006 (T8), mars 2007 (T12), octobre 2007 (T19) et mars 2008 (T25).

Figure IV.7. : Nombre moyen ($\pm$ écart-type) de taxons de la macrofaune par cadrat avant le traitement (T0, mars 2006), et après en octobre 2006 (T8), mars 2007 (T12), octobre 2007 (T19) et mars 2008 (T25) sur chaque zone.

Figure IV.8. : Densités ($\pm$ écart-type) de la macrofaune (ind.m^{-2}) par cadrat échantillonnées de mars 2006 (T0) à mars 2008 (T24) sur chaque zone.

Figure IV.9. : Nombre moyen ($\pm$ écart-type) (a) et densités (ind.m^{-2}) moyennes ($\pm$ écart-type) (b) des taxons vagiles présents de mars 2006 (T0) à mars 2008 (T24) sur chaque zone.

Figure IV.10. : Densités (ind.m^{-2}) moyennes ($\pm$ écart-type) des brouteurs (a) et de *Littorina obtusata* (b) dénombrés de mars 2006 (T0) à mars 2008 (T24) sur chaque zone.

Figure IV.11. : Nombre moyen ($\pm$ écart-type) de taxons sessiles (a) et de suspensivores (b) échantillonnés de mars 2006 (T0) à mars 2008 (T24) sur chaque zone.

Figure IV.12. : Nombre moyen ($\pm$ écart-type) de taxons carnivores échantillonnés de mars 2006 (T0) à mars 2008 (T24) sur chaque zone.

Figure IV.13. : Moyennes ($\pm$ écart-type) de la production primaire brute globale (PPB) et de la respiration de la communauté (RC) mesurées sur la zone à *Ascophyllum nodosum* ($n = 3$ à chaque date) et à *Fucus vesiculosus* ($n = 3$ à chaque date) de même niveau.

Figure IV.14. : (a) Moyennes ($\pm$ écart-type) de la production primaire brute globale (PPB) et de la respiration de la communauté benthique globale (RC) de la zone à *Fucus serratus* intacte mesurées en juin ($n = 5$), août ($n = 5$) et novembre ($n = 2$) 2006 et en février ($n = 3$) et août ($n = 3$) 2007. (b) Rappel des flux globaux mesurés lors du suivi mensuel sur la zone à *Ascophyllum nodosum*. Notez qu'aucune mesure n'a été réalisée en février et août 2007 et ce sont donc les mesures réalisées aux dates les plus proches (mars et juillet 2007) qui sont présentées en termes de comparaison.

Figure IV.15. : (a) Moyennes ($\pm$ écart-type) de la production primaire brute et de la respiration de la communauté benthique de la zone à *Fucus serratus* maintenue sans canopée depuis février 2006 (PPBs et RCs respectivement) mesurées en juin ($n = 5$), août ($n = 5$) et novembre ($n = 3$) 2006 et en février ($n = 5$), et août ($n = 5$) 2007. (b) Rappel des flux résiduels mesurés lors du suivi mensuel sur la zone à *Ascophyllum nodosum*. Cf figures IV.14. pour les mesures réalisées mars et juillet 2007.

Figure IV.16. : Moyennes ($\pm$ écart-type) de la respiration de la communauté benthique globale de la zone à *Fucus serratus* (RC, $n = 3$), de la respiration de la communauté benthique maintenue sans canopée pendant 18 mois (RCs, $n = 5$) et de la respiration résiduelle après retrait de la canopée sur les zones intactes (RR, $n = 3$).

Figure IV.17. : Mesures de production primaire brute globale (PPB) et de respiration de la communauté benthique (RC) réalisées sur la zone à balanes, caractéristique du médiolittoral moyen exposé.

Figure V.1.: Moyenne ($\pm$ erreur-type) des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des sources de nourritures potentielles et des consommateurs en (a) février, (b) mai et (c) août échantillonnés à l'Île Verte en 2006.

Figure V.2. : Moyenne ($\pm$ erreur-type) des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des sources de nourritures potentielles et des consommateurs échantillonnés en (a) février, (b) mai et (c) août Penmarc'h en 2006. Notez qu'en février seulement, la gamme de valeur des $\delta^{13}\text{C}$ varie de -28‰ à -14‰ au lieu de -24‰ à -10‰.

Figure V.3. : Moyenne ($\pm$ erreur-type) des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des sources de nourritures potentielles et des consommateurs en (a) février, (b) mai et (c) août échantillonnés à l'Île Verte et en (d) février, (e) mai et (f) août à Penmarc'h en 2006. L'étendue des gammes de valeurs des filtreurs est indiquée par des triangles noirs et l'étendue des gammes de leurs sources théoriques basé sur un fractionnement moyen de 1‰ du $\delta^{13}\text{C}$ et de 2,5‰ du $\delta^{15}\text{N}$ est indiqué par un triangle bleu. Notez qu'en février à Penmarc'h, un seul filtreur a été échantillonné et que la gamme de source théorique correspondante est indiquée par un cercle bleu ; à cette date seulement, la gamme de valeur des $\delta^{13}\text{C}$ varie de -28‰ à -14‰ au lieu de -24‰ à -10‰.

Figure V.4. : Moyenne ($\pm$ erreur-type) des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des sources de nourritures potentielles et des consommateurs en (a) février, (b) mai et (c) août échantillonnés à l'Île Verte et en (d) février, (e) mai et (f) août à Penmarc'h en 2006. L'étendue des gammes de valeur des brouteurs est indiquée par des triangles noirs et l'étendue des gammes de leurs sources théoriques, basé sur un fractionnement moyen de 1‰ du $\delta^{13}\text{C}$ et de 2,5‰ du $\delta^{15}\text{N}$, est indiqué par un polygone vert. Les zones grisées représentent les voies de transferts théoriques basées sur l'utilisation exclusive d'*A. nodosum*, de *F. vesiculosus* et de *F. serratus* et l'étendue des gammes de valeurs des brouteurs qui en découlerait. Notez qu'en février à Penmarc'h seulement, la gamme de valeur des $\delta^{13}\text{C}$ varie de -28‰ à -14‰ au lieu de -24‰ à -10‰.

Figure V.5. : Moyenne ($\pm$ erreur-type) des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des sources de nourritures potentielles et des consommateurs en (a) février, (b) mai et (c) août échantillonnés à l'Île Verte et en (d) février, (e) mai et (f) août à Penmarc'h en 2006. L'étendue des gammes de valeur des prédateurs est indiquée par des triangles noirs et l'étendue des gammes de leurs sources théoriques, basé sur un fractionnement moyen de 1‰ du $\delta^{13}\text{C}$ et de 2,5‰ du $\delta^{15}\text{N}$, est indiqué par un polygone rouge. Les zones grisées représentent les voies de transferts théoriques basées sur l'utilisation exclusive d'*A. nodosum*, de *F. vesiculosus* et de *F. serratus* et l'étendue des gammes de valeurs des brouteurs et des prédateurs qui en découlerait. Notez qu'en février à Penmarc'h seulement, la gamme de valeur des $\delta^{13}\text{C}$ varie de -28‰ à -14‰ au lieu de -24‰ à -10‰.

Figure V.6. : Etendue des moyennes ($\pm$ l'erreur standard) des $\delta^{15}\text{N}$ des sources et des différents groupes trophiques à chaque date et site.

Figure VI.1. : Schéma des facteurs à l'origine de la stabilité du réseau trophique, par l'intermédiaire du maintien des voies de transfert de la matière, et à l'origine de la stabilité du métabolisme, par l'intermédiaire du maintien des flux de matières, qui permettent *in fine* d'assurer la stabilité du fonctionnement de la zone.

Figure VI.2.: Principaux flux de matières ($\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) sur un estran rocheux abrité de l'Île de Man (Royaume Uni), d'après les données de Hawkins et al. (1992). Extrait de la figure 6.4 dans Raffaelli & Hawkins (1999).

Figure VI.3. : Suggestion d'un réseau trophique de milieu rocheux abrité : l'épaisseur des flèches est proportionnelle à l'importance des liens trophiques mis en évidence ou fortement suggérés au cours de ce travail de thèse. Le compartiment de la méiofaune n'a

pas été abordé mais il est forcément présent au sein du réseau trophique et relié à plusieurs des compartiments qui apparaissent autour. Les flèches avec des points d'interrogation vers le compartiment des prédateurs/omnivores suggère que l'omnivorie peut peut-être aller jusqu'à inclure des sources organique issue des producteurs primaires. Le compartiment 'COD ou exsudats' comprend le carbone organique dissout et les exopolysaccharides, le mannitol et les polyphenols présents aussi bien à la surface des algues que dans la colonne d'eau.

Introduction

1 Fonctionnement et biodiversité des écosystèmes côtiers

Les zones côtières se caractérisent par (1) de faibles profondeurs (< 200m) qui permettent à la lumière de pénétrer une portion significative de la colonne d'eau, (2) d'importants apports de matière organique et de nutriments d'origine terrestre, et (3) un compartiment benthique actif en lien étroit avec le compartiment pélagique (Soetaert et al. 2000). Bien que ces zones ne représentent que 7% de la surface globale des océans, elles ont un rôle prépondérant au sein des cycles biogéochimiques du milieu marin (Gattuso et al. 1998, Gazeau et al. 2004).

En particulier, le compartiment benthique se caractérise par une multiplicité d'habitats regroupant, en proportions variables, une grande richesse de producteurs primaires et secondaires. D'une part, la coexistence de nombreux producteurs primaires au sein d'un même écosystème résulte en un nombre considérable de sources de matière organique. On compte parmi celles-ci le phytoplancton côtier, plus productif que celui des zones pélagiques mais minoritaire dans la part de la production côtière (Valiela 1995). Les microalgues benthiques forment aussi des communautés très productives à la surface des sédiments (Cahoon 1999), des substrats rocheux (Magalhaes et al. 2003) ou en tant qu'épiphytes sur la majorité des macroorganismes (Cattaneo & Kalff 1980, Middelburg et al. 2005). Les zooxanthelles des coraux constituent également des producteurs primaires majoritaires de certaines zones côtières (Valiela 1995). Enfin, les macroalgues et les angiospermes, qui regroupent des organismes très divers et caractéristiques d'habitats très différents, sont parmi les plus importants producteurs des milieux marins (Mann 1973). D'autre part, le benthos des zones côtières présente une variété de producteurs secondaires appartenant au compartiment bactérien, à la méiofaune ou à la macrofaune. De nombreuses études ont d'ailleurs mis en évidence la contribution de ces compartiments aux cycles biogéochimiques de milieux meubles (ex. Baird & Milne 1981, Hubas et al. 2007), de substrats durs (ex. Branch & Griffiths 1988) ainsi qu'à différentes échelles spatiales (ex. Gazeau et al. 2004). La contribution des hétérotrophes aux flux de matière au sein d'un compartiment donné varie en fonction de leur métabolisme (Wu & Levings 1979, ex. Beukema 1982), et est régulé par de nombreux facteurs abiotiques (ex. Bolinches et al. 1988, Hubas et al. 2007). En revanche, entre compartiments, la direction et la magnitude de ces flux sont soumises au contrôle des nombreuses interactions trophiques (ex. Kaehler

& Froneman 2002, Paine 2002, Trussell et al. 2003) et non trophiques (ex. Berlow et al. 2004, Norling & Kautsky 2007) qui existent à l'intérieur et entre les divers compartiments. La multiplicité des producteurs primaires et secondaires, souvent en fortes abondances, les nombreuses interactions entre différents organismes et avec leur habitat et les liens étroits entre le benthos et la zone terrestre et pélagique expliquent la complexité qui caractérise les zones côtières.

1.1. Etude du fonctionnement des écosystèmes

L'étude du fonctionnement des écosystèmes côtiers s'intéresse en particulier aux processus biogéochimiques issus d'organismes ou de compartiments donnés, soit aux voies de transfert de la matière. L'étude des flux biogéochimiques peut être abordée à l'échelle individuelle, de la population d'une espèce et d'une communauté ou d'un écosystème. A l'échelle individuelle, cela consiste à établir le bilan des flux de matière alloués par l'activité métabolique et anabolique d'un organisme : elle comprend aussi bien la production de matière organique que l'étude de la respiration associée à la réalisation des différentes fonctions vitales (ex. Achituv & Pedrotti 1999, Hiwatari et al. 2002). A l'échelle d'une population, il s'agit d'estimer la production démographique qui regroupe la production organique et les produits rémanents de la sécrétion (carapace, coquille, byssus...). Ceci a en particulier été réalisé grâce à l'étude de la démographie chez les producteurs primaires (ex. Niell 1979) et de la dynamique de population (ex. Rodhouse et al. 1985, Weinbauer & Velimirov 1995) ou des bilans de matière ou d'énergie (Davoult et al. 1998) chez les producteurs secondaires. Enfin, le métabolisme d'une communauté ou d'un écosystème est estimé en mesurant les flux de carbone, d'oxygène ou d'azote de la communauté : soit indirectement, par l'étude successive des bilans de matière des populations dominant la communauté ou l'écosystème (ex. Migné et al. 1998), soit en mesurant directement les flux de matière issus de la communauté ou de l'écosystème (ex. Spilmont et al. 2006, Bensoussan & Gattuso 2007).

L'étude des voies de transfert de la matière d'un écosystème consiste à établir les chaînes alimentaires qui y existent. En effet, il s'agit de déterminer quels organismes appartiennent aux différents compartiments trophiques (producteurs primaires, consommateurs primaires, secondaires..., décomposeurs) qui composent l'écosystème et les liens trophiques entre ces compartiments par lesquels transite la matière. Il est cependant nécessaire de distinguer les chaînes alimentaires établies expérimentalement de celles réellement réalisées au sein de la communauté étudiée (Riera 1995). Cette différence

est liée à la difficulté d'étudier les relations trophiques directement *in situ* et à la trop grande simplification qui résulte parfois de l'étude de ces relations en laboratoire ou même en mésocosmes. En effet, l'étude du comportement alimentaire et du mode de nutrition des espèces renseigne sur leurs préférences alimentaires et leur appartenance à un groupe trophique donné. Ainsi, de nombreuses relations trophiques sont déduites de l'étude des mécanismes impliqués dans la recherche et le choix de nourriture et des facteurs affectant ces mécanismes comme par exemple (1) l'influence de la taille des particules alimentaires (Kach & Ward 2008), (2) les stimuli sensoriels repoussant les consommateurs (Pavia & Toth 2000) ou favorisant l'accès à une meilleure qualité nutritionnelle (Nicotri 1980), (3) les propriétés mécaniques et nutritionnelles des ressources (Van Alstyne et al. 1999) ou (4) les différences de morphologie des consommateurs (Steneck & Watling 1982). De nombreux facteurs biotiques (compétition, facilitation, effets indirects de la consommation) et abiotiques (variations temporelles des facteurs environnementaux, 'supply-side ecology') régulent (1) la disponibilité d'une ressource alimentaire (Paine & Vadas 1969), (2) la présence de consommateurs (Coleman et al. 2007) ou (3) la consommation effective d'une ressource disponible (Trussell et al. 2003). La résolution du réseau trophique d'un écosystème nécessite donc d'apprécier les interactions qui lient ses organismes dans le temps et dans l'espace. Ceci implique d'une part d'identifier les espèces appartenant à ce réseau trophique et d'autre part d'établir le rôle de ces espèces dans ce réseau, c'est-à-dire d'étudier à la fois la diversité spécifique et fonctionnelle de l'écosystème.

1.2. Diversité spécifique et fonctionnelle : relation avec le fonctionnement des écosystèmes

La biodiversité a été définie comme regroupant toutes les sources de variabilité existant entre les organismes vivants et les écosystèmes auxquels ils appartiennent à l'échelle spatiale, temporelle et biotique, c'est-à-dire (1) la diversité au sein d'une même espèce ou diversité génétique, (2) la diversité entre espèces ou diversité spécifique et (3) la diversité des communautés ou diversité écosystémique (Harper & Hawksworth 1994). L'étude des flux de matière à l'échelle des communautés et des interactions entre compartiments d'un même réseau trophique a également mis en évidence l'importance des groupes fonctionnels, c'est-à-dire les groupes d'organismes assurant une même fonction de l'écosystème, d'où la notion de diversité fonctionnelle (Tilman 2001). Il est alors possible de distinguer une diversité inter-groupes fonctionnels, c'est-à-dire l'existence d'une grande variété de fonctions complémentaires et interconnectées, et une diversité intra-groupe

fonctionnelle, c'est-à-dire une multiplicité d'espèces partageant la même fonction (Frontier et al. 2004).

Traditionnellement, l'écologie des communautés s'est intéressée à l'effet des facteurs biotiques et abiotiques sur la biodiversité (sensu Harper 1994) alors que l'écologie des écosystèmes s'est intéressée au fonctionnement des écosystèmes (tel que défini ci-dessus). Ce n'est que depuis une quinzaine d'année que le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes a été abordé (Loreau et al. 2002). Si cette nouvelle approche est apparue en écologie terrestre, elle s'est révélée particulièrement appropriée en milieu côtier pour aborder la complexité caractérisant ce milieu en termes de diversité spécifique et de diversité fonctionnelle dans le fonctionnement des écosystèmes. De plus, le milieu côtier étant particulièrement sujet à la tendance générale d'invasions (Ricciardi 2001, Carlton & Ruiz 2005) et de disparitions d'espèces (Roberts & Hawkins 1999, Jackson et al. 2001) observée à l'échelle globale, il est apparu fondamental de mieux distinguer le rôle respectif de la diversité spécifique de celui de la diversité fonctionnelle au sein des processus biogéochimiques et lors des transferts de matières des écosystèmes.

2 Le milieu rocheux intertidal

Les zones intertidales rocheuses se caractérisent par une succession verticale de zones dominées par quelques espèces d'algues ou d'invertébrés : les fortes densités d'algues sont prépondérantes en milieu abrité tandis que les fortes densités d'invertébrés essentiellement sessiles caractérisent les milieux exposés (Raffaelli & Hawkins 1999). Cette généralisation à l'échelle globale a notamment été rendue possible grâce à la relative facilité d'accès qui caractérise ce milieu. Ainsi, la composition des communautés, l'effet de nombreux facteurs abiotiques sur ces communautés et de nombreuses interactions au sein de ces communautés ont pu être mis en évidence en milieu rocheux (ex. Lewis 1964, Little & Kitching 1996, Raffaelli & Hawkins 1999). En revanche, l'étude du fonctionnement des milieux rocheux est relativement récente essentiellement pour des raisons méthodologiques et de complexité de ces milieux (Naeem 2006).

2.1. Etude du métabolisme

Le milieu rocheux cumule les caractéristiques généralement présentes en milieu côtier, telles que la diversité et les fortes abondances des producteurs primaires et secondaires, les nombreuses interactions entre les organismes et avec leur habitat et les

liens étroits entre le benthos et la zone terrestre et pélagique, contribuant à la complexité de cet habitat. Cette complexité accrue en milieu rocheux contribue à la difficulté d'étudier le métabolisme de ces zones. Notamment, la difficulté d'isoler les différents producteurs primaires (microphytobenthos, macroalgues, microalgues épiphytiques), tout particulièrement lors d'études *in situ*, limite l'utilisation de nombreuses méthodes.

Le microphytobenthos rocheux forme un film peu épais à la surface du substrat qui est difficile à prélever sans pertes ou sans abîmer les cellules (Corre 1991). Les méthodes traditionnelles utilisées en milieu meuble, telle que l'étude du taux d'incorporation de ^{14}C lors d'incubations en laboratoire du sédiment (Barranguet et al. 1996), (2) le suivi *in vivo* des variations de concentration d'oxygène lors d'incubations du sédiment à l'immersion (Cahoon & Cooke 1992) ou (3) des mesures *in situ* à l'émersion à l'aide de microélectrodes à oxygène (Revsbech et al. 1981, Gebersdorf et al. 2005) sont particulièrement difficiles à transposer en milieu rocheux.

Des méthodes très différentes ont été employées en laboratoire et *in situ* pour étudier le métabolisme des macroalgues. En laboratoire, différentes conditions d'incubations ont permis d'étudier l'évolution du dioxyde de carbone (Bidwell & Craigie 1963) ou de l'oxygène (Quadir et al. 1979) à l'immersion. Des incubations où circule de l'air contenant 1% de $^{14}\text{CO}_2$ (Bidwell, 1958, Bidwell et al., 1958) ou dépourvu de CO_2 (Bidwell & Craigie, 1963) ou encore reliées à un analyseur infrarouge de CO_2 (Quadir et al. 1979, Dring & Brown 1982, Williams & Dethier 2005) ont été utilisées à l'émersion. Ces études n'ont pourtant pas permis de conclure quant à la part du métabolisme des algues intertidales ayant lieu à l'immersion ou à l'émersion. Les résultats contradictoires de l'étude du métabolisme à l'émersion (Dring & Brown 1982, Williams & Dethier 2005) pourraient être essentiellement dus à l'adaptation des algues inféodées à différents niveaux sur l'estran (Quadir et al. 1979). De plus, toutes ces études, réalisées sur des segments ou des thalles d'algues et qui abordent les processus à l'échelle de la seconde ou de la minute, ne permettent pas d'extrapoler raisonnablement les résultats ainsi obtenus à l'échelle de la communauté et à l'échelle annuelle (Binzer & Sand-Jensen 2002, Middelboe & Binzer 2004, Binzer & Middelboe 2005). L'étude de la production des macroalgues *in situ* est en revanche basée sur des différences de stock observées au cours d'une année (Niell 1977). Ces études renseignent effectivement sur le rôle de différentes espèces au sein des flux de matière d'une communauté (Roman et al. 1990) ou sur les variations saisonnières de production à l'échelle annuelle (Chock & Mathieson 1983). Par contre, cette méthode ne permet pas d'intégrer les pertes de biomasses et d'énergie entre deux mesures. D'autres

méthodes spécifiques à la biologie de certaines algues ont pu être établies (Baardseth 1955, Mann 1973, Niell 1979) mais, à de rares exceptions (Cousens 1984, Murthy et al. 1986), peu d'auteurs ont critiqué ou cherché à améliorer les méthodes décrites précédemment.

Les communautés microépiphytes des macroalgues constituent la troisième source de production primaire typique des estrans rocheux. Il s'agit en réalité d'un biofilm composé en proportions variables de diatomées, de cyanobactéries, de bactéries hétérotrophes, de mycètes et de protistes qui recouvre la surface des macroalgues (Raffaelli & Hawkins 1999). Tandis que de nombreuses études se sont concentrées uniquement sur l'étude des bactéries présentes à la surface de différentes macroalgues (Booth & Hoppe 1985, Lemos et al. 1985, Corre 1991, Largo et al. 1997), les études concernant la communauté épiphytique des macroalgues sont plus rares (Cundell et al. 1977, Sieburth & Tootle 1981, Blindow 1987). Dans les deux cas, différentes méthodes ont été utilisées pour séparer les épiphytes des macroalgues : utilisation de mixers (Laylock 1974, Mazure & Field 1980), 'stomaching', utilisée en bactériologie alimentaire (Corre et al. 1989), grattages directs à la surface de l'algue (Lemos et al. 1985). Des comptages sont également réalisés grâce à différentes méthodes, soit directement sur les thalles d'algues par microscopie électronique à balayage (Booth & Hoppe 1985), soit par microscopie à épifluorescence sur des homogénats de tissu algal (Largo et al. 1997) et les mesures d'activité sont la plupart du temps obtenues par incorporation de thymidine radioactive (Törnblom & Sondergaard 1999). Le nombre de méthodes utilisées pour décrire ces communautés épiphytiques souligne la difficulté à étudier ces organismes, ce qui explique que les quelques études réalisées sur ce sujet se limitent à la description des variations saisonnières ou spatiales d'abondances et de composition au sein d'une même algue ou entre espèces différentes (ex. Chan & McManus 1969, Mazure & Field 1980, Sieburth & Tootle 1981).

Quelques méthodes peuvent tout de même être utilisées pour l'étude du métabolisme des différents types de producteurs primaires. Ainsi, l'utilisation d'un fluorimètre portable, qui mesure l'émission de fluorescence en lumière modulée (PAM fluorimeter : Pulse-Amplitude-Modulated fluorimeter) permet d'étudier les variations de capacité photosynthétique du microphytobenthos rocheux ou des macroalgues afin de mieux comprendre les variations de la photosynthèse au cours d'un cycle de marée ou saisonnier. En effet, cette méthode a déjà servi pour mesurer les capacités photosynthétiques du microphytobenthos en milieu meuble (Hartig et al. 1998) ainsi que celles de macroalgues de la zone intertidale (Gévaert et al. 2001). Des chambres

benthiques ont également été utilisées à l'immersion ou à l'émersion afin de mesurer *in situ* les flux issus de la production primaire brute et de la respiration d'une communauté. Ces chambres permettent d'étudier les flux d'oxygène et de carbone à l'immersion (Martin et al. 2005, Martin et al. 2007) tandis qu'un couplage avec un analyseur infrarouge du CO₂ (Migné et al. 2002) permet d'étudier les flux de carbone à l'émersion. Dans les deux cas, ces mesures permettent d'apprécier les variations de flux à différentes échelles spatio-temporelles (Hubas et al. 2006, Thouzeau et al. 2007). Elles permettent également de réaliser des incubations sur toute la communauté, en incluant les organismes macroscopiques ou microscopiques qui ne peuvent pas être détachés du substrat (macroalgues encroûtantes, microphytobenthos...). En revanche, seule la deuxième méthode aboutit à une estimation directe des flux de carbone, permettant ainsi un lien direct avec les transferts de matière au sein du réseau trophique associé. Initialement mise au point en milieu meuble, l'utilisation de chambres benthiques émergée peut être adaptée pour réaliser des incubations en milieu rocheux intertidal de façon à inclure les différents producteurs primaires caractéristiques d'une zone donnée.

2.2. Etude des réseaux trophiques

La grande diversité des producteurs primaires, les fortes abondances (densités et/ou biomasses) de macroalgues et de nombreux producteurs secondaires (eg. moules, balanes, gastéropodes...) et l'importance de la matière organique sous forme détritique sont à l'origine de réseaux trophiques complexes où les voies d'utilisation des différentes sources par les consommateurs sont difficiles à établir.

La mise en évidence de la complexité des écosystèmes rocheux a vite montré les limites des méthodes traditionnelles de l'étude des relations trophiques. L'observation directe *in situ* est particulièrement difficile à mettre en œuvre, notamment pour la compréhension d'un réseau entier. Les études de choix alimentaires renseignent sur de nombreux aspects des préférences nutritionnelles des espèces considérées (ex. Watson & Norton 1985, Pavia et al. 1999), mais ne permettent pas d'apprécier d'éventuelles variations saisonnières du régime alimentaire et peuvent présenter des résultats contradictoires lors de différentes conditions d'expérimentation (ex. Barker & Chapman 1990, Goecker & Kall 2003). L'étude des contenus stomacaux apporte des informations sur l'ingestion récente des consommateurs (Valiela 1995). En revanche, cette méthode a tendance à donner trop d'importance aux sources qui sont peu ou pas digérées et ne permet pas de mettre en évidence une assimilation partielle du contenu stomacal. Cette méthode ne

peut pas non plus être utilisée pour les très petits organismes, ceux ingérant des proies déjà partiellement mâchées et/ou digérées ou dont l'aspect est fortement modifié par l'ingestion (ex. Agnew & Moore 1986). Enfin, les bilans nutritionnels (étude de la filtration, l'ingestion, l'absorption, l'assimilation) s'appuient sur des approches d'écophysiologie (croissance, paramètres métaboliques) (Migné & Davoult 2002) ou l'utilisation de différents marqueurs (ex. Marples 1966, Jeffries 1972) qui impliquent un cadre très expérimental et souvent différent de la réalité. Toutes ces méthodes ont permis d'obtenir des informations significatives sur les relations trophiques de nombreux organismes des milieux rocheux (ex. Arrontes 1990, Kruger & Griffiths 1998). Cependant, elles ne permettent pas de conclure quant à l'architecture d'un réseau trophique dans son ensemble comprenant une multiplicité de producteurs primaires et de nombreux consommateurs appartenant aux différents groupes trophiques ni d'intégrer les variations temporelles ou spatiales qui peuvent caractériser un même habitat.

Depuis une trentaine d'année, l'utilisation des isotopes stables a permis de combler, en grande partie, de nombreuses lacunes liées à ces différentes méthodes. En effet, l'étude des abondances naturelles des isotopes stables du carbone et de l'azote permet d'identifier les sources nutritives d'une communauté (De Niro & Epstein 1978) et de caractériser les transferts de matière entre les différents niveaux trophiques (Fry & Sherr 1984, Peterson & Fry 1987). Cette méthode permet en particulier de résoudre les variations temporelles (Riera & Richard 1997) ou spatiales (Riera & Richard 1996) du régime alimentaire d'une même espèce en milieu naturel. Elle permet également d'évaluer le rôle d'un producteur primaire donné comme source de matière organique à la base d'un réseau trophique (ex. Bode et al. 2006, Page et al. 2008). Pourtant, l'utilisation des isotopes stables comme outil d'étude des réseaux trophiques des milieux rocheux, et particulièrement de la zone intertidale, reste encore peu répandue (Jennings et al. 1997, Dauby et al. 1998, Laurand & Riera 2006), par comparaison à d'autres types de milieu comme en vasières intertidales ou les marais maritimes à *Spartines* (eg. Riera 1998, Riera et al. 1999, Riera et al. 2000a, Riera et al. 2000b, Riera & Hubas 2003).

3 *Ascophyllum nodosum*

3.1. Description de l'espèce

Ascophyllum nodosum est une macroalgue de l'Ordre des Fucales (Phaeophyceae) caractéristique de la zone médiolittorale moyenne des estrans rocheux abrités des côtes de l'océan Atlantique Nord. De part et d'autre de l'Atlantique, cette espèce s'étend du nord du cercle polaire arctique (Ile Baffin, sud du Groenland, Norvège et Mer Blanche) jusqu'au 40^{ème} parallèle Nord (ville de New York et côtes du Portugal) (Sharp 1987) (Fig. 1). Si les facteurs qui contrôlent et affectent cette distribution à l'échelle globale ne sont pas clairement identifiés, il semblerait que la température estivale de l'eau soit le facteur régulant la limite sud de distribution de l'espèce puisque celle-ci semble suivre l'isotherme d'été de 20°C (Dring 1982).

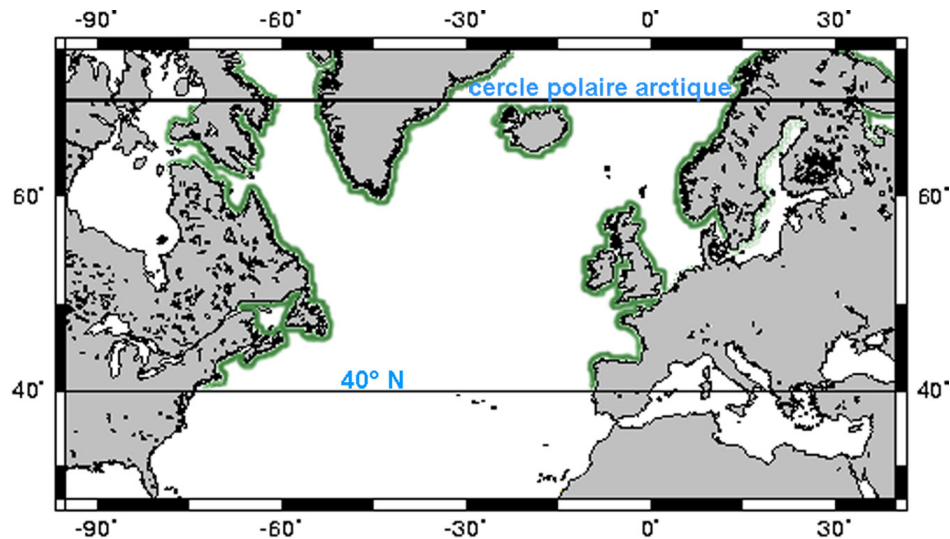


Figure 1 : Distribution d'*Ascophyllum nodosum* à l'échelle globale (d'après Sharp 1987), délimitée au nord par le cercle polaire arctique et au sud par le 40^{ème} parallèle nord.

Cette espèce partage avec les autres espèces de la famille des Fucales (1) sa croissance apicale, (2) des thalles composés de tissus parenchymateux très différenciés (South & Whittick 1987), c'est-à-dire une cuticule mucilagineuse recouvrant la couche de cellule épidermale qui recouvre elle-même le cortex et la médulle en son centre (Lee 1989), et la présence de réceptacles contenant des conceptacles d'où les gamètes sont libérés directement dans l'eau (Graham & Wilcox 2000). Elle se distingue des espèces du genre *Fucus* par l'absence de nervure médiane et par des réceptacles pédonculés le long des thalles (Coppejans & Kling 1995). *A. nodosum* est fixée sur le substrat par un crampon

en forme de disque bien développé d'où partent des thalles principaux ramifiés en thalles secondaires, le tout formant la fronde (Fig. 2).

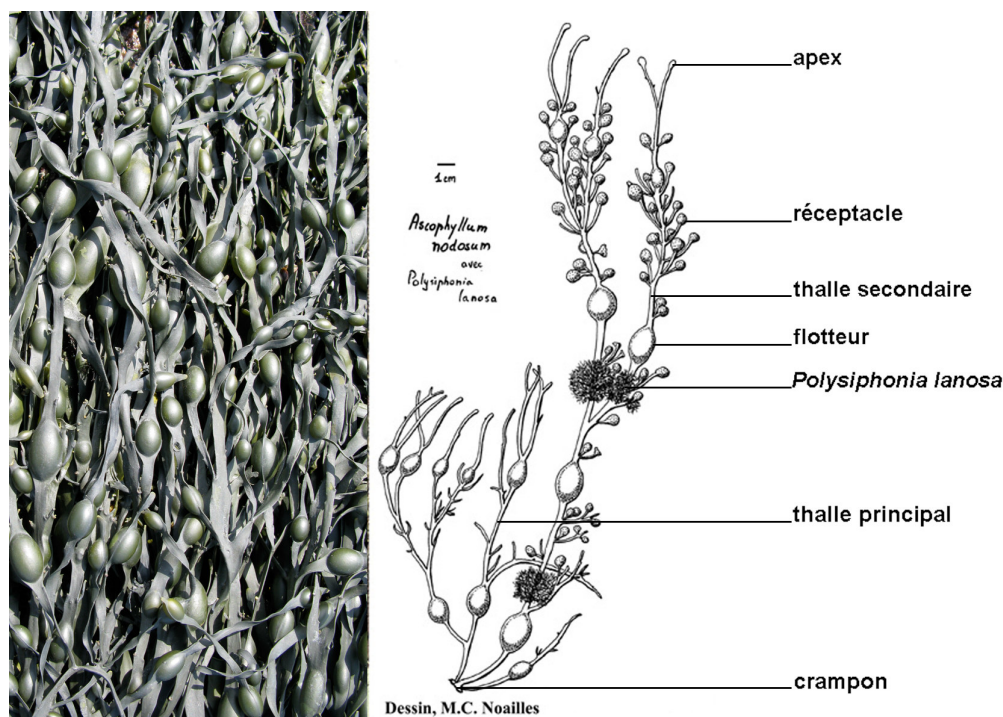


Figure 2 : Photo de frondes d'*Ascophyllum nodosum* formant une canopée à l'émersion et dessin légendé d'une fronde en période de reproduction (réceptacles présents) et portant l'algue épiphyte obligatoire *Polysiphonia lanosa* (D'après M C Noailles). Noter que la distance du crampon au premier flotteur est plus généralement entre 10 et 20 cm (Baardseth 1955; observation personnelle).

Excepté les premières années, des flotteurs se forment chaque année à l'apex des tissus végétatifs et les thalles secondaires apparaissent alors entre deux flotteurs (Cousens 1985). Enfin, les pédoncules portant les réceptacles se forment chaque année aussi bien sur les thalles principaux que secondaires. La période de libération des gamètes, étalée sur environ un mois et suivie de la perte des réceptacles ainsi que des pédoncules qui les portent, varie de février à juin le long du gradient latitudinal de température (Bacon & Vadas 1991) de chaque côté de l'océan Atlantique : elle a été observée en février sur les côtes d'Espagne (Niell 1979), en mars/avril sur les côtes du Maine (États-Unis) et de la Nouvelle Écosse (Canada) (Mathieson et al. 1976, Cousens 1985), en avril/mai sur les côtes du nord de l'Angleterre (Terry & Moss 1980) et en juin sur les côtes de Suède (Aberg 1996). Sur les côtes de Bretagne, la libération des gamètes au mois de mars (observation personnelle) est en accord avec ce gradient latitudinal.

Comme de nombreuses autres macroalgues présentes sur les côtes bretonnes, l'activité biologique et les propriétés physico-chimiques et structurales de nombreuses molécules présentes chez *A. nodosum* possèdent des applications intéressantes pour l'activité humaine. Dans cette région, cette algue est récoltée depuis le XVI^e siècle pour l'épandage et la fabrication du verre autrefois, comme farine pour animaux, fertilisant et pour l'utilisation des alginates (Lazo & Chapman 1996, Arzel & Véron 2005). Cette algue est également récoltée pour les mêmes utilisations en Irlande (Boaden & Dring 1980), en Norvège (Sharp 1987), en Islande (Munda 1987) et jusqu'à récemment au Canada (Ugarte & Sharp 2001) et aux États-Unis (Keser 1978).

3.2. Fonctionnement de la zone à *Ascophyllum nodosum*

Tout au long de sa distribution, *A. nodosum* forme une ceinture dense délimitant la zone médiolittorale moyenne le long du gradient vertical. La canopée ainsi formée modifie de façon significative l'environnement benthique par l'atténuation de la lumière, la diminution du stress thermique et de la dessiccation (Bertness et al. 1999), la réduction des mouvements d'eau et l'abrasion physique causée par le mouvement des frondes (Jenkins et al. 1999a, Jenkins et al. 2004). Elle procure également un substrat supplémentaire et une protection contre la prédation, elle favorise l'installation de nombreuses espèces de la macrofaune (Bertness et al. 1999), contrôle la composition de l'assemblage de l'épifaune (Johnson & Scheibling 1987) et constitue une zone de nurserie pour de nombreux organismes (ex. Rangeley & Kramer 1995). Ce rôle d'espèce fondatrice ("foundation species", sensu Bruno & Bertness 2001) et les nombreuses interactions entre cette espèce et d'autres algues (ex. Jenkins et al. 1999b, Cervin et al. 2004) ou divers brouteurs (ex. Cervin & Aberg 1997, Davies et al. 2008) ont surtout été mis en évidence ces quinze dernières années.

Si l'écologie des communautés s'est intéressée à de nombreux aspects du rôle d'*A. nodosum*, l'étude des flux et des transferts de matière a moins été abordée au sein de cette zone. Les difficultés de l'étude du métabolisme et du réseau trophique des milieux rocheux s'appliquent en effet à la zone à *A. nodosum*. Les estimations de biomasse des stocks sont loin de couvrir l'étendue de la distribution de l'espèce (Mann 2000) et les paramètres photosynthétiques, la production et la respiration de cette espèce ont surtout été abordés en laboratoire (Kanwisher 1966, Stengel & Dring 1998) et non dans le contexte du rôle quantitatif de cette espèce dans les flux de l'écosystème (mais voir Vadas et al. 2004). L'importance économique de cette espèce a également suscité de nombreuses études de

l'impact de la récolte (coupe laissant 15 à 35 cm de thalles selon la réglementation des différents pays) ou du retrait total de la canopée sur (1) la restauration de cette espèce à différentes échelles temporelles (Ingólfsson & Hawkins 2008, et références incluses), (2) la biologie de l'espèce (ex. Ang et al. 1996) ou (3) la composition spécifique de la communauté associée (Boaden & Dring 1980), mais pas sur la diversité fonctionnelle et le métabolisme de la zone. Enfin, de nombreuses relations trophiques (ou du moins des préférences alimentaires) ont pu être mises en évidence chez divers consommateurs caractéristiques de la zone (Barker & Chapman 1990, Goecker & Kall 2003, Davies et al. 2007). Cependant, ces études sont souvent dissociées des contraintes environnementales et abordent rarement plus d'un niveau trophique à la fois (mais voir Trussell et al. 2003). De plus, le rôle qualitatif et quantitatif d'*A. nodosum* comme source de matière organique du réseau trophique est encore mal compris et n'a été abordé directement qu'une seule fois à ce jour (Sarà et al. 2007).

4 Questions abordées pendant la thèse

L'objectif de ce travail est d'approfondir les connaissances relatives au fonctionnement de la zone à *Ascophyllum nodosum*. Dans le contexte de l'étude des relations entre fonctionnement et biodiversité, l'étude du fonctionnement de cette zone est abordée à l'échelle de la communauté. Il s'agit d'une part d'étudier *in situ* le métabolisme, en termes de flux de carbone issus de la communauté globale et dus à la canopée d'*A. nodosum*, et l'architecture du réseau trophique de cette zone. Il s'agit d'autre part, en conséquence de l'importance économique que représente la récolte d'*A. nodosum* en Bretagne, d'établir l'état des stocks disponibles à la récolte dans cette région et de comparer l'effet de la récolte totale ou partielle sur la restauration de la canopée, la diversité spécifique et fonctionnelle associée et le métabolisme de la zone.

Le chapitre I présente les sites d'études, le principe d'utilisation des différents outils utilisés et les différents protocoles mis au point au cours de cette thèse.

Le chapitre II décrit les biomasses et la structure de populations d'*A. nodosum* présentes le long des côtes de Bretagne et les communautés algales et animales associées.

Le chapitre III établit le bilan annuel des flux de carbone de la zone, et la part de la canopée, en étudiant le métabolisme de la communauté à différentes échelles temporelles

et en tenant compte autant que possible des variables environnementales qui contrôlent les flux de carbone de cette zone.

Afin d'approfondir le rôle de la canopée dans le fonctionnement de la zone du médiolittorale moyen abrité, le chapitre IV examine l'effet du retrait partiel ou total de la canopée d'*A. nodosum* sur le fonctionnement et la diversité de la zone et compare le rôle de la canopée d'*A. nodosum* dans le métabolisme de la zone par rapport à d'autres zones de milieu rocheux (*Fucus serratus* et *F. vesiculosus*).

Le chapitre V concerne l'étude de l'architecture trophique de la zone dans le but d'établir notamment si la canopée d'*A. nodosum* est à la base du réseau trophique associé en tenant compte des variations temporelles et spatiales des sources de matière organique disponibles sur la zone et des régimes alimentaires des consommateurs les plus représentatifs.

Chapitre I : Matériel et Méthodes

I.1. Sites d'étude

I.1.1. Description des sites de Roscoff

La principale zone d'étude de ce travail de thèse se situe sur l'Ile Verte (48°N43,8', 3°W59,3'), un îlot rocheux situé devant la Station Biologique de Roscoff (Fig. I.1.). La partie de cette île orientée vers le continent présente une succession de ceintures de lichens et de macroalgues caractéristique des estrans rocheux abrités de milieux tempérés (Little & Kitching 1996). Sur cette île, la zone à *Ascophyllum nodosum* s'étend du niveau moyen de marée (6,30 m au-dessus du zéro marégraphique) au niveau moyen des basses mers de mortes eaux (3,30 m au-dessus du zéro marégraphique) et le substrat est un mélange de grandes zones rocheuses et de blocs de dimensions variables.

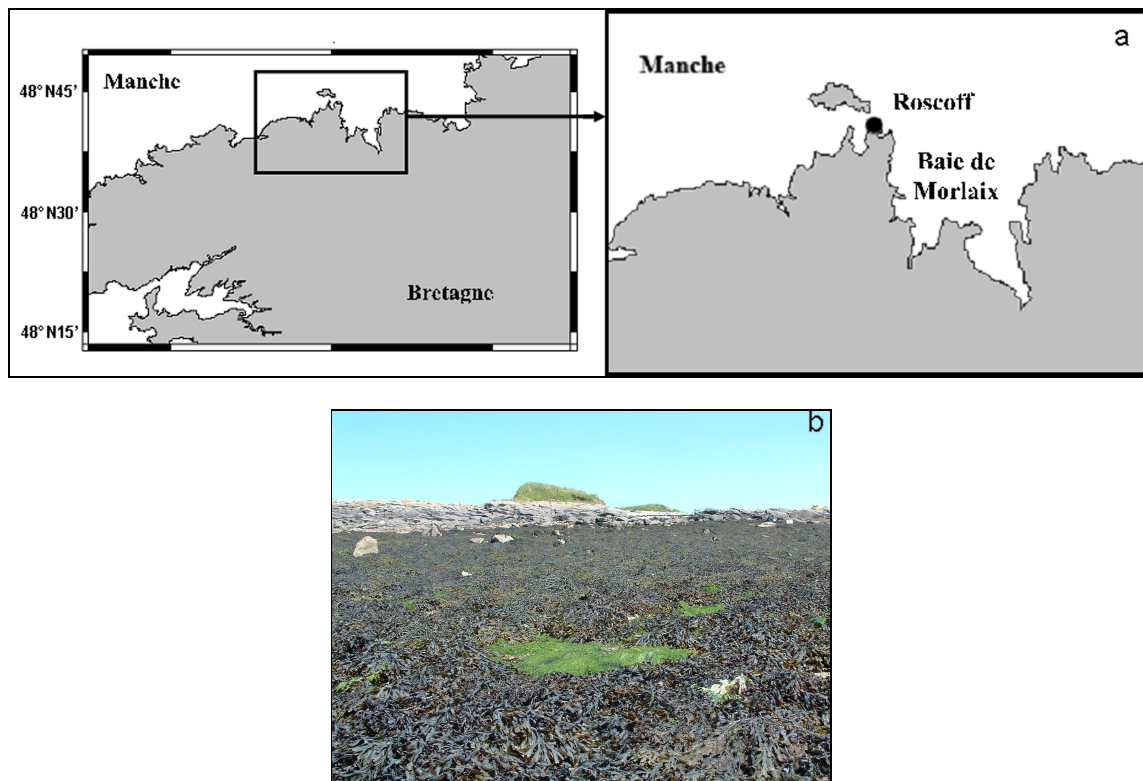
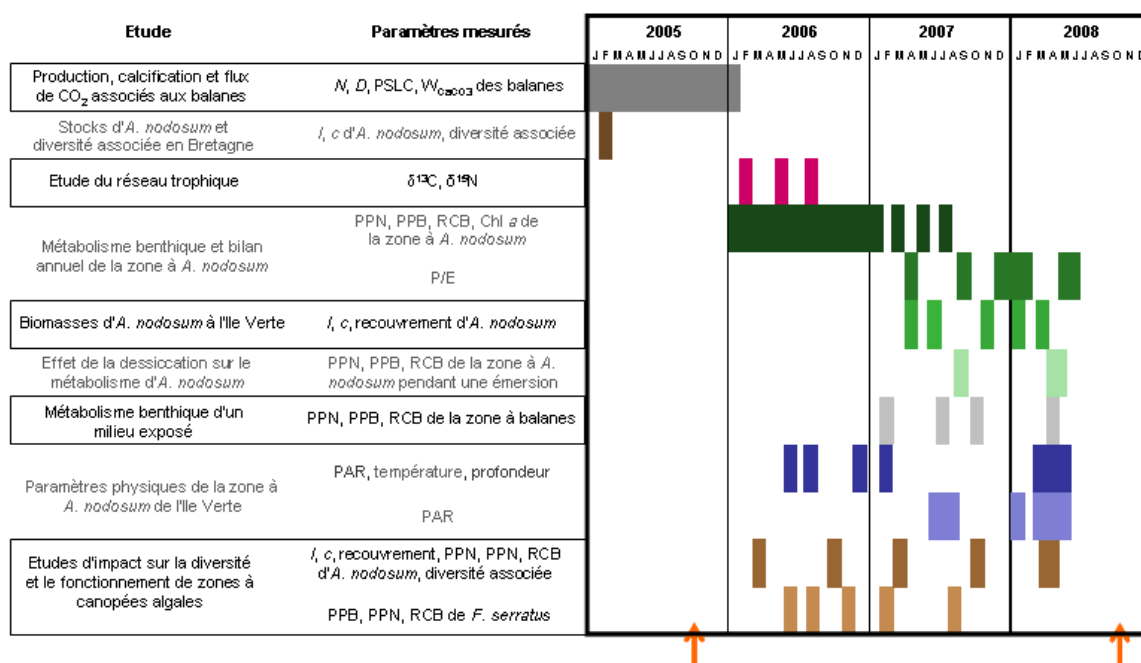


Figure I.1. : Localisation du site de l'Ile Verte à Roscoff (a) et zones à *Fucus serratus*, en premier plan, et à *Ascophyllum nodosum*, plus haut sur l'estran, sur le site de l'Ile Verte à Roscoff (b).

La zone à *A. nodosum* est suivie par une zone à *Fucus serratus*, qui s'étend du niveau moyen des basses mers de mortes eaux jusqu'au niveau moyen des basses mers et se caractérise plutôt par un mélange de cailloux et de quelques petits blocs rocheux. C'est sur ce site qu'ont eu lieu l'étude du métabolisme de la zone à *A. nodosum* et la comparaison avec le métabolisme des zones à *F. serratus* et *F. vesiculosus*, l'étude expérimentale sur la zone à *A. nodosum* et une partie de l'étude du réseau trophique de la zone à *A. nodosum* (Tableau I.1.).



marin. Le site 1 est recouvert en proportions comparables par les cirripèdes *Chthamalus montagui* et *Elminius modestus* tandis que le site 2 est recouvert à 99% par *E. modestus*. La production organique, calcaire et les flux de CO₂ associés à ces processus chez les deux espèces de cirripèdes ont été estimés sur les deux sites. En parallèle, des mesures *in situ* du métabolisme global sont réalisées sur le site 1. Ces mesures directes des flux de CO₂ vont permettre de comparer le métabolisme global des zones à canopées algales de l'étage médiolittoral à un estran rocheux de même niveau marégraphique naturellement dépourvu de macroalgues afin de mieux appréhender le rôle de ces canopées, et les potentielles conséquences de leur disparition, dans le fonctionnement de leurs zones.



Figure I.2. : Localisation des zones à balanes sur le site 1 (a), devant la Souris, et le site 2 (b), devant le vivier de la Station Biologique de Roscoff.

I.1.2. Description des sites supplémentaires le long des côtes bretonnes

Cinq autres sites ont permis de compléter les études réalisées sur le site de l'Île Verte à Roscoff. Le premier site se trouve à Penmarc'h (Fig. I.3.) le long d'un transect qui s'étend de 47°N47,786' – 4°W22,600' à 47°N47,789' – 4°W22,605', sur l'estran situé devant le phare d'Eckmühl. Il s'agit d'un platier rocheux très abritée dont le substrat est caractérisé par la présence de blocs rocheux plus ou moins gros. Du fait de la faible pente de cet estran, la zone à *Ascophyllum nodosum* y est particulièrement étendue (Fig. I.3.). Le deuxième site se trouve au nord est de l'Île de Molène, le long d'un transect qui s'étend de 48°N24,301' – 4°W56,703' à 48°N24,297' – 4°W56,699', sur une zone plus abrupte mais tout aussi protégée et dominée par de gros blocs de granit.

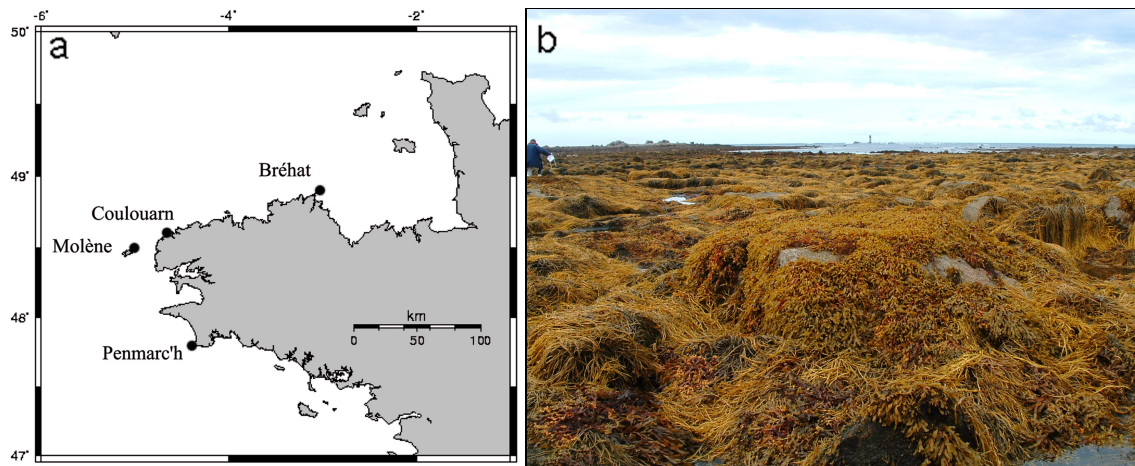


Figure I.3. : Sites d'échantillonnage des stocks d'*A. nodosum* et de la diversité associée à la canopée le long des côtes bretonnes (a) et zone à *Ascophyllum nodosum* sur le site de Penmarc'h (b).

Le troisième site se trouve à Coulouarn, à l'embouchure de l'Aber Benoît, le long d'un transect allant de 48°N34,548' – 4°W38,708' à 48°N34,544' – 4°W38,701', sur une île de blocs rocheux où la zone à *A. nodosum* est assez courte. Le quatrième et le cinquième site se trouvent sur l'île de Bréhat, respectivement à l'ouest (de 48°N50,638' – 3°W0,679' à 48°N 50,644' – 3°W0,680') et à l'est (de 48°N50,379' – 2°W59,807' à 48°N50,386' – 2°W59,807') de l'île. Ces deux sites sont particulièrement abrités et la zone à *A. nodosum* s'y trouve sur une zone rocheuse légèrement recouverte de sables et légèrement envasée sur la partie est uniquement. Ces sites supplémentaires ont été choisis pour avoir tous subis une exploitation d'*A. nodosum* plus ou moins récente avant le début de ce travail de thèse et représentative de l'exploitation de cette macroalgue à l'échelle des côtes bretonnes. Les mesures réalisées sur ces sites ont donc permis d'établir une estimation générale de l'état des stocks exploités d'*A. nodosum* des côtes bretonnes et de la diversité associée à ces canopées. En parallèle avec le site de Roscoff, le site de Penmarc'h a également fait l'objet d'une étude du réseau trophique de la zone à *A. nodosum*.

I.2. Estimations du recouvrement, des densités, des longueurs et des biomasses d'*A. nodosum* et de *F. serratus*

I.2.1. Mesures des recouvrements, densités, longueurs et circonférences et structure de population d'*A. nodosum*

Traditionnellement, un individu d'*Ascophyllum nodosum* est défini comme étant une fronde constituée de plusieurs thalles émanant d'un même crampon (Baardseth 1955). Cependant, la fragmentation d'un crampon ou la formation d'un crampon à partir de plusieurs zygotes est également possible (Aberg 1989). Il a donc été considéré qu'un individu ou 'plant' est constitué de tous les crampons en contact les uns avec les autres.

Les mesures ayant toutes eu lieu à l'émersion, les frondes d'*A. nodosum* sont étalées sur le substrat et l'échantillonnage utilisant des cadrats implique que certaines frondes sortent ou traversent les cadrats. Pour tenir compte de ceci, le recouvrement d'*A. nodosum* à l'intérieur d'un quadrat est estimé en pourcentage avant d'effectuer toute manipulation de la zone. Les longueurs et circonférences sont mesurées pour tous les individus ayant leurs crampons à l'intérieur du quadrat.

La longueur, exprimée en centimètres, est mesurée de la base d'un individu jusqu'à l'extrémité de son thalle le plus long. La circonférence, également mesurée en centimètres, correspond à la circonférence maximale de la fronde.

La structure de population d'*A. nodosum* a été étudiée en établissant des histogrammes de fréquences d'individus par classes de longueurs de 10 cm de tailles, lissés à partir de moyennes mobiles de troisième ordre (Legendre & Legendre 1998). L'étude s'est ensuite portée sur la distribution du pourcentage de frondes (1) mesurant moins de 20 cm, qui correspond à la longueur légale de coupe d'*A. nodosum* en France ; (2) mesurant plus de 70 cm, c'est-à-dire la longueur moyenne mesurée lors de cette étude ; (3) mesurant entre 20 et 70 cm. Des groupes de classes de longueurs assez semblables basés sur l'état reproductif et les longueurs des frondes (inférieur à 27 cm, entre 27 et 78 cm et supérieur à 78 cm) ont d'ailleurs déjà été utilisés (Lazo & Chapman 1996).

I.2.2. Échantillonnage et mesure directe et indirecte de la biomasse d'*A. nodosum*

Les mesures de longueurs et circonférences permettent ensuite d'estimer le poids sec (PS) des individus selon la relation établie par Aberg (1990) telle que : $PS = 0,034 \times (lc^2)^{0,8605}$, lorsque les réceptacles se forment, et $PS = 0,057 \times (lc^2)^{0,790}$, au printemps après la perte des réceptacles, avec l la longueur totale et c la circonférence maximale d'un individu. Une étude préliminaire (échantillonnage et mesures réalisés par R. Araújo), réalisée sur des individus collectés à quatre sites au sein de la région d'étude, a montré qu'il y a une corrélation significative entre le PS estimé (x) et le PS mesuré (y) ($r = 0,981$, $n = 77$, $p < 0,001$). J'ai donc établi une régression linéaire $y = 0,986 \cdot x - 1,78$ et j'ai testé que l'ordonnée à l'origine $-1,78$ n'était pas significativement différente de 0 ($t = 0,32$, $p > 0,05$). J'ai donc ensuite pu établir la régression $y = 0,971 \cdot x$ et tester que la pente $0,971$ n'était pas significativement différente de 1 ($t = 1,27$, $p > 0,05$). J'ai donc pu en déduire qu'il n'y avait pas de différence significative entre les PS mesurés directement et ceux estimés à l'aide de la relation d'allométrie décrite ci-dessus. Ces estimations de PS permettent ensuite d'établir les biomasses en $g_{PS}.m^{-2}$. Lorsque la récolte des frondes d'*A. nodosum* est possible, les biomasses sont estimées directement en mesurant le poids frais (PF , $g_{PF}.m^{-2}$) et, après avoir fait sécher les algues 48 h à l'étuve à 60 °C, le PS ($g_{PS}.m^{-2}$).

Les biomasses présentes sur l'Ile Verte ont été estimées indirectement en échantillonnant huit à douze cadrats de 0,25 m², le long d'un transect perpendiculaire à la zonation. Cet échantillonnage a eu lieu en avril, juin et novembre 2007 et en janvier 2008 (Tableau I.1) afin de tenir compte des variations de biomasses en fonction de la croissance et de la période de reproduction.

Les stocks présents le long des côtes bretonnes ont également été estimés indirectement sur les sites de Penmarc'h, Molène, Coulouarn, Bréhat ouest et Bréhat est selon le protocole décrit à la section 1.7.

Enfin, lors de l'étude du métabolisme de la zone à *A. nodosum* (sections I.5.3. et I.5.4.), la canopée ainsi que les autres macroalgues non encroûtantes présentent dans la chambre benthique sont récoltées. Ceci permet d'estimer directement la biomasse totale algale (B_{tot}) responsable des flux de CO₂ mesurés et la part d'*A. nodosum* (B_{Asco}).

I.2.3. Mesures du recouvrement, des densités et des biomasses de *Fucus serratus*

De même que pour *A. nodosum*, le pourcentage de recouvrement d'un cadrat par *Fucus serratus* est estimé avant de compter le nombre de crampons présents dans un cadrat pour en déduire les densités de *F. serratus*. Lorsque cela était possible, les biomasses ont été estimées directement comme décrit pour *A. nodosum* et estimées en $\text{g}_{\text{PF}}.\text{m}^{-2}$ et $\text{g}_{\text{PS}}.\text{m}^{-2}$.

I.3. Echantillonnage de la communauté algale et animale

I.3.1. Diversité et biomasse algales

Qualitativement, la diversité algale a été obtenue en énumérant les plus petits taxons identifiables sur le terrain. Lorsqu'il n'était pas possible de prélever des échantillons en dehors des zones d'études, les taxons observés n'ont pas toujours pu être identifiés jusqu'à l'espèce. Dans le cas contraire les espèces étaient identifiées au laboratoire à l'aide de plusieurs ouvrages de systématique (Dixon & Irvine 1977, Irvine 1983, Maggs & Hommersand 1993, Irvine & Chamberlain 1994). La diversité spécifique est alors exprimée en $\text{taxa}.\text{m}^{-2}$. Quantitativement, la diversité algale a été mesurée en estimant le recouvrement des taxons, c'est-à-dire le pourcentage de recouvrement de chaque taxon sur la surface totale d'un cadrat.

Lors des mesures permettant de prélever des échantillons, et notamment lors des mesures de flux de CO_2 , les biomasses algales ont été estimées en pesant le PF ($\text{g}_{\text{PF}}.\text{m}^{-2}$), puis le passage à l'étuve à 60 °C pendant 48 h permet d'obtenir le PS ($\text{g}_{\text{PS}}.\text{m}^{-2}$).

I.3.2. Diversité et biomasse animales

La diversité animale a été obtenue en énumérant les plus petits taxons identifiables sur le terrain, exprimée en $\text{taxa}.\text{m}^{-2}$, lorsque l'identification n'est pas réalisée jusqu'à l'espèce, et en quantifiant le nombre d'individus des taxons le permettant, la densité étant alors exprimée en $\text{ind}.\text{m}^{-2}$. En effet, de nombreuses colonies ne sont pas quantifiables et il n'est pas possible de quantifier les individus vivant du genre *Spirorbis* (annélides polychaètes) sans détruire les tubes. De même pour les amphipodes, leur comportement sciaphile les rend difficilement quantifiables avec exactitude et, même s'ils semblent être en majorité de l'espèce *Eulimnogammarus obtusatus* (identité confirmée lors du stage de Sophie Lozach), leur identification jusqu'à l'espèce est impossible sur le terrain.

La macrofaune est également prélevée lors des mesures de métabolisme afin d'estimer les biomasses animales participant aux flux de CO₂. Pour cela, les organismes sont placés 48 h à l'étuve à 60 °C pour obtenir le PS, puis 6 h au four à 520 °C afin d'obtenir le poids calciné (PC). La différence des deux permet d'exprimer les biomasses animales en poids sec libre de cendre (PSCL, g_{PSLC}.m⁻²).

I.4. Utilisation des signatures isotopiques pour l'étude du réseau trophique

I.4.1. Principe de la méthode

Les isotopes stables sont des atomes possédant le même nombre de protons mais un nombre différent de neutrons (Tableau I.2.). Ils existent naturellement dans le milieu en proportions stables, mais contrairement aux isotopes radioactifs, les isotopes stables persistent indéfiniment sous la même forme.

Tableau I.2. : Abondances moyennes des principaux isotopes stables utilisés en écologie.

Carbone	¹² C	99,89%	¹³ C	1,11%
Azote	¹⁴ N	99,63%	¹⁵ N	0,37%
Hydrogène	¹ H	99,98%	² D	0,01%
Oxygène	¹⁶ O	99,76%	¹⁸ O	0,20%
Soufre	³² S	95,00%	³⁴ S	4,22%

Leur utilisation repose sur la notion de fractionnement isotopique selon laquelle les abondances relatives des différents isotopes d'un élément changent sous l'effet des cinétiques de réactions qui favorisent les isotopes légers. Ce phénomène a notamment des conséquences lors de la synthèse de la matière organique. En effet, la composition isotopique des producteurs primaires dépend essentiellement de deux facteurs. D'une part, elle est influencée par la composition isotopique des éléments minéraux nutritifs originels incorporés. En ce qui concerne l'azote, il s'agit notamment de l'acquisition des différentes formes de nutriments azotés (nitrites, nitrates, ammonium, azote atmosphérique) (Peterson 1999, Vanderklift & Ponsard 2003).

D'autre part, la composition isotopique des producteurs primaires dépend des cycles biochimiques utilisés au cours de la synthèse de la matière organique. En ce qui concerne le carbone, il s'agit notamment des voies de photosynthèse (utilisation du CO_2 ou de HCO_3^-) (Raven et al. 1995). La fixation de la matière organique crée donc des différences de compositions isotopiques en carbone et en azote qui permettent ainsi la caractérisation des sources à la base d'un écosystème (Fry & Sherr 1984, Peterson et al. 1985). De plus, le transfert dans le réseau trophique entraîne peu d'altération de la signature isotopique, au fractionnement isotopique près. La signature isotopique d'un consommateur est le résultat de l'assimilation prolongée de ces sources alimentaires et ne tient pas compte des ingestions occasionnelles ou n'aboutissant pas à une assimilation effective, comme le fait, par exemple, l'étude des contenus stomacaux. La différence de signature, en moyenne de 1‰ pour le carbone et de 3,4‰ pour l'azote (Fry & Sherr 1984, Minagawa & Wada 1984), entre la composition d'un animal et de sa nourriture est due au fractionnement isotopique qui résulte de l'assimilation de la nourriture et de la respiration des organismes. Il existe donc une étroite relation entre la composition isotopique des consommateurs et celle de la nourriture lors des transferts trophiques. Le traçage isotopique du carbone et de l'azote est donc un outil puissant pour la détermination des sources de matière organique et de leur devenir dans les écosystèmes (e.g. Riera & Richard 1996, Kaehler et al. 2000).

Les mesures de signatures isotopiques sont données en unités δ qui expriment une différence relative entre les rapports isotopiques d'un échantillon et d'un standard universel, de composition isotopique homogène et stable et de valeur 0‰ par convention. Il s'agit de l'azote atmosphérique pour l'azote et du Pee Dee Belemnite (PDB) pour le carbone, qui est un calcaire fossilifère d'origine marine issu d'une formation du Crétacé appelé « Pee Dee » en Caroline du Sud (Etats-Unis d'Amérique) (Craig 1957). Cette dernière source étant quasiment épuisée, on utilise actuellement d'autres standards, calibrés par rapport au PDB et distribués par le National Institute of Standards and Technology ou l'Agence Internationale pour l'Énergie Atomique de Vienne. Les signatures isotopiques sont exprimées en unités ‰, selon les équations suivantes pour les signatures isotopiques du carbone et de l'azote respectivement:

$$\delta^{13}\text{C} = \left[\frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C Echantillon}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C Standard}} - 1 \right] \cdot 10^3 \quad (1)$$

$$\delta^{14}\text{N} = \left[\frac{^{14}\text{N}/^{15}\text{N Echantillon}}{^{14}\text{N}/^{15}\text{N Standard}} - 1 \right] \cdot 10^3 \quad (2)$$

Dans le cadre de cette thèse, les mesures des ratios isotopiques de carbone et d'azote ont été réalisées par Cédric Leroux à l'aide d'un analyseur CN Fisons couplé à un spectromètre de masse Finnigan Delta S, via une interface Finnigan Con-Flo III (Fig. I.4.).

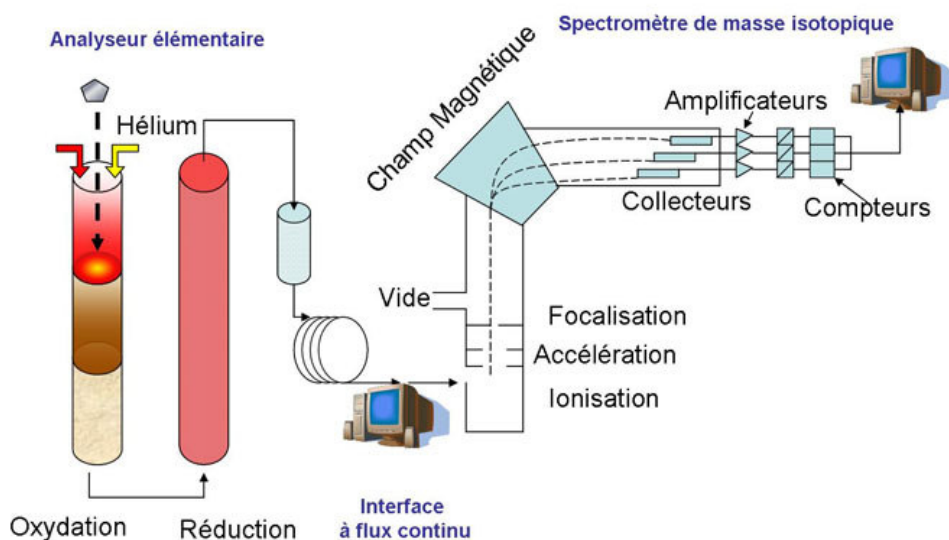


Figure I.4. : Schéma fonctionnel (d'après Riera P. et Leroux C.) du couplage Analyseur élémentaire – Spectromètre de masse isotopique (EA-IRMS).

I.4.2. Prélèvements et préparation des échantillons

Les prélèvements destinés à l'étude du réseau trophique de la zone à *A. nodosum* ont été réalisés à l'Ile Verte et à Penmarc'h en février, mai et août 2006 (Tableau I.1.). Le but de cette étude est de décrire l'architecture trophique de la zone, et non de déterminer précisément le régime alimentaire de chaque espèce, ce qui nécessiterait une étude particulière pour chacune d'entre elles (Riera, comm. Pers.). Ceci explique que la liste précise des sources et consommateurs échantillonnés varie légèrement entre les sites et d'une date à l'autre autour d'un groupe d'espèces récurrentes et caractéristiques des zones à *A. nodosum* (Tableau I.3. & Annexe 3, Tableau 3.1, 3.2, 3.3).

Tableau I.3. : Liste complète des sources et consommateurs prélevés tous sites et dates confondus. Les sources en vert et les consommateurs en bleu ont été échantillonnés à chaque date, pour les deux sites, excepté *P. lanosa* et *C. rupestris* échantillonnés à l’Ile Verte en février et en mai; ce sont les échantillons sur lesquels les tests statistiques de variations saisonnières ont été réalisés. Notez que les épiphytes et l’épilithon ne concernent que les communautés microscopiques se trouvant respectivement à la surface des macroalgues et de la roche.

Flore		Faune
<i>Ascophyllum nodosum</i>	1	<i>Hymeniacidon sanguinea</i>
<i>Fucus vesiculosus</i>	2	<i>Mytilus edulis</i>
<i>Polysiphonia lanosa</i>	3	<i>Balanus perforatus</i>
<i>Cladophora rupestris</i>	4	<i>Grantia compressa</i>
<i>Fucus serratus</i>	5	<i>Laomedea</i> sp.
<i>Mastocarpus stellatus</i>	6	<i>Patella vulgata</i>
<i>Corallina elongata</i>	7	<i>Achantochitona</i> sp.
<i>Ulva</i> spp.	8	<i>Littorina obtusata</i>
<i>Enteromorpha</i> spp.	9	<i>Littorina littorea</i>
MOP large	10	<i>Littorina nigrolineata</i>
MOP côtière	11	<i>Gibbula umbilicalis</i>
épilithon	12	<i>Osilinus lineatus</i>
épiphytes <i>A. nodosum</i>	13	<i>Gibbula pennanti</i>
épiphytes <i>F. vesiculosus</i>	14	<i>Dynamene bidentata</i>
épiphytes <i>F. serratus</i>	15	Amphipodes
	16	<i>Idotea</i> sp.
	17	<i>Nucella lapillus</i>
	18	<i>Carcinus maenas</i>
	19	<i>Actinia equina</i>
	20	<i>Anemonia viridis</i>
	21	<i>Bunodactis verrucosa</i>
	22	<i>Asterina gibbosa</i>
	23	<i>Dynamena pumila</i>

A chaque échantillonnage, des prélèvements sont réalisées au sein de trois types de sources différentes: des macroalgues, des communautés microscopiques épilithiques et épiphytiques comprenant des microalgues et la matière organique particulière (MOP) présente dans la colonne d’eau. Excepté quelques rares exceptions, trois individus de chaque espèce de macroalgue sont prélevés systématiquement tandis qu’un à deux prélèvements sont effectués pour les différents types d’épiphytes. Les épiphytes d’*A. nodosum*, de *Fucus vesiculosus* et de *F. serratus* ainsi que l’épilithon présent sur les rochers des sites d’études ont été échantillonnés de la façon suivante : à l’aide d’une brosse souple, chaque surface est frottée doucement plusieurs fois et le prélèvement est remis en suspension dans un échantillon d’eau de mer filtrée sur 0,20 µm, afin d’éviter toute contamination bactérienne. Pour s’assurer de récupérer suffisamment de matériel, l’opération est répétée plusieurs fois pour chaque surface concernée et la brosse est nettoyée à l’eau de mer filtrée entre chaque échantillon. Pour les prélèvements de MOP, 2 à 5 L

d'eau de mer sont prélevés à chaque date, permettant parfois de réaliser des répliquats. A l'Ile Verte, le prélèvement d'eau de mer de février a été réalisé au moment de l'échantillonnage sur le site même tandis que pour les autres dates, destinés à caractériser les apports marins à dominante phytoplanctonique, les prélèvements ont été faits à la station SOMLIT « Astan » (Service d'Observation en Milieu Littoral, INSU-CNRS), situé à quelques kilomètres au large de Roscoff. En revanche, à Penmarc'h les prélèvements ont toujours été réalisés à marée basse au moment de l'échantillonnage et un prélèvement supplémentaire, réalisé en août 2007 par Gauthier Schaal lors de la mission REBENT 2007, a pu être fait au large de Penmarc'h. En effet, les signatures isotopiques de la MOP obtenues à partir de prélèvements au large sont caractéristiques d'échantillons à dominante phytoplanctonique, tandis que celles obtenues à partir d'échantillons prélevés à marée basse directement sur le site d'étude sont caractéristiques d'un mélange de plancton et de matière organique particulaire détritique benthique.

En ce qui concerne les consommateurs, trois échantillons sont prélevés pour les éponges et au moins cinq individus sont prélevés pour les mollusques, les crabes et les anémones. Des différences existent pourtant parfois entre le nombre de prélèvements et le nombre de mesures : en effet, pour atteindre le minimum requis pour l'analyse, soit il a parfois fallu regrouper deux individus ne présentant pas assez de matière pour en tirer une seule mesure, soit la mesure n'a pas été réalisable. Ainsi, plusieurs échantillons ont été constitués uniquement lorsque les prélèvements le permettaient. C'est également pour obtenir ce minimum de matière requis pour l'analyse que plusieurs colonies d'hydres sont prélevées à chaque échantillonnage et traitées comme un seul échantillon. De même pour les amphipodes et les isopodes, parfois jusqu'à vingt individus sont prélevés par échantillonnage pour s'assurer d'avoir assez de matière pour réaliser au moins cinq mesures. Lorsque cette condition était remplie, les individus supplémentaires étaient utilisés pour former de nouveaux échantillons.

Une fois prélevées, les macroalgues sont directement congelées à -32 °C. Les prélèvements d'épiphytes sont d'abord filtrés sur une maille de 60 µm, afin d'éliminer d'éventuelles débris et la méiofaune, et l'échantillon d'eau restante est ensuite filtrée, comme pour les prélèvements de MOP, sur des filtres Whatman GF/F calcinés (6 h à 520 °C) de porosité 0,7 µm. Afin d'éliminer les carbonates, qui reflètent les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ d' HCO_3^- de l'eau de mer (Keith et al. 1964, Yokoyama et al. 2005), les filtres sont rapidement acidifiés à l'acide chlorhydrique 1 M puis rincés à l'eau distillée et finalement congelés à -32 °C. Enfin, les consommateurs sont d'abord mis à jeuner 12h dans de l'eau de mer filtrée à 40 µm avant d'être congelés avec les autres échantillons.

Avant la mesure au spectromètre de masse, les macroalgues sont rincées de leurs épibiontes à l'eau de mer, rapidement acidifiées (HCl 1 M) puis rincées à l'eau distillée et ensuite séchées à l'étuve (60 °C, 48 h). Les PS sont mesurés avant de broyer chaque échantillon à l'aide d'un mortier jusqu'à l'obtention d'une fine poudre. Les filtres sont séchés et la matière est prélevée directement dessus pour réaliser les mesures. La macrofaune est rincée à l'eau de mer et les mollusques sont extraits de leurs coquilles tandis que seuls les muscles des crabes sont prélevés. En effet, les coquilles et les exosquelettes des invertébrés sont constitués essentiellement de carbone inorganique, dont la signature isotopique est bien plus enrichie en ^{13}C que le carbone organique de l'organisme (McConnaughey et al. 1997). Les débris carbonatés restants sont éliminés en acidifiant rapidement les échantillons (HCl 1M) puis les échantillons sont rincés à l'eau distillée avant d'être séchés à l'étuve (60 °C, 48 h). Les poids secs sont mesurés avant de broyer les échantillons en poudre comme pour les macroalgues. Pour les échantillons de février, ces préparations ont été réalisées par Gauthier Schaal dans le cadre de son stage de Master 2.

I.5. Métabolisme benthique

I.5.1. Principes de la mesure *in situ* des flux de CO₂

Les flux de CO₂ sont mesurés *in situ* à l'interface air-substrat dur à l'aide d'une chambre benthique reliée à un analyseur de gaz à infrarouge (infrared gas analyser – IRGA, LiCor Li-800) qui permet de mesurer les changements de concentration de CO₂ (ppm) dans l'air (Migné et al. 2002). Le système, qui fonctionne en circuit fermé, comprend une pompe qui entretient un flux d'air régulier, une colonne de dessiccation (CaSO₄ anhydre, qui contient un indicateur coloré), un débitmètre, l'IRGA et est alimenté par une batterie 12 V. L'étalonnage de l'appareil s'effectue à l'aide d'un gaz dépourvu de CO₂ (piégé dans de la chaux sodée) et d'un gaz de concentration connue en CO₂. Les données sont enregistrées, avec une fréquence choisie de 15 s, sur une centrale d'acquisition (data-logger LiCor, Li-1400) (Fig I.5.a). La centrale d'acquisition peut également enregistrer les données d'un capteur de lumière mesurant les radiations disponibles pour la photosynthèse (photosynthetically active radiations – PAR, 400 – 700 nm) (Fig. I.5.b).



Figure I.5. : Le circuit fermé (a), contenant l'analyseur de gaz à infrarouge, est relié à la chambre benthique tandis que le capteur de PAR (b) est branché directement sur le data-logger.

I.5.2. Calcul de la production primaire et de la respiration de la communauté

La production primaire nette globale (PPN) est mesurée sous conditions de lumière saturante et la respiration de la communauté benthique (RC) est mesurée en plaçant la chambre benthique à l'obscurité. Les modalités de mise en œuvre de ces conditions ainsi que la description précise de la chambre utilisée sont précisées ci-dessous pour les différents protocoles utilisés. Ces mesures permettent donc d'obtenir le changement de concentration du CO₂ (μmol_{CO2}.mol_{air}⁻¹) au cours du temps (min⁻¹) (Fig. I.6.).

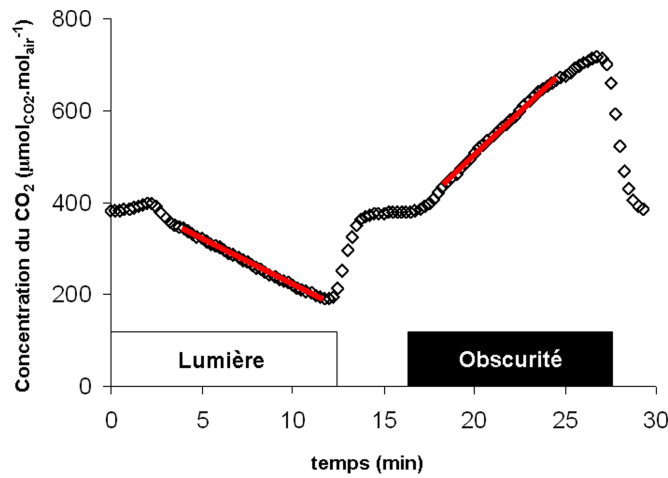


Figure I.6. : Changement du CO₂ au cours du temps durant une incubation à la lumière, le retour à l'équilibre et une incubation à l'obscurité. La régression permettant le calcul des pentes est figurée en rouge.

Une régression linéaire est ensuite calculée sur la partie rectiligne de la courbe. Une pente négative correspond à une consommation de CO₂, c'est-à-dire un processus dominé par la production primaire, tandis qu'une pente positive correspond à une production de CO₂, c'est-à-dire un processus dominé par la respiration. La valeur de la pente issue de chaque régression, exprimée en μmol_{CO2}.mol_{air}⁻¹.min⁻¹, est ensuite convertie en flux de carbone à l'aide de l'équation suivante :

$$F = \frac{a \cdot M_c \cdot v \cdot 60 \cdot 10^{-3}}{V_{air} \cdot s} \quad (3)$$

où F est la PPN ou la RC (mgC.m⁻².h⁻¹), a est la pente de la régression (μmol_{CO2}.mol_{air}⁻¹.min⁻¹), M_c est la masse molaire du carbone (12.011 gC.mol_{CO2}⁻¹, aux conditions normales de température

et de pression), v est le volume de la chambre benthique (exprimé en L, il varie selon le système utilisé), V_{air} est le volume molaire de l'air ($22,4 \text{ L.mol}_{air}^{-1}$, aux conditions normales de température et de pression) et s la surface de la chambre benthique (exprimée en m^2 , elle varie également selon le système utilisé). La production primaire brute globale (PPB) est obtenue à partir de la PPN et de la RC ($PPB = PPN - RC$).

Etant donné le manque d'information concernant les irradiances saturantes d'une canopée d'*Ascophyllum nodosum*, nécessairement supérieures de celles d'un thalle isolé, les mesures de PPN ont toujours été réalisées à des valeurs de PAR supérieures à $200 \mu\text{mol}_{photons}.m^{-2}.s^{-1}$, irradiance saturante pour des thalles d'*A. nodosum* (Johnston & Raven 1986).

I.5.3. Mesure des flux de CO_2 à l'interface air-substrat

Un suivi mensuel des flux de CO_2 de la zone à *A. nodosum* de l'Ile Verte a été effectué de janvier 2006 à juillet 2007 (Tableau I.1.). Pour cela, les mesures de PPN et de RC ont été réalisées en utilisant un dôme transparent ou un dôme opaque, fixés sur une embase en métal cylindrique (Fig. I.7.).



Figure I.7. : Lors du suivi mensuel des flux de carbone de la zone à *A. nodosum*, la chambre benthique est constituée d'une embase cylindrique et d'un dôme transparent (a) pour la mesure à la lumière ou d'un dôme opaque (b) lors de l'incubation à l'obscurité.

L'étanchéité entre le dôme et l'embase est réalisée à l'aide d'un joint fixé sur l'embase tandis que l'étanchéité entre l'embase et la roche est réalisée grâce à un joint de silicone neutre, choisi pour son absence de production et de consommation de CO_2 . Le joint, qui sèche en quelques minutes, peut être facilement retiré du substrat à la fin des mesures. Le volume v de la chambre benthique est alors de 18,31 L et la surface s de la chambre benthique est alors de $0,071 m^2$. Ce suivi permet également d'estimer la part de la canopée et de la macrofaune dans le

métabolisme global : après les mesures de PPN et RC sur la communauté, c'est-à-dire le système global, la canopée et ses épiphytes sont retirés de la chambre benthique et les mesures de PPBR (production primaire brute résiduelle) et RR (respiration résiduelle) sont réalisées. Dans le cas où des pieds de *Fucus serratus* étaient aussi présents, une série d'incubations est réalisée sans la canopée d'*A. nodosum* mais avec les pieds de *F. serratus* avant les mesures de flux résiduels. Enfin, une nouvelle mesure de respiration est réalisée après avoir retiré la macrofaune de la chambre benthique.

Au cours de l'étude sur l'effet de la dessiccation (section I.5.5.) et des études expérimentales sur les zones à *A. nodosum* et à *F. serratus* (section I.9.), les mesures de flux de carbone ont été réalisées sur les mêmes surfaces que les cadrats permettant les mesures de biométrie et de diversité définies pour la zone à *F. serratus* (section I.9.2.). Pour cela, l'embase cylindrique de la chambre benthique a été remplacée par une embase carrée en plexiglas de mêmes dimensions que les cadrats et sur laquelle peut s'adapter le dôme rond, l'étanchéité entre le dôme et l'embase étant réalisée grâce à une couronne comprenant un joint torique sur chaque face (Fig. I.8.).

L'étanchéité entre l'embase et le substrat est réalisée grâce à une chambre à air collée sur le socle de l'embase et un joint de silicone neutre. L'embase ainsi obtenue possède alors une surface s de 0,09 m² et un volume v de 18,94 L. L'embase étant transparente, l'utilisation du dôme opaque ne suffirait pas à établir l'obscurité nécessaire à la mesure de la RC et la chambre benthique est donc recouverte d'une bâche opaque (Fig. I.9.).

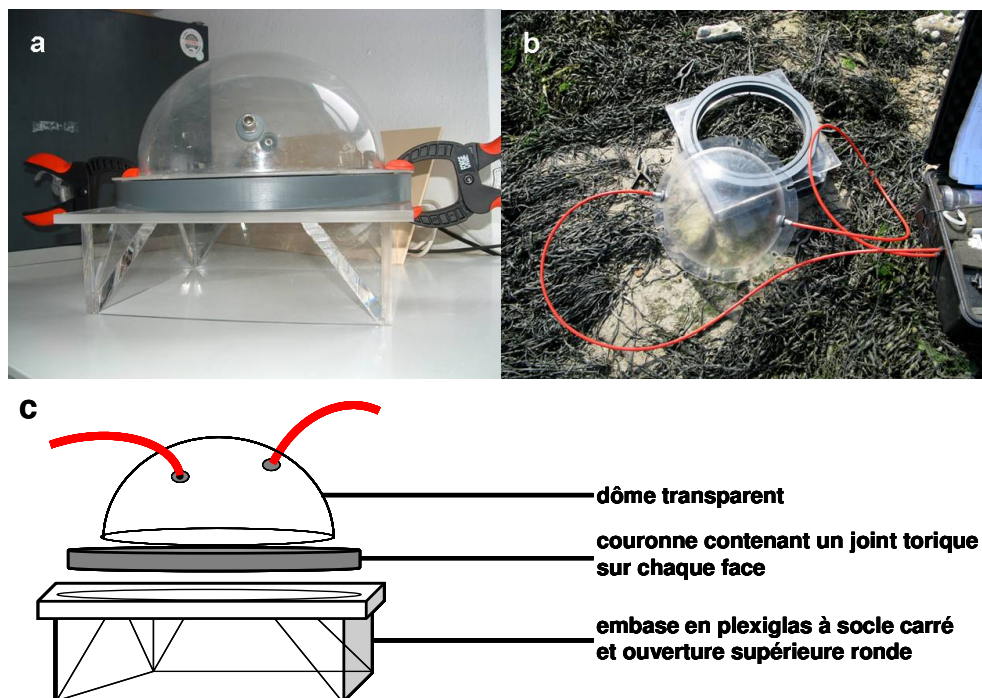


Figure I.8. : Photo de la chambre benthique utilisant l'embase carrée en plexiglas (a), utilisation *in situ* (b) et schéma annoté des différentes parties la constituant (c).



Figure I.9. : Mesure de la RC à l'aide de la chambre benthique placée sous une bâche opaque.

Enfin, des mesures de flux de CO_2 ont également été réalisées sur la zone à balanes de la Souris en février, juillet et septembre 2007 et en avril 2008 (Tableau I.1.). Le dôme transparent est alors directement scellé sur le rocher à l'aide d'un joint de silicone neutre et la bâche est également utilisée pour mettre le système à l'obscurité. La surface s est alors de $0,071 \text{ m}^2$ et le volume v est de 7 L.

I.5.4. Mesures de la production primaire en fonction de l'irradiance

L'étude des paramètres photosynthétiques décrivant la relation entre l'intensité lumineuse (l'irradiance) et la PPB de la zone à *A. nodosum* a été réalisée *in situ* en combinant l'utilisation de la chambre benthique avec une série de filtres gris neutre de différentes intensités.



Figure I.10. : Système de cadre opaque (a) placé autour de la chambre benthique (b) permettant de filtrer le PAR arrivant sur la chambre (c).

Autour de la chambre benthique comprenant l'embase en plexiglas, un cadre de PVC (Fig. I.10.a) permet l'accès à la chambre sur le côté vertical (Fig. I.10.b) tandis que la surface formant un angle d'environ 45% avec le substrat est orientée vers le soleil et permet de maintenir les différentes combinaisons de filtres (Fig. I.10.c). Différentes combinaisons de filtres permettent de réaliser tout d'abord la mesure de RC, puis d'augmenter progressivement l'irradiance jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de filtre et que l'irradiance naturelle soit atteinte (Tableau I.4.).

Tableau I.4. : Succession des filtres utilisés pour étudier la relation entre la PPB et l'irradiance *in situ*. Une incubation supplémentaire se fait sans aucun filtre.

Filtres utilisés	% du PAR atteignant la chambre benthique moyenne ($\pm$ écart-type)
1+2+bâche	0 ± 0.0
1+2	1 ± 0.3
1+4	3 ± 1.0
1	7 ± 1.2
2	14 ± 1.5
3	27 ± 4.1
4	53 ± 7.2
5	73 ± 9.4

Les mesures de flux aux différentes irradiances permettent de calculer, selon la méthode décrite ci-dessus (section 1.5.2., $PPB = PPN - RC$), les valeurs de PPB pour chaque irradiance. On ajuste ensuite la relation entre la PPB et l'irradiance (I) décrite par le modèle de Webb (1974) telle que :

$$PPB = P_m \cdot \left[1 - \exp\left(-\frac{I}{I_k}\right) \right] \quad (4)$$

où P_m est la production primaire brute maximale et I_k l'irradiance à laquelle la production brute maximale serait atteinte si la PPB continuait de croître linéairement avec l'irradiance. Afin de tenir compte des variations saisonnières de ces paramètres photosynthétiques, ces mesures ont été réalisées sur l'Ile Verte une fois par mois, lorsque les conditions météo le permettaient, d'avril 2007 à juin 2008 (Tableau I.1.).

I.5.5. Effet de la dessiccation sur le métabolisme de la zone à *A. nodosum*

Afin de tester l'effet de la dessiccation sur la PPB et la RC, des mesures de métabolisme ont été réalisées successivement au cours d'une émergence de la zone à *A. nodosum* de l'Ile Verte en septembre 2007 et en avril et mai 2008 (ces deux dernières mesures ont été réalisées dans le cadre du stage de Master 1 de Brice Martin). Les mesures de PPN et RC sont répétées toutes les heures sur la même portion de canopée du début à la fin de l'émergence, ce qui permet d'obtenir 5 à 6 mesures successives pour une même émergence. Ces mesures sont couplées à la mesure du PAR pendant toute la durée de l'émergence et, en avril et mai 2008, à des mesures de températures (thermomètre électronique Hanna Instruments HI 8751) réalisées à l'intérieur de la canopée présente dans l'embase et à la surface de la canopée se trouvant à l'extérieur de l'embase avant et après chaque incubation.

I.5.6. Production secondaire et calcification des balanes

Dans le but d'estimer la production organique, calcaire et les flux de CO_2 associés à ces processus chez des invertébrés à fortes densités inféodés au médiolittoral rocheux des zones tempérées, l'étude de la dynamique des populations de *Chthamalus montagui* et d'*Elminius modestus* présentes sur l'estran rocheux devant la Station Biologique de Roscoff a été réalisée de janvier 2005 à janvier 2006 (Golléty et al. 2008a, Annexe 4).

Les dynamiques de population sont basées sur les mesures de densité et de taille du diamètre basal rostro-carénal (RCD, 'rostrum-carinal diameter') (Fig. I.11.).

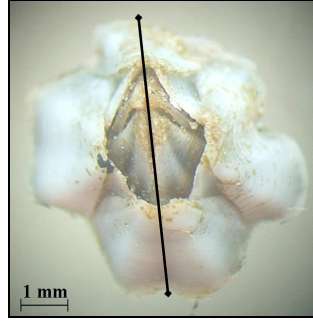


Figure I.11. : Diamètre basal rostro-carénel (RCD) d'un individu d'*Elminius modestus*.

Ces mesures ont ensuite permis de calculer, pour chaque date t , d'une part les densités moyennes de cohortes N_t (ind.m⁻²), d'autre part les relations tailles/PSLC (équation 5) et tailles/poids de calcaire (W_{CaCO_3}) (équation 6) qui, combinées aux tailles moyennes de cohortes D_t , ont servi à calculer le poids sec libre de cendre moyen et le poids de calcaire moyen des cohortes (exprimés en mg).

$$PSLC = a \cdot RCD^b \quad (5)$$

$$W_{CaCO_3} = a \cdot RCD^b \quad (6)$$

Les biomasses moyennes (g_{PSLC}.m⁻²) et les calcimasses moyennes (g_{WC_{CaCO3}}.m⁻²) sont ensuite calculées pour chaque site. Les productions secondaires annuelles (g_{PSLC}.m⁻².an⁻¹) de chaque site sont calculées comme la somme des productions mensuelles de chaque cohorte, elles-mêmes calculées d'après la relation établie par van der Meer et al. (2005):

$$P_t = \frac{(N_{t-1} + N_t)}{2} \cdot (W_t - W_{t-1}) \quad (7)$$

où P_t est la production organique d'une cohorte au temps t et N_{t-1} et W_{t-1} les densités moyennes et les poids organique moyen respectivement de cette cohorte au temps $t-1$. Les productions calcaires annuelles (g_{WC_{CaCO3}}.m⁻².an⁻¹) sont calculées de la même façon, W_t et W_{t-1} désignant alors les calcimasses moyennes de la cohorte. Les quantités de carbone (gC.m⁻².an⁻¹) produites par la respiration et les flux de CO₂ associés (mol_{CO2}.m⁻².an⁻¹) ont été calculées en utilisant : (1) une estimation de la respiration annuelle établie pour de la méiofaune et macrofaune benthique (Schwinghamer et al. 1986) :

$$\log_{10} R = 0,367 + 0,993 \cdot \log_{10} P \quad (8)$$

où P et R sont la production et la respiration annuelles (kcal.m⁻².an⁻¹) respectivement ; (2) un facteur de conversion de 22.74 J.mg_{PSLC}⁻¹ du contenu énergétique de crustacés (Brey et al.

1988); (3) la conversion de $1 \text{ g}_{\text{PSLC}} = 0,513 \text{ gC}$, estimée par Parsons et al. (1984). Les flux de CO_2 associés et les quantités correspondantes de carbone produit par la calcification ont été calculés à partir du ratio molaire (Ψ) entre le CaCO_3 précipité et le CO_2 émis, qui varie avec la température de l'eau quand l'alcalinité, la salinité et la $p\text{CO}_2$ de l'eau sont constantes. Pendant la durée de l'étude, la salinité moyennes ($\pm$ écart-type) était de 35.30 ± 0.036 ($n = 22$) et est donc considérée comme constante. Les flux de CO_2 dus à la calcification ont donc été calculés chaque mois en utilisant une valeur de Ψ estimée à l'aide des températures mensuelles moyennes telle que :

$$\Psi = 0,8 - 8,3 \cdot 10^{-3} T \quad (9)$$

où T est la température en $^{\circ}\text{C}$ et la $p\text{CO}_2$ de l'eau de mer est de $350 \mu\text{atm}$ (Frankignoulle et al. 1994). Les données de température et de salinité, mesurées près des sites d'étude, ont été fournies par le SOMLIT (Service d'Observation en Milieu Littoral, INSU-CNRS, Station Biologique de Roscoff). La quantité de CaCO_3 produite prend en compte toute érosion et dissolution potentielle pouvant être causée par des facteurs biotiques ou abiotiques.

I.6. Paramètres physiques de la zone à *A. nodosum* de l'Ile Verte

Des capteurs ont été placés sur l'Ile Verte afin de mesurer les variations de lumière et de température que subit la zone à *A. nodosum* à différentes saisons et au cours d'un cycle de marée. Des capteurs de profondeur, de température et de PAR sphérique (Fig. I.12.) ont été utilisés toujours simultanément sur des courtes durées (3 à 4 jours maximum). Ces capteurs ont pu être mis sur le terrain en juin, août et décembre 2006, en février 2007, en mars et en avril 2008 (Tableau I.1.).

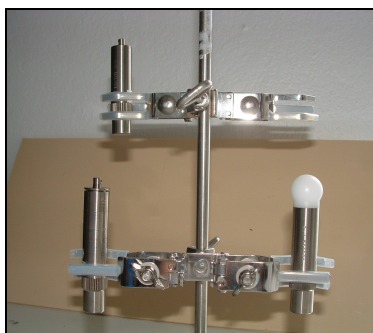


Figure I.12. : Préparation des petits capteurs de température, profondeur et PAR de haut en bas et de gauche à droite.

I.7. Etats des stocks d'*A. nodosum* en Bretagne et relation avec la diversité

Afin d'estimer les stocks d'*A. nodosum* présents le long des côtes bretonnes, une étude a été réalisée début février 2005 (Tableau I.1.) sur les sites de Penmarc'h, Molène, Coulouarn, Bréhat ouest et Bréhat est. Même si chacun de ces sites est un site traditionnel de récolte d'*A. nodosum*, les zones d'échantillonnage des stocks au sein de chaque site ont été choisies en s'assurant de l'absence de marques de récoltes. Sur chaque zone, l'échantillonnage a eu lieu sur 12 cadrats de 0.25 m² répartis régulièrement le long d'un transect de 10 m orienté perpendiculairement au gradient intertidal et situé au milieu de la distribution de l'espèce sur chaque site. Sur chaque site, les longueurs et circonférences d'*A. nodosum* ont été mesurées, les biomasses estimées et la diversité algale et animale échantillonnée comme décrit ci-dessus. La structure de population des longueurs d'*A. nodosum* a été étudiée à chaque site comme décrit ci-dessus (section 1.2.1). La diversité spécifique a ici été exprimée en taxa.m⁻².

I.8. Bilan annuel de la zone à *A. nodosum*

Afin d'établir un bilan annuel des flux de carbone de la zone à *Ascophyllum nodosum* pour l'année 2007, les mesures de RC obtenues lors du suivi mensuel et les mesures de PPB en fonction de l'irradiance (relation P-I) ont été utilisées pour modéliser les variations de la respiration et de la production primaire brute globales au cours d'une année en tenant compte :

- des variations de lumière à l'échelle annuelle, journalière et au cours d'un cycle tidal
- des variations de température de l'eau à l'échelle annuelle, dans l'air et dans l'eau
- de la biomasse algale présente sur l'Ile Verte (cf. section I.2.2.)
- de la part de la respiration due aux bactéries présentes à la surface d'*A. nodosum* (Golléty et al. 2008b, Annexe 4).

La production primaire varie en fonction de l'irradiance disponible, c'est-à-dire l'irradiance incidente pendant l'émersion et l'irradiance atténuée par l'eau de mer (et toutes les particules qui s'y trouvent) pendant l'immersion. D'une part, les mesures obtenues au cours du suivi des paramètres physiques de la zone à *A. nodosum* de l'Ile Verte (section I.6.) permettent d'établir un coefficient d'atténuation de la lumière en fonction de la hauteur d'eau. D'autre part, les variations de lumière sont prises en compte sous deux conditions d'irradiance : d'une part l'irradiance naturelle de l'année 2007, d'autre part l'irradiance optimale (sans nébulosité).

L'irradiance naturelle est celle directement mesurée par un capteur plan mesurant le PAR sur le toit de la Station Biologique de Roscoff en 2007 et pour laquelle on obtient une moyenne tous les quarts d'heure. L'irradiance optimale au cours d'une journée est estimée à chaque minute d'après Lizon et al. (1998) suivant l'équation :

$$I(t) = I_m \cdot \sin\left(\frac{\pi \cdot t}{D}\right) \quad (10)$$

où I_m est l'irradiance maximale (au zénith ; cf. section III.2.5) pour le jour considéré, t (min) est la durée de jour depuis le lever du soleil pour chaque minute où est réalisé le calcul et D (min) est la durée totale du jour.

La respiration et la production varient en fonction de la température. Les mesures de RC et PPB réalisées à l'émersion intègrent les variations saisonnières de la température de l'air. En revanche, une correction doit être appliquée afin de tenir compte des écarts de température entre l'air et l'eau. Les mesures de respiration ayant été réalisées en 2006, la comparaison entre température de l'eau et de l'air (Fig. I.13.) et la relation entre la respiration et la température de l'air est réalisée à partir des données de 2006.

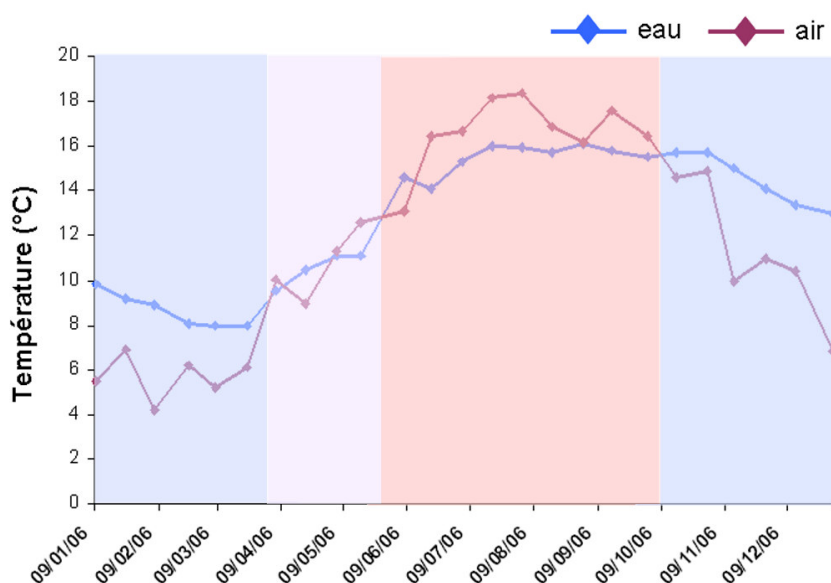


Figure I.13. : Suivi réalisé en 2006 de la température de l'eau (SOMLIT) à quelques centaines de mètres du site d'étude et moyenne bimensuelle de la température de l'air, mesurée par Météo France à quelques kilomètres du site d'étude. En hiver, la température de l'eau est supérieure à celle de l'air (zones en bleu), en été, elle est inférieure à celle de l'air (zone en rouge) et au printemps, elle est quasiment égale à celle de l'air (zone en violet).

L'étude relation P-I et l'essentiel des mesures de biomasse ayant été réalisées en 2007, le bilan a été calculé en fonction de la lumière incidente et de la température de l'eau de 2007. Le bilan est réalisé pour le niveau moyen de la zone à *Ascophyllum nodosum* de l'Ile Verte, c'est-à-dire 4,82 m au-dessus du zéro hydrographique. Les horaires et les coefficients de marées de référence pour l'année 2007 et le niveau moyen de la zone à *A. nodosum* sont ceux donnés par le SHOM (Service Hydrographique et Océanographique de la Marine Nationale).

Une fois les bilans de respiration et de production primaire brute réalisés à l'échelle journalière puis annuelle, la différence des deux bilans permet d'établir le bilan de carbone net de la zone d'*A. nodosum*.

I.9. Études expérimentales

I.9.1. Effet de la récolte totale ou partielle d'*A. nodosum* sur la diversité et le fonctionnement

A. nodosum étant une algue récoltée, la question de l'impact de cette récolte sur la diversité algale et animale de la zone ainsi que sur son métabolisme tel qu'il est mesuré dans cette thèse s'est posée. Actuellement, cette macroalgue est récoltée manuellement par une coupe à 20 cm du crampon, taille limite définie par la législation française. La question de la mécanisation de sa récolte a été soulevée par la profession et des tests effectués à l'été 2005 dans le cadre d'une étude d'impact sollicitée par la chambre syndicale nationale des algues marines ont semblé montrer que la récolte mécanique entraînait une coupe à environ 80 cm du crampon. C'est en se basant sur ces deux types de récolte qu'a donc été établi le protocole de l'étude réalisée sur l'Ile Verte, de mars 2006 à mars 2008.

Quatre zones consécutives de 2 x 3 m chacune et de même niveau marégraphique ont donc été délimitées et définies comme suit : (1) la zone 1, ou zone contrôle, est restée intacte tout le temps de l'étude ; (2) la zone 80, où tous les pieds d'*A. nodosum* ont été coupés à 80 cm du crampon ; (3) la zone 20, où tous les pieds d'*A. nodosum* ont été coupés à 20 cm du crampon ; (4) et la zone 0, où toute la canopée a été retirée, crampons inclus. Ces traitements ont eu lieu en mars 2006 (T0) et les différentes mesures ont ensuite eu lieu en octobre 2006 (T7), en mars (T12) et en octobre 2007 (T19) et en mars 2008 (T24) (Tableau I.1.).

Les mesures de biométrie d'*A. nodosum* (section 1.2.1.) et de la diversité algale et animale (section 1.2. et 1.3.) ont été réalisées sur huit cadrats de 0,25 m² choisis au hasard sur chaque zone à T0, avant le traitement, ainsi qu'à chaque période de mesure. Les mesures de

longueurs ont entre autre permis d'étudier les structures de populations des longueurs d'*A. nodosum* comme décrit ci-dessus (section 1.2.1.). Le métabolisme a pu être mesuré sur des cadrats de 0,09 m² (30 x 30 cm, tel que défini dans le projet BIOFUSE – section 1.9.2.). Contraint par les conditions météorologiques, le métabolisme a été mesuré (1) sur un seul cadrat de la zone 1 et de la zone 20 à T8 au lieu de T7, (2) sur trois cadrats de chaque zone à T12 et T19 et (3) sur trois cadrats de chaque zone à T25 au lieu de T24. La différence de surface d'échantillonnage entre les mesures de biométrie et diversité et celles de métabolisme est due au fait que l'étude des stocks d'*A. nodosum* réalisée l'année précédente avait été faite sur des cadrats de 0,25 m², ce qui a été maintenu pour permettre d'éventuelles comparaisons des données de longueurs, biomasses et diversité, tandis que les embases transparentes, créées initialement dans le cadre du projet BIOFUSE (étude d'impact sur la zone à *F. serratus* – section 1.9.2.), ont été faites pour correspondre aux cadrats de 30 x 30 cm définis dans ce projet.

I.9.2. Effet du retrait de la canopée de *Fucus serratus* sur le fonctionnement

Dans le cadre du RMP BIOFUSE (Responsive Mode Project « Effects of biodiversity on the functioning and stability of marine ecosystems: European scale comparisons ») faisant partie du réseau d'excellence MarBEF (Marine Biodiversity and Ecosystem Functioning), une étude de l'effet du retrait et/ou de la perturbation de la canopée de *F. serratus* sur le fonctionnement et la diversité associée à la zone a été mise en place de février 2006 à août 2007 (Tableau I.1.). Je ne présenterai ici que les résultats de l'effet du retrait de la canopée sur le fonctionnement de la zone.

Au sein d'une zone de 6 x 16 m délimitée sur la ceinture à *F. serratus* de l'Ile Verte, 10 cadrats permanents de 30 x 30 cm ont été choisis aussi aléatoirement que possible, les seules contraintes étant une relative homogénéité de la surface qui permette de réaliser l'étanchéité nécessaire aux mesures de métabolisme et un espacement entre les cadrats suffisamment grand pour éviter toute interaction entre les traitements. Parmi ces cadrats, cinq ont été tirés au sort pour servir de contrôle tandis que la canopée de *F. serratus* a été entièrement retirée des cinq cadrats restants. Pour s'assurer de l'effet du traitement, le retrait de la canopée a également été effectué sur une bande de 20 cm entourant les cadrats concernés.

Le métabolisme a été mesuré sur chaque cadrat en juin (T4), août (T6), novembre (T9) 2006, en février (T12) et août 2007 (T18). En revanche, les mauvaises conditions météorologiques n'ont permis de réaliser des mesures que sur trois cadrats de chaque traitement à T9 et aucune mesure à T15 (juin 2007). Le traitement a été renouvelé à chaque date en retirant

l'éventuel recrutement de *F. serratus* avant toute mesure de métabolisme. Par contre, suite à la perte naturelle de la canopée sur des cadrats contrôle, un premier entre T6 et T9 et un deuxième entre T9 et T12, ces cadrats ont été éliminés de l'étude. Après l'échantillonnage à T18, les canopées ont été retirées des cadrats contrôles afin de réaliser de nouvelles mesures de métabolisme. Encore une fois, les mauvaises conditions météorologiques n'ont permis de réaliser que les mesures de respiration. Enfin, les biomasses algales ont été échantillonnées directement sur tous les cadrats.

I.10. Analyses statistiques

I.10.1. Régressions linéaires

Au sein de chaque processus, le changement du CO₂ au cours du temps en minute (section 1.5.2.) est linéaire : après le calcul des coefficients de détermination et la vérification de leur significativité, les régressions linéaires calculées par le logiciel Excel (Microsoft® Office Excel 2003) sont établies pour obtenir la pente de chaque droite.

I.10.2. Régressions non linéaires

Différentes régressions non-linéaires ont été établies à l'aide du logiciel SSI SYSTAT (version 11, © Systat Software, Inc) en utilisant l'estimation des moindres carrés et la méthode Simplex (O'Neill 1971).

Des régressions non linéaires ont été utilisées en ajustant une courbe sinusoïdale d'une part afin d'établir les relations saisonnières des mesures de PPB, de RC, de PPB/B_{tot}, de RC/B_{tot}, de PPBR de RR, de I_k, de P_m/B_{tot} et de P_m_{eau}/B_{tot} et de tester la significativité de ces variations et d'autre part pour établir les relations taille/PSLC et taille/W_{CACO3} établies chaque mois pour les deux espèces de balanes selon les équations X et X décrites à la section I.5.5.

Des régressions non linéaires ont été établies en ajustant une courbe exponentielle pour établir d'une part la relation entre PPB et I_k décrite par le modèle de Webb (1974) (section I.5.4.) et d'autre part la relation entre PPB ou RC et la température de l'air.

Une régression non linéaire a été établie en ajustant une courbe logarithmique pour établir la relation entre la part de l'irradiance incidente restante dans l'eau et la hauteur d'eau.

Des régressions non linéaires ont été établies en ajustant des courbes polynomiales d'ordre deux pour établir la relation entre la hauteur d'eau et la durée de l'émersion.

I.10.3. Analyses multivariées

Différentes analyses multivariées ont été réalisées dans le but d'étudier la structure des communautés algales et animales échantillonnées (1) dans le cadre de l'étude des stocks d'*A. nodosum* et de la diversité associée et (2) dans le cadre de l'étude d'impact de la récolte d'*A. nodosum* sur le fonctionnement et la diversité de la zone.

Afin de tester les différences de composition spécifiques des assemblages de macroalgues ou de macrofaune entre les cinq sites de l'étude des stocks le long des côtes bretonnes (Chapitre 2), une analyse par groupement basée sur l'indice de Bray-Curtis (Clarke & Warwick 2001) a été réalisée sur les données de présence/absence (données qualitatives) algales ou animales en utilisant le logiciel PRIMER v6.1.6. (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Analysis) (Clarke & Gorley 2001). Ces analyses ont été réalisées après avoir éliminé les taxons rares, c'est-à-dire présents sur un seul cadrat. Pour l'interprétation de ces analyses, les taxons pouvaient soit être présents à tous les sites, soit être exclusivement présents à certains sites. Ensuite, indépendamment du nombre de site sur lequel ils sont présents, les taxons pouvaient être présents sur quelques cadrats ou sur un grand nombre de cadrat d'un même site. Ce dernier cas correspond aux fréquences d'occurrence des taxons par opposition à la présence, exclusive ou non, à un site donné.

Une analyse factorielle des correspondances (AFC) (StatBox 6.6 Pro software, Grimmssoft) a également été utilisée pour tester une éventuelle structure de la diversité animale entre les sites de l'étude des stocks à partir des densités de la macrofaune (données quantitatives). Cette analyse a été réalisée après avoir éliminé les taxons rares, c'est-à-dire présents sur un seul cadrat. Les variables et les objets utilisés pour l'interprétation de l'AFC et légendés sur les figures correspondantes avaient des contributions relatives (CTR, exprimées en pourcentages) supérieures à l'hypothèse d'équicontribution de chaque variable ou objet de l'analyse, c'est-à-dire $100/n$ pour une AFC réalisée sur une matrice de n variable ou objet. Les cosinus carrés, qui mesurent la qualité de représentation des variables et des objets sur le plan de projection, peuvent aussi être pris en compte afin d'affiner l'analyse.

I.10.4. Tests statistiques

Par leurs faibles tailles d'échantillons, la plupart des jeux de données ne remplissent pas les conditions de normalité et d'homoscédasticité nécessaires à l'utilisation des tests paramétriques.

Les tests de Kruskal-Wallis, utilisés pour tester (1) les différences de longueurs, densités et biomasses des stocks d'*A. nodosum* entre les différents sites des côtes bretonnes (section II.2.1), (2) entre le nombre de taxons d'algues, de la macrofaune et les densités animales entre les cinq sites d'étude des stocks (section II.2.2 et II.2.3.), (3) entre les différents traitements lors de l'étude de l'impact de la récolte d'*A. nodosum* (section IV.2.), et (4) les différences de signatures isotopiques des sources et des consommateurs entre les différentes saisons ont été réalisés en utilisant le logiciel SSI SYSTAT (version 11, © Systat Software, Inc). Lorsque cela était nécessaire, les tests a posteriori adéquats ont été réalisés (équivalents au test de Student-Newman-Keuls de l'ANOVA, Scherrer 1984).

Des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney ont été réalisés pour tester la significativité des différences entre les flux issus des cadrats avec ou sans canopée de *F. serratus* (section IV.3.2.). Des tests de comparaison d'échantillons appariés (Scherrer 1984) ont été utilisés pour tester les différences entre les flux issus de la canopée d'*A. nodosum* et les flux résiduels (section III.2.1.).

*Chapitre II: Description de la zone à *Ascophyllum nodosum* en Bretagne*

II.1. Introduction

Les synthèses qui estiment le métabolisme et les flux de carbone des producteurs primaires à l'échelle régionale ou globale (ex. Smith 1981, Gattuso et al. 1998, Middelburg et al. 2005) doivent utiliser des données émanant de mesures directes de la biomasse et de la production primaire des différents producteurs primaires. Pourtant, les données de biomasses concernant les macroalgues sont encore peu abondantes et conduisent ainsi à des estimations biaisées : dans le meilleur des cas, Smith (1981) ou Gattuso et al. (1998) utilisent une estimation de la surface de couverture des macroalgues comme sous-estimation de la biomasse par unité de surface qui est ensuite reprise dans plusieurs synthèses successives (Middelburg et al. 2005). Dans le pire des cas, Gazeau et al. (2004) ne prennent pas en compte la production primaire issue des macrophytes (herbiers et macroalgues) dans leur estimation régionale suite au manque de données sur la production et la surface de couverture des macrophytes en Europe. Le manque d'adéquation de l'utilisation du pourcentage de recouvrement des macroalgues comme approximation de la biomasse, ainsi que Masterson et al. (2008) l'ont récemment discuté, et le manque d'estimations de biomasses des macroalgues formant de grandes canopées ont conforté la nécessité d'obtenir des mesures de biomasses d'*A. nodosum* au sein de la zone d'étude.

Les champs d'*A. nodosum* présents le long des côtes bretonnes possèdent de nombreuses caractéristiques communes à toutes les zones à *A. nodosum* le long de la distribution de l'espèce. Cependant, l'état des stocks en Bretagne peut être particulièrement influencé par la localisation de ces zones au sein de la distribution géographique de l'espèce (e.g. Lawton 1993, Sagarin et al. 2006), par le degré d'exposition de la zone (Little & Kitching 1996) et par l'importance de la récolte ayant lieu dans cette région (e.g. Lazo & Chapman 1996). De même, la composition des communautés algales et animales associées est influencée par la distribution géographique de chaque espèce, par l'état de la canopée (e.g. Johnson & Scheibling 1987, Wikström & Kautsky 2007) et donc par l'éventuel impact de la récolte sur ces communautés.

En France, la distribution d'*A. nodosum* est concentrée sur les côtes bretonnes, où a lieu l'essentiel de la récolte. En Bretagne, la récolte manuelle de cette macroalgue est une activité traditionnelle qui peut s'exercer sans statut particulier et qui est uniquement sujette à la

réglementation concernant la longueur de coupe (à 20 cm du crampon) et les quantités dont ont besoin les industries. D'ailleurs les plus récentes estimations de stocks disponibles pour la récolte, autour de 14000 tonnes par an, sont issues des quantités d'algues reçues par les industries et ne sont pas facilement disponibles pour la communauté scientifique (McHughes 2003, Arzel & Véron 2005). En l'absence de gestion (Ugarte & Sharp 2001), la récolte d'*A. nodosum* peut devenir l'un des principaux facteurs contraignant la canopée et l'assemblage algal et faunistique dépendant de sa présence, ainsi rendant cet écosystème davantage susceptible à tout autre perturbation supplémentaire.

Malgré le rôle écologique et économique de cette algue, peu d'études ont été réalisées concernant sa récolte. Depuis les estimations de Cullinane (1984) des stocks irlandais disponibles à la récolte, il ne semble pas y avoir eu de nouvelle estimation de la biomasse de cette algue à l'échelle de plusieurs dizaines de kilomètres. Les études comparant l'efficacité de la récolte manuelle à celle de la récolte mécanique et l'utilisation de plusieurs appareils n'apportent que des données sur les quantités ainsi récoltées (e.g. Sharp 1987, Arzel et al. 2001, Kelly et al. 2001). Inquiets de l'effet et de la difficulté d'appliquer des plans de gestion de la récolte, certaines études ont testé l'impact direct et immédiat de l'utilisation d'outils de récolte particuliers sur la biomasse et la structure de population d'*A. nodosum* (e.g. Ang et al. 1996, Ugarte et al. 2006). Enfin, Boaden & Dring (1980) ont étudié l'effet d'une récolte massive sur la communauté associée. Cependant, aucune étude n'a établi un état référence des stocks d'*A. nodosum* en place à une échelle régionale simultanément à une description de la diversité algale et animale associée. Un tel état référence est pourtant nécessaire pour (1) évaluer les efforts de récolte que peut subir une zone donnée en fonction de la biomasse présente et (2) apprécier la variabilité naturelle de la diversité de l'assemblage afin de pouvoir ensuite estimer l'impact d'une telle récolte à la fois sur l'algue récoltée et la communauté algale et animale associée. Etant donnée la longue tradition de récolte en Bretagne et la part des estrans rocheux possédant des canopées algales sur ces côtes, il est particulièrement surprenant qu'une telle étude n'est pas encore eu lieu dans cette région.

Le but de l'étude des stocks d'*A. nodosum* et de la diversité algale et animale associée le long des côtes bretonnes a donc été (1) d'estimer les longueurs et les biomasses d'*A. nodosum* à l'échelle d'une région où la récolte est importante, et (2) d'établir un état de référence de la diversité de la communauté algale et animale associée à la zone.

II.2. Description des stocks et des communautés associées

II.2.1. Stocks et structures de population d'*A. nodosum*

Les longueurs moyennes ($\pm$ écart-type, E.T.) des frondes mesuraient 56 ± 28 cm à Coulouarn, 64 ± 41 cm à Bréhat ouest, 70 ± 46 cm à Bréhat est, 79 ± 36 cm à Molène et 88 ± 53 cm à Penmarc'h (Fig. II.1.a). Les densités d'*A. nodosum* étaient de $14 \pm 9,3$ ind.m⁻² à Bréhat est, $16 \pm 8,4$ ind.m⁻² à Penmarc'h, $21 \pm 4,3$ ind.m⁻² à Molène, $21 \pm 19,7$ ind.m⁻² à Coulouarn, $24 \pm 9,8$ ind.m⁻² à Bréhat ouest (Fig. II.1.b). Les biomasses étaient de $2,5 \pm 1,99$ kg_{PS}.m⁻² à Bréhat est, $2,6 \pm 1,82$ kg_{PS}.m⁻² à Penmarc'h, $2,7 \pm 0,98$ kg_{PS}.m⁻² à Molène, $2,9 \pm 2,42$ kg_{PS}.m⁻² à Coulouarn et $3,7 \pm 2,47$ kg_{PS}.m⁻² à Bréhat ouest (Fig. II.1.c). Les longueurs individuelles étaient significativement plus faibles à Coulouarn qu'à Penmarc'h et Molène seulement (Hc = 19,718, n = 290, p < 0,001). En revanche les densités et les biomasses ne variaient pas significativement entre les sites (Hc = 8,326, n = 60, p = 0,080 et Hc = 2,495, n = 60, p = 0,646 pour les densités et les biomasses respectivement).

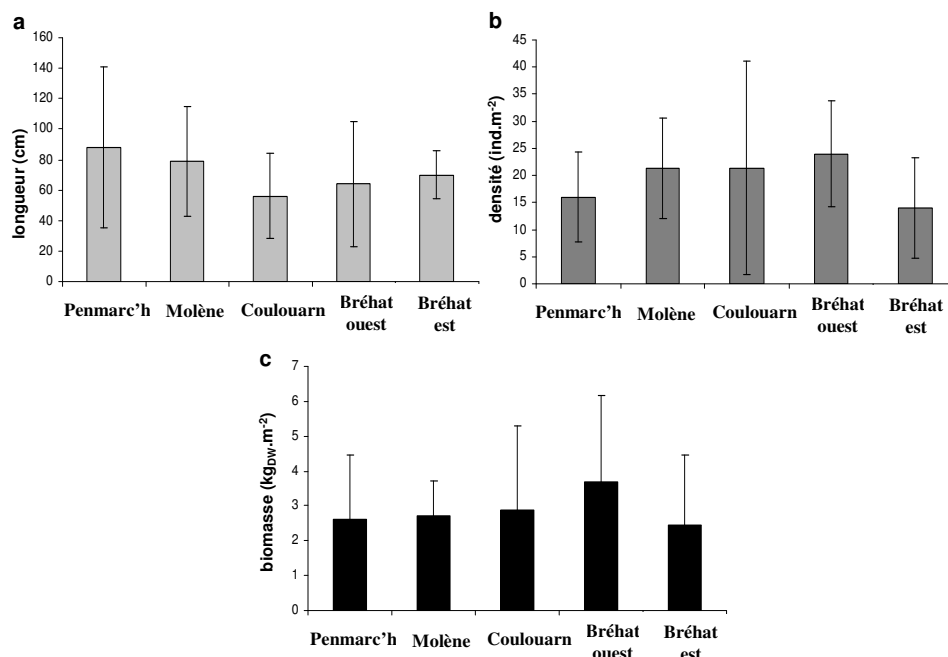


Figure II.1. Longueurs (a), densités (b) et biomasses (c) moyennes ($\pm$ écart-type) des frondes d'*A. nodosum* échantillonnées à Penmarc'h (n = 48), Molène (n = 64), Coulouarn (n = 64), Bréhat ouest (n = 72) et Bréhat est (n = 42) en février 2005.

Afin de mettre en évidence l'impact d'une éventuelle récolte ultérieure sur les structures de populations, la distribution du pourcentage des classes de tailles de frondes a été étudié au sein de trois groupes de classes de tailles (1) la quantité de frondes mesurant moins de 20 cm, qui correspond à la longueur légale de coupe d'*A. nodosum* en France ; (2) la quantité de frondes mesurant plus de 70 cm, c'est-à-dire la longueur moyenne mesurée lors de cette étude ; (3) la quantité de frondes mesurant entre 20 et 70 cm. Des groupes de classes de longueurs assez semblables basés sur l'état reproductif et les longueurs des frondes (inférieur à 27 cm, entre 27 et 78 cm et supérieur à 78 cm) ont d'ailleurs déjà été utilisés. Cette répartition en groupes de classes a montré que la plupart des frondes mesuraient entre 20 cm et 70 cm à Coulouarn (66,0%), Bréhat ouest (49,9%) et Bréhat est (44,7%) tandis que la majorité des frondes mesuraient plus de 70 cm à Penmarc'h (57,9%) et à Molène (59,0%) (Fig. II.2.).

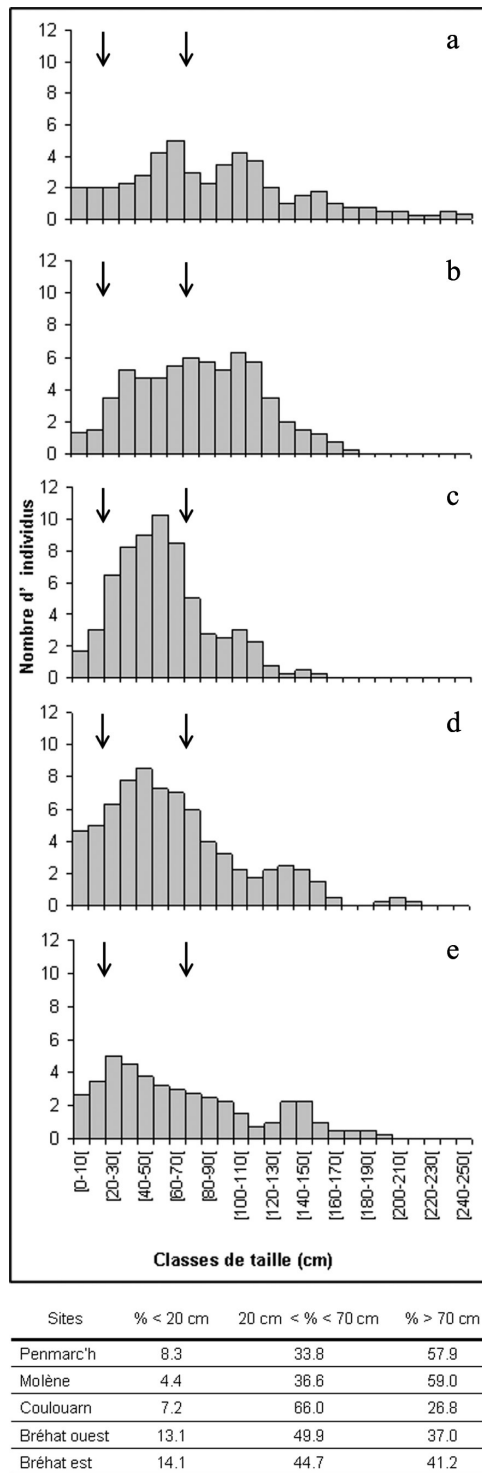


Figure II.2.: Histogrammes de fréquence de longueurs d'*Ascophyllum nodosum* de classes de longueurs de 10 cm réalisés à partir d'histogrammes lissés à l'aide de moyennes mobiles de troisième degré à (a) Penmarc'h, (b) Molène, (c) Coulouarn, (d) Bréhat ouest, (e) Bréhat est. La figure présente également le pourcentage de frondes mesurant (1) moins de 20 cm, qui est la longueur légale française de récolte manuelle, (2) plus de 70 cm, qui est la longueur moyenne mesurée lors de l'étude et (3) entre 20 cm et 70 cm. Les flèches indiquent les limites des groupes de classes de tailles à 20 cm et 70 cm.

II.2.2. Communautés algales associées à *A. nodosum*

Un total de 21 taxons a été identifié parmi les cinq sites d'étude. Le nombre moyen ($\pm$ écart-type) de taxons d'algues variait de $3 \pm 1,4$ taxons.cadrat⁻¹ à Coulouarn à $5 \pm 2,1$ taxons.cadrat⁻¹ à Molène (Tableau II.1.). La diversité algale était significativement plus faible à Coulouarn qu'à tous les autres sites et significativement plus faible à Bréhat est qu'à Penmarc'h et Molène (Kruskal- Wallis, Hc = 12,481, n = 60, p = 0,0014).

Tableau II.1. : Présence ('+'), nombre total et nombre moyen ($\pm$ écart-type) des taxons de la macrofaune observée aux cinq sites d'étude le long des côtes de Bretagne.

Diversité algale	Penmarc'h	Molène	Coulouarn	Bréhat est	Bréhat ouest
Phaeophyceae					
<i>Fucus serratus</i>	+	+	+		
<i>Fucus vesiculosus</i>	+			+	+
<i>Ralfsia verrucosa</i>				+	+
Chlorophyceae					
<i>Ulva</i> sp.		+		+	+
<i>Enteromorpha</i> sp.				+	
<i>Cladophora rupestris</i>	+	+			
Rhodophyceae					
<i>Antithamnionella elegans</i>				+	
<i>Caliblepharis</i> sp.		+			
<i>Chondracanthus acicularis</i>				+	
<i>Chondrus crispus</i>		+			+
<i>Corallina elongata</i>	+	+			
<i>Gigartina</i> sp.		+			
<i>Heterosiphonia</i> sp.		+			
<i>Hildenbrandia rubra</i>	+	+	+	+	+
<i>Lomentaria articulata</i>	+	+			
<i>Mastocarpus stellatus</i>			+	+	+
<i>Phymatolithon lenormandii</i>	+	+	+	+	+
<i>Polysiphonia lanosa</i>	+	+	+	+	+
<i>Rhodothamniella floridula</i>				+	+
<i>Catenella caespitosa</i>			+	+	
<i>Polyides</i> sp.		+			
Nombre total de taxons	8	13	6	12	9
Nombre moyen ($\pm$ E.T.) de taxons	4 ± 1.1	5 ± 2.1	3 ± 1.4	4 ± 1.4	4 ± 1.2

L'analyse par groupement, basée sur l'index de Bray-Curtis, a été réalisée sur une matrice de 57 cadrats x 18 taxons après l'élimination des taxons rares *Calliblepharis* sp., *Chondracanthus acicularis* and *Polyides* sp. et le retrait de trois cadrats où aucune autre espèce n'était présente. L'analyse a mis en évidence une opposition entre deux principaux groupes (A et B) (Fig. II.3.), puis entre deux sous groupes du groupe A (A1 et A2) (Fig. II.3.).

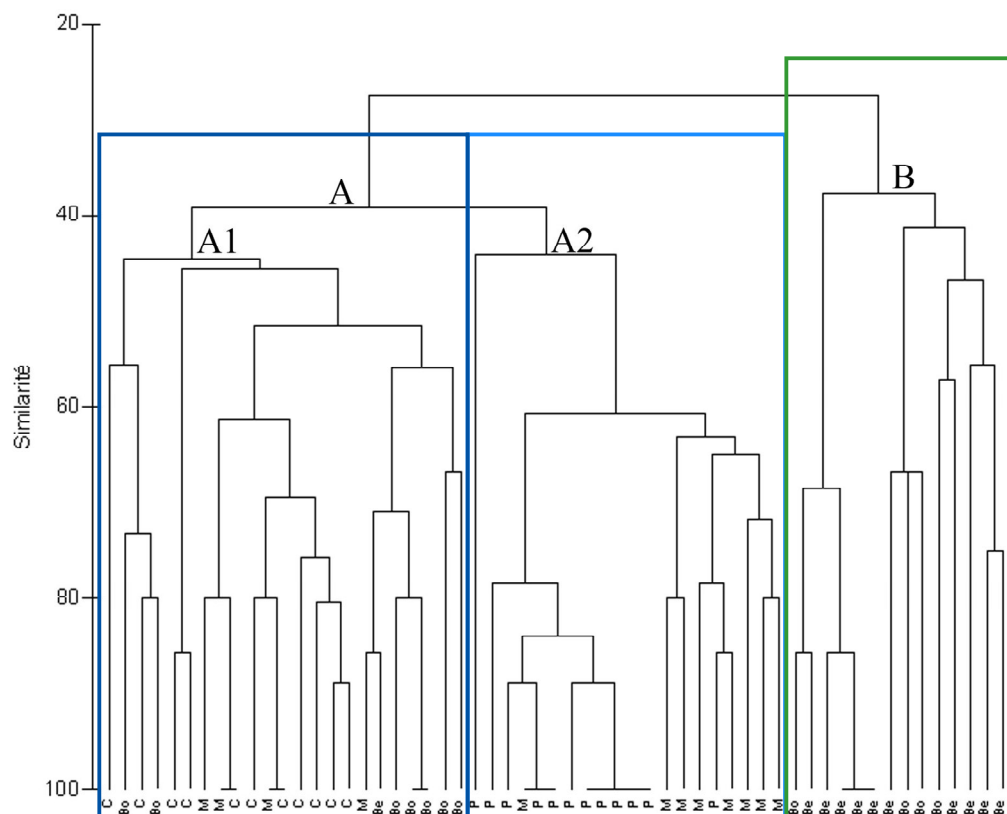


Figure II.3. : Dendrogramme basé sur les données de présence/absence algales réalisé sur une matrice de 57 cadrats x 18 taxons à l'aide de l'indice de Bray-Curtis aux sites de (P) Penmarc'h, (M) Molène, (C) Coulouarn, (Bo) Bréhat ouest, (Be) Bréhat est. L'analyse met en évidence une opposition entre les groupes A (en bleu) et B (en vert) et entre les groupes A1 (bleu foncé) et A2 (bleu clair).

L'opposition entre les groupes A et B sépare principalement le site de Bréhat est, et dans une moindre mesure celui de Bréhat ouest, aux trois autres sites de l'étude. Ainsi, le groupe B comprend dix des onze cadrats de Bréhat est ainsi qu'un tiers des cadrats de Bréhat ouest tandis que le groupe A comprend les autres cadrats de Bréhat ouest et tout ceux des trois autres sites. Le groupe A est ensuite divisé entre le groupe A1, qui comprend tous les cadrats de Coulouarn, les cadrats de Bréhat ouest et un tiers des cadrats de Molène, et le groupe A2, qui réunit les cadrats restants de Molène et ceux de Penmarc'h.

II.2.3. Communautés animales associées à *A. nodosum*

Un total de 28 taxons a été identifié parmi les cinq sites. Le nombre moyen ($\pm$ E.T.) de taxons animaux variaient de 4 ± 1.4 taxons.cadrat⁻¹ à Bréhat ouest à 6 ± 2.2 taxons.cadrat⁻¹ à Bréhat est (Tableau II.2.). Il n'y avait pas de différence significative du nombre de taxons animales entre les sites (Kruskal-Wallis, Hc = 8,577, n = 60, p = 0,073).

Tableau II.2. : Présence ('+') et densité lorsque cela était possible des taxons de la macrofaune, nombre total de taxons, nombre moyen ($\pm$ écart-type) de taxons (taxon.cadrat⁻¹) et des densités (ind.m⁻²) à chaque site.

Taxa	Penmarc'h	Molène	Coulouarn	Bréhat east	Bréhat west
Porifera					
<i>Grantia compressa</i>		+	+		
<i>Halichondria panicea</i>		+	+		
<i>Hymeniacidon sanguinea</i>		+	+		+
Cnidaria					
<i>Dynamena pumila</i>		+	+		
other hydroid	+	+			+
<i>Anemonia viridis</i>			2		
<i>Actinia equina</i>	1	12	1		8
<i>Bunodactis verrucosa</i>		2			
other anemone			3		
Polychaeta					
<i>Spirorbis</i> sp.	+	+	+	+	+
Crustacea					
<i>Balanus perforatus</i>			+	+	+
other barnacles			+	+	
amphipod	+			+	+
<i>Pagurus bernhardus</i>	4				
<i>Carcinus maenas</i>		1			2
Gastropoda					
<i>Achantochitona</i> sp.					1
<i>Patella vulgata</i>	26	53	95	6	51
<i>Littorina littorea</i>	1			2	
<i>Littorina obtusata</i>	193	16	35	147	113
<i>Gibbula cineraria</i>	2				
<i>Gibbula pennanti</i>	2			1	
<i>Gibbula umbilicalis</i>	110	6	110	13	23
<i>Osilinus lineatus</i>				36	15
<i>Nucella lapillus</i>	1		2	2	
Bryozoa					
<i>Flustrellidra hispida</i>			+		
Chordata					
<i>Botryllus schlosseri</i>			+		
<i>Dendrodoa grossularia</i>			+		
Fish					
<i>Blennius pholis</i>					2
Total number of species	13	12	17	11	13
Mean ($\pm$ SD) number of taxa	5 ± 1.4	5 ± 0.8	6 ± 2.0	4 ± 1.4	6 ± 2.2
Mean ($\pm$ SD) densities	114 ± 36.2	30 ± 15.8	84 ± 51.8	88 ± 53.6	79 ± 45.9

L'analyse par groupement faite sur les données qualitatives a été réalisée sur une matrice de 60 cadrats x 21 taxons après élimination des espèces rares *Anemonia viridis*, *Achantochitona* sp., *Blennius pholis*, *Botryllus schlosseri*, *Bunodactis verrucosa*, *Dendrodoa grossularia* et *Flustrellidra hispida*. Le dendrogramme issu de l'analyse ne met en évidence aucune différence de composition spécifique entre les sites (Fig. II.4.).

Parmi les 28 taxons animaux, 16 ont pu être comptés et les densités ont donc été estimées pour chaque site. Les densités moyennes ($\pm$ E.T.) variaient de $30 \pm 15,8$ ind.m⁻² à Molène à $114 \pm 36,2$ ind.m⁻² à Penmarc'h (Tableau II.2.). Les densités à Molène étaient significativement inférieures à celles des autres sites tandis que celles de Penmarc'h étaient également significativement supérieures à celles de Bréhat ouest et de Coulouarn ($H_c = 24,111$, $n = 60$, $p < 0,001$).

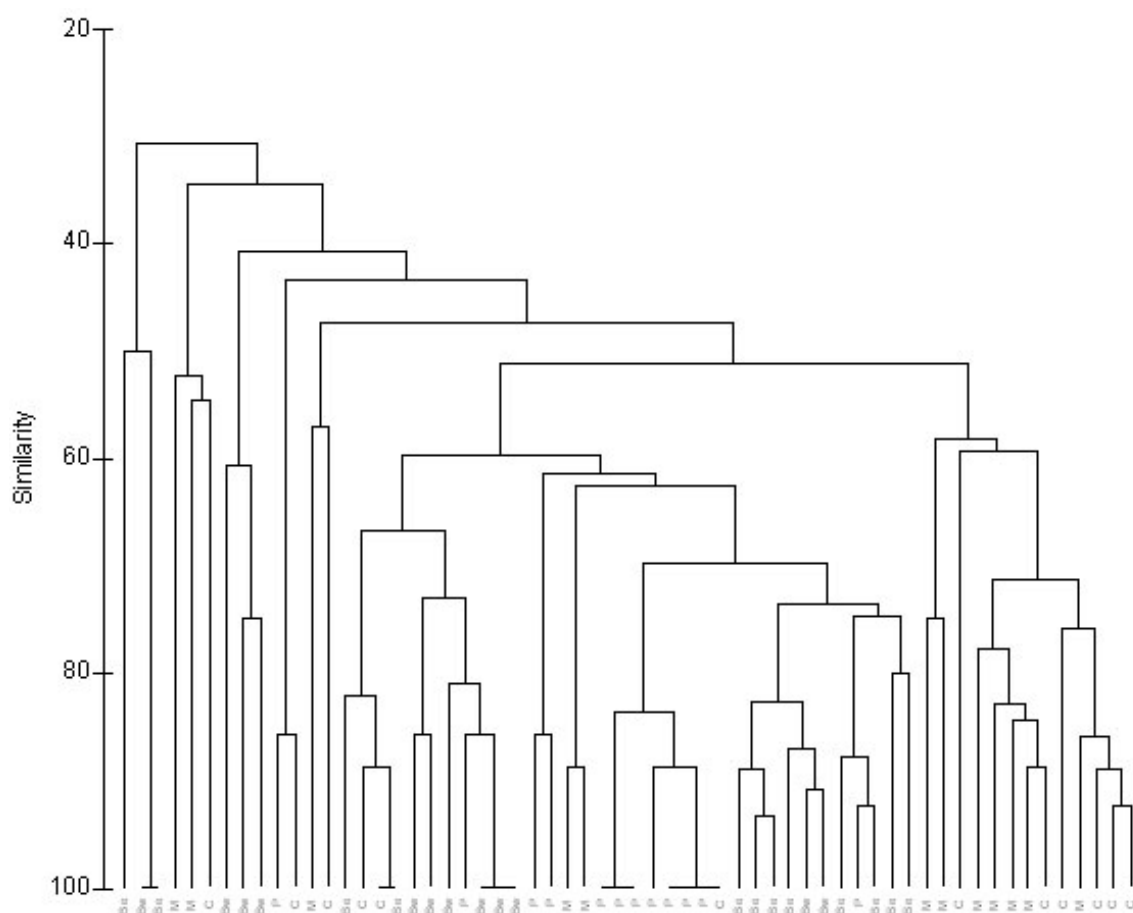


Figure II.4.: Dendrogramme basé sur les données de présence/absence animales réalisé sur une matrice de 60 cadrats x 21 taxons à l'aide de l'indice de Bray-Curtis aux sites de (P) Penmarc'h, (M) Molène, (C) Coulouarn, (Bo) Bréhat ouest, (Be) Bréhat est.

L'AFC faite sur les données quantitatives a été réalisée sur une matrice de 60 cadrats x 14 taxons après élimination des espèces rares *Achantochitona* sp. et *B. verrucosa*, cette dernière espèce ne présentant que deux individus sur un seul cadrat. Cette analyse a mis en évidence une dépendance significative entre les colonnes et les lignes ($\chi^2 = 1724,27$, $p < 0,001$, d.d.l = 767), les deux premiers axes expliquant 41,6% de l'inertie totale (Fig. II.5.).

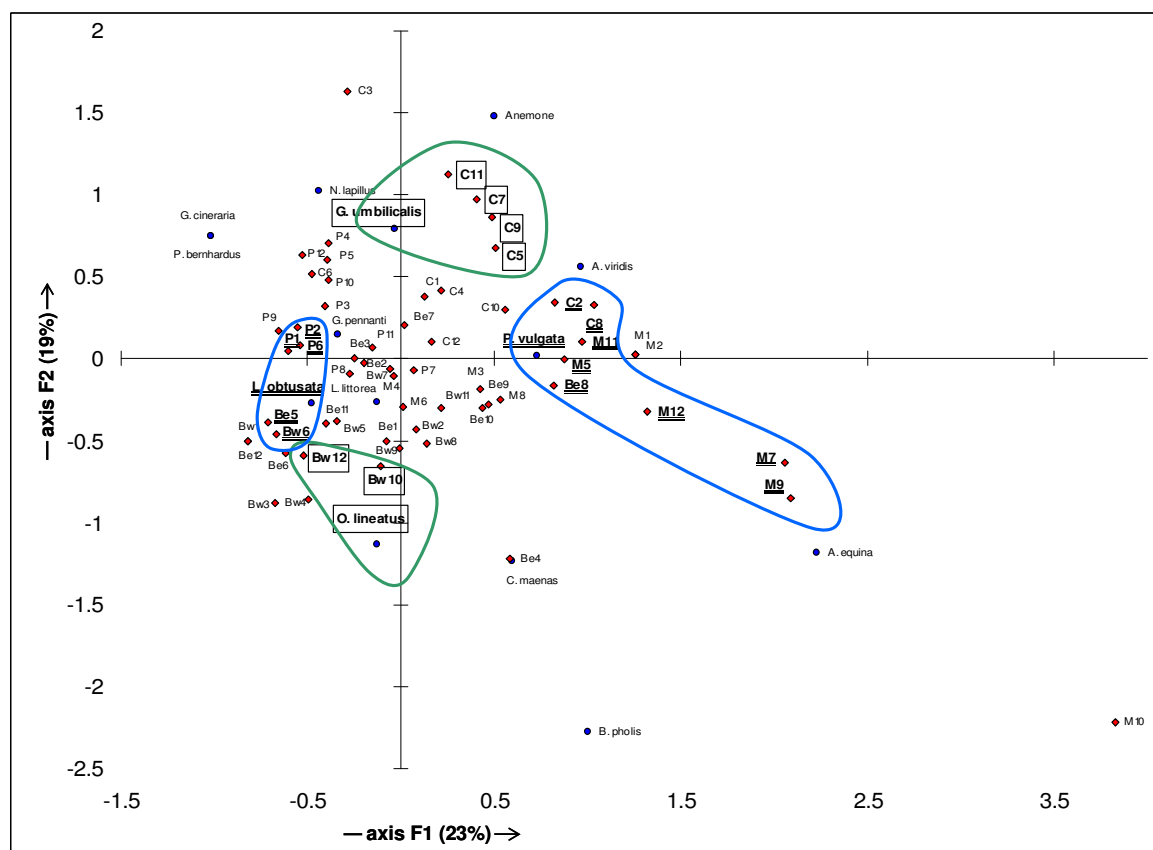


Figure II.5. : Analyse Factorielle de Correspondances réalisée sur les densités de la macrofaune présente à chaque site. Les taxons en gras sont ceux ayant une contribution significative ($CTR > 100/n$ pour $n = 14$ le nombre de taxons pris en compte dans l'analyse) à l'un des deux premiers axes alors que les cadrats en gras ont à la fois une contribution significative ($CTR > 100/n$ pour $n = 60$ le nombre de cadrats pris en compte dans l'analyse) à l'un des deux premiers axes et un $COS^2 > 0.5$. Les étiquettes soulignées correspondent aux cadrats et taxons qui contribuent significativement au premier axe tandis que les étiquettes encadrées correspondent aux cadrats et taxons qui contribuent significativement au deuxième axe.

5 taxons présentaient une $CTR > 7,14\%$ ($100/14$) et ont donc tous été pris en compte dans l'analyse. 33 cadrats présentaient une $CTR > 1,67\%$ ($100/60$). Par contre, comme aucune structure géographique n'est apparue et, étant donné que plus de la moitié des cadrats avaient

une contribution significative, l'interprétation se limite aux cadrats ayant un $\text{COS}^2 > 0,5$. Le premier axe oppose 3 cadrats de Penmarc'h et 1 cadrat de chaque site de Bréhat ($\Sigma\text{CTR} = 14,1\%$) en association avec *Littorina obtusata* (CTR = 29,3%) à 5 cadrats de Molène, 2 de Coulouarn et 1 de Bréhat est ($\Sigma\text{CTR} = 43,9\%$) en association avec *Patella vulgata* et *Actinia equina* (CTR = 67,0%). Le deuxième axe oppose 4 cadrats de Coulouarn ($\Sigma\text{CTR} = 34,4\%$) en association avec *Gibbula umbilicalis* (CTR = 50,3%) à 2 cadrats de Bréhat ouest ($\Sigma\text{CTR} = 8,5\%$) en association avec *Osilinus lineatus* (CTR = 40,2%).

II.3. Discussion

II.3.1. Etat des stocks en lien avec la récolte d'*A. nodosum*

La difficulté à définir des individus d'*A. nodosum* (Aberg 1989) est probablement la première explication du peu de données sur les longueurs et les densités d'*A. nodosum* qui existent dans la littérature. Ces rares études ont permis d'estimer des longueurs moyennes ($\pm$ E.T.) de $69 \pm 26,3$ cm et $86 \pm 2,7$ m en Irlande (Kelly et al. 2001) et de $74,5 \pm 27,6$ cm au New Brunswick, Canada (Ugarte et al. 2006), comparables aux valeurs mesurées dans la présente étude, et des densités de 50 ind.m^{-2} (Bertness et al. 1999), deux à plus de trois fois supérieures à celles estimées ici. En revanche, des mesures directes et indirectes des biomasses ont été réalisées le long de l'étendue géographique de l'espèce. Ainsi, les biomasses d'*A. nodosum* ont été estimées à $0,6 \pm 0,33 \text{ kg}_{\text{PS}}.\text{m}^{-2}$ au New Hampshire, USA (Chock & Mathieson 1983), à $1,04 \pm 2,03 \text{ kg}_{\text{PS}}.\text{m}^{-2}$ en Islande (Munda 1987), de $1,6 \pm 0,43$ à $3,0 \pm 0,82 \text{ kg}_{\text{PS}}.\text{m}^{-2}$ dans le nord de l'Espagne (Soneira & Niell 1975) et à $4,5 \pm 0,39 \text{ kg}_{\text{PS}}.\text{m}^{-2}$ dans le nord de la Bretagne (estimations faites d'après Guillaumont et al. 1993, Arzel et al. 2001). Les stocks étudiés de Penmarc'h à Bréhat figurent parmi les plus fortes valeurs mesurées, suggérant ainsi que les plus fortes abondances de la distribution d'*A. nodosum* se concentrent, entre autres, en Bretagne.

L'étude des structures de population d'*A. nodosum* a mis en évidence des différences notables depuis des sites présentant une grande distribution des fréquences de longueur sur une large gamme de tailles jusqu'à des sites ayant une distribution restreinte et centrée autour des plus grandes tailles (Fig. II.2.). Ainsi, près de 15% des frondes des deux sites de Bréhat mesuraient moins de 20 cm, ce qui représente la plus grande proportion de faibles longueurs, tandis que le reste de leurs frondes étaient régulièrement distribuées parmi la gamme de taille avec environ 45% des frondes mesurant entre 20 et 70 cm et environ 40% mesurant plus de 70 cm. Coulouarn présentait une situation intermédiaire où moins de 10% des frondes mesuraient

moins de 30 cm, 66% mesuraient entre 20 et 70 cm et à peine moins de 30% mesuraient plus de 70 cm. Enfin, à Molène et encore plus à Penmarc'h, les fréquences de longueur étaient centrées autour des grandes classes de tailles puisque moins de 10% des frondes mesuraient moins de 20 cm, environ 35% mesuraient entre 20 et 70 cm et près de 60% mesuraient plus de 70 cm (Fig. II.2.).

Ces trois situations reflètent les différences d'histoire de récolte ayant eu lieu à chaque site. En effet, plusieurs études réalisées en Nouvelle Ecosse (Canada) ont montré que la récolte d'*A. nodosum* modifiait la distribution des tailles en changeant une structure bimodale, où 50% des frondes mesuraient moins de 60 cm et plus de 30% mesuraient plus de 80 cm, en une structure unimodale où plus de 80% des frondes mesuraient moins de 60% et moins de 1% mesuraient plus de 80 cm (Sharp 1987, Ang et al. 1996). D'autre part, des mesures réalisées sur des sites non récoltés du New Brunswick, Canada, ont montré qu'environ 30% des frondes mesuraient moins de 60 cm et environ 40% mesuraient plus de 80 cm (Ugarte et al. 2006). Ceci confirme l'absence de récolte récente au moment où la présente étude a eu lieu. De plus, ces données suggèrent premièrement que la forte proportion de grandes classes de taille à Penmarc'h et Molène (Fig. II.2a & b) est due à une absence de récolte prolongée par rapport aux autres sites. Ceci a d'ailleurs été confirmé à Penmarc'h par un goémonier travaillant sur ce site. Deuxièmement, même si les longueurs moyennes à Coulouarn étaient significativement inférieures à celles de Molène et Penmarc'h (Fig. II.1.), la structure de population d'*A. nodosum* centrée largement au-dessus de la longueur de coupe légal (Figure II.2.c) suggère une histoire de récolte intermédiaire. Troisièmement, la forte proportion de frondes relativement courtes aux deux sites de Bréhat combinée à une bonne représentation des plus longues classes de tailles (Fig. II.2.d & e) suggèrent une récolte récente mais moins intense qu'aux autres sites. Enfin, l'absence de différences significatives des biomasses entre les sites malgré les différences de structures de population suggère que la perte de biomasse occasionnée par la récolte avait largement été compensée par une production et une croissance stimulées de thalles latéraux se formant à la base ou sur les thalles coupés au moment de la présente étude (Lazo & Chapman 1996, Ugarte et al. 2006).

II.3.2. Relation entre les communautés algales et animales et l'état des stocks d'*A. nodosum*

La diversité animale observée au cours de cette étude se caractérise par (1) un assemblage restreint de taxons, caractéristiques de la zone à *A. nodosum*, et (2) un groupe plus grand de taxons accessoires, habituellement présents sur la zone mais de façon trop peu fréquente pour apparaître régulièrement à l'échelle d'une douzaine de cadrats au sein d'une zone plus vaste. L'assemblage caractéristique est dominé par *Carcinus maenas*, *Dynamena pumila*, *Gibbula umbilicalis*, *Littorina obtusata*, *Nucella lapillus*, *Patella vulgata*, et *Spirorbis* sp. (Tableau II.2.). Ces taxons sont d'ailleurs caractéristiques de la plupart des zones à *A. nodosum* (e.g. Boaden & Dring 1980, Connor et al. 1997, Kelly et al. 2001, Cervin et al. 2004). Plus particulièrement, les cinq sites présentent tous de fortes densités de *L. obtusata*, ce qui est plutôt caractéristique des zones à *A. nodosum* des côtes européennes (e.g. Underwood 1973, Viejo & Aberg 2003), tandis que les zones à *A. nodosum* du continent américain se caractérisent plutôt par de fortes abondances de *L. littorea* (Bertness et al. 1999, Petraitis & Dudgeon 2005). L'assemblage accessoire, variable entre les sites, est responsable du manque de structure de la diversité animale qui existe entre les sites (Fig. II.4.). De manière générale, les cinq sites d'échantillonnage sont donc représentatifs des zones à *A. nodosum* en terme de diversité taxonomique animale.

La communauté algale associée à *A. nodosum* est un peu plus complexe que la communauté animale, même si elle se caractérise par un assemblage également caractéristique des zones à *A. nodosum* et dominé par *Hildenbrandia rubra*, *Phymatolithon lenormandii*, *Polysiphonia lanosa*, et *Ulva* sp. (Tableau II.1.) (ex. Boaden & Dring 1980, Connor et al. 1997). En revanche, il existe bien une opposition entre les sites au sein de la communauté algale. Les deux premiers groupes isolés par l'analyse de groupement répartissent les sites selon la présence soit de *Fucus vesiculosus*, uniquement présente à Bréhat, soit de *F. serratus*, abondante aux autres sites et absente de Bréhat (Fig. II.3. & Tableau II.1.). Les fréquences de longueur d'*A. nodosum* à Penmarc'h et Molène indiquent l'absence de récolte prolongée tandis que les plus fortes proportions de frondes mesurant moins de 20 cm se trouvent aux deux sites de Bréhat (Fig. II.2.). Ces différences de structures de populations sont à l'origine des différences de distribution des deux espèces de *Fucus*. Jenkins et al. (1999b) ont suggéré que *F. vesiculosus*, a priori plus compétitive, a tendance à être présent au sein des zones à *A. nodosum* ayant subi les plus fortes perturbations tandis que *F. serratus* est surtout présent sous les canopées à *A. nodosum* bien développées. Même si les sites de Bréhat ne semblent pas avoir subi de fortes perturbations, ce sont certainement les sites ayant été récoltés le plus récemment, ce qui favorise la présence de *F. vesiculosus*. En revanche, *F. serratus* est largement présent sous les grandes canopées de

Penmarc'h et Molène et dans une moindre mesure de Coulouarn (Fig. II.3. & Tableau II.1.). Les deux autres groupes discriminés par le dendrogramme opposent les sites en fonction de la présence et de la fréquence d'occurrence de plusieurs algues gazonnantes et encroûtantes. Le groupe A1 est dû à la présence exclusive à Penmarc'h et Molène de nombreuses algues gazonnantes telles que *Corallina elongata*, *Cladophora rupestris* et *Lomentaria articulata* combinée aux fréquences d'occurrence d'*Hildenbrandia rubra* et de *Phymatolithon lenormandii* qui sont dominantes sur ces deux sites. Le groupe A2 est le résultat de la présence exclusive à Coulouarn et Bréhat ouest de petites algues gazonnantes telles que *Catenella caespitosa* et *Antithamnionella elegans* et aux fortes fréquences d'occurrence de *Mastocarpus stellatus* et de *Polysiphonia lanosa* sur ces deux sites. Les stocks d'*A. nodosum* présents sur ces deux derniers sites étaient également ceux ayant les plus fortes densités et biomasses, les plus courtes longueurs individuelles et des structures de population suggérant une récolte relativement récente (Fig. II.1. & II.2.). A l'inverse, Penmarc'h et Molène, caractérisés par la présence de gros rochers, présentaient des stocks ayant les plus longues frondes et des fréquences de longueur suggérant l'absence de récolte d'une durée supérieure aux autres sites (Fig. II.1. & Fig. II.2.).

Ces différences de caractéristiques biométriques entre les zones résultent sûrement de différentes conditions abiotiques qui influencent différemment les algues encroûtantes et gazonnantes sensibles aux stress lumineux et à la dessiccation. Il a d'ailleurs été montré que le retrait ou la diminution de la canopée d'*A. nodosum* a un effet délétère sur l'espèce encroûtante *H. rubra* et sur l'algue gazonnante *Corallina* sp. (e.g. Jenkins et al. 1999a, Cervin et al. 2004), que les faibles biomasses de fucales expliquent l'absence d'espèces gazonnantes telles que *C. rupestris* (Espinosa & Guerra-Garcia 2005) et qu'une forte sédimentation peut limiter la distribution des organismes sessiles (Bertness et al. 1999). La faible présence, en faible abondance, d'espèces gazonnantes et encroûtantes à Coulouarn et Bréhat ouest par rapport à Penmarc'h et Molène, dominés par de gros bloc rocheux, est sûrement due à la présence de plus petites canopées combinée à une plus forte accumulation de sédiment sur ces sites.

Si la composition taxonomique de la communauté animale est typique des zones à *A. nodosum*, les densités animales ne sont pas pour autant distribuées de façon homogène sur les cinq sites. Les densités à Molène sont significativement inférieures à celles des autres sites et celles de Penmarc'h sont significativement supérieures à celles de Bréhat ouest et de Coulouarn (Tableau II.2.). Ces différences sont à l'origine de la structure mise en évidence par l'AFC entre les abondances animales des différents sites. En effet, le premier axe de l'AFC est structuré à partir des densités de *L. obtusata*, qui sont maximales à Penmarc'h et aux deux sites de Bréhat et

minimales à Molène et Coulouarn (Fig. II.5. & Tableau II.2.). Il est maintenant établi que la zone à *A. nodosum* est la zone préférentielle de *L. obtusata* parmi toutes les zones à fucales (Underwood 1973) et que cette espèce est la littorine dominante des zones à *A. nodosum* des estrans européens (e.g. Watson & Norton 1987, Williams 1995). S'il a également été noté que la diminution ou le retrait de la canopée d'*A. nodosum* peut avoir des effets négatifs sur les abondances de *L. obtusata*, aucune étude ne semble avoir établi de relation entre les caractéristiques biométriques des canopées à *A. nodosum* et les abondances de cette littorine. Le deuxième axe de l'AFC renforce la ségrégation entre les sites mise en évidence par la présence des deux espèces de *Fucus*. En effet, les abondances maximales de *Gibbula umbilicalis* ont été observées à Penmarc'h et Molène tandis qu'*Osilinus lineatus* n'est présent qu'aux deux sites de Bréhat (Fig. II.5. & Tableau II.2.). Cependant, moins de la moitié des cadrats de chaque site contribuent significativement à cet axe et ne correspondent pas aux mêmes cadrats où les deux espèces de *Fucus* sont présentes. Cette apparente association entre les fréquences d'occurrence des *Fucus* et les densités des deux espèces de prosobranches ne peut donc pas être attribuée à une zonation particulière mais plutôt à la variabilité naturelle de la zone à *A. nodosum*. L'analyse des abondances animales renforce donc l'importance des espèces les plus typiques de la zone à *A. nodosum* que sont *L. obtusata*, *P. vulgata*, *G. umbilicalis* and *O. lineatus*. Parmi ces espèces, *L. obtusata* et *G. umbilicalis* sont principalement responsables des différences de densités entre les sites (Tableau II.2.). Pourtant, les différences de densités entre les sites ne suivent pas les différences observées pour la diversité algale. Ceci suggère que les abondances animales ne sont pas directement influencées par les histoires de récolte ou les caractéristiques hydrodynamiques qui semblent régir la diversité animale mais plutôt par d'autres forces qui n'ont pas été mises en évidence dans la présente étude.

II.4. Synthèse

Les zones à *A. nodosum* décrites le long des côtes bretonnes présentent des longueurs moyennes de frondes comparables à ce qui a déjà été décrit sur d'autres sites de la distribution de l'espèce. Ceci suggère que les forces anthropiques ou d'ordre naturel régulent les longueurs des frondes de la même façon en Bretagne que sur les autres sites étudiés jusqu'à présent. Par contre, les biomasses mesurées ici sont parmi les plus fortes valeurs mesurées le long de la distribution de l'espèce, ce qui peut paraître surprenant étant donné que la Bretagne fait partie des principaux sites de récolte de l'espèce. L'étude des structures de population a d'ailleurs montré qu'une telle récolte avait effectivement eu lieu aux cinq sites étudiés, même si ce n'était plus le cas au

moment ou juste avant l'étude, soulignant ainsi la forte contrainte que représente cette activité pour les stocks d'*A. nodosum*. Pourtant l'estimation de biomasses fortes et non significativement différentes entre les sites malgré les différentes histoires de récolte souligne à quel point les capacités de croissances végétatives d'*A. nodosum* permettent de rapidement compenser les pertes de biomasses occasionnées par cette récolte.

En plus d'établir un état de référence de l'état des stocks d'*A. nodosum*, cette étude a pu établir que les communautés algales et animales étudiées le long des côtes bretonnes sont typiques des zones à *A. nodosum*. Certaines différences de diversité algale ont pu être expliquées par les différences d'histoires de récolte et d'hydrodynamisme existant entre les sites et l'essentiel des variations de la diversité spécifique animale semble largement dû à la variabilité naturelle des zones à *A. nodosum*. Pourtant, aucun de ces paramètres n'explique les différences de densités animales. Des études complémentaires mesurant des paramètres biotiques et abiotiques supplémentaires seraient nécessaires pour mieux appréhender les variations régionales des densités animales à l'échelle de la Bretagne.

Chapitre III: Bilan annuel des flux de carbone de la zone à Ascophyllum nodosum

III.1. Introduction

De nombreuses études reconnaissent le rôle dominant des producteurs primaires des milieux côtiers dans les cycles biogéochimiques globaux (ex. Smith 1981, Middelburg et al. 2005) et soulignent l'importance d'estimer quantitativement leur rôle dans les flux de carbone des écosystèmes côtiers (Duarte et al. 2005). Ceci implique des estimations réalistes des bilans de matière à l'échelle des communautés à partir desquelles les estimations globales peuvent ensuite être extrapolées. De telles études ont par exemple été réalisées sur une communauté microphytobenthique subissant des dépôts annuels de macroalgues (Hubas & Davoult 2006), sur un herbier de *Ruppia cirrhosa* en estuaire (Bartoli et al. 2008) ou un herbier de *Posidonia oceanica* (Barrón et al. 2006). En revanche, aucune étude comparable n'existe en milieu rocheux sur des communautés dominées par des macroalgues. L'étude *in situ* des flux de carbone issus de la zone à *Ascophyllum nodosum* à l'échelle de la communauté et au cours d'une année permet de réaliser une telle estimation.

L'effet des principaux facteurs environnementaux régulant le métabolisme d'*A. nodosum* (lumière, température, dessiccation, alternance du cycle tidal) a essentiellement été abordé à partir d'individus isolés (ex. Brinkhuis et al. 1976, Bidwell & McLachlan 1985) ou même de segments de thalles (ex. Chock & Mathieson 1979, Johnston & Raven 1987). De par la nature de la canopée, les différents thalles constituant une canopée sont pourtant soumis à des conditions de lumière et de température très variables, notamment à marée basse. Il a ainsi été montré chez d'autres macroalgues que les résultats d'études réalisées sur des frondes ou des segments de thalles ne peuvent pas être extrapolés à l'échelle de la communauté (Middelboe & Binzer 2004, Binzer & Middelboe 2005). Il est donc nécessaire de réaliser des mesures de métabolisme aux échelles spatio-temporelles significatives pour la régulation des flux de carbone de la communauté et en tenant compte des variations des paramètres environnementaux affectant le métabolisme global de la zone. Enfin, l'étude du métabolisme de la zone implique d'établir le rôle de la canopée, c'est-à-dire *A. nodosum* et ses épiphytes macroscopiques et microscopiques, dans les flux de carbone issus de la zone.

Le but de l'étude du bilan annuel des flux de carbone de la zone à *A. nodosum* est donc (1) d'établir quelle est la magnitude des flux issus de la communauté globale et la part due à la canopée d'*A. nodosum* ; (2) de tenir compte des paramètres environnementaux régulant les flux de la communauté à l'échelle d'une émigration, du cycle tidal et au cours des variations saisonnières ; (3) d'estimer le bilan net des flux de carbone de la zone à l'échelle d'une année.

III.2. Construction du bilan annuel

III.2.1. Flux horaires et productivités

Les mesures mensuelles de flux de CO₂ réalisées à l'émersion de janvier 2006 à mars 2007 ont permis d'étudier le métabolisme de la zone à *Ascophyllum nodosum* (Golléty et al. 2008b). La production primaire brute globale (PPB) varie de 187,87 à 846,46 mgC.m⁻².h⁻¹ et la respiration de la communauté benthique (RC) varie de 122,14 à 615,56 mgC.m⁻².h⁻¹ (Fig. III.1.).

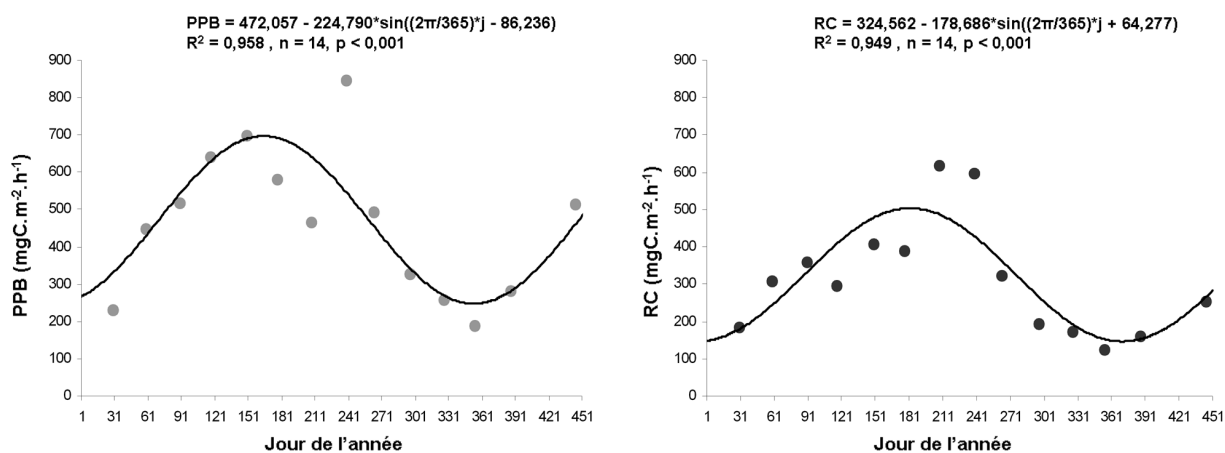


Figure III.1. : Mesures de production primaire brute globale (PPB) et de respiration de la communauté (RC) réalisées de janvier 2006 à mars 2007 sur la zone à *Ascophyllum nodosum* de l'île Verte.

La courbe sinusoïdale ajustée sur les données de PPB atteint son minimum le 22 décembre et son maximum le 22 juin tandis que celle ajustée sur les données de RC atteint son minimum le 7 janvier et son maximum le 9 juillet.

Tableau III.1: Biomasses algales totales présentes sous la cloche benthique lors du suivi mensuel des flux de la zone d'*Ascophyllum nodosum* sur l'Ile Verte et part représentée par la biomasse d'*A. nodosum*.

date	B _{tot} (kg _{PS} .m ⁻²)	% B _{Asco}
janvier	2,47	95,2
février	5,51	98,5
mars	8,16	97,9
avril	2,99	100,0
mai	5,39	96,8
juin	4,48	95,6
juillet	5,46	85,6
août	4,94	100,0
septembre	6,65	94,6
octobre	3,67	99,5
novembre	5,85	99,0
décembre	3,22	99,9
janvier	4,58	99,9
mars	4,70	95,1

La biomasse algale totale (B_{tot}) présente dans la chambre benthique varie de 2,47 à 8,16 kg_{PS}.m⁻², dont 85,6% à 100% est due à *A. nodosum* (Tableau III.1.). La production primaire brute et la respiration de la communauté mesurées chaque mois ont donc été standardisées en fonction de la biomasse algale totale associée (PPB/B_{tot} et RC/B_{tot} respectivement). La PPB/B_{tot} varie de 43,82 à 213,84 mgC.kg_{PS}⁻¹.h⁻¹ et la RC/B_{tot} varie de 29,23 à 120,68 mgC.kg_{PS}⁻¹.h⁻¹ (Fig. III.2.).

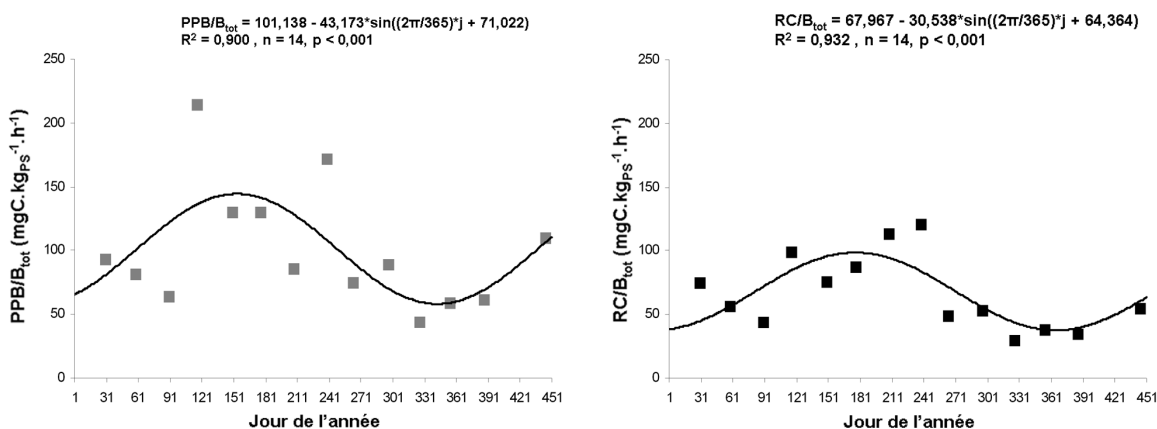


Figure III.2. : Mesures de la production primaire brute globale et de la respiration de la communauté standardisées par la biomasse algale totale (B_{tot}) présente chaque mois sous la cloche (respectivement PPB/B_{tot} et RC/B_{tot}), réalisées de janvier 2006 à mars 2007 sur la zone d'*Ascophyllum nodosum* de l'Ile Verte.

La courbe sinusoïdale ajustée sur les données de PPB/B_{tot} atteint son minimum le 12 décembre et son maximum le 12 juin tandis que celle ajustée sur les données de RC atteint son minimum le 2 janvier et son maximum le 4 juillet.

Après le retrait de la canopée présente dans la chambre benthique, les nouvelles mesures de flux permettent d'estimer la production primaire brute et la respiration résiduelles (PPBR et RR respectivement). La PPBR varie de 0,97 à 76,17 mgC.m⁻².h⁻¹ et la RR varie de 2,45 à 75,56 mgC.m⁻².h⁻¹ (Fig. III.3.).

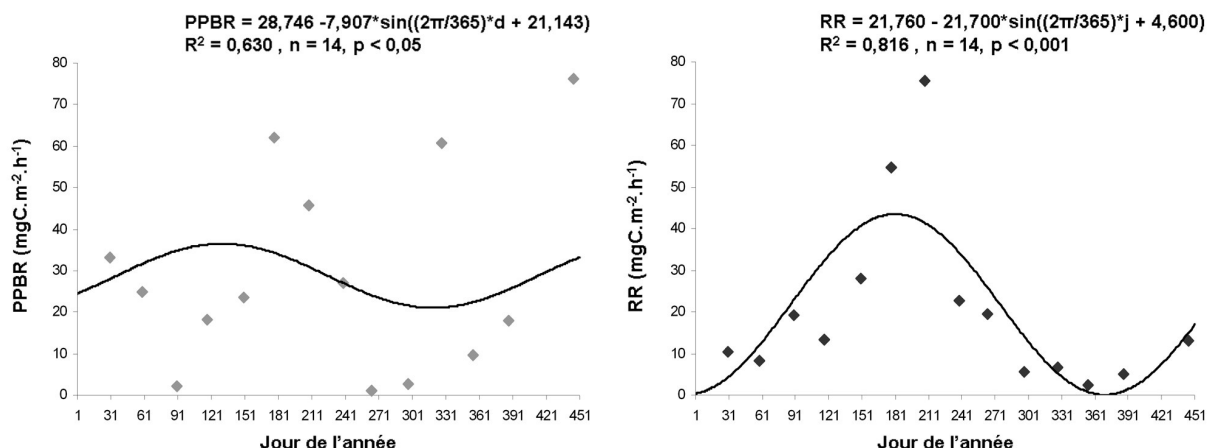


Figure III.3. : Mesures de production primaire brute et de respiration résiduelles (PPBR et RR respectivement) réalisées de janvier 2006 à mars 2007 sur la zone à *Ascophyllum nodosum* de l'île Verte.

La courbe sinusoïdale ajustée sur les données de PPBR atteint son minimum le 19 novembre et son maximum le 21 mai tandis que celle ajustée sur les données de RR atteint son minimum le 7 janvier et son maximum le 8 juillet.

Les flux résiduels sont significativement inférieurs à ceux issus de la canopée (test t apparié, production brute : $t = 7,77$, $n = 14$, $p < 0,001$; respiration : $t = 8,25$, $n = 14$, $p < 0,001$). La canopée, constituée d'*A. nodosum* et de ses épiphytes, est responsables de 76,3% à 99,8% de la PPB et de 85,9% à 98,0% de la RC. A l'échelle du suivi mensuel, 45,5% à 128,9% du carbone produit par la canopée est respiré en temps réel.

III.2.2. Paramètres photosynthétiques

Les mesures de PPB en fonction de l'irradiance réalisées sur l'Ile Verte d'avril 2007 à juin 2008 ont permis d'estimer les paramètres photosynthétiques caractérisant le métabolisme global de la zone à *Ascophyllum nodosum*. Ces mesures ont ainsi pu mettre en évidence l'absence de photoinhibition de la communauté globale tout au long de l'année (Fig. III.4.).

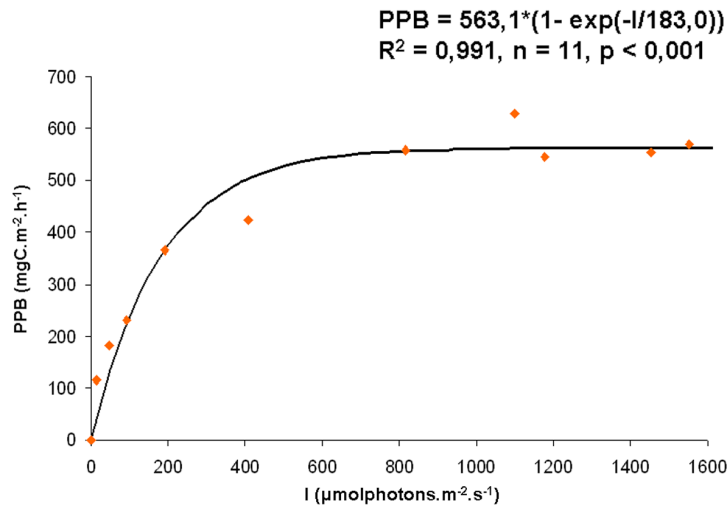


Figure III.4.: Exemple de relation P-I établie par des mesures de production primaire brute globale (PPB) en fonction de l'irradiance (I) le 18 mai 2008 sur la zone à *Ascophyllum nodosum*. L'équation de la régression permet d'estimer les paramètres photosynthétiques Pm et I_k.

A chaque date, la régression non linéaire ajustée à l'aide du modèle de Webb et al. (1974) a permis d'estimer les paramètres photosynthétiques Pm I_k et I_c reportés au Tableau III.2. Les fortes valeurs d'I_c soulignent l'importance de la respiration de la communauté par rapport à la production brute globale déjà mise en évidence lors du suivi mensuel.

Tableau III.2.: Paramètres photosynthétiques estimés sur la zone à *Ascophyllum nodosum* de l'Île Verte d'avril 2007 à juin 2008. Pm (mgC.m⁻².h⁻¹) est la production primaire brute globale maximale, I_k (μmolphotons.m⁻².s⁻¹) l'irradiance saturante à laquelle cette production est atteinte et I_c (μmolphotons.m⁻².s⁻¹) l'irradiance minimum nécessaire pour que la production primaire brute globale compense la respiration de la communauté. *** p < 0,001

	jour de l'année	Pm	I _k	I _c	R ²	n
janvier 2008	22	444,1	33,8	- [†]	0,996***	8
février 2008	43	464,4	106,6	123,13	0,993***	8
avril 2007	111	813,9	122,8	180,64	0,986***	8
mai 2008	128	563,1	183,0	369,19	0,991***	11
début juin 2008	155	586,6	212,2	119,84	0,980***	9
mi-juin 2008	171	676,1	486,6	331,01	0,990***	8
septembre 2007	256	411,1	347,8	228,48	0,986***	8
décembre 2007	347	332,8	46,5	70,78	0,986***	9

[†] En janvier, la production primaire brute globale n'a pas compensé la respiration de la communauté : il n'est donc pas possible d'établir de valeur de I_c pour cette mesure.

Les biomasses algales présentes sous la cloche varient à chaque date, les Pm estimées ont été standardisées en les divisant par la biomasse algale totale correspondante. On obtient alors les valeurs de productivité (Pm/B_{tot}) reportées au tableau III.3.

Tableau III.3.: Biomasses algales totales (B_{tot}) présentes sous la cloche benthique lors de chaque mesure de P-I et standardisation de la Pm en fonction de cette biomasse.

	jour de l'année	B _{tot} (kg _{PS} .m ⁻²)	Pm/B _{tot} (mgC.kg _{PS} ⁻¹ .h ⁻¹)
janvier 2008	22	7,28	61,0
février 2008	43	7,52	61,8
avril 2007	111	7,61	107,0
mai 2008	128	6,26	89,9
début juin 2008	155	3,44	170,6
mi-juin 2008	171	5,76	117,4
septembre 2007	256	3,60	114,2
décembre 2007	347	4,93	67,6

En reconstruisant une année théorique, les variations saisonnières des paramètres photosynthétiques (Pm/B_{tot} et I_k) ont pu être mis en évidence en ajustant pour chacun une courbe sinusoïdale (Fig. III.5.) telle que :

$$Pm/B_{tot} = 98,610 - 40,117 \cdot \sin\left(\frac{2\pi \cdot j}{365} + 83,042\right) \quad (11)$$

$$R^2 = 0,969, n = 8, p < 0,001$$

$$I_k = 211,768 - 188,388 \cdot \sin\left(\frac{2\pi \cdot j}{365} + 51,246\right) \quad (12)$$

$$R^2 = 0,913, n = 8, p < 0,001$$

où j est le nombre de jours dans l'année. Le minimum de Pm/B_{tot} ($58,5 \text{ mgC.kg}_{PS}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) est atteint à la mi-janvier et le maximum ($138,7 \text{ mgC.kg}_{PS}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) est atteint à la mi-juillet tandis que le minimum de I_k ($23,4 \text{ } \mu\text{molphotons.m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) est atteint début février et le maximum ($400,2 \text{ } \mu\text{molphotons.m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) début août.

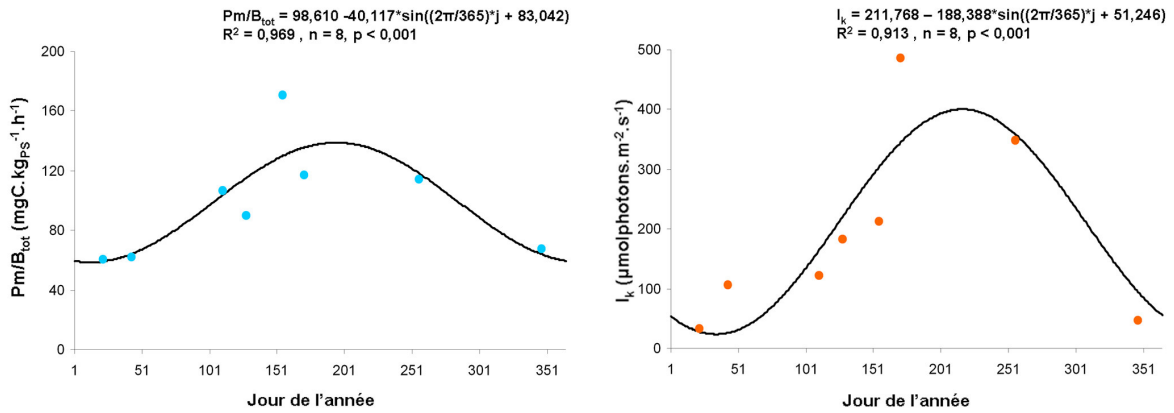


Figure III.5. : Évolution saisonnière de la production primaire brute maximale standardisée par la biomasse algale totale (Pm/B_{tot}) et de l'irradiance saturante à laquelle la production maximale est atteinte (I_k).

III.2.3. Effet de la durée de l'émersion sur les flux globaux

Les mesures de flux de CO₂ réalisées toutes les heures du début à la fin de trois émerisions ont permis d'étudier l'effet de la dessiccation sur le métabolisme global de la zone à *Ascophyllum nodosum*. Du début à la fin de l'émersion (entre 5h et 6h selon les coefficients), la PPB varie de 527,39 à 502,42 mgC.m⁻².h⁻¹ en septembre 2007, de 755,71 à 483,55 mgC.m⁻².h⁻¹ en avril 2008 et de 920,95 à 524,58 mgC.m⁻².h⁻¹ en mai 2008 (Fig. III.6.). A la fin de l'émersion, la PPB représente donc respectivement 95%, 64% et 57% des flux mesurés au début de l'émersion. Du début à la fin de l'émersion, la RC varie de 357,51 à 187,38 mgC.m⁻².h⁻¹ en septembre 2007, de 603,37 à 258,47 mgC.m⁻².h⁻¹ en avril 2008 et de 447,71 à 240,51 mgC.m⁻².h⁻¹ en mai 2008 (Fig. III.6.). La RC mesurée en fin d'émersion représente respectivement 52%, 43% et 54% de celle mesurée en début d'émersion.

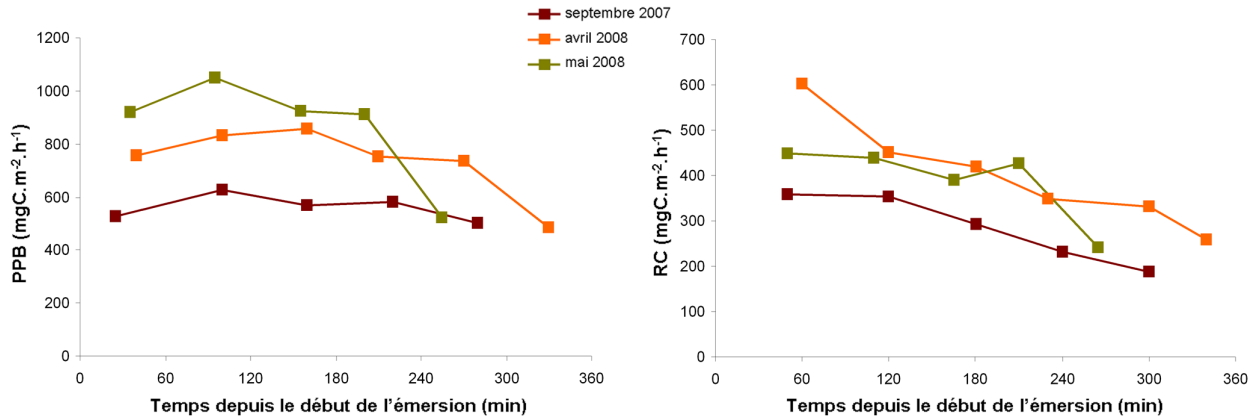


Figure III.6. : Suivi de la production primaire brute globale (PPB) et de la respiration de la communauté (RC) de la zone à *Ascophyllum nodosum* mesurées au cours d'une émerision en septembre 2007, avril et mai 2008 à l'Ile Verte.

Si l'on exprime les variations de PPB et de RC au cours de l'émersion comme la part de PPB et de RC respectivement mesurées au début de chaque émerision, il est possible d'ajuster des relations polynomiales permettant d'exprimer PPB et RC au cours de l'émersion comme le pourcentage de PPB et de RC initialement mesurées au début de l'émersion (%PPB_i et %RC_i) en fonction de la durée d'émersion (d') (Fig. III.7.).

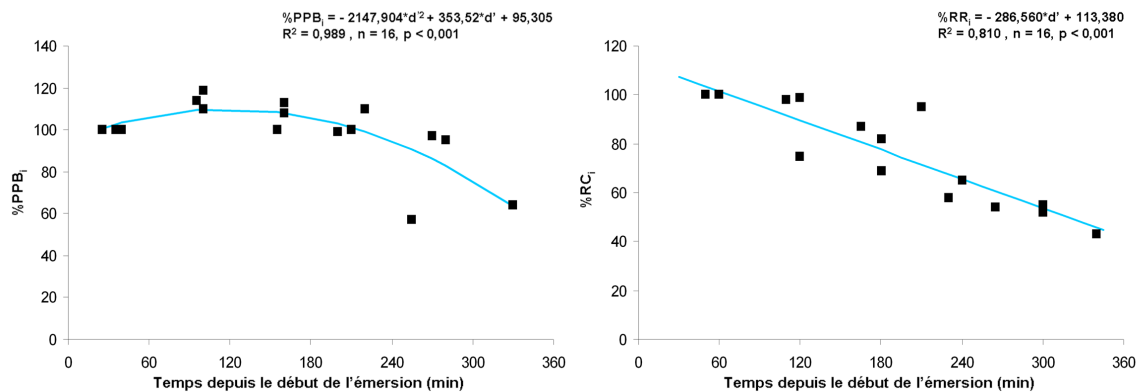


Figure III.7. : Variations du pourcentage de production primaire brute globale et de la respiration de la communauté mesurées initialement au début de l'émersion de la zone à *Ascophyllum nodosum* (%PPB_i et %RC_i respectivement) en fonction de la durée d'émersion (d').

III.2.4. Longueurs et biomasses moyennes d'*A. nodosum* sur l'Ile Verte

Les mesures de longueur et circonférence réalisées en avril, juin, novembre 2007 et janvier 2008 ont permis d'estimer les longueurs moyennes et les biomasses moyennes présentes sur l'Ile Verte. Les longueurs varient de $71 \pm 46,3$ cm (janvier 2008) à $96 \pm 38,7$ cm (juin 2007), ce qui correspond à une longueur moyenne de $83 \pm 11,7$ cm au cours de l'année. Les longueurs moyennes mesurées en avril sont significativement inférieures à celles mesurées en juin et celles mesurées en janvier sont significativement inférieures à celles mesurées en juin et novembre ($H_c = 22,59$, $n = 448$, $p < 0,001$). Les biomasses varient de $3,3 \pm 2,79$ kg_{PS}.m⁻² (janvier 2008) à $5,7 \pm 4,24$ kg_{PS}.m⁻² (juin 2007), ce qui correspond à une biomasse moyenne de $4,3 \pm 1,2$ kg_{PS}.m⁻² au cours de l'année. Les biomasses ne varient pas significativement entre les dates ($H_c = 3,646$, $n = 41$, $p > 0,05$).

III.2.5. Construction du bilan annuel

La respiration et la production primaire brute varient toutes deux avec la température. Les mesures globales ayant été réalisées à l'émersion et les variations de la température de l'eau étant différentes de celles de l'air (Fig. I.13., section I.8.), il est nécessaire d'effectuer une correction de la respiration et de la production primaire à l'immersion en fonction de la température de l'eau. Un ajustement des variations de RC et PPB en fonction de la température de l'air (mesurée en 2006 par Météo France à Sibiril, situé à quelques kilomètres du site d'étude) a donc été établi (Fig. III.8.). Ces mesures ont permis d'établir un Q_{10} (le taux d'augmentation d'un processus

donné pour une augmentation de la température de 10 °C) de 2,01 pour la respiration et un Q_{10} de 1,51 pour la production primaire.

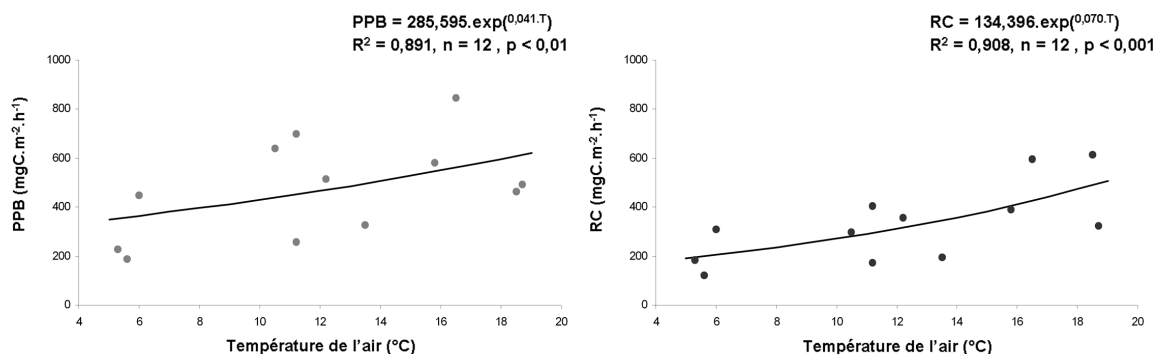


Figure III.8. : Production primaire brute globale (PPB) et respiration de la communauté (RC) en fonction de la température de l'air (T) mesurée en 2006 à quelques kilomètres du site d'étude (données Météo France).

En considérant que la même relation existe d'une part entre la respiration et la température de l'eau et d'autre part entre la production et la température de l'eau, ces relations sont ensuite utilisés afin de tenir compte de l'influence de la température de l'eau (mesurée en 2007) sur la respiration de la communauté (RC_{eau}) et la productivité maximale (Pm_{eau}/B_{tot}).

Bilan de respiration

La respiration varie d'une part à l'émersion selon l'ajustement saisonnier établi à partir des mesures de RC réalisées pendant le suivi mensuel, d'autre part à l'immersion en fonction de la température de l'eau (RC_{eau}). De plus, les mesures de flux horaires à l'émersion suggèrent que la part de la production de la canopée qui est respirée en temps réel est toujours supérieure à 45,5%. Cette forte respiration ne peut pas être uniquement due à l'activité d'*Ascophyllum nodosum* mais très certainement également à celle des bactéries vivant à sa surface et profitant de la forte production d'exsudats à l'émersion. En revanche, à l'immersion, la quantité d'exsudats produits semble bien plus faible et ne correspondrait qu'à un très faible pourcentage de la production journalière de l'algue (Carlson & Carlson 1984). Afin de tenir compte de cette différence à l'immersion, nous avons considéré que 90% de la respiration de la canopée estimée à l'émersion était due aux bactéries se trouvant à sa surface. La respiration de la communauté à l'immersion est donc définie comme suit :

$$RC_{im} = 0,1 \cdot R_{canopée} + RR \quad (13)$$

où RC_{im} est la respiration de la communauté ayant lieu à l'immersion, $R_{canopée}$ la part de la respiration globale due à la canopée à l'émersion (Tableau III.4.) et RR la respiration résiduelle ($RC - R_{canopée}$) à l'émersion.

Tableau III.4.: Part de la respiration globale due à la canopée ($R_{canopée}$) à l'émersion.

	$R_{canopée}$ (%)
janvier	94,3
février	97,3
mars	94,6
avril	95,5
mai	93,1
juin	85,9
juillet	87,7
août	96,2
septembre	93,9
octobre	97,1
novembre	96,2
décembre	98,0

Il est donc possible d'estimer à chaque minute la respiration globale pour l'année 2007 en fonction des variations de température et d'activité bactérienne résultant du cycle tidal.

Bilan de production primaire brute

La production primaire brute varie en fonction de la lumière et de la température différemment à l'émersion et à l'immersion.

A l'émersion, les variations de température sont déjà prises en compte lors des mesures de flux horaires et de P/B_{tot-I} . Les ajustements saisonniers des paramètres photosynthétiques permettent ensuite d'établir les variations de productivité en fonction de l'irradiance incidente (naturelle ou optimale) durant les périodes d'émersion. L'irradiance maximale de chaque jour (Im), nécessaire pour établir les variations de lumière optimale journalière (Lizon et al. 1998), est établie en fixant la plus grande lumière maximale journalière (c'est-à-dire l'irradiance au zénith le 21 juin) à $2200 \mu\text{molphotons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ et la plus petite lumière maximale journalière (l'irradiance au zénith le 21 décembre) à $700 \mu\text{molphotons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ de telle sorte que la lumière optimale soit toujours supérieure à celle mesurée (Fig. III.9.).

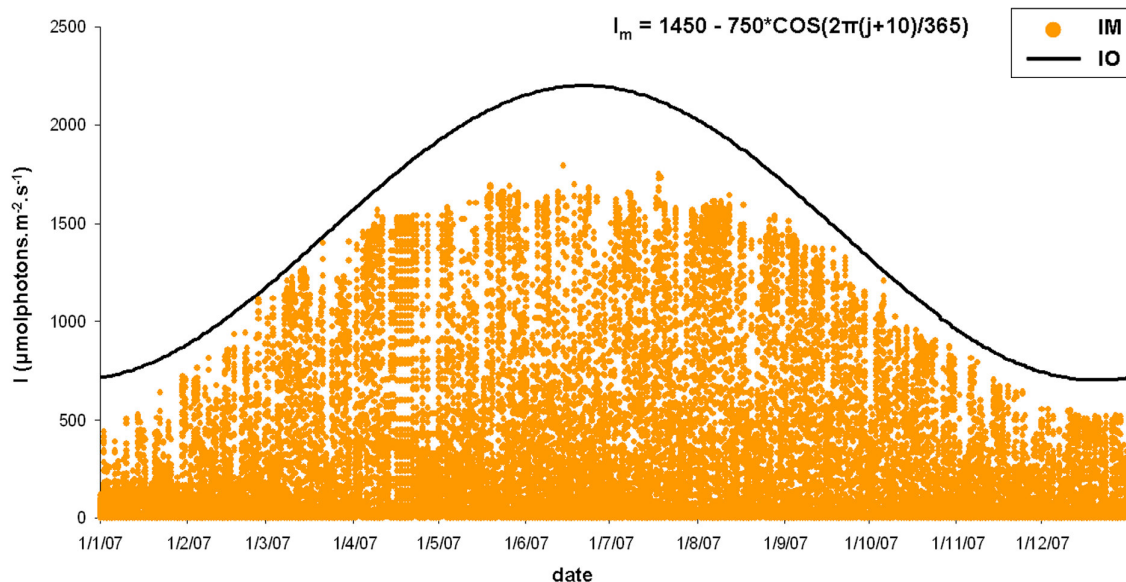


Figure III.9. : Irradiance naturelle mesurée (IM) sur le toit de la Station Biologique de Roscoff et irradiance optimale (IO) correspondant à l'absence de nébulosité. L'importante différence entre l'irradiance optimale et l'irradiance mesurée du 1^{er} avril au 1^{er} septembre est due aux mauvaises conditions climatiques de l'été 2007.

A l'immersion, la productivité doit être corrigée en fonction de la lumière disponible (I_{dispo}) dans l'eau et de la température de l'eau. Afin d'estimer la lumière disponible dans l'eau, il est possible d'établir un coefficient d'atténuation de la lumière incidente en fonction de la hauteur d'eau. Pour cela, un coefficient d'atténuation de l'irradiance dans l'eau a été établi à partir de mesures de PAR réalisées à Roscoff à différentes profondeurs par François Gevaert, tel que :

$$I_{eau} = I_i \cdot \exp(-0,3487 \cdot h)$$

où l'irradiance disponible dans l'eau (I_{eau}) est fonction de l'irradiance incidente (I_i), telle qu'elle est mesurée à l'émersion par un capteur PAR (IM ou IO selon que l'on tient compte de la nébulosité ou pas), et h la hauteur d'eau.

Cependant, ce coefficient d'atténuation ne peut pas être appliqué quelle que soit la hauteur d'eau étant donnée la morphologie d'*Ascophyllum nodosum* : dans la colonne d'eau, les thalles dressés reçoivent davantage de lumière vers le haut de la fronde que sur le bas de celle-ci. Afin de tenir compte de ceci simplement, deux conditions ont été définies afin d'établir une « profondeur subie » (P_s) par les thalles d'*A. nodosum*, selon que la profondeur réelle (P) est

supérieure ou inférieure à la longueur moyenne des thalles estimée lors du suivi des biomasses sur l'Ile Verte ($l = 0,83$ m, section III.2.4.) :

- Si $P \leq 0,83$ m, $P_s = P/2$
- Si $P > 0,83$ m, $P_s = P - 0,83/2$

De telle sorte qu' I_{dispo} peut être calculée à tout moment de la façon suivante :

- Si $P = 0$ m : $I_{eau} = I_i$
- Si $0 \text{ m} < P \leq 0,83$ m, $I_{dispo} = I_i \cdot \exp\left(-0,3487 \cdot \left(P - \frac{0,83}{2}\right)\right)$
- Si $P > 0,83$ m, $I_{dispo} = I_i \cdot \exp\left(-0,3487 \cdot \frac{P}{2}\right)$

La profondeur réelle est elle-même calculée en fonction des variations de marée ayant eu lieu en 2007 sur la zone d'*A. nodosum*. Pour cela, les variations de la hauteur d'eau sur le niveau moyen de la zone d'*A. nodosum* (4,82 m) (données par le SHOM) ont été établies toutes les demi-heures du début à la fin de l'émersion pour toutes les immersions du mois de janvier 2007 ainsi que pour 24 immersions supplémentaires réparties dans l'année de façon à obtenir des données dans une gamme équilibrée de petits, moyens et grands coefficients de marée.

Pour chaque immersion, un ajustement polynomial d'ordre deux a été établi entre la durée depuis le début de l'immersion (d) et la hauteur d'eau (h) (Fig. III.10.) de la forme :

$$h = a \cdot d^2 + b \cdot d + c \quad (15)$$

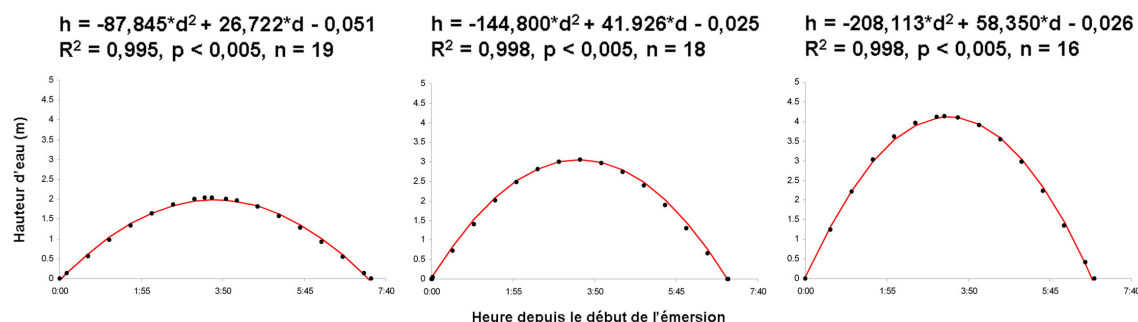


Figure III.10 : Exemples de régressions polynomiales d'ordre deux ajustées sur la relation entre la durée depuis le début de l'émersion (d) et la hauteur d'eau (h) (données par le SHOM) lors de périodes d'immersions de la zone à *Ascophyllum nodosum* (niveau moyen 4,82 m) pour un coefficient de marée de 40 (24 juin 2007), de 70 (1 janvier 2007) et de 100 (18 mai 2007).

Ensuite, la relation entre les coefficients de marée et les coefficients a d'une part et b d'autre part des ajustements polynomiaux (ex. Fig. III.10.) a été étudiée et une régression linéaire a pu être établie pour chaque relation (Fig. III.11.).

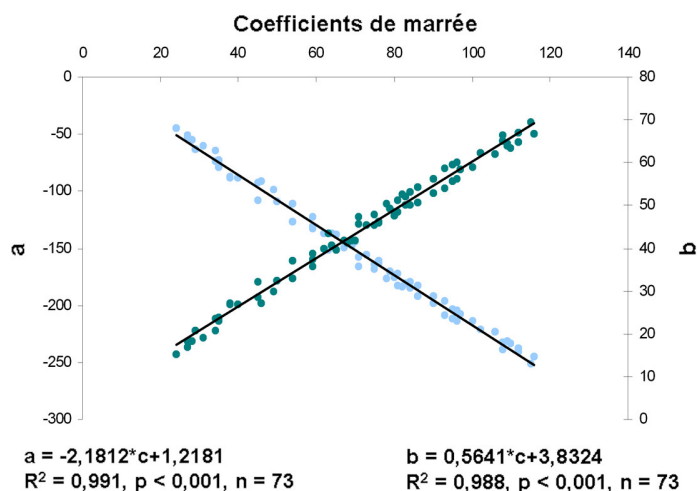


Figure III.11. : Relation entre les coefficients de marée et d'une part le coefficient a , d'autre part le coefficient b des régressions polynomiales établies entre les hauteurs d'eau et les durée depuis le début de l'émersion pour 73 immersions.

La combinaison de ces deux types d'ajustement permet d'estimer la hauteur d'eau en fonction du début de l'émersion de la zone quelque soit le coefficient et les horaires de marée du jour considéré selon l'équation suivante :

$$h = (-2,1812 \cdot c + 1,2181)d^2 + (0,5641 \cdot c + 3,8324)d \quad (16)$$

où la hauteur d'eau (h) varie en fonction du coefficient de marée (c) de l'immersion considérée et de la durée (d) depuis le début de cette immersion.

S'il est à présent possible de calculer la productivité en fonction de l'irradiance disponible (I_{dispo}) aussi bien dans l'eau que dans l'air, il reste à tenir compte des variations de température dans l'eau. Pour cela, l'ajustement entre la PPB et la température de l'air est utilisé pour calculer des valeurs de productivité maximale en fonction de la température de l'eau pour chaque date de l'année théorique (Pm_{eau}/B_{tot}). Un ajustement saisonnier de ce paramètre est établi comme pour Pm/B_{tot} tel que :

$$Pm_{eau}/B_{tot} = 104,424 + 52,109 \cdot \sin\left(\frac{2\pi \cdot j}{365} + 198,554\right) \quad (17)$$

$$R^2 = 0,982, n = 8, p < 0,001$$

Les paramètres photosynthétiques établis dans l'air et dans l'eau (Pm/B_{tot} , Pm_{eau}/B_{tot} et I_k) sont ensuite utilisés afin d'établir une courbe P/B_{tot} -I théorique pour chaque jour de l'année 2007 à l'émersion et à l'immersion respectivement. La productivité peut alors être calculée minute par minute en conditions de lumière saturante ou quart d'heure par quart d'heure en condition de lumière mesurée, à partir des données de I_{dispo} et selon la superposition du cycle jour/nuit et du cycle tidal.

Enfin, la production primaire brute est calculée en multipliant la productivité obtenue à chaque instant par la biomasse moyenne estimée sur la zone à *A. nodosum* de l'Ile Verte et en tenant compte des variations de la part de la biomasse d'*A. nodosum* dans la biomasse totale algale estimée au cours du suivi mensuel (Tableau III.1.).

III.3. Bilan annuel global et part de la canopée d'*A. nodosum*

En lumière mesurée, la production primaire brute globale journalière varie saisonnièrement de $0,7 \text{ gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ (décembre) à $7,6 \text{ gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ (juillet) (Fig. III.12.a). A l'échelle mensuelle, elle varie de $51,54$ à $153,23 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mo}^{-1}$ selon la même tendance saisonnière. Le bilan annuel de PPB est alors de $1096,02 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ dont $51,7\%$ ayant lieu à l'immersion et $96,0\%$ qui sont dus à la canopée.

En lumière optimale, la production primaire brute globale journalière varie également saisonnièrement de $2,3 \text{ gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ (décembre) à $10,0 \text{ gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ (juillet) (Fig. III.12.a). A l'échelle mensuelle, elle varie de $74,36 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mo}^{-1}$ (février) à $283,18 \text{ gC.m}^{-2}.\text{mo}^{-1}$ (juillet). Le bilan annuel de PPB est alors de $1801,35 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ dont $53,1\%$ ayant lieu à l'immersion et $95,8\%$ qui sont dus à la canopée.

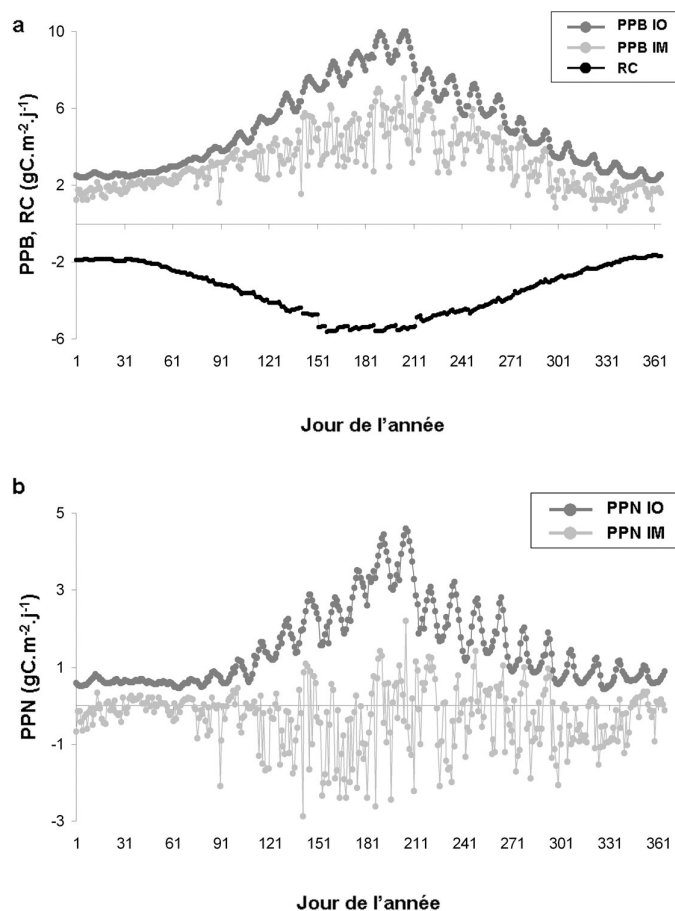


Figure III.12. : (a) Production primaire brute globale mesurée sous irradiance optimale (PPB IO) ou sous irradiance mesurée (PPB IM) et respiration de la communauté (RC) à l'échelle journalière ; (b) bilan de production primaire nette sous irradiance optimale (PPN IO) ou mesurée (PPN IM).

La respiration de la communauté journalière varie selon la même tendance saisonnière de 1,6 gC.m⁻².j⁻¹ (décembre) à 5,6 gC.m⁻².j⁻¹ (juin et juillet) (Fig. III.12.a). A l'échelle mensuelle, elle varie de 55,99 à 168,94 gC.m⁻².mo⁻¹ selon la même tendance saisonnière. Le bilan annuel de RC est de 1274,00 gC.m⁻².an⁻¹ dont 20,9% ayant lieu à l'immersion et 85,6% qui sont dus à la canopée.

En lumière mesurée, le bilan de carbone net varie de -2,9 gC.m⁻².j⁻¹ (mai) à 2,2 gC.m⁻².j⁻¹ (juillet) (Fig. III.12.b). A l'échelle mensuelle, il varie de -38,20 gC.m⁻².mo⁻¹ (juin) à 0,06 (février) gC.m⁻².mo⁻¹. Le bilan net est hétérotrophe à l'échelle annuelle (-177,98 gC.m⁻².an⁻¹), de même qu'en ne considérant que la part due à la canopée (-38,78 gC.m⁻².an⁻¹) alors qu'il est autotrophe en ne considérant que l'immersion (300,88 gC.m⁻².an⁻¹).

En lumière optimale, le bilan de carbone net varie de 0,4 gC.m⁻².j⁻¹ (novembre) à 4,6 gC.m⁻².j⁻¹ (juillet) (Fig. III.12.b). A l'échelle mensuelle, il varie de 17,12 gC.m⁻².mo⁻¹ (février) à 114,24 gC.m⁻².mo⁻¹ (juillet). Le bilan net est autotrophe à l'échelle annuelle (527,35 gC.m⁻².an⁻¹), de même qu'en ne considérant que l'immersion (691,66 gC.m⁻².an⁻¹) et la part due à la canopée (635,61 gC.m⁻².an⁻¹).

III.4. Discussion

III.4.1. Variations des flux de carbone de la zone à *A. nodosum* à l'échelle annuelle et à l'échelle du cycle tidal

Les mesures de flux de carbone réalisées lors du suivi mensuel sur la zone à *A. nodosum* avec et sans canopée montrent que celle-ci domine largement le métabolisme de la zone, puisqu'elle est toujours responsable d'au moins 76% de la production primaire brute globale et d'au moins 86% de la respiration de la communauté. Il est difficile de comparer les mesures réalisées ici avec celles rapportées dans la littérature : soit celles-ci concernent des mesures de flux d'oxygène obtenues principalement en laboratoire à partir de thalles d'algues, voire même de segments de thalles, qui ne tiennent pas compte des conditions environnementales que subissent les algues à l'échelle d'une communauté (Binzer & Middelboe 2005) ; soit, il s'agit de mesures de production obtenues *in situ* par différences de biomasses exprimées en poids sec d'algue. Il a donc été nécessaire de convertir les données de la littérature afin de les exprimer en mgC.m⁻².h⁻¹ en considérant (1) que les flux sont proportionnels à différentes échelles temporelles, (2) un facteur de conversion de 1 gps:0,38 gC, établi d'après Westlake (1963), un

facteur de conversion de $1g_{PF}:2,98g_{PS}$ pour *A. nodosum* établi à partir des mesures de poids frais et poids sec du suivi mensuel, (3) un quotient photosynthétique de 1,2 et (4) pour la production un cycle jour:nuit de 12 h:12 h. Les estimations de production varient de $174 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (Westlake 1963) à $425 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (Keser 1978) pour *A. nodosum* et de $37 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (Roman et al. 1990) à $1330 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (Blinks 1955) pour diverses espèces de *Fucus* spp. Les valeurs de production standardisées par la biomasse, de $0,2 \text{ mgC.kg}_{PS}^{-1}.\text{h}^{-1}$ (Stengel & Dring 1998) à $2542 \text{ mgC.kg}_{PS}^{-1}.\text{h}^{-1}$ (Brinkhuis 1977a), sont beaucoup plus variables étant donné la gamme de matériel utilisé (segments ou thalles entiers) pour réaliser les mesures. Les données de respiration sont encore plus rares, les estimations varient de $14 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ pour des apex de *Chondrus crispus* (Dudgeon et al. 1995) à $156 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ pour des apex de *F. vesiculosus* (Kawamitsu & Boyer 1999) et de $0,39 \text{ mgC.kg}_{PS}^{-1}.\text{h}^{-1}$ pour des apex de la variété *scorpioides* d'*A. nodosum* (Chock & Mathieson 1979) à $1690 \text{ mgC.kg}_{PS}^{-1}.\text{h}^{-1}$ pour des thalles d'*Enteromorpha* sp. (Kinney & Roman 1998).

Même si la production et la respiration peuvent être influencées par des facteurs tels que la disponibilité des nutriments (Kinney & Roman 1998) et la salinité (Chapman 1995), ce sont essentiellement les variations de lumière et de température qui contrôlent les variations de production et de respiration, d'une part à l'échelle annuelle (Dawes et al. 1978, Chock & Mathieson 1983, Cheshire et al. 1996) et d'autre part à l'échelle du cycle tidal (Dring & Brown 1982, Migné et al. 2004).

A l'échelle annuelle, des variations saisonnières de production ou de photosynthèse et de respiration ont déjà été observées chez *A. nodosum* (Mann 1973, Brinkhuis 1977a, Chock & Mathieson 1979, 1983), des espèces de *Fucus* (Brinkhuis 1977b, Quadir et al. 1979, Brenchley et al. 1997), et une communauté dominée par d'autres fucales (Cheshire et al. 1996). Sur la zone à *A. nodosum*, la PPB et la RC varient saisonnièrement de façon significative, avec des maxima entre fin mai et début juillet et des minima entre novembre et début janvier. Les extrema de PPB calculés par l'ajustement sinusoïdal coïncident avec le maximum et le minimum annuel d'irradiance tandis que la RC montre la même tendance avec un décalage de quinze jours vers le minimum et le maximum de température de l'eau. De même, les extrema de la production et de la respiration standardisées par la biomasse ont lieu quelques jours avant ceux du flux global respectif, ce qui indique que l'accumulation des biomasses algales a peu d'influence sur les variations saisonnières des flux globaux. Ceci est également confirmé par l'absence de variation saisonnière des biomasses d'*A. nodosum* mise en évidence sur l'Ile Verte. Ces variations

saisonniers mettent donc clairement en évidence le contrôle de la respiration et de la production de la communauté par l'irradiance et la température.

L'effet de l'irradiance sur la production a plus particulièrement été abordé par l'étude des variations saisonnières des paramètres photosynthétiques caractérisant le métabolisme global de la zone à *A. nodosum* à l'émersion. En comparaison, les études des relations P-I d'*A. nodosum* rapportées dans la littérature concernent au mieux des thalles d'algues sur lesquelles les mesures ont été réalisées à deux saisons (été et hiver), au pire des segments d'algues et la saison à laquelle l'algue a été prélevée n'est pas précisée. Les résultats qui en découlent sont donc parfois difficiles à interpréter : les irradiances saturantes mesurées sur *A. nodosum* varient de 200 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (pas de précision sur la période de l'année) (Johnston & Raven 1986) à 336 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (mesuré fin juin) (Johansson & Snoeijis 2002). En comparaison, des mesures réalisées sur des thalles de *F. serratus* varient saisonnièrement de 158 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Middelboe & Binzer 2004) à 300 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Binzer & Sand-Jensen 2002). Il n'est pas surprenant que ces valeurs soient comparables aux mesures obtenues en hiver sur la communauté d'*A. nodosum*. En effet, les thalles présents à différents niveaux de la canopée ne reçoivent pas tous la même irradiance et la saturation de la communauté est donc obtenue pour des irradiances bien plus fortes que pour des thalles isolés (Binzer & Sand-Jensen 2002, Binzer & Middelboe 2005). De même, il a été montré que l'irradiance saturante des apex d'*A. nodosum* (Stengel & Dring 1998), ainsi que leur activité photosynthétique (Brinkhuis 1977a), est plus forte que celle de segments du même thalle situés plus près du crampon. En effet, les apex restent plus longtemps soumis à de fortes irradiances puisqu'ils découvrent en premier et sont recouverts par l'eau en dernier (observation personnelle). Les différences d'irradiance reçue par les différentes couches de la canopée expliquent aussi l'absence de photoinhibition à l'échelle de la communauté. Il semble enfin que la présente étude soit la première à établir clairement les variations saisonnières de production primaire maximale (P_m) ou de productivité maximale (P_m/B_{tot}) et d'irradiance saturante pour une communauté intertidale dominée par une canopée.

L'effet de la température sur la respiration a déjà été largement abordé chez de nombreux organismes (ex. Honkoop & Beukema 1997, Blanchard & Guarini 1998, Caffrey 2004, Hubas et al. 2007). De même, l'effet de la température sur la photosynthèse ou la production primaire a été abordé chez de nombreuses algues (Davison 1991). Pour ces deux processus, les flux globaux mesurés à l'émersion sont significativement corrélés à la température de l'air. Les Q_{10} obtenus pour la respiration ($Q_{10} = 2,04$) et la photosynthèse ($Q_{10} = 1,75$) sont cohérents avec les valeurs rapportées dans la littérature. Ainsi, Kanwisher (1966) rapporte des valeurs de Q_{10} de 1,5 en été

et de 2,0 en hiver lors de mesures de la respiration d'*A. nodosum* en fonction de la température de l'eau. Un Q_{10} plus faible pour la photosynthèse que pour la respiration a également déjà été rapporté pour d'autres macroalgues (Wiencke et al. 1993). Dans les deux cas, ces valeurs mettent en évidence l'importance de prendre en compte l'effet de la température lors des variations de production et de respiration à l'échelle annuelle mais aussi à l'échelle d'un cycle de marée où la température peut varier de plusieurs degrés entre l'air et l'eau.

A l'échelle d'un cycle de marée, le passage de l'immersion à l'émersion soumet les individus d'*A. nodosum* à des variations rapides d'irradiance. L'effet de cette exposition aux fortes irradiances sur les thalles situés au-dessus de la canopée a été abordé lors d'une collaboration avec F. Gévaert (Station Marine de Wimereux). Des mesures de fluorescence à l'aide d'un fluorimètre portable (diving PAM) ont été réalisées sur les thalles de trois individus au cours d'un cycle de marée en mai et en septembre, les thalles étant placés sur le dessus de la canopée à l'émersion. Ces mesures ont permis de suivre l'évolution du rendement quantique optimal (F_v/F_m) (Fig. III.13.), qui traduit le nombre de photosystèmes II ouverts. Cette mesure traduit la capacité de l'algue à photosynthétiser en fonction d'une lumière donnée. Lors des deux suivis, les thalles montrent une diminution importante de leur capacité à photosynthétiser au cours de l'émersion, suivie d'une récupération rapide et quasi-totale, à la variabilité individuelle près, lors de l'immersion. Il semble donc effectivement qu'à l'échelle individuelle, la production des thalles exposés aux plus fortes irradiances et subissant aussi le plus fort taux de dessiccation diminue fortement au cours de l'émersion.

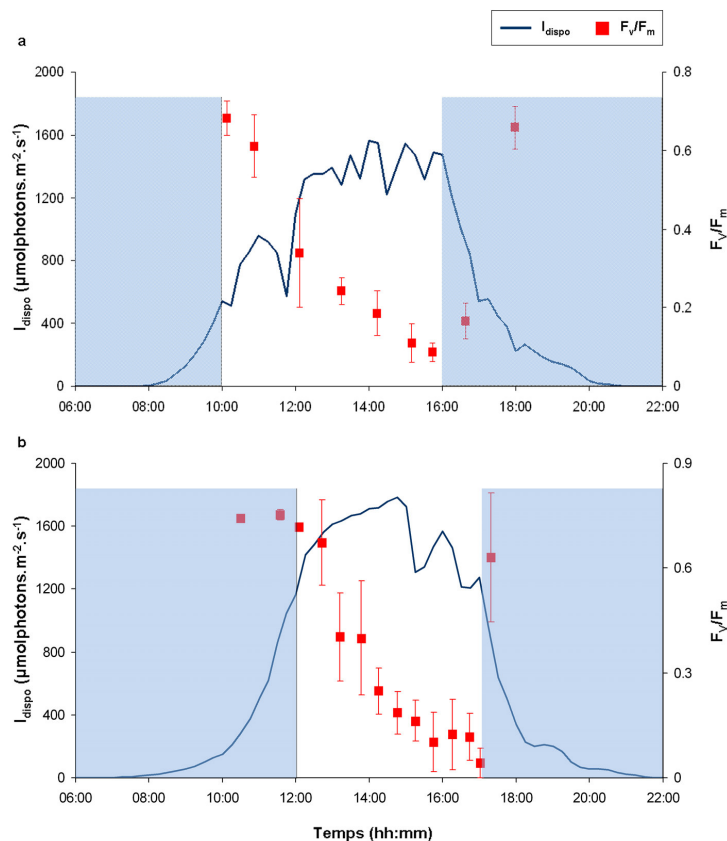


Figure III.13. : Moyennes ($\pm$ écart-type) du rendement quantique optimal (F_v/F_m), mesuré en septembre 2007 (a) et en mai 2008 (b) sur trois thalles provenant d'individus différents, au cours d'un cycle de marée. Les périodes d'immersion sont illustrées par les zones en bleu et l'irradiance donnée est celle disponible pour les algues aussi bien à l'émersion et qu'à l'immersion (I_{dispo}).

La dessiccation des algues, et donc indirectement la durée de l'émersion, a effectivement un effet notoire sur la production et la respiration des macroalgues intertidales (Quadir et al. 1979, et références incluses). Ainsi, la production et la respiration de thalles isolés ou de segments ont tendance à augmenter avec la dessiccation jusqu'à un taux optimal, variable selon les espèces et leur position sur l'estran (Quadir et al. 1979, Dring & Brown 1982), tandis qu'une augmentation au-delà de 50% de dessiccation entraîne une diminution drastique de la production et de la respiration. Les mesures de PPB et RC réalisées au cours de l'émersion montrent que l'effet de la durée de l'émersion sur la canopée est assez différent de celui observé sur des individus ou des fragments d'algues. De plus, la dessiccation, ou la durée de l'émersion, a un effet plus sévère sur la respiration que sur la production contrairement à ce qui avait été observé chez plusieurs fucales (Brinkhuis et al. 1976) : alors que la PPB diminue peu ou seulement après plusieurs heures d'émersion, la respiration diminue quasiment de 50% à la fin de chaque

émersion. De nouvelles mesures réalisées lors de conditions plus hivernales permettraient de mieux apprécier l'effet de la durée de l'émersion sous différentes conditions environnementales, puisque la dessiccation est elle-même le résultat d'une combinaison des effets de la température, de l'irradiance, du degré d'humidité et de la vitesse du vent.

Il a été estimé que les macroalgues respirent en moyenne 51% de leur production primaire brute de carbone (Charpy-Roubaud & Sournia 1990, Duarte & Cebrián 1996). Les mesures de PPB et de RC réalisées lors du suivi mensuel montrent que la part du carbone produit par la canopée qui est respiré en temps réel est en moyenne de 68%. Ces fortes valeurs suggèrent soit une importante stimulation de la respiration lors de l'émersion, soit une production importante d'exsudats par *A. nodosum* qui augmenterait l'activité métabolique des hétérotrophes microscopiques présents à la surface de l'algue. Les mesures de température de l'air et de l'eau réalisées pendant l'étude montrent que le passage à l'émersion conduit à une stimulation de la respiration uniquement en été alors que la part de la respiration issue de la canopée est importante toute l'année. De plus, l'effet plus prononcé de la durée de l'émersion sur la respiration aboutit en fin d'émersion à une moyenne de 46% du carbone produit qui est respiré en temps réel. Cette moyenne plus proche des valeurs de la littérature suggère que la diminution de la respiration de la communauté au cours de l'émersion ne serait pas uniquement due à la diminution de la respiration d'*A. nodosum*. Ce serait donc une forte production à l'émersion d'exsudats, constitués en grande partie d'exopolysaccharides (EPS), de mannitol et de polyphénols (Sieburth 1969, Wada et al. 2007), qui stimulerait la respiration des hétérotrophes microscopiques. La matière organique dissoute représente en moyenne 26% à 41% de la production primaire nette de diverses macroalgues (Khailov & Burlakova 1969, Abdullah & Fredriksen 2004, Wada et al. 2007). La production d'exsudats est sans doute maximale au début de l'émersion (Harlin & Craigie 1975, Carlson & Carlson 1984) et, pendant l'émersion, les exsudats restés à la surface de l'algue servent de protection contre la dessiccation (Sieburth 1969, Qadir et al. 1979), de protection contre les rayonnements ultra-violets (Pavia et al. 1997) et très probablement de substrat pour les épiphytes microscopiques hétérotrophes, notamment les bactéries (Sieburth 1969, Thornton 2004). *A. nodosum* est probablement responsable des plus forts taux de sécrétion de matière organique (Khailov & Burlakova 1969, Sieburth 1969). La communauté d'hétérotrophes microscopiques vivants à la surface d'*A. nodosum* est dominée par divers types de bactéries (Chan & McManus 1969, Sieburth & Tootle 1981), ce qui suggère que les bactéries contribuent fortement à la respiration de la zone à *A. nodosum*. Cependant, la production d'exsudats est particulièrement difficile à estimer chez des algues intertidales car la

plupart des techniques impliquent l'immersion de l'algue (mais voir Carlson & Carlson 1984), ce qui ne permet difficilement de séparer les produits de la sécrétion dus à l'émersion de ceux dus à l'immersion. A priori peu d'information existe sur la respiration des bactéries épiphytes de macroalgues. Par contre, il a été mis en évidence que des bactéries sont directement stimulées par la sécrétion de COD d'herbiers (Penhale & Smith 1977, Kirkman & Reid 1979), et qu'elles sont responsables d'une part significative de la respiration de la communauté en milieu meuble (Middelburg et al. 2005, Hubas et al. 2006) ainsi que d'une part importante des flux de carbone issus d'une communauté de macrophytes d'eau douce (Cattaneo & Kalff 1980). La plus forte diminution de la respiration au cours de l'émersion, par rapport à la production primaire, traduirait donc la diminution de la respiration bactérienne au fur et à mesure de l'utilisation des exsudats. A l'immersion, la production négligeable d'exsudats (Harlin & Craigie 1975, Carlson & Carlson 1984) entraîne très probablement une diminution drastique de la respiration bactérienne. La respiration de la canopée à l'immersion est donc nécessairement bien plus faible que celle mesurée à l'émersion. Le choix arbitraire d'une diminution de 90% ne semble pas aberrant puisqu'il conduit malgré tout à un bilan de respiration de la communauté cohérent avec les estimations réalisées dans d'autres communautés de macroalgues (Middelburg et al. 2005).

III.4.2. Bilan annuel des flux de carbone de la zone à *A. nodosum*

Les mesures réalisées à l'émersion et à l'échelle de la communauté (1) de PPB et RC en conditions optimales, (2) de production en fonction de l'irradiance et (3) de flux de carbone au cours de l'émersion ont permis d'estimer un bilan annuel de carbone de la zone à *A. nodosum* en tenant compte des variations annuelles, journalières et du cycle tidal de lumière et de température affectant le métabolisme global de la zone. Ces mesures directes ont cependant dû être complétées par des estimations de la respiration et de la production primaire brute à l'immersion. La production primaire brute a été corrigée en fonction des variations de température et d'irradiance lors du passage à l'immersion en considérant que l'irradiance saturante dans l'eau était la même que dans l'air et que seule la production maximale varie en fonction de la température. De même, la respiration a été corrigée pour tenir compte des différences entre la température de l'air et de l'eau et la part de la respiration de la canopée qui est due à la respiration bactérienne. Des mesures directes de production primaire brute et de respiration à l'immersion de la canopée permettraient d'établir si notre estimation de la part de carbone produit qui est respiré en temps réel dans l'eau est réaliste et si la relation entre la production primaire brute et l'irradiance est la même dans l'eau que dans l'air. Il est raisonnable de penser que les résultats de mesures directes, notamment pour la production, montreraient que

le bilan réalisé ici a plutôt tendance à sous-estimer la production primaire brute à l'immersion. En effet, l'étude des paramètres photosynthétiques de *Laminaria saccharina* au cours d'un cycle de marée montre que l'irradiance saturante est inversement proportionnelle à la profondeur (Gévaert et al. 2003). Des irradiances saturantes plus faibles à l'immersion chez *A. nodosum* conduiraient à une meilleure utilisation des plus faibles irradiances disponibles à l'immersion ce qui augmenterait significativement les flux issus de la production primaire à l'immersion.

Les valeurs de production primaire brute journalière, estimées en condition de lumière mesurée ou optimale, sont du même ordre de grandeur que celles rapportées dans la littérature chez *A. nodosum* (Westlake 1963, Chock & Mathieson 1983), chez *Sargassum baccularia* (Schaffelke & Klumpp 1997), chez *Fucus spiralis* et *Laminaria hyperborea* (Niell 1977) ainsi que sur une communauté de macroalgues intertidales (Littler et al. 1979) et une communauté d'algues encroûtantes de récif corallien (Chisholm 2003). Le maximum atteint en condition de lumière optimale est seulement comparable à des estimations réalisées sur des *Fucus* spp. (Blinks 1955, Kanwisher 1966). La production primaire brute annuelle est plus ou moins largement supérieure à la large gamme de valeurs rapportées dans la littérature chez *A. nodosum* et d'autres fucales (Westlake 1963, Mann 1973, Roman et al. 1990) et en particulier l'estimation en conditions de lumière optimale est comparable aux plus fortes valeurs estimées pour des laminaires (Mann 1973) tandis que l'estimation en conditions de lumière mesurée est comparable aux valeurs estimées pour une communauté de macroalgues d'estran rocheux exposé (Branch & Griffiths 1988). La variabilité des données de la littérature est entre autre due à la diversité des méthodes employées, aux nombreuses estimations de production par différences de biomasses qui ne permettent pas de prendre en compte les pertes ayant eu lieu entre deux mesures (Cousens 1984) et/ou à l'utilisation de nombreux facteurs de conversion aboutissant à des estimations grossières (Vadas et al. 2004). Les différences de production annuelle de ces études sont essentiellement expliquées sur la base de variations de biomasses d'un site à l'autre (ex. Vadas et al. 2004). L'écart entre le bilan de production primaire brute annuel estimé sous lumière optimale ou sous lumière mesurée (1,6 fois plus fort en lumière optimale) confirme une fois de plus l'importance du contrôle de la production primaire par l'irradiance. Enfin, le bilan de production primaire brute aboutit à une productivité de $0,66 \text{ an}^{-1}$ en lumière mesurée et de $1,08 \text{ an}^{-1}$ en lumière optimale. En lumière mesurée, ceci est comparable aux plus fortes valeurs estimées pour des populations d'*A. nodosum* des côtes espagnoles (Niell 1979) et pour des populations d'*A. nodosum* des côtes nord américaines (Vadas et al. 2004). Le renouvellement de la biomasse se fait entre un peu moins d'un an et un an et demi selon le taux de nébulosité.

Le bilan de respiration est comparable à de nombreuses estimations réalisées sur d'autres communautés benthiques dominées par des macroalgues (Middelburg et al. 2005), comprenant aussi bien des études en milieu tempéré qu'en milieu tropical ainsi que sur des communautés de kelps ou dominées par d'autres fucales. De plus, la part du bilan global de la respiration due à la canopée (86%) est également comparable à l'estimation faite à l'échelle mondiale (Middelburg et al. 2005). Malgré les fortes valeurs de production brute annuelle, l'importance des flux de carbone issus de la respiration par rapport au bilan de production brute conduit à un bilan annuel net globalement hétérotrophe en lumière mesurée. En effet, l'effet de la nébulosité, qui se superpose à la variabilité due au cycle de mortes-eaux/vives eaux (Migné et al. 2004) conduit à un bilan de production net relativement neutre en hiver (de mi-décembre à mi-mars) et à un bilan plus ou moins largement hétérotrophe selon l'importance de cette nébulosité. Ainsi le bilan de production net peut-être ponctuellement autotrophe les jours combinant de fortes irradiances lors des vives-eaux lorsque le zénith coïncide avec les basses mers (caractéristique de la Manche Occidentale). Un bilan globalement hétérotrophe est assez surprenant aux vues des fortes biomasses algales accumulées sur le site d'étude tout au long de l'année. Ceci peut également paraître contradictoire avec la forte production d'EPS issus des macroalgues intertidales (Khailov & Burlakova 1969, Sieburth 1969, Mann 2000, Barrón et al. 2003), considérée comme une source importante d'exportation de matière de ces systèmes suite à un bilan net autotrophe (Duarte & Cebrián 1996). Le bilan de production brute à l'immersion est peut-être encore sous-estimé par l'utilisation d'un coefficient d'atténuation de la lumière dans l'eau trop restrictif. De plus, les valeurs d'irradiance mesurées de début mai à fin août semblent faibles pour la saison et un biais de mesure du capteur est peut-être à l'origine d'une sous-estimation des irradiances naturelles estivales. Par contre, le bilan annuel net en conditions de lumière optimale autotrophe et les valeurs de production nette journalière très faiblement hétérotrophes, et parfois même autotrophes lorsque l'irradiance mesurée se rapproche des conditions optimales, suggèrent une estimation réaliste des flux de carbone de la zone à *Ascophyllum nodosum*.

III.5. Synthèse

Le bilan annuel net des flux de carbone de la zone à *A. nodosum* est en grande partie sous le contrôle des paramètres environnementaux. La température et la durée de l'émersion influencent la respiration à l'échelle journalière tandis que la température seule influence la respiration à l'échelle annuelle. La production primaire brute est fortement régulée par (1) l'alternance émersion/immersion à l'échelle journalière, (2) la synchronisation des basses mers de mortes eaux ou de vives eaux avec l'éclairement à l'échelle mensuelle et (3) l'irradiance à l'échelle annuelle. Malgré des bilans journaliers et annuels de la production primaire brute et de la respiration cohérents avec les valeurs de la littérature, un bilan net de la canopée hétérotrophe est contradictoire avec une communauté dominée par de fortes biomasses algales. Malgré tout, les flux de carbone issus de la canopée d'*A. nodosum* dominant le métabolisme global de la zone aussi bien au cours d'une émersion qu'à l'échelle annuelle et représente 86% du bilan de respiration et 96% du bilan de production primaire brute indépendamment des conditions d'irradiance. La part importante de la respiration de la canopée par rapport à la production brute suggère le rôle non négligeable des bactéries présentes à la surface d'*A. nodosum* dans les flux de carbone de la zone, comme cela a déjà été montré dans d'autres milieux. Une meilleure estimation du rôle de ce compartiment et de la canopée dans les flux de carbone au cours du cycle tidal permettrait d'établir un bilan net plus précis.

Chapitre IV : Rôle de la canopée dans le fonctionnement de l'étage médiolittoral moyen abrité

IV.1. Introduction

Les fortes biomasses d'*A. nodosum* présentes le long des côtes de Bretagne, comparables à celles déjà estimées le long de l'aire de distribution de l'espèce, et l'importance des flux de carbone issus de la zone confirment par des mesures directes le rôle qualitatif et quantitatif de la canopée formée par cette macroalgue dans le fonctionnement de l'étage médiolittoral moyen abrité des estrans rocheux de côtes de l'océan Atlantique Nord. L'importance de l'exploitation, plusieurs dizaines de tonnes d'algues par an récoltées dans les différents pays exerçant cette activité le long de l'aire de distribution de l'espèce (ex. Sharp 1987, Arzel et al. 2001, Ugarte & Sharp 2001), soulève la question de la perte de cette canopée sur le fonctionnement et la diversité associée à la zone. Le retrait de la canopée d'*A. nodosum* a en général pour conséquence le développement rapide d'une canopée de *Fucus* spp. suivi d'une restauration relativement lente (de deux à trois ans jusqu'à presque 20 ans) de la canopée d'origine (Ingólfsson & Hawkins 2008 ; et références incluses). Le rôle comparable des canopées d'*A. nodosum* et de *Fucus* spp. en termes de biomasses (ex. Munda 1987), de production de matière organique (Mann 1973) et de contrôle du métabolisme et de la diversité de la communauté (Eriksson et al. 2006) suggère une redondance écologique (sensu Walker 1995, Walker et al. 1999) de ces différentes canopées. Pourtant, le remplacement par une espèce fonctionnellement redondante d'une espèce ayant un rôle majeur dans le fonctionnement d'un écosystème ne garantit pas pour autant le maintien de toutes les fonctions assurées par l'espèce d'origine (O'Connor & Crowe 2005). Tout particulièrement dans le cas d'espèces facilitatrices, qui par définition ont de multiples effets sur le fonctionnement et la structure d'un écosystème (Bruno & Bertness 2001), il est nécessaire d'évaluer le rôle d'une espèce ou les conséquences de sa disparition, sur divers aspects du fonctionnement et de la structure de la communauté et en comparaison du fonctionnement de milieux analogues ou divergents.

Le rôle d'une canopée est souvent abordée en étudiant l'effet du retrait total de cette canopée par rapport à une zone témoin (ex. Hawkins & Harkin 1985, Figueiredo et al. 2000). Ce type de traitement est approprié pour étudier la restauration de la communauté ou la succession

vers d'autres états suite à la disparition de la canopée. Par contre, il s'agit souvent d'une perturbation extrême, peu fréquente en conditions naturelles ou même à la suite de l'activité humaine ayant lieu sur le milieu considéré. Afin d'estimer l'effet d'une perturbation réaliste sur la canopée d'*A. nodosum* mais également comparable à celles déjà réalisées dans d'autres études, plusieurs niveaux de perturbation ont été retenus pour étudier le rôle de la canopée d'*A. nodosum* sur le fonctionnement et la structure de la communauté. En plus du retrait total de la canopée, l'effet de deux intensités de récolte a été testé. D'une part, il s'agit de tester l'effet de la récolte manuelle telle qu'elle est pratiquée en Bretagne, c'est-à-dire une coupe des thalles à 20 cm du crampon selon la réglementation française. D'autre part, une étude d'impact antérieure à ce travail de thèse a évalué l'effet d'une récolte mécanique d'*A. nodosum* (étude non publiée) et montre que les thalles sont coupés en moyenne à 80 cm du crampon. Il s'agit donc de tester l'effet d'une perturbation moins forte que celle infligée par la coupe manuelle, en coupant les thalles à 80 cm du crampon. Ces différentes perturbations permettent de tester l'effet du retrait total ou partiel de la canopée sur (1) la structure de la canopée, c'est-à-dire les longueurs et biomasses d'*A. nodosum* ; (2) le métabolisme global de la zone, c'est-à-dire la production primaire brute de la communauté (PPB) et la respiration de la communauté (RC) ; (3) la diversité spécifique, les abondances et la diversité fonctionnelle de la communauté algale et animale.

Différentes perturbations infligées à des canopées d'*A. nodosum* ont eu pour conséquence le remplacement de la communauté, soit par un assemblage dominé par une autre canopée (ex. Jenkins et al. 1999c, Ingólfsson & Hawkins 2008), à laquelle est éventuellement associée une communauté algale et animale différente (Jenkins et al. 2004), soit par un assemblage sans canopée dominé par des invertébrés sessiles (Petraitis & Dudgeon 2005). Ces changements de communauté peuvent avoir pour conséquence d'importantes modifications des flux de carbone de l'écosystème. Il est donc intéressant de comparer le métabolisme global de la zone à *A. nodosum* à celui d'autres milieux caractéristiques des communautés potentiellement alternatives à celle dominée par *A. nodosum*. Il s'agit ici d'étudier le métabolisme d'un assemblage de même exposition et de même niveau marégraphique, l'étage médiolittoral moyen abrité, d'un assemblage de même exposition mais de niveau marégraphique différent, l'étage médiolittoral inférieur abrité, et d'un assemblage d'exposition différente mais de même niveau marégraphique, l'étage médiolittoral moyen exposé. L'étude du métabolisme de ces communautés permet de comparer le fonctionnement de la zone d'*A. nodosum* à celui (1) d'une zone à *F. vesiculosus* de même niveau, (2) d'une zone à *F. serratus* de niveau inférieur, et (3) d'une zone à fortes densités de balanes de même niveau que la zone d'*A. nodosum*.

IV.2. Effet du retrait partiel ou total de la canopée d'*A. nodosum* sur le fonctionnement et la diversité de la zone

Le but de cette étude étant d'étudier l'effet du retrait partiel ou total de la canopée tel qu'il peut être réalisé lors de la récolte de cette algue, la perturbation n'a été réalisée qu'une seule fois en cohérence avec le fait que les récoltants ne reviennent jamais exactement sur la même zone d'un champ d'*A. nodosum*. Un état référence a été établi sur chaque zone définie en fonction des traitements : (1) la zone 1, restée intacte et également appelée zone témoin ; (2) la zone 80, où tous les thalles ont été coupés à 80 cm des crampons ; (3) la zone 20, où tous les thalles ont été coupés à 20 cm des crampons ; et (4) la zone 0 où tous les thalles d'*A. nodosum* ont été retirés.

Au cours de l'étude, qui a durée 24 mois pour l'étude de la canopée et de la diversité et 25 mois pour le métabolisme, il est considéré qu'un paramètre mesuré montre une restauration totale lorsqu'il n'y a plus de différence significative avec l'état référence (T0) de la zone et avec la zone témoin au moment de l'observation. Une restauration totale peut également avoir lieu si les mêmes tendances significatives ont lieu sur la zone considérée et la zone témoin. En revanche, une restauration par rapport au T0 de la zone considérée sans restauration par rapport à la zone témoin est considérée comme une restauration partielle.

IV.2.1. Effet de la coupe sur la structure de la canopée

Lors de chaque échantillonnage, le pourcentage de recouvrement de la canopée d'*A. nodosum* a été mesuré sur chaque cadrat. Il s'agit du recouvrement visible sur la surface de la canopée de telle sorte que, sur une canopée constituée d'un mélange d'espèces, des thalles d'*A. nodosum* peuvent être présents sur un cadrat sans être visibles en surface.

Le recouvrement moyen ($\pm$ écart-type) varie de $87 \pm 18,7\%$ (zone 80) à $100 \pm 0,0\%$ (zone 0) à T0 ($H_c = 5,43$, $p > 0,05$) et de $0 \pm 0,0\%$ (zone 0) à $99 \pm 0,5\%$ (zone 80) à T24 ($H_c = 23,17$, $p < 0,001$) (Fig. IV.1.a). Le pourcentage de recouvrement d'*A. nodosum* ne varie pas significativement au cours de l'étude sur la zone 1 ($H_c = 4,19$, $p > 0,05$). Sur la zone 80, la diminution significative qui a lieu à T7 ($H_c = 11,63$, $p < 0,05$) ne dure pas et la restauration est totale. Sur la zone 20, le recouvrement diminue significativement dès T7. Il continue de diminuer significativement à la fin de la deuxième année d'étude, entre T19 et T24 ($H_c = 10,94$, $p < 0,05$). Sur la zone 0, le pourcentage de recouvrement diminue significativement à T7 et ne varie plus jusqu'à la fin de l'étude ($H_c = 27,64$, $p < 0,001$) (Annexe 1, Tableau 1.1).

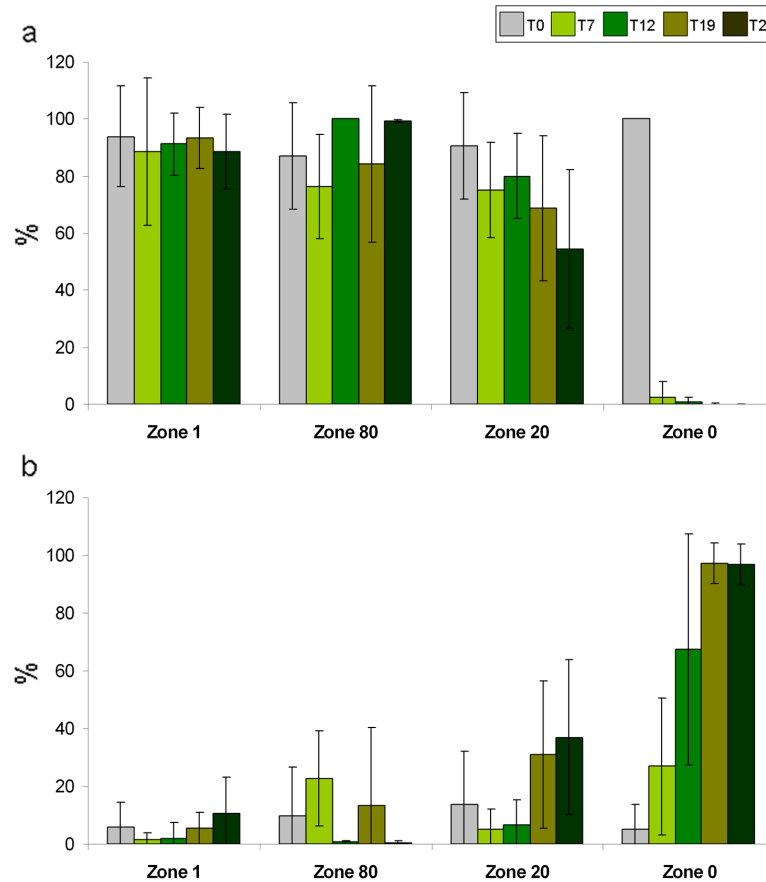


Figure IV.1. : Moyennes ($\pm$ écart-type) du pourcentage de recouvrement d'*Ascophyllum nodosum* (a) et de *Fucus vesiculosus* (b) avant traitement (T0, mars 2006) et après en octobre 2006 (T7), mars 2007 (T12), octobre 2007 (T19) et mars 2008 (T24) sur la zone 1, intacte, la zone 80, où tous les thalles d'*A. nodosum* ont été coupés à 80 cm du crampon, la zone 20, où la coupe a été faite à 20 cm du crampon, et la zone 0, où les frondes d'*A. nodosum* ont été enlevées avec les crampons.

Dès 7 mois après le traitement, de nombreuses frondes de *F. vesiculosus* se sont fixées sur la zone 0 de telle sorte qu'une nouvelle canopée est présente sur cette zone au bout d'un an (T12). Le recouvrement moyen ($\pm$ écart-type) de *F. vesiculosus* varie de $5 \pm 8,5\%$ (zone 0) à $14 \pm 18,3\%$ (zone 20) à T0 ($H_c = 0,30$, $p > 0,05$) et de $1 \pm 0,5\%$ (zone 80) à $97 \pm 7,0\%$ (zone 0) à T24 ($H_c = 22,82$, $p < 0,001$) (Fig. IV.1.b). Le pourcentage de recouvrement de *F. vesiculosus* ne varie pas significativement au cours de l'étude sur la zone 1 ($H_c = 4,65$, $p > 0,05$). Sur la zone 80, seul le recouvrement observé à T7 est significativement différent de celui des autres dates ($H_c = 14,50$, $p < 0,01$). Sur la zone 20, l'augmentation n'est significative qu'à partir de T19 ($H_c = 12,49$, $p < 0,05$). Sur la zone 0, le pourcentage de recouvrement de *F. vesiculosus* augmente significativement dès T7 et jusqu'à T19 ($H_c = 28,05$, $p < 0,001$) (Annexe 1, Tableau 1.1).

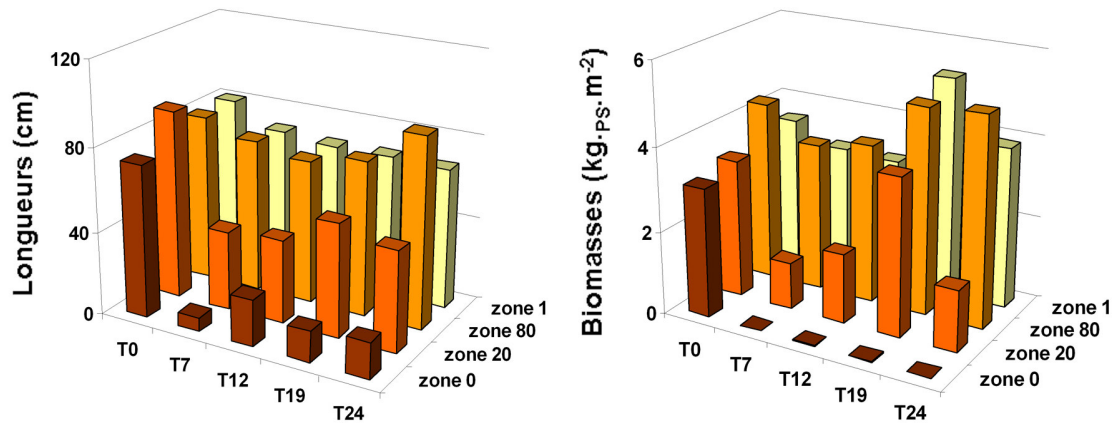


Figure IV.2. : Moyennes des longueurs (cm) et des biomasses ($\text{kg}_{\text{ps}}\cdot\text{m}^{-2}$) d'*Ascophyllum nodosum* avant le traitement (T0, mars 2006), et après en octobre 2006 (T7), mars 2007 (T12), octobre 2007 (T19) et mars 2008 (T24).

Les longueurs moyennes ($\pm$ écart-type) mesurées sur les quatre zones varient de $73 \pm 32,7$ cm (zone 0) à $90 \pm 34,8$ cm (zone 20) ($H_c = 8,17$, $p > 0,05$) à T0 et de $17 \pm 6,7$ cm (zone 0) à $91 \pm 97,7$ cm (zone 80) ($H_c = 61,57$, $p < 0,001$) à T24 (Fig. IV.2.). Aucune variation significative des longueurs moyennes n'a eu lieu sur la zone 1 pendant l'étude ($H_c = 8,85$, $p > 0,05$). Sur la zone 80, les longueurs sont significativement plus petites 7 mois après le traitement, mais la croissance a permis une restauration totale suivie d'une croissance supplémentaire par rapport au T0 ($H_c = 21,16$, $p < 0,001$) et à la zone 1. Sur la zone 20, les longueurs sont également significativement plus petites après le traitement. Une croissance significative a aussi lieu pendant environ 1 an et demi, mais est suivie d'une nouvelle diminution significative les 6 derniers mois de l'étude par rapport au T0 ($H_c = 143,97$, $p < 0,001$). Sur la zone 0, l'effet significatif du retrait de la canopée ($H_c = 65,44$, $p < 0,001$) n'a pas été compensé par la faible croissance ou le recrutement qui ont pu avoir lieu pendant l'étude (Annexe 1, Tableau 1.2.).

Les biomasses moyennes ($\pm$ écart-type) varient de $3,1 \pm 2,06$ $\text{kg}_{\text{ps}}\cdot\text{m}^{-2}$ (zone 0) à $4,3 \pm 2,18$ $\text{kg}_{\text{ps}}\cdot\text{m}^{-2}$ (zone 80) à T0 ($H_c = 1,38$, $p > 0,05$) et de $0,0 \pm 0,02$ $\text{kg}_{\text{ps}}\cdot\text{m}^{-2}$ (zone 0) à $5,0 \pm 2,12$ $\text{kg}_{\text{ps}}\cdot\text{m}^{-2}$ (zone 80) à T24 ($H_c = 19,85$, $p < 0,001$) (Fig. IV.2.). Les biomasses ne montrent aucune différence significative au cours de l'étude sur la zone 1 ($H_c = 1,95$, $p > 0,05$). Sur la zone 80, la récolte n'a pas eu non plus d'effet significatif sur les biomasses ($H_c = 1,74$, $p > 0,05$). Par contre, sur la zone 20 et la zone 0, la récolte et le retrait de la canopée ont eu les mêmes effets sur les biomasses que sur les longueurs (zone 20 : $H_c = 15,22$, $p < 0,001$; zone 0 : $H_c = 21,67$, $p < 0,001$) (Annexe 1, Tableau 1.3.).

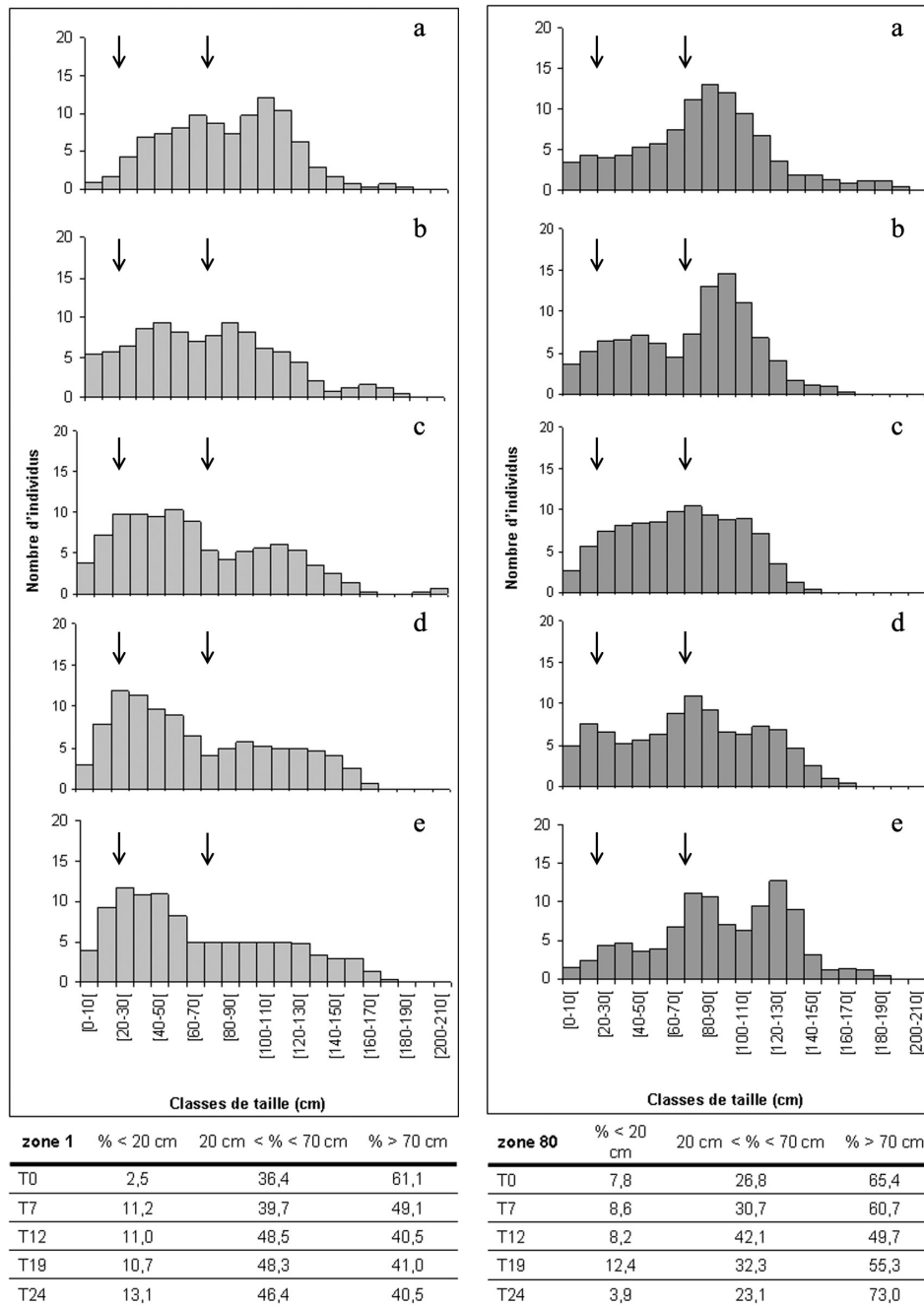


Figure IV.3. : Histogrammes de fréquences de longueurs d'*Ascophyllum nodosum* (classes de longueurs de 10 cm, données lissées à l'aide de moyennes mobiles d'ordre 3) sur la zone 1 et la zone 80 en mars (T0, a) et novembre 2006 (T7, b), en mars (T12, c) et novembre 2007 (T19, d) et en mars 2008 (T24, e). La figure présente également le pourcentage de frondes mesurant (1) moins de 20 cm, (2) entre 20 cm et 70 cm et (3) plus de 70 cm. Les flèches indiquent les limites des groupes de classes de tailles à 20 cm et 70 cm.

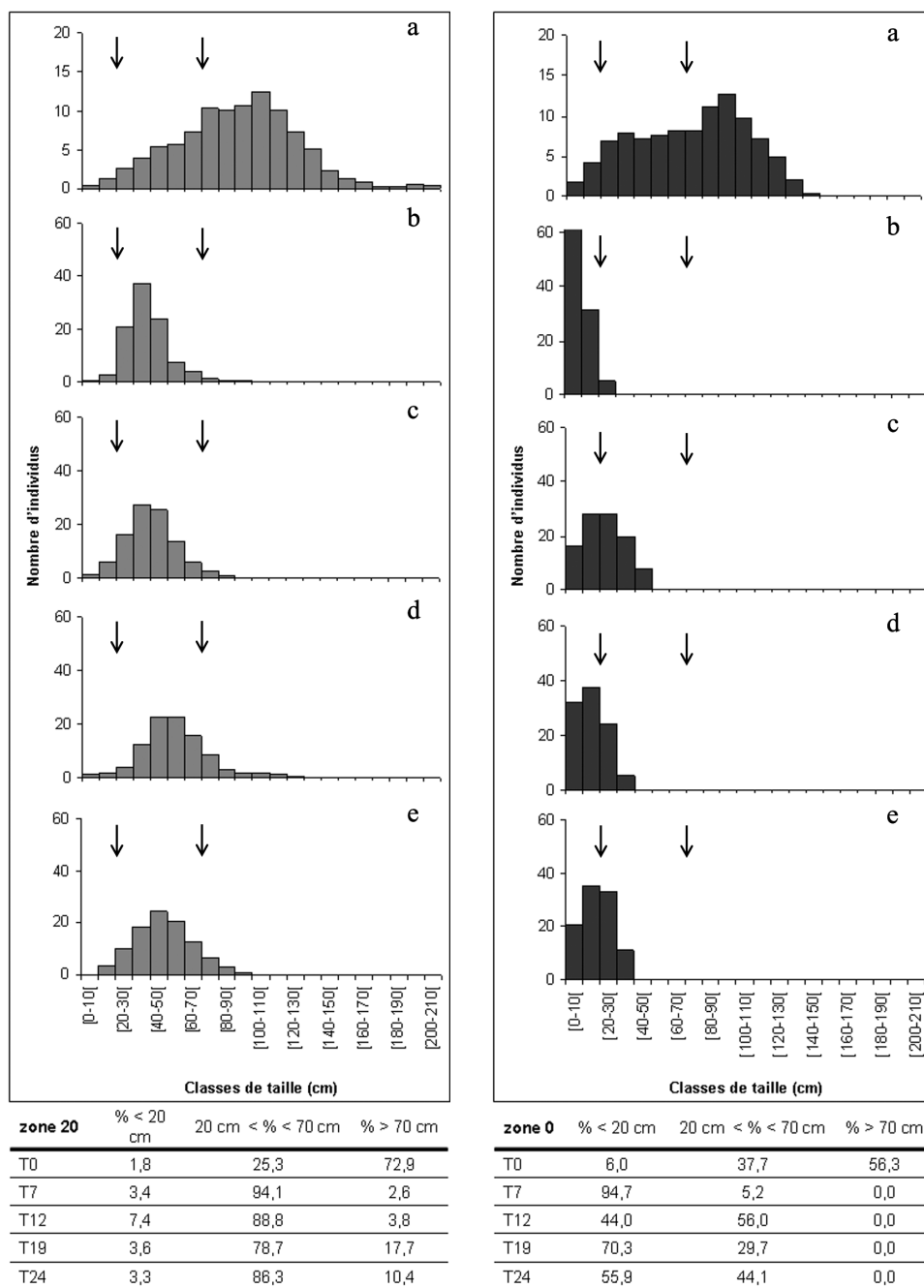


Figure IV.4. : Histogrammes de longueurs d'*Ascophyllum nodosum* la zone 20 et la zone 0 en mars (T0, **a**) et novembre 2006 (T7, **b**), en mars (T12, **c**) et novembre 2007 (T19, **d**) et en mars 2008 (T24, **e**). La distribution du pourcentage de frondes selon les mêmes groupes de classes de tailles utilisés pour la zone 1 et 80, ainsi que les flèches indiquant les limites de ces groupes (figure IV.3.) sont également données. Notez que l'échelle de l'axe des ordonnées change à partir de T7.

La distribution du pourcentage de frondes mesurant moins de 20 cm, entre 20 et 70 cm et plus de 70 cm permet d'observer l'effet du retrait total ou partiel de la canopée sur la structure de populations de chaque zone. Avant la récolte, les quatre zones présentent toutes des structures de tailles semblables : 56% à 72% des frondes mesurent plus de 70 cm, et environ 25% à 35% des frondes mesurent entre 20 et 70 cm. Sur la zone 1, la majorité des frondes mesurent plus de 70 cm au début de l'étude et entre 20 et 70 cm à la fin de l'étude. Sur la zone 80, la majorité des frondes mesurent plus de 70 cm tout au long de l'étude. Sur ces deux zones, la croissance majoritaire de frondes mesurant moins de 70 cm s'est traduite par une plus grande proportion de frondes dans les deux premiers groupes (Fig. IV.3.). Sur la zone 20, la majorité des frondes mesure déjà plus de 20 cm à T7 ; à la fin de l'étude, 86% des frondes mesurent toujours moins entre 20 et 70 cm (Fig. IV.4.). Sur la zone 0, de nouveaux thalles sont apparus durant les 7 premiers mois après le retrait de la canopée de telle sorte que quelques petites frondes sont apparues sur la zone. En revanche, peu de nouvelles frondes se développent pendant le reste de l'étude et les frondes installées se caractérisent par une très faible croissance. Les frondes mesurant moins de 20 cm représentent encore plus de 56% à la fin de l'étude (Fig. IV.4.).

IV.2.2. Effet de la coupe sur le métabolisme

A T8, le métabolisme n'a été mesuré qu'une fois sur la zone 1 et la zone 20. La PPB alors est de $799,0 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (zone 1) et de $519,1 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (zone 20). Pendant le reste de l'étude, la PPB moyenne ($\pm$ écart-type) varie de $295,0 \pm 68,94 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (zone 80) à $381,5 \pm 84,62 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (zone 20) à T12 (Hc = 2,69, $p > 0,05$) et de $574,8 \pm 154,04 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (zone 0) à $879,0 \pm 397,01 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (zone 80) à T25 (Hc = 2,28, $p > 0,05$) (Fig. IV.5.). La RC est de $278,2 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ sur la zone 1 et de $508,9 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ sur la zone 20 à T8. Ensuite, la RC moyenne varie de $112,0 \pm 79,57 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (zone 0) à $171,8 \pm 60,82 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (zone 80) à T12 (Hc = 1,25, $p > 0,05$) et de $301,6 \pm 172,05 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (zone 1) à $481,8 \pm 279,18 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (zone 20) à T25 (Hc = 1,05, $p > 0,05$).

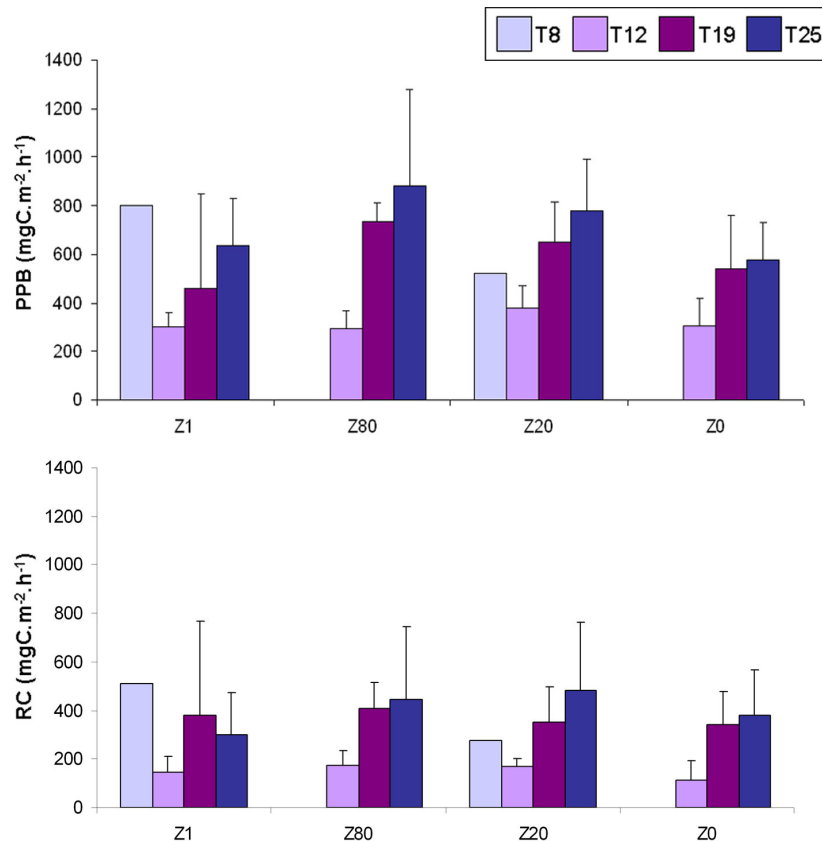


Figure IV.5. : Moyennes ($\pm$ écart-type) de la production primaire brute globale (PPB) et de la respiration de la communauté (RC) après le traitement en octobre 2006 (T8), mars 2007 (T12), octobre 2007 (T19) et avril 2008 (T25). Aucune mesure n'a eu lieu à T0 et la PPB et la RC n'ont été mesurées que sur un cadrat de la zone 1 et de la zone 20 à T8.

A chacune des trois dernières dates, la PPB et la RC ne varient pas de façon significative entre les zones. Les variations significatives observées pour la PPB sur la zone 20 ($H_c = 7,33$, $p > 0,05$) et 80 ($H_c = 75,60$, $p > 0,05$) sont dues à une augmentation significative de T12 à T19 (Annexe 1, Tableau 1.4.) alors que pour la RC, il n'y a aucune variation significative entre les dates de chaque zone (zone 0 : $H_c = 5,422$, $p > 0,05$; zone 20 : $H_c = 6,02$, $p > 0,05$; zone 80 : $H_c = 5,42$, $p > 0,05$; zone 1 : $H_c = 2,09$, $p > 0,05$) (Annexe 1, Tableau 1.4.). Les variations observées entre les dates sont probablement dues aux variations saisonnières du métabolisme, alors que la récolte partielle d'*A. nodosum* ou le remplacement par la canopée de *Fucus vesiculosus* ne semble pas affecter significativement les flux globaux de la zone. Notamment la production plus forte à T25 est caractéristique d'une situation printanière puisque les mesures ont été réalisées en avril 2008.

IV.2.3. Effet de la coupe sur la diversité algale et animale

Diversité algale

Le nombre total de taxons d'algues identifié est de 9 sur toutes les zones à T0 et varie entre 12 (zones 20 et 0) et 15 taxons (zone 80) à T24.

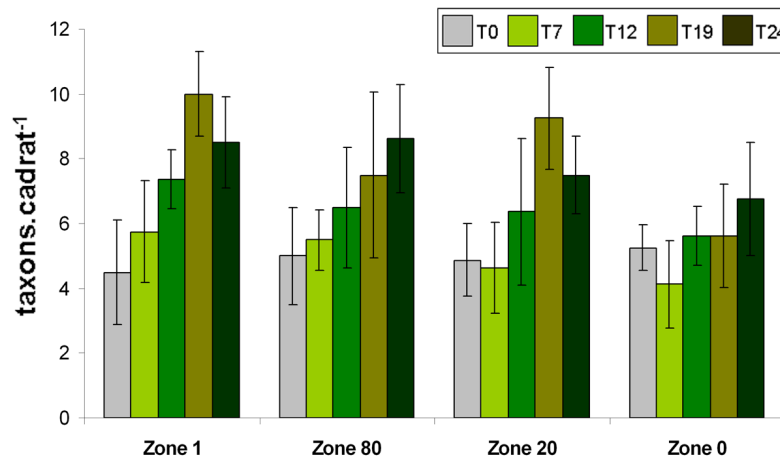


Figure IV.6. : Nombre moyen ($\pm$ écart-type) de taxons de macroalgues par cadrat avant le traitement (T0, mars 2006), et après en octobre 2006 (T8), mars 2007 (T12), octobre 2007 (T19) et mars 2008 (T25).

Le nombre moyen ($\pm$ écart-type) par cadrat varie de $5 \pm 0,7$ taxons.cadrat⁻¹ (zone 0) à $5 \pm 1,6$ taxons.cadrat⁻¹ (zone 1) à T0 ($H_c = 1,81$, $p > 0,05$) et de $7 \pm 1,8$ taxons.cadrat⁻¹ (zone 0) à $9 \pm 1,7$ taxons.cadrat⁻¹ (zone 80) à T24 ($H_c = 6,63$, $p > 0,05$) (Fig. IV.6). Le nombre moyen de taxons d'algues augmente significativement sur la zone 1 ($H_c = 27,89$, $p < 0,001$) de T0 à T19 et est suivie d'une diminution significative à T24 (Fig. IV.6.). Sur la zone 80, l'augmentation significative ($H_c = 15,19$, $p < 0,01$) n'a lieu qu'à partir de T12 et de façon plus graduelle puisqu'il n'y a pas de différence significative entre T12 et T19. Sur la zone 20, une augmentation significative du nombre moyen de taxons par cadrat a uniquement lieu à T12 et est suivie d'une diminution significative à T24 ($H_c = 23,07$, $p < 0,001$). Enfin, sur la zone 0, il y a d'abord une diminution significative à T7, suivie d'une restauration partielle de T12 à T19 et totale à T24 ($H_c = 10,22$, $p < 0,05$) (Annexe 1, Tableau 1.5.).

L'absence de canopée a pour conséquence une perte de substrat disponible ainsi qu'une modification des conditions environnementales (taux d'humidité, ensoleillement, température) qui peut avoir des effets différents sur les espèces appartenant à différents groupes fonctionnels (sensu Tilman 2001) (Tableau IV.1.). L'étude du pourcentage de recouvrement et du nombre de taxons par cadrat de ces groupes permet de mieux comprendre l'effet du retrait partiel ou total de la canopée sur la diversité algale.

Tableau IV.1. : Macroalgues identifiées au cours de l'étude de l'effet du retrait total ou partiel de la canopée d'*Ascophyllum nodosum*. Notez que le genre *Polysiphonia* possède des espèces libres (gazonnante) et épiphytes (*P. lanosa* est une épiphyte obligatoire d'*A. nodosum*). *Fucus vesiculosus*, généralement fixée sur le substrat, peut également être épiphyte d'*A. nodosum*.

Groupes fonctionnels	Taxons correspondants
algues formant une canopée	<i>Ascophyllum nodosum</i>
	<i>Fucus vesiculosus</i>
	<i>Fucus serratus</i>
algues gazonnantes	<i>Cladophora rupestris</i>
	<i>Chondracanthus acicularis</i>
	<i>Lomentaria articulata</i>
	<i>Chondrus crispus</i>
	<i>Anhelftia plicata</i>
	<i>Cladostephus spongiosus</i>
	<i>Polysiphonia</i> sp.
	<i>Rhodothamniella</i> sp.
	<i>Cryptopleura</i>
	algue rouge non identifiée
algues encroûtantes	algue verte non identifiée
	<i>Phymatolithon lenormandii</i>
	<i>Hildenbrandia rubra</i>
algues épiphytiques	<i>Petrocelis cruenta</i>
	<i>Polysiphonia lanosa</i>
	<i>Pilayella littoralis</i>
	<i>Fucus vesiculosus</i>
algues opportunistes [†]	<i>Ulva</i> spp.
	<i>Enteromorpha</i> spp.

[†] Les algues des genres *Ulva* et *Enteromorpha* sont surtout présentes saisonnièrement et peuvent être fixées sur la roche, sur les autres algues (canopée ou autre) ou simplement enchevêtrées, notamment autour des thalles d'*A. nodosum*.

Le retrait partiel ou total de la canopée n'entraîne pas de disparition d'algues gazonnantes, c'est-à-dire les algues dressées sous la canopée formant un petit gazon (en anglais, 'turf-forming algae') ni d'algues encroûtantes (Tableau IV.1.). En revanche, *Polysiphonia lanosa*, épiphyte obligatoire d'*A. nodosum*, et *F. vesiculosus*, présent comme épiphyte d'*A. nodosum* avant le retrait de la canopée, disparaissent des zones 20 et 0 suite au retrait de la canopée et ne réapparaissent qu'à T12 et seulement sur la zone 20 pour ce qui est de *F. vesiculosus*. En effet, après le retrait de la canopée sur la zone 0, cette espèce est présente directement fixée sur la roche et non plus comme épiphyte d'*A. nodosum*. Sur la zone 20 la restauration du nombre d'épiphytes est partielle à T19 et totale à T24 (Hc = 29,48, $p < 0,001$) tandis que sur la zone 0 la restauration est toujours partielle à T24 (Hc = 12,05, $p < 0,05$). L'augmentation significative de la diversité algale observée sur la zone 1 et la zone 80 est due à l'augmentation significative sur ces zones (1) du nombre d'épiphytes (zone 1 : Hc = 18,04, $p = 0,001$; zone 80 : Hc = 10,78, $p < 0,05$), (2) du nombre de taxons d'algues gazonnantes, telles que *Lomentaria articulata*, *Anhfeltia plicata*, ou *Cryptopleura* sp. (zone 1 : Hc = 28,94, $p < 0,001$; zone 80 : Hc = 16,14, $p < 0,001$; Annexe 1, Tableau 1.6.), et (3) du nombre de taxons d'algues opportunistes, telles que *Ulva* spp. et *Enteromorpha* spp. (zone 1 : Hc = 28,53, $p < 0,001$; zone 80 : Hc = 22,89, $p < 0,001$).

Diversité animale

Le nombre total de taxons de la macrofaune varie entre 15 (zone 20) et 22 taxons (zone 0) à T0 et de 18 (zone 0 et 20) à 21 taxons (zone 1 et 80) à T24. Le nombre moyen ($\pm$ écart-type) varie de $7 \pm 2,2$ taxons.cadrat⁻¹ (zone 20) à $10 \pm 3,4$ taxons.cadrat⁻¹ (zone 0) à T0 (Hc = 5,32, $p > 0,05$) et entre $7 \pm 2,8$ taxons.cadrat⁻¹ (zone 20) et $11 \pm 2,9$ taxons.cadrat⁻¹ (zone 80) à T24 (Hc = 9,31, $p < 0,05$) (Fig. IV.7.). Sur la zone 1 et la zone 80, le nombre moyen de taxons de la macrofaune ne varie pas significativement pendant toute la durée de l'étude (zone 1 : Hc = 6,09, $p > 0,05$; zone 80 : Hc = 8,09, $p > 0,05$). Sur la zone 20 et la zone 0, le nombre moyen de taxons de la macrofaune diminue d'abord significativement à T7 et T12 et la restauration est totale sur les deux zones dès T19 (zone 20 : Hc = 14,15, $p < 0,001$; zone 0 : Hc = 21,31, $p < 0,001$) (Annexe 1, Tableau 1.7.).

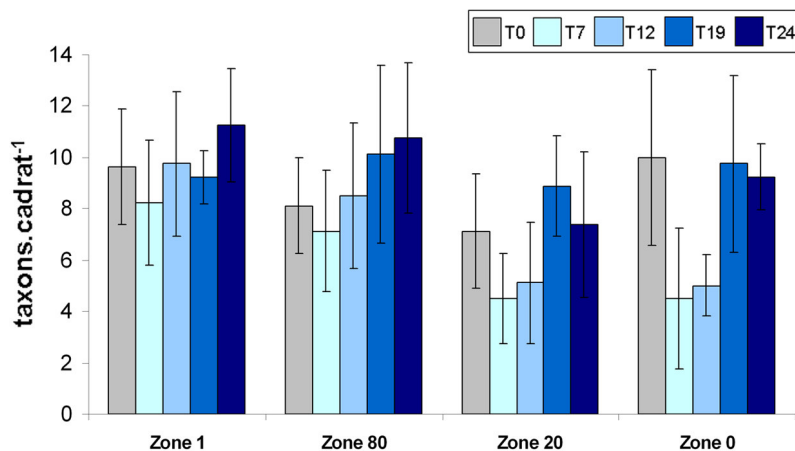


Figure IV.7. : Nombre moyen ($\pm$ écart-type) de taxons de la macrofaune par cadrat avant le traitement (T0, mars 2006), et après en octobre 2006 (T8), mars 2007 (T12), octobre 2007 (T19) et mars 2008 (T25) sur chaque zone.

La densité moyenne de la macrofaune varie de $210 \pm 112,0 \text{ ind.m}^{-2}$ (zone 0) à $255 \pm 74,8 \text{ ind.m}^{-2}$ (zone 1) à T0 ($H_c = 1,37$, $p > 0,05$) et de $156 \pm 48,7 \text{ ind.m}^{-2}$ (zone 20) à $216 \pm 96,0 \text{ ind.m}^{-2}$ (zone 80) à T24 ($H_c = 3,98$, $p > 0,05$) (Fig. IV.8.). Les densités ne varient pas significativement sur la zone 1 et la zone 80 (zone 1 : $H_c = 8,18$, $p > 0,05$; zone 80 : $H_c = 7,87$, $p > 0,05$). Sur les zones 20 et 0, la diminution des densités est significative à T7, maintenue à T12 et la restauration est totale dès T19 (zone 20 : $H_c = 18,36$, $p = 0,001$; zone 0 : $H_c = 24,38$, $p < 0,001$) (Annexe 1, Tableau 1.7.).

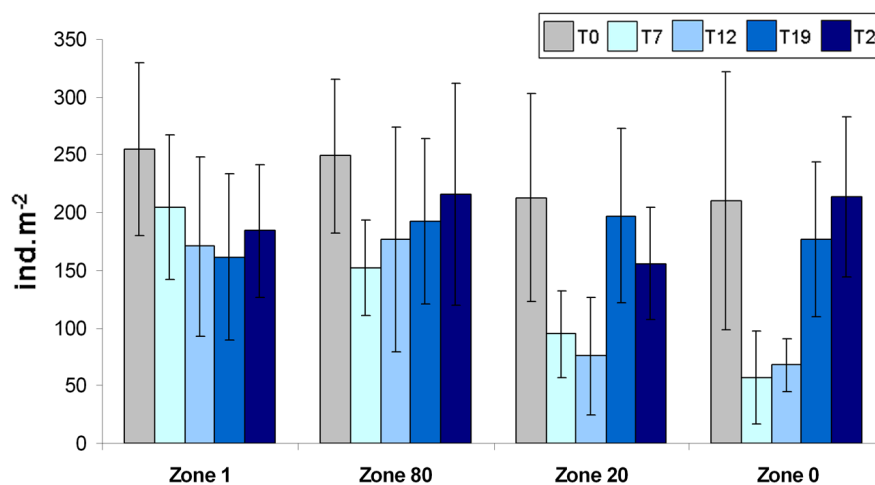


Figure IV.8. : Densités ($\pm$ écart-type) de la macrofaune (ind.m^{-2}) par cadrat échantillonné de mars 2006 (T0) à mars 2008 (T24) sur chaque zone.

Tableau IV.2. : Taxons de la macrofaune identifiés au cours de l'étude de l'effet du retrait total ou partiel de la canopée d'*Ascophyllum nodosum*.

	Taxon	Motricité	Groupe trophique
Eponges	<i>Grantia compressa</i>	sessile	suspensivore
	<i>Halichondria panicea</i>	sessile	suspensivore
	<i>Hymeniacidon sanguinea</i>	sessile	suspensivore
	éponge non identifiée	sessile	suspensivore
Cnidaires	<i>Actinia equina</i>	sessile	carnivore
	<i>Bunodactis verrucosa</i>	sessile	carnivore
	<i>Actinia fragacea</i>	sessile	carnivore
	<i>Anemonia viridis</i>	sessile	carnivore
	<i>Dynamena pumila</i>	sessile	carnivore
	<i>Laomedea</i> sp.	sessile	carnivore
	Campanularidae	sessile	suspensivore
	<i>Cerianthus lloydii</i>	sessile	carnivore
Polychètes	<i>Eulalia</i> sp	vagile	carnivore
	<i>Lanice conchilega</i>	sessile	suspensivore
	<i>Spirorbis</i> sp.	sessile	suspensivore
Crustacés	<i>Balanus perforatus</i>	sessile	suspensivore
	<i>Elminius modestus</i>	sessile	suspensivore
	<i>Verruca stroemia</i>	sessile	suspensivore
	Amphipode	vagile	brouteur
	<i>Dynamene bidentata</i>	vagile	brouteur
	autres Isopodes	vagile	brouteur
	<i>Carcinus maenas</i>	vagile	carnivore
	<i>Liocarcinus</i> sp.	vagile	carnivore
	<i>Pagurus bernhardus</i>	vagile	carnivore
Mollusques	<i>Achantochitona</i> sp.	vagile	brouteur
	<i>Patella vulgata</i>	vagile	brouteur
	<i>Littorina littorea</i>	vagile	brouteur
	<i>Littorina nigrolineata</i>	vagile	brouteur
	<i>Littorina obtusata</i>	vagile	brouteur
	<i>Gibbula cineraria</i>	vagile	brouteur
	<i>Gibbula pennanti</i>	vagile	brouteur
	<i>Gibbula umbilicalis</i>	vagile	brouteur
	<i>Osilinus lineatus</i>	vagile	brouteur
	<i>Calliostoma zizyphinum</i>	vagile	carnivore
	<i>Nassarius reticulatus</i>	vagile	carnivore
	<i>Nucella lapillus</i>	vagile	carnivore
	<i>Ocenebra erinacea</i>	vagile	carnivore
Bryozoaires	<i>Alcyonidium</i> sp.	sessile	suspensivore
	Ascophora	sessile	suspensivore
	Chilostome anasca dressé	sessile	suspensivore
	<i>Electra pilosa</i>	sessile	suspensivore
	<i>Flustrellidra hispida</i>	sessile	suspensivore
	<i>Membranipora membranacea</i>	sessile	suspensivore
	<i>Schizoporella</i> sp.	sessile	suspensivore
	<i>Vesicularia spinosa</i>	sessile	suspensivore
Ascidies	Ascidie coloniale orange	sessile	suspensivore

Il est également possible d'étudier l'effet des traitements sur la macrofaune par leur capacité à se déplacer ou non (espèces vagiles ou sessiles) et par groupes trophiques (suspensivores, brouteurs ou carnivores au sens large, de prédateurs à omnivores en passant par nécrophages) (Tableau IV.2.). En effet, les espèces constituant ces différents groupes peuvent subir différemment la disparition de la canopée selon que celle-ci fait office de support, de protection ou de source alimentaire.

Le nombre moyen de taxons vagiles ne varie pas significativement au cours de l'étude au sein de chaque zone (zone 1 : $H_c = 3,34$, $p > 0,05$; zone 80 : $H_c = 4,23$, $p > 0,05$; zone 20 : $H_c = 5,33$, $p > 0,05$), excepté pour la zone 0 où le nombre de taxons est significativement supérieur à T0 et T19 par rapport à T7, T12, et T24 ($H_c = 15,12$, $p < 0,01$) (Fig. IV.9.a). L'effet du traitement est encore plus marqué sur les abondances de la faune vagile (Fig. IV.9.b). Alors qu'il n'y a pas de différence significative sur la zone 1 ($H_c = 8,73$, $p > 0,05$) et la zone 80 ($H_c = 5,72$, $p > 0,05$) au cours de l'étude, il y a une diminution significative des densités à T7 et T12 sur la zone 20 et la zone 0, suivie d'une restauration totale à T19 et T24 (zone 20 : $H_c = 17,41$, $p < 0,001$; zone 0 : $H_c = 24,71$, $p < 0,001$) (Annexe 1, Tableau 1.8.).

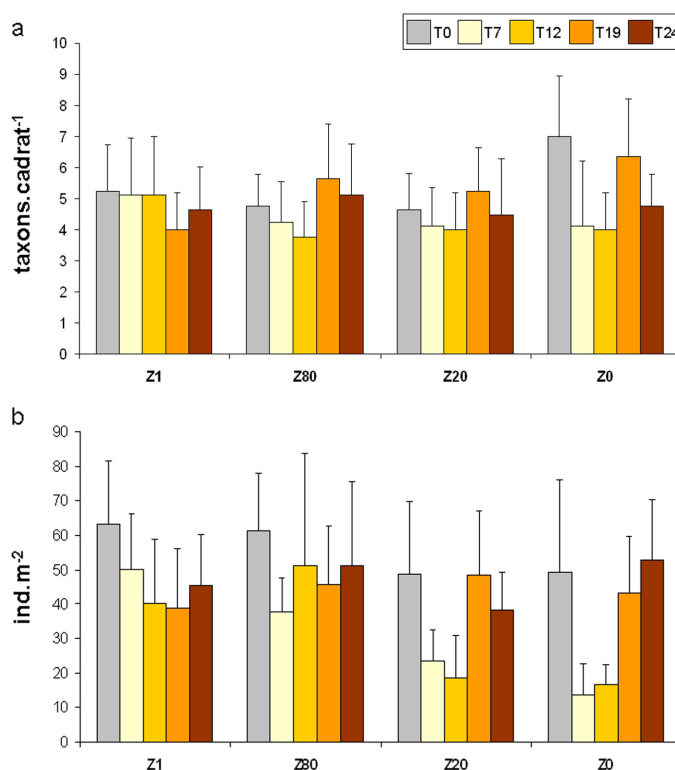


Figure IV.9. : Nombre moyen ($\pm$ écart-type) (a) et densités (ind.m⁻²) moyennes ($\pm$ écart-type) (b) des taxons vagiles présents de mars 2006 (T0) à mars 2008 (T24) sur chaque zone.

Ces variations sont notamment dues aux variations de densité des brouteurs (Fig. IV.10.a), en particulièrement celles de *Littorina obtusata* (Fig. IV.10.b). D'une part, il n'y a aucune variation significative sur la zone 1 ($H_c = 2,23$, $p > 0,05$). D'autre part, les densités de cette espèce diminuent significativement à T7 et T12 sur les zones 20 et 0 par rapport aux autres zones, puis montrent une récupération totale sur ces deux zones à T19 et à T24 (zone 20 : $H_c = 20,19$, $p < 0,001$; zone 0 : $H_c = 19,42$, $p = 0,001$). Seule la zone 80 montre une tendance différente, avec une densité significativement supérieure à T0 par rapport à toutes les autres zones et une différence significative à T12 par rapport à T7 d'une part et T24 d'autre part ($H_c = 12,08$, $p < 0,05$). Ces mêmes variations sont observées pour les densités des brouteurs, excepté pour la zone 80, qui ne montre pas de différence significative des densités au cours de l'étude ($H_c = 5,82$, $p > 0,05$) (Annexe 1, Tableau 1.9.).

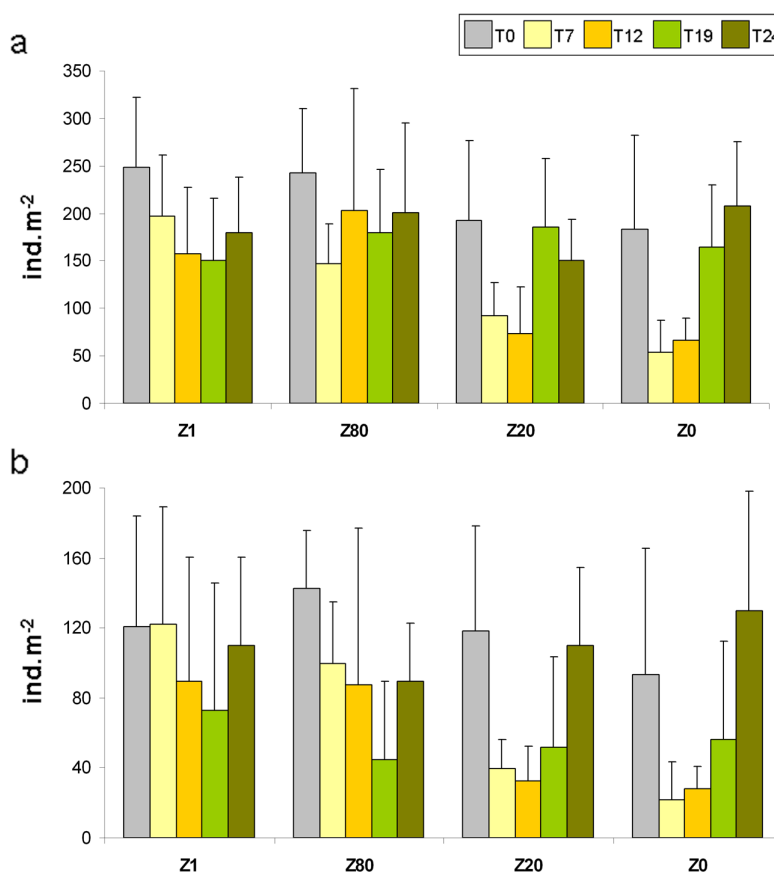


Figure IV.10. : Densités (ind.m⁻²) moyennes (± écart-type) des brouteurs (a) et de *Littorina obtusata* (b) dénombrés de mars 2006 (T0) à mars 2008 (T24) sur chaque zone.

Le nombre de taxons sessiles (Fig. IV.11.a) de la zone témoin diminue significativement à T7 puis augmente significativement de T7 à T12 et de T19 à T24 (zone 1 : $H_c = 13,59$, $p < 0,01$). Sur la zone 80, une augmentation significative n'a lieu qu'à T12 et T19 par rapport à T0 et T7 (zone 80 : $H_c = 9,50$, $p = 0,05$). Le traitement a pour effet une diminution significative sur les zones 20 et 0 à T7 et T12 et une récupération seulement partielle (zone 20 : $H_c = 17,17$, $p < 0,01$; zone 0 : $H_c = 21,26$, $p < 0,001$) (Annexe 1, Tableau 1.10.). Les variations du nombre de taxons sessiles sont en grande partie dues à celles des suspensivores (Fig. IV.11.b). En effet, les mêmes variations significatives sont observées pour le nombre de taxons suspensivores sur la zone 1 ($H_c = 14,11$, $p < 0,01$), aucune variation significative n'a lieu sur la zone 80 ($H_c = 2,43$, $p > 0,05$) et une diminution significative a lieu à T7 et T12 sur la zone 20 et seulement à T7 sur la zone 0, suivie d'une récupération totale sur ces deux zones (zone 20 : $H_c = 16,60$, $p < 0,01$; zone 0 : $H_c = 22,74$, $p < 0,001$) (Annexe 1, Tableau 1.10).

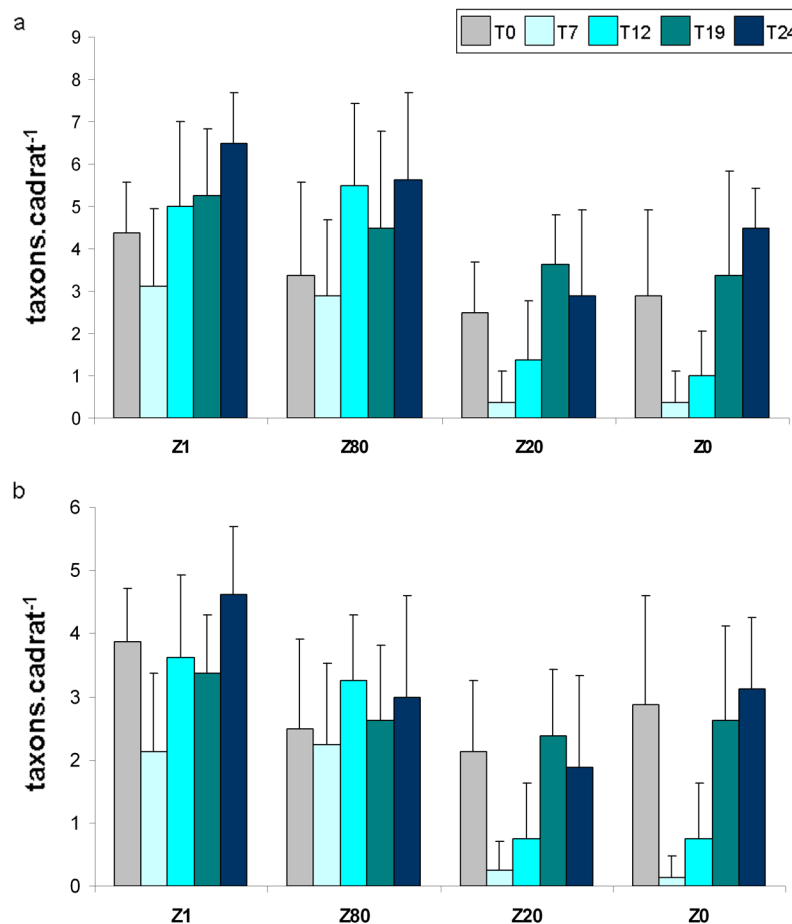


Figure IV.11. : Nombre moyen ($\pm$ écart-type) de taxons sessiles (a) et de suspensivores (b) échantillonnés de mars 2006 (T0) à mars 2008 (T24) sur chaque zone.

Le nombre de carnivores ne varie pas significativement sur la zone 1 ($H_c = 5,60$, $p > 0,05$) et montre une augmentation significative sur la zone 80 à partir de T12 ($H_c = 13,32$, $p = 0,01$). Sur la zone 20, il y a également une augmentation significative mais seulement à partir de T19 ($H_c = 13,60$, $p < 0,01$). Enfin sur la zone 0, il y a une diminution significative à T7 et T12 ($H_c = 17,51$, $p < 0,01$) et une restauration totale dès T19. Malgré ces variations différentes d'une zone à l'autre, il n'y a plus de différence significative entre les zones à T19 ($H_c = 0,88$, $p > 0,05$) et à T24 ($H_c = 6,53$, $p > 0,05$) (Fig. IV.12.).

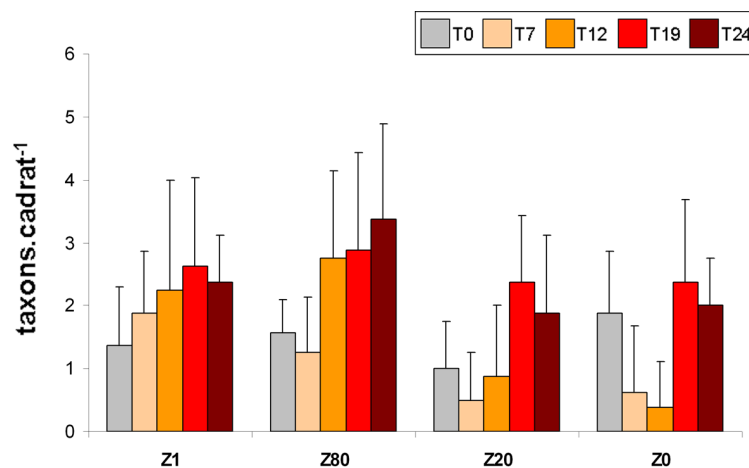


Figure IV.12. : Nombre moyen ($\pm$ écart-type) de taxons carnivores échantillonnés de mars 2006 (T0) à mars 2008 (T24) sur chaque zone.

Les variations observées chez les carnivores sont principalement dues à *Nucella lapillus*, *Laomedea* sp. et *Dynamena pumila* qui disparaissent totalement des zones 20 et 0 à T7 et ne réapparaissent que très progressivement à partir de T12. A T7 les seuls carnivores encore présents sur les zones 20 et 0 sont quelques anémones, quelques individus de l'espèce *Carcinus maenas* et de l'espèce *Pagurus bernhardus*. A T12, quelques individus de *N. lapillus* réapparaissent sur les zones 20 et 0 (1 sur chaque zone) en plus des anémones et des individus de *C. maenas* et quelques colonies de *Laomedea* sp. ont recolonisé la zone 20.

IV.3. Comparaison des flux de la zone à *A. nodosum* à ceux d'autres milieux

IV.3.1. Etage médiolittoral moyen abrité (zone à *Ascophyllum nodosum* et *Fucus vesiculosus*)

Un an après le retrait expérimental de toute la canopée d'*A. nodosum* sur une zone de même niveau marégraphique qu'une zone témoin, c'est-à-dire où la canopée d'*A. nodosum* est restée intacte, une canopée de *Fucus vesiculosus* a recouvert la zone dénudée (section IV.2.). Les mesures de métabolisme (PPB et RC) réalisées sur les deux zones ont donc permis de comparer le métabolisme global de deux zones du médiolittoral moyen abrité aux canopées de fucales différentes.

Sur la zone à *A. nodosum*, la PPB varie de $301,7 \pm 61,19 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (mars 2007) à $637,6 \pm 192,36 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (avril 2008) et la RC varie de $146,1 \pm 64,45 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (mars 2007) à $377,0 \pm 390,80 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (octobre 2007) (Fig. IV.13.).

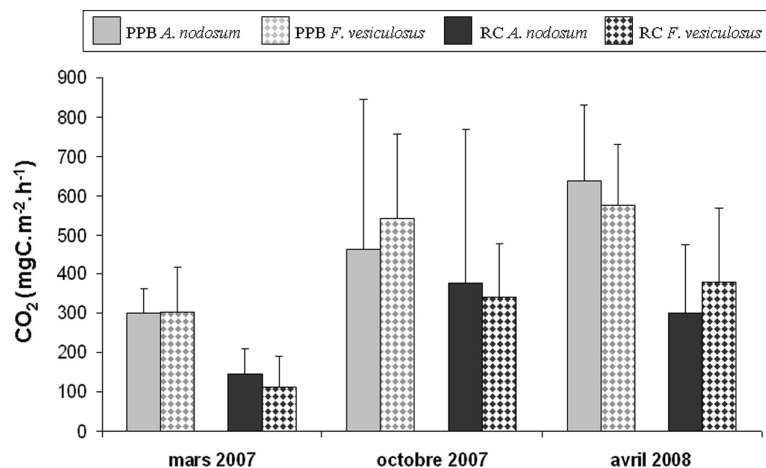


Figure IV.13. : Moyennes ($\pm$ écart-type) de la production primaire brute globale (PPB) et de la respiration de la communauté (RC) mesurées sur la zone à *Ascophyllum nodosum* ($n = 3$ à chaque date) et à *Fucus vesiculosus* ($n = 3$ à chaque date) de même niveau.

La PPB et la RC de la zone à *A. nodosum* ne varient pas significativement au cours de l'étude (PPB : Hc = 2,49, $p > 0,05$; RC : Hc = 0,62, $p > 0,05$). Sur la zone à *F. vesiculosus*, la PPB varie de $304,6 \pm 110,99 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (mars 2007) à $574,8 \pm 154,04 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (avril 2008) et la RC varie de $112,0 \pm 79,57 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (mars 2007) à $381,3 \pm 186,03 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (avril 2008). La PPB et la RC de la zone à *F. vesiculosus* ne varient pas de façon significative au cours de l'étude (PPB : Hc = 3,47, $p > 0,05$; RC : Hc = 5,42, $p > 0,05$). La part du carbone produit qui est respirée en temps réel représente 48,4% à 81,8% sur la zone à *A. nodosum* et 36,8% à 66,3% sur celle à *F. vesiculosus*. Il n'y a pas de différence significative de flux entre la zone à *A.*

nodosum et celle à *F. serratus* ni pour la PPB ni pour la RC (PPB : Hc = 7,15, n = 18, p > 0,5 ; RC : Hc = 7,27, n = 18, p > 0,05).

IV.3.2. Etage médiolittoral inférieur abrité (zone à *Fucus serratus*)

Lors de l'étude de l'effet du retrait de la canopée de *Fucus serratus* sur le fonctionnement de la zone médiolittorale inférieure abritée (programme BIOFUSE, réseau d'excellence MarBEF), le métabolisme a été mesuré sous trois conditions différentes :

- Le métabolisme global de la zone, c'est-à-dire la PPB et la RC de la zone intacte.
- Le métabolisme de la zone lorsqu'elle est maintenue sans canopée, c'est-à-dire la PPB sans canopée (PPBs) et la RC sans canopée (RCs).
- Le métabolisme résiduel, c'est-à-dire juste après le retrait de la canopée sur les cadrats gardés intacts pendant la durée de l'expérimentation. En revanche, en raison des mauvaises conditions climatiques, seule la respiration résiduelle (RR) a pu être mesurée. Cette dernière mesure, ainsi que les mesures de biomasses, n'ont eu lieu qu'au dernier échantillonnage puisqu'elles impliquaient une destruction de la canopée.

A titre de comparaison, les résultats obtenus lors du suivi mensuel sur la zone à *A. nodosum* (section III.2.1.) sont présentés avec les mesures équivalentes de la zone à *F. serratus*.

La PPB varie de $560,4 \pm 454,63 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (février 2007) à $886,6 \pm 111,68 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (novembre 2006). La RC varie de $287,1 \pm 257,72 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (février 2007) à $762,2 \pm 696,66 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (août 2006) (Fig. IV.14.a). Pour ces deux processus, les variations observées entre les dates ne sont pas significatives (PPB : Hc = 1,53, p > 0,05 ; RC : Hc = 3,27, p > 0,05). D'une date à l'autre, 48,9% à 80,0% de la production brute est respirée en temps réelle.

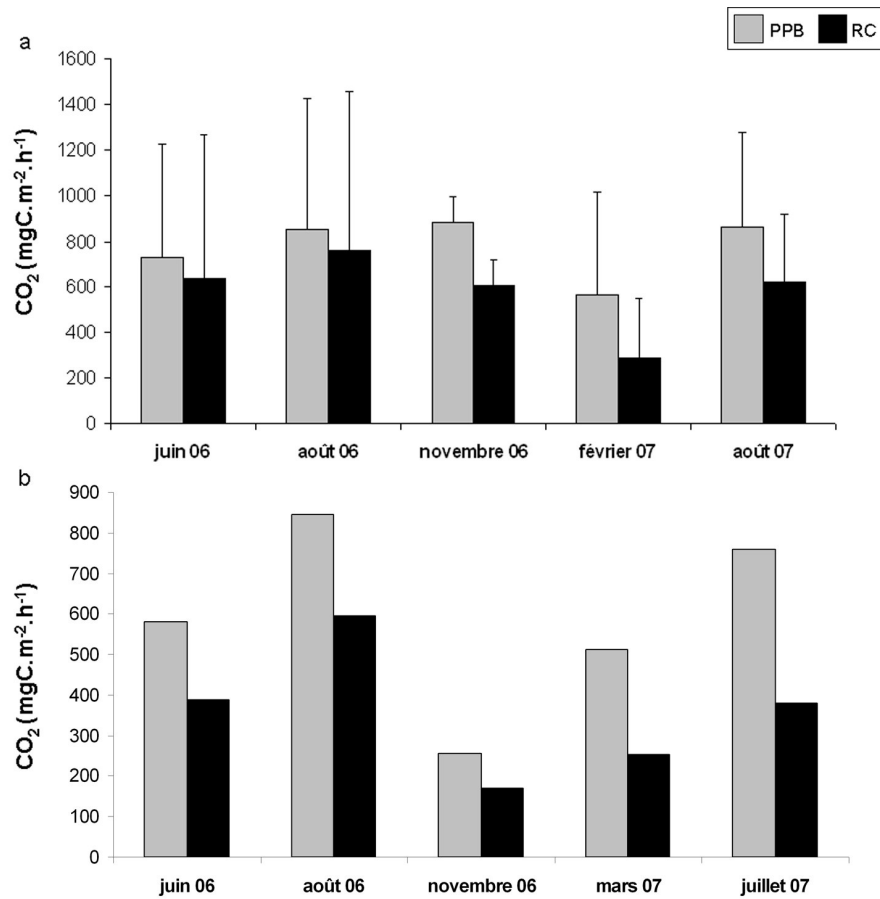


Figure IV.14. : (a) Moyennes ($\pm$ écart-type) de la production primaire brute globale (PPB) et de la respiration de la communauté benthique globale (RC) de la zone à *Fucus serratus* intacte mesurées en juin ($n = 5$), août ($n = 5$) et novembre ($n = 2$) 2006 et en février ($n = 3$) et août ($n = 3$) 2007. (b) Rappel des flux globaux mesurés lors du suivi mensuel sur la zone à *Ascophyllum nodosum*. Notez qu'aucune mesure n'a été réalisée en février et août 2007 et ce sont donc les mesures réalisées aux dates les plus proches (mars et juillet 2007) qui sont présentées en termes de comparaison.

La PPBs varie de $27,3 \pm 17,27 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (février 2007) à $330,9 \pm 100,24 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (juin 2006). La RCs varie de $9,3 \pm 8,96 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (février 2007) à $118,8 \pm 36,84 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (juin 2006) (Fig. IV.15.). La PPBs et la RCs sont toujours respectivement significativement inférieures à la PPB et à la RC. En novembre, les faibles effectifs ne permettent pas de conclure statistiquement (Wilcoxon-Mann-Whitney, $U = 0$, $n_1 = 2$, $n_2 = 3$, $p > 0.05$ pour la production et la respiration). La PPBs de juin est significativement supérieure à celle de février et d'août 2007 alors que la RCs de juin est significativement supérieure à celle de février uniquement (PPBs : $H_c = 18,34$, $p < 0,001$; RCs : $H_c = 14,33$, $p < 0,01$).

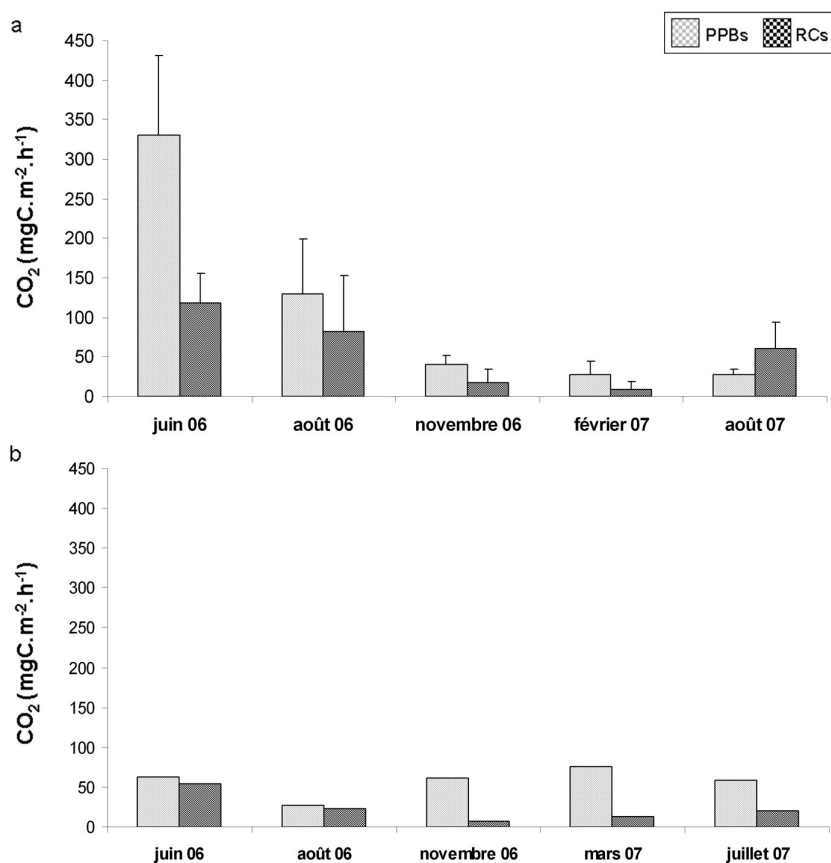


Figure IV.15. : (a) Moyennes ($\pm$ écart-type) de la production primaire brute et de la respiration de la communauté benthique de la zone à *Fucus serratus* maintenue sans canopée depuis février 2006 (PPBs et RCs respectivement) mesurées en juin ($n = 5$), août ($n = 5$) et novembre ($n = 3$) 2006 et en février ($n = 5$), et août ($n = 5$) 2007. (b) Rappel des flux résiduels mesurés lors du suivi mensuel sur la zone à *Ascophyllum nodosum*. Cf figures IV.14. pour les mesures réalisées mars et juillet 2007.

Après avoir retiré la canopée des zones intactes à T18, la RR est en moyenne ($\pm$ écart-type) de $37,6 \pm 12,46 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. La canopée est en moyenne responsable de $93 \pm 3,5\%$ de la respiration globale. La respiration résiduelle est significativement inférieure à la respiration issue de la canopée, mais n'est pas significativement différente de la respiration de la zone sans canopée mesurée à la même date ($H_c = 6,59$, $n_1 = 3$, $n_2 = 5$, $n_3 = 3$, avec n_1 , n_2 et n_3 les effectifs de la RC, RCs et RR, $p < 0,05$) (Fig. IV.16.). Les biomasses algales totales (B_{tot}) présentes en août 2007 varient de $4,12 \text{ kg}_{\text{PS}} \cdot \text{m}^{-2}$ à $10,37 \text{ kg}_{\text{PS}} \cdot \text{m}^{-2}$ et sont constituées d'au moins 98,8% par *F. serratus*.

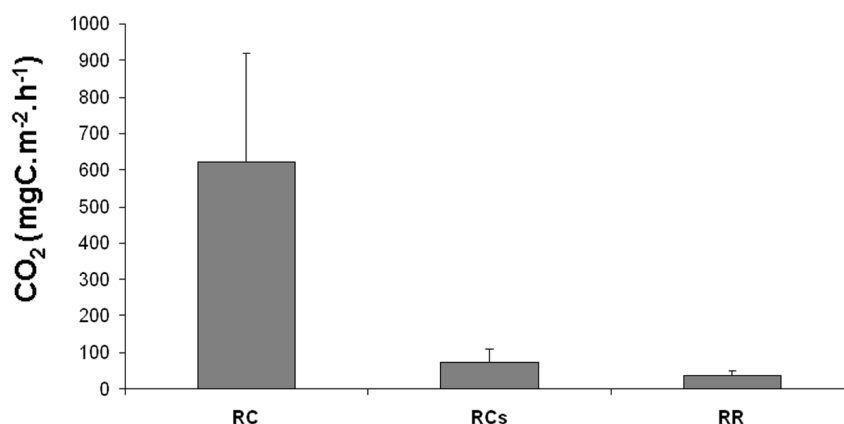


Figure IV.16. : Moyennes ($\pm$ écart-type) de la respiration de la communauté benthique globale de la zone à *Fucus serratus* (RC, $n = 3$), de la respiration de la communauté benthique maintenue sans canopée pendant 18 mois (RCs, $n = 5$) et de la respiration résiduelle après retrait de la canopée sur les zones intactes (RR, $n = 3$).

IV.3.3. Etage médiolittoral moyen exposé (zone à balanes)

Deux approches différentes ont été utilisées pour l'étude du métabolisme de l'étage médiolittoral moyen exposé afin de tenir compte de tous les flux issus de la production secondaires. Les flux ont été mesurés directement comme sur les autres zones et les flux de CO_2 issus de la population de balanes ont été étudiés à l'échelle annuelle par l'étude des dynamiques de population des espèces dominantes (van der Meer et al. 2005). Cette deuxième approche permet de prendre aussi bien en compte le processus de calcification que celui de la production organique. En effet, ce processus s'accompagne, en plus de l'effort métabolique qu'il représente, d'une libération de CO_2 gazeux souvent ignorée lors des estimations de bilans de carbone de milieu tempéré (Golléty et al. 2008a).

Mesures directes du métabolisme

Des mesures de flux de CO_2 sur une zone du médiolittoral moyen exposé caractérisé par de fortes densités de balanes (site2, Fig. I.2. section I.1.1.) ont permis d'estimer le métabolisme global de la zone (PPB et RC). La PPB varie de $2,31 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (février 2007) à $4,94 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (juillet 2007). La RC varie de $4,40 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (février 2007) à $25,53 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (juillet 2007) (Fig. IV.17.).

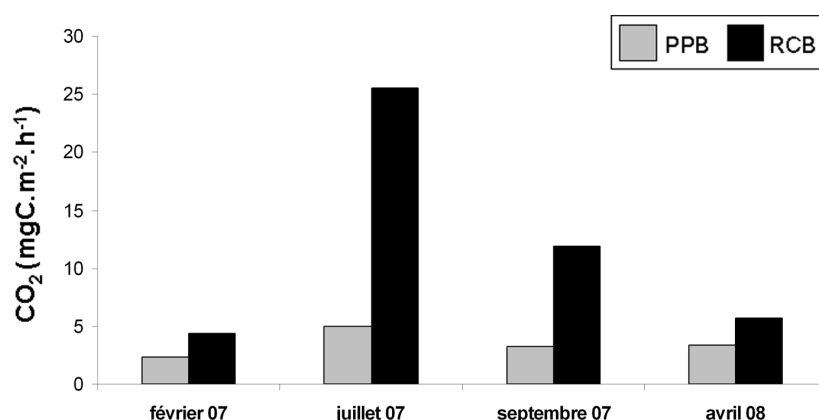


Figure IV.17. : Mesures de production primaire brute globale (PPB) et de respiration de la communauté benthique (RC) réalisées sur la zone à balanes, caractéristique du médiolittoral moyen exposé.

Le trop faible nombre de valeurs ne permet pas de comparer statistiquement le métabolisme mesuré sur la zone de balanes à celui mesuré sur la zone à *A. nodosum* (Scherrer 1984). De plus, il n'y a qu'en juillet 2007 qu'une mesure a été réalisée à la fois sur les deux zones. Malgré tout, il est possible de constater que les valeurs de PPB de la zone de balane se trouvent dans le bas de la gamme de valeur de la production primaire brute résiduelle (c'est-à-dire sans la canopée) mesurée sur la zone à *A. nodosum* ($1,0-76,17 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$). De même, les valeurs de RC mesurées sur la zone de balanes varient dans la même gamme de valeur que la respiration résiduelle mesurée sur la zone à *A. nodosum* ($2,4-75,6 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$).

Mesures indirectes du métabolisme (dynamique de population)

L'étude de la dynamique des populations de *Chthamalus montagui* et *Elminius modestus* a été réalisée à deux sites décrits précédemment (section I.1.1) et ci-après appelés sites 1 et 2. Cette étude a permis d'estimer les biomasses et calcimasses, les productions organiques et calcaires et les flux de CO_2 issus de la respiration et de la calcification de chaque site (Golléty et al. 2008a).

Au site 1, *C. montagui* et *E. modestus* sont présentes en densités comparables (Tableau IV.3.). Malgré cela, le plus grand nombre de cohortes, des tailles maximales plus importantes et correspondant à un poids individuel plus important chez *E. modestus* (Annexe 4) ont pour conséquence de plus fortes biomasses et calcimasses et surtout de plus fortes productions organique (presque dix fois plus forte) et calcaire (plus de quatorze fois plus forte) pour une même densité (Tableau IV.3.).

Tableau IV.3. : Moyennes ($\pm$ l'écart type) des densités, biomasses, calcimasses, productions organique et calcaire de *Chthamalus montagui* et *Elminius modestus* au site 1.

	<i>Chthamalus montagui</i>	<i>Elminius modestus</i>
Densité (ind.m ⁻²)	18135 $\pm$ 4643	16923 $\pm$ 4680
Biomasse (g _{PSLC} .m ⁻²)	20 $\pm$ 4,6	24 $\pm$ 5,4
Calcimasse (g _{CaCO3} .m ⁻²)	198 $\pm$ 53,4	270 $\pm$ 61,6
Production organique (g _{PSLC} .m ⁻² .an ⁻¹)	3,1 $\pm$ 0,49	36,5 $\pm$ 8,66
Production calcaire (g _{CaCO3} m ⁻² .an ⁻¹)	31,5 $\pm$ 4,96	450,2 $\pm$ 106,69

Au site 2, dominé par *E. modestus* (99%), la densité moyenne est deux fois plus forte qu'au site 1. Ces différences expliquent les différences de biomasses et calcimasses (environ deux fois plus fortes) et de productions (un peu moins de quatre fois plus fortes) également observées entre les sites (Tableau IV.4.).

Tableau IV.4. : Moyennes ($\pm$ écart-type) des densités, biomasses, calcimasses, productions organique et calcaire au site 1 (*C. montagui* et *E. modestus*) et au site 2 (*E. modestus*).

	Site 1	<i>Site 2</i>
Densité (ind.m ⁻²)	35058 $\pm$ 5841	67 305 $\pm$ 16371
Biomasse (g _{PSLC} .m ⁻²)	44 $\pm$ 5,4	98 $\pm$ 17,8
Calcimasse (g _{CaCO3} .m ⁻²)	468 $\pm$ 61,6	1096 $\pm$ 193,2
Production organique (g _{PSLC} .m ⁻² .an ⁻¹)	39,5 $\pm$ 9,11	146,0 $\pm$ 37,86
Production calcaire (g _{CaCO3} m ⁻² .an ⁻¹)	481,0 $\pm$ 111,70	1813,9 $\pm$ 470,17

Les différences observées entre les flux de CO₂ issus de la respiration et de la calcification des deux espèces au site 1 et des deux sites résultent directement des différences de production décrites ci-dessus (Tableau IV.4.).

Tableau IV.5.: Moyennes ($\pm$ écart-type) des flux de CO₂ (gC.m⁻².an⁻¹) issus de la respiration et issus de la calcification (1) des populations de *Chthamalus montagui* et d'*Elminius modestus* présentes au site 1; (2) au site 1, les deux espèces de balanes confondues; (3) au site 2, dominé par la population d'*E. modestus*.

	<i>Chthamalus montagui</i>	<i>Elminius modestus</i>	Site 1	Site 2
Flux issus de la respiration	3,7 $\pm$ 0,55	41,9 $\pm$ 9,90	46,5 $\pm$ 10,63	166,4 $\pm$ 42,89
Flux issus de la calcification	2,4 $\pm$ 0,37	37,1 $\pm$ 8,89	40,4 $\pm$ 9,41	150,1 $\pm$ 38,53

Les flux de CO₂ issus de chaque processus représentent pour chaque espèce et à chaque site environ la moitié des flux de CO₂ totaux (Tableau IV.5.). En considérant les deux processus, la production de CO₂ est de 86,9 $\pm$ 20,05 gC.m⁻².an⁻¹ au site 1 et de 316,5 $\pm$ 81,42 gC.m⁻².an⁻¹ au site 2. La très faible production primaire brute globale mesurée sur le site 1 (cf. *Mesures directes* ») suggère que les flux issus des populations de balanes constituent l'essentiel des flux de la zone. Les flux net de ces zones sont donc très proches de ces estimations et le bilan de la communauté benthique de cette zone est donc hétérotrophe.

En comparaison, les flux nets de CO₂ estimés à l'échelle annuelle sur la zone à *A. nodosum* sous différentes conditions de lumière varient dans la même gamme que ceux estimés sur les deux zones à balanes (lumière mesurée : PPN = 527 gC.m⁻².an⁻¹ ; lumière optimale : PPN = -178 gC.m⁻².an⁻¹).

IV.4. Discussion

IV.4.1. Effet du retrait de la canopée sur le fonctionnement et la diversité de la zone

Effet de la récolte sur la canopée

Alors que l'étude de la structure de population de la zone 1 met en évidence une croissance des frondes les plus courtes, la taille moyenne ainsi que la biomasse moyenne ne varient pas au cours de l'étude. Il semble donc que, sur la zone 1, la canopée d'*A. nodosum* soit développée à son maximum (Cousens 1985). Les pertes naturelles de biomasses, résultant de la production d'exopolysaccharides, de l'usure naturelle, des intempéries ou de la consommation de l'algue par les brouteurs, sont compensées par l'apport de biomasse résultant de la croissance des frondes plus courtes (Lazo & Chapman 1996).

L'état de la canopée sur la zone 80 est tout à fait comparable à celui de la zone 1 avant le traitement. Par contre, la récolte à 80 cm du crampon semble avoir stimulé la croissance d'*A. nodosum* pendant la durée de l'étude. La récolte des frondes les plus longues a sûrement permis aux frondes plus courtes, souvent situées sous la première couche de la canopée, de recevoir davantage de lumière saturante bénéfique à leur croissance (Cousens 1985).

La récolte à 20 cm du crampon a eu un effet significatif sur les longueurs et biomasses moyennes et sur la structure de population de la zone. Malgré cela, une croissance relativement rapide semble avoir eu lieu les six premiers mois puisque 94% des frondes mesuraient déjà plus de 20 cm en novembre 2006. Comme pour la zone 80, la récolte a dégagé les thalles situés le plus bas dans la canopée, permettant ainsi de recevoir des irradiances plus propices à une croissance optimale. De plus, ceci a eu lieu juste avant la période de croissance printanière, favorisant d'autant plus une situation optimale pour la croissance des frondes de cette zone. Une fois passée cette période de forte croissance initiale, la croissance des frondes s'est fortement ralentie. Ainsi, 86% des frondes mesurent encore entre 20 et 70 cm deux ans après le traitement. Ceci est probablement dû à l'installation progressive de frondes de *F. vesiculosus* en compétition directe avec les frondes d'*A. nodosum* pour l'utilisation de la lumière. Ce phénomène a d'ailleurs déjà été observé lors de plusieurs autres études étudiant l'effet du retrait de la canopée sur *A. nodosum* (Jenkins et al. 1999c, Bertness et al. 2002, Cervin et al. 2004, Ingólfsson & Hawkins 2008). Dans le cas présent, la coupe significative des thalles d'*A. nodosum* suffit à favoriser l'installation de nombreuses frondes de *F. vesiculosus*.

Enfin, sur la zone 0, quelques frondes sont apparues après le retrait total de la canopée. Il peut s'agir de thalles ayant repoussé depuis les restes de crampons laissés sur la roche après le traitement (Cousens, com. pers.). Le traitement ayant été réalisé pendant la période de reproduction, il peut également s'agir d'un recrutement ayant eu lieu après le retrait de la canopée, favorisé par la plus grande surface disponible de substrat. Par contre, une fois ces quelques frondes apparues, il ne semble pas y avoir eu de nouvelles pousses et la canopée d'*A. nodosum* est encore dominée par des frondes mesurant moins de 20 cm à la fin de l'étude. Malgré la faible capacité de recrutement qui caractérise *A. nodosum* (Vadas et al. 1990), la diminution des brouteurs pendant la période de recrutement a pu favoriser l'installation de juvéniles (Viejo et al. 1999). Par contre, le recrutement plus massif de *Fucus vesiculosus* (Knight & Parke 1950) et sa croissance plus rapide (Keser & Larson 1984a, 1984b) permettent le développement massif d'une canopée qui limite les recrutements et la croissance ultérieurs d'*A. nodosum* (Jenkins et al. 1999c).

La récolte totale ou partielle de la canopée d'*A. nodosum* a donc eu pour effet (1) une modification de la structure de population lors des deux perturbations les plus sévères, (2) une stimulation de la croissance des thalles les plus courts par l'accès à davantage de lumière, et (3) le développement partiel ou total d'une canopée de *Fucus vesiculosus* en fonction de l'intensité de la perturbation. Contrairement à l'étude de Jenkins et al. (1999c), où la plus faible perturbation avait pour conséquence l'apparition de *Fucus serratus* au sein de la zone à *A. nodosum*, la présente étude a probablement été réalisée sur un niveau marégraphique trop haut pour pouvoir permettre une telle installation.

Au cours de cette étude, l'effet de la récolte totale ou partielle a été testé de façon très expérimentale par rapport à la récolte qui est réalisée par les goémoniers. Une étude d'impact réalisée avant le début de cette thèse en collaboration avec des goémoniers en activité aux cinq sites de l'étude de l'état des stocks d'*A. nodosum* (Ch. II.) avait pour but d'observer l'effet de la récolte dans des conditions réalistes d'exploitation. Celle-ci n'a pourtant pas permis de conclure sur l'effet de cette récolte, notamment lors de la récolte mécanique. En effet, il n'a pas été possible de distinguer les traces de coupe dues à la récolte de celles dues à l'usure naturelle ou au broutage des frondes d'*A. nodosum*. L'étude expérimentale présentée ici a donc aussi été réalisée dans le but d'évaluer l'effet de la récolte manuelle ou mécanique dans le cadre de la législation actuelle. Les résultats de cette étude et les observations faites sur le terrain indiquant que la longueur de coupe est souvent plus courte que la limite réglementaire (Arzel et al. 2001; observation personnelle) indiquent qu'il serait nécessaire de modifier la réglementation actuelle

vers une coupe légale à 30 ou 40 cm du crampon afin que la coupe effective soit vraiment supérieure ou égale à 20 cm. En effet, les thalles secondaires se forment après la formation du premier flotteur qui apparait le plus souvent à environ 20 cm du crampon. Une coupe à 40 cm du crampon permettant tout de même de prélever plus de 70% de la masse totale de la fronde (Arzel et al. 2001), cette nouvelle réglementation ne devrait pas être trop préjudiciable pour l'effort de récolte des goémoniers et les besoins en stocks des industriels.

Effet de la récolte sur le métabolisme global

A chaque date, les flux issus de la production primaire et de la respiration sont du même ordre de grandeur sur les quatre zones. Les mesures de flux de carbone réalisées lors du suivi mensuel (section III.2.1) suggèrent que le retrait de la canopée représente une perte d'au moins 76,3% des flux issus de la PPB et d'au moins 85,9% des flux issus de la RC. Pourtant la croissance des thalles plus courts sur les zones où la canopée a été coupée et l'installation de la canopée de *Fucus vesiculosus* sur les zones ayant subi les plus forts traitements ont compensé la perte de la canopée d'*A. nodosum* en termes de métabolisme. Dès mars 2007, un recouvrement moyen de 80% d'*A. nodosum* et de 7% de *F. vesiculosus* sur la zone 20 et de 1% d'*A. nodosum* et de 68% de *F. vesiculosus* sur la zone 0 suffisent pour aboutir à un métabolisme équivalent à celui de la zone témoin (recouvrement d'*A. nodosum* de 89%). Sur la zone 0, la croissance supplémentaire ayant lieu après mars 2007 (recouvrement moyen de 97% à partir de novembre 2007), n'entraîne pas pour autant d'augmentation significative du métabolisme de la zone à *F. vesiculosus* par rapport à celle d'*A. nodosum*. Il semble donc que le retrait total ou partiel de la canopée d'*A. nodosum* n'ait une conséquence qu'à très court terme sur le métabolisme de la zone, rapidement compensé par le développement d'une canopée de *F. vesiculosus*.

Effet de la récolte sur la communauté algale et animale

Les variations temporelles observées sur la communauté algale et animale de la zone témoin peuvent être dues à des variations naturelles de ces communautés à la suite de variations des paramètres environnementaux (Johnson & Scheibling 1987). La coupe à 80 cm a eu très peu d'effets sur les communautés algale et animale associées à la zone. Cette coupe n'a permis l'installation significative de frondes de *Fucus vesiculosus* que les premiers mois suivant la perturbation et cet effet n'empêche pas pour autant l'augmentation du nombre total de macroalgues, essentiellement gazonnantes et opportunistes, en commun avec la zone témoin. Par contre, la perturbation semble avoir eu quelques effets sur la communauté animale, essentiellement en termes de diversité fonctionnelle. En effet, les différences observées entre la

zone 1 et la zone 80 concernent (1) les espèces sessiles, dont l'augmentation significative a lieu plus tard que sur la zone 1, (2) les suspensivores, pour lesquels les variations observées sur la zone 1 n'ont pas lieu sur la zone 80 et (3) les carnivores, dont l'augmentation significative du nombre de taxons n'a lieu que sur la zone 80.

La coupe à 20 cm a eu des effets bien plus prononcés sur les communautés algale et animale associées et souvent très semblables à ceux résultant du retrait total de la canopée (zone 0). Ainsi, la coupe à 20 cm et le retrait de la canopée se sont tout deux traduits par l'absence (plus ou moins sévère) d'apparition de nouvelles espèces de macroalgues gazonnantes, la disparition des macroalgues épiphytes la première année suivant le traitement, la diminution significative des abondances de la macrofaune vagile, essentiellement des brouteurs et tout particulièrement de *Littorina obtusata*, du nombre de taxons sessiles, notamment des suspensivores, et d'une disparition de la plupart des carnivores pendant la première année suivant le traitement. Les minima hivernaux de l'épifaune associée à *A. nodosum* observés par exemple en Nouvelle Ecosse (Johnson & Scheibling 1987) ne peuvent pas expliquer les diminutions observées en novembre, six mois après le traitement uniquement sur les zones ayant subi les plus fortes perturbations. La restauration d'une canopée, soit constituée d'un mélange d'*A. nodosum* et de *F. vesiculosus* sur la zone 20 soit exclusivement formée par *F. vesiculosus* sur la zone 0, permet la restauration totale de la densité de *L. obtusata*, de chaque groupe trophique, du nombre de taxons vagiles ainsi qu'une récupération partielle du nombre de taxons sessiles et de macroalgues épiphytes. Par contre, la restauration de la canopée ne permet pas l'installation des algues gazonnantes et opportunistes observée sur la zone 1 et 80 au cours de l'étude. Il semble donc que l'identité de l'algue formant la canopée a surtout une importance pour la diversité spécifique de quelques groupes fonctionnels de la communauté algale associée. La diversité spécifique, la diversité fonctionnelle et les densités de la communauté animale semblent être surtout contrôlées par la présence d'une canopée bien développée en termes de recouvrement.

Le rôle bénéfique des canopées d'*A. nodosum* et de *F. vesiculosus* sur la richesse spécifique de la communauté algale et animale a déjà été souligné (ex. Bertness et al. 1999, Cervin et al. 2004, Eriksson et al. 2006, Wikström & Kautsky 2007). L'effet du retrait ou de la coupe à 20 cm de la canopée sur la richesse spécifique et les abondances de la macrofaune, quel que soit le groupe fonctionnel, semble plus néfaste que ce qui a été reporté jusqu'à présent (Bertness et al. 1999). De même, l'effet de la canopée de *F. vesiculosus* ne semble pas restreint à la biomasse totale de la macrofaune (Wikström & Kautsky 2007) mais permet également la restauration de la richesse spécifique de chaque groupe fonctionnel et des abondances des

espèces quantifiables. La restauration plus lente des espèces sessiles s'explique par le fait que la colonisation du substrat par ces espèces dépend de l'arrivée de nouvelles propagules et non d'individus présents sur les zones voisines. D'après Bertness et al. (1999), l'effet bénéfique de la canopée est fonction du niveau de stress environnemental subi par la communauté. Pourtant, la restauration d'une canopée par l'installation de *F. vesiculosus* n'a pas permis l'augmentation de la richesse spécifique des macroalgues observée sur la zone témoin et la zone 80 alors que toutes les zones se trouvent au même niveau marégraphique et donc dans les mêmes conditions de stress environnemental. Il semble donc que d'autres facteurs propres à l'identité de la canopée influencent également la composition de la communauté algale. Notamment, la distribution des crampons d'*A. nodosum* est relativement agrégée alors que les pieds de *F. vesiculosus* se sont installés de façon bien plus éparse et régulière (observation personnelle). Il est probable que cette différence ait des conséquences sur la circulation de l'eau et la sédimentation ayant lieu sur chacune de ces zones et donc, à terme, sur l'installation des espèces sous chaque canopée (Isaacs et al. 2004). Des mesures complémentaires des variations des conditions environnementales résultant de la présence de l'une ou l'autre de ces canopées permettraient d'éclaircir cet aspect.

IV.4.2. Flux de carbone dans l'étage médiolittoral des estrans rocheux

Les mesures de flux de CO₂ réalisées sur l'étage médiolittoral moyen abrité, l'étage médiolittoral inférieur abrité et l'étage médiolittoral exposé permettent de comparer le métabolisme global, à l'échelle horaire, de la zone à *A. nodosum* avec celui d'une zone à *Fucus vesiculosus*, d'une zone à *F. serratus*, et d'une zone dominée par la balane *Elminius modestus* (Tableau IV.6.). L'étude de la dynamique de population d'*Elminius modestus*, qui domine la zone étudiée, permet d'évaluer le bilan net de l'étage médiolittoral moyen exposé en comparaison du bilan établi sur l'étage médiolittoral moyen abrité.

Tableau IV.6. : Récapitulatif du métabolisme mesuré lors du suivi mensuel sur la zone à *Ascophyllum nodosum*, de l'étude expérimentale sur la zone à *A. nodosum*, de l'étude expérimentale sur la zone à *F. serratus* et du suivi sur la zone de balanes. PPB, production primaire brute globale, PPBs production primaire brute globale lorsque la zone a été maintenue sans canopée, PPBR production primaire brute résiduelle juste après le retrait de la canopée, RC respiration de la communauté, RCs, respiration de la communauté lorsque la zone à été maintenue sans canopée, RR respiration résiduelle juste après le retrait de la canopée. En grisé apparaissent les valeurs mesurées en l'absence (naturelle ou artificielle) de canopée algale.

Zone, étude, métabolisme mesuré (flux associés)	mgC.m ⁻² .h ⁻¹	
	Production primaire brute	Respiration
<i>A. nodosum</i> , suivi, global (PPB, RC)	188-847	122-616
<i>A. nodosum</i> , suivi, résiduel (PPBR, RR)	1-76	2-76
<i>A. nodosum</i> , expérimental, global (PPB, RC)	302-638	146-377
<i>F. serratus</i> , expérimental, global avec canopée (PPB, RC)	560-887	287-762
<i>F. serratus</i> , expérimental, global sans canopée (PPBs, RCs)	27-331	9-119
<i>F. serratus</i> , expérimental, résiduel (RR)	-	27-53
<i>F. vesiculosus</i> , expérimental, global (PPB, RC)	305-575	112-381
<i>E. modestus</i> , suivi, global (PPB, RC)	2-5	4-26

Les ordres de grandeur des flux globaux mesurés sur la zone à *A. nodosum*, la zone à *F. vesiculosus* et la zone à *F. serratus* sont comparables à ceux de la littérature (ex. Blinks 1955, Westlake 1963, Keser 1978, Roman et al. 1990, Kawamitsu & Boyer 1999). Sur ces trois zones, les flux de PPB et RC sont minimum en hiver (mars 2007 pour l'étage médiolittoral moyen, figure IV.13. ; février 2007 pour l'étage médiolittoral inférieur, figure IV.14.). Pourtant, les variations temporelles de PPB et de RC mesurées chaque zone ne sont pas significatives. Ceci est contradictoire avec les variations saisonnières significatives mises en évidence pour la production primaire brute et la respiration de la zone à *A. nodosum* lors du suivi mensuel. Cette différence est probablement due à l'effort d'échantillonnage réalisé sur les deux zones à *Fucus* spp. qui a mieux pris en compte la forte hétérogénéité spatiale au sein de chaque zone que la variabilité temporelle à l'échelle annuelle. De plus, ces mesures ayant été réalisées lors de suivis expérimentaux, il n'a pas été possible de récolter les biomasses algales totales présentes sous la cloche à chaque mesure, ce qui aurait sûrement permis d'éliminer une importante source de variabilité au sein de chaque zone.

Les mesures réalisées sur l'étage médiolittoral moyen abrité montrent qu'il n'y a pas de différences entre les flux issus des canopées d'*A. nodosum* ou de *F. vesiculosus*. Sur l'étage

médiolittoral inférieur, les mesures réalisées aux mêmes périodes lors du suivi mensuel sur la zone à *A. nodosum* montrent que les flux issus de la canopée d'*A. nodosum* sont toujours dans la gamme de valeurs des flux issus de la zone à *F. serratus*. L'absence de mesures en été sur la zone à *F. vesiculosus* de l'étage médiolittoral moyen explique certainement les différences entre les maxima mesurés sur les deux niveaux. Quoi qu'il en soit, les flux issus de ces trois canopées varient dans les mêmes ordres de grandeur. De plus, la part de carbone produit qui est respiré en temps réel varie toujours au minimum entre 37% et 49% et au maximum entre 66% et 82% selon la zone. Il semble donc que les trois communautés, indépendamment de l'identité de la canopée et du niveau marégraphique, soient responsables de flux de carbone tout à fait comparables.

Les mesures réalisées sans canopée sur l'étage médiolittoral inférieur sont comparables à celles réalisées sur des algues gazonnantes ou encroûtantes (ex. Roman et al. 1990, Chisholm 2003). Sur cette zone, le retrait de la canopée a les mêmes conséquences sur les flux de carbone que ce qui a déjà été observé lors du retrait de la canopée d'*A. nodosum* (section III.2.1.). Les variations significatives observées au cours de l'étude sont essentiellement dues aux fortes abondances d'*Enteromorpha* qui se développent saisonnièrement sur la zone et notamment sur les surfaces sans canopée. Les flux mesurés sur les cadrats maintenus sans canopée pendant la durée de l'étude et juste après le retrait de la canopée sont toujours significativement inférieurs aux flux globaux. Même si les flux résiduels issus de la production primaire n'ont pas pu être mesurés, le fait que la RCs (respiration de la communauté maintenue sans canopée) est toujours comparable à la RR (respiration résiduelle) mesurée aux mêmes périodes sur la zone à *A. nodosum*, l'absence de différence significative entre la RCs et la RR de la zone à *F. serratus* et une différence significative entre la RR et la respiration issue de la canopée suggèrent que la canopée de *F. serratus* est responsable de l'essentiel des flux de la zone. Des mesures de production primaire brute juste après le retrait de la canopée auraient permis d'établir si ce traitement aboutit à des flux significativement inférieurs à ceux obtenus lorsque la canopée est maintenue absente pendant la durée de l'étude. Il a été observé que le retrait d'une canopée de *Fucus serratus* a pour conséquence le blanchissement d'algues rouges encroûtantes (Figueiredo et al. 2000) et que des algues rouges vivant naturellement dans des fissures ombragées subissent une forte photoinhibition lorsqu'elles sont exposées à de fortes irradiances (Jiménez et al. 1998). Ceci suggère qu'une éventuelle photoinhibition ou photodestruction peut effectivement avoir lieu juste après le retrait de la canopée. Malgré tout, la communauté qui s'est redéveloppée trois mois après le traitement et qui s'est maintenue pendant la durée de l'étude montre des flux équivalents (lorsqu'il n'y a pas d'*Enteromorpha* sp. sur la zone) aux flux résiduels de la zone à

A. nodosum. Il semble donc que, comme la canopée d'*A. nodosum* sur l'étage médiolittoral moyen, la canopée de *F. serratus* soit responsable de la majorité des flux de l'étage médiolittoral inférieur.

Sur l'étage médiolittoral moyen exposé (zone de balanes), les flux issus de la respiration sont comparables aux flux résiduels correspondants mesurés sur la zone à *A. nodosum* lors du suivi mensuel alors que la production primaire de la zone des balanes est comparable aux plus faibles valeurs résiduelles mesurées sur la zone à *A. nodosum*. Les flux issus de la respiration de la zone de balanes sont également comparables aux plus faibles valeurs des flux résiduels mesurés sur la zone à *F. serratus*. Les variations saisonnières de respiration résultent certainement d'un contrôle par la température (Honkoop & Beukema 1997). Les rares estimations réalisées en milieu exposé par des méthodes indirectes de mesure de la production (estimation de la chlorophylle, incubation à l'immersion d'échantillons de roche) rapportent des valeurs de production du microphytobenthos rocheux qui varient de 0,70 mgC.m⁻².h⁻¹ (Fuji et al. 1991) à 147 mgC.m⁻².h⁻¹ (Magalhaes et al. 2003). Les flux issus de la zone de balanes sont également comparables à ceux mesurés sur un estran sableux exposé pour la PPB (17,47 mgC.m⁻².h⁻¹) et pour la RC (1,66 mgC.m⁻².h⁻¹) (Spilmont et al. 2005). Par rapport aux zones avec canopée, ces faibles valeurs de production primaire brute suggèrent que le microphytobenthos rocheux de cette zone n'a pas une contribution majeure aux flux globaux de la zone. Par contre, il apparaît que cette contribution est similaire en milieu rocheux exposé et en milieu sableux exposé.

L'étude des dynamiques de population de *Chthamalus montagui* et *Elminius modestus* a permis d'estimer la production organique et calcaire annuelle et les flux de CO₂ associés sur deux sites de l'étage médiolittoral moyen exposé. En particulier, les flux issus de la calcification (40 gC.m⁻².an⁻¹ au site 1 et 150 gC.m⁻².an⁻¹ au site 2) sont considérables par rapport à ceux estimés chez d'autres organismes de milieux tempérés (Migné et al. 1998, Medernach et al. 2000, Chauvaud et al. 2003) et les plus fortes valeurs sont comparables à celles estimées pour des récifs coralliens (Ware et al. 1991) pourtant traditionnellement considérés comme responsables des plus fortes productions calcaires (Milliman 1993). Il n'existe pas à notre connaissance d'autre estimation de bilan des flux de carbone en milieu rocheux. Il semble que des mesures réalisées également à l'aide de cloches benthiques ont permis d'estimer un bilan de production du microphytobenthos sur un estran rocheux exposé (127 mgC.m⁻².an⁻¹), mais les résultats de cette étude n'ont apparemment pas été publiés par leur auteur (Tugwell, in prep In Branch & Griffiths 1988). L'estimation grossière des flux horaires correspondant au bilan annuel

établi sur la zone de balanes aboutit à des flux de CO₂ issus de la respiration de l'ordre de 20 mgC.m⁻².h⁻¹, ce qui est tout à fait comparable à ce qui a été mesuré directement sur la zone.

IV.5. Synthèse

L'étude de l'effet du retrait partiel ou total de la canopée a eu pour effet une modification significative de la structure de population des zones ayant subi les traitements les plus sévères, une stimulation de la croissance des thalles les plus courts par l'accès à davantage de lumière et le développement d'une canopée de *F. vesiculosus* sur le substrat libéré par le retrait de la canopée d'*A. nodosum*. Cette modification de la structure générale de la zone n'a pourtant pas eu d'effet sur le métabolisme de la zone. Par contre, la coupe sévère ou le retrait de la canopée à *A. nodosum* ont eu un effet néfaste sur la composition de la communauté algale et de la communauté animale. La restauration variable de la composition de la communauté algale et animale au cours de l'étude a mis en évidence l'importance de l'identité de la canopée dominant la zone sur le contrôle de la diversité fonctionnelle de la communauté algale et l'importance de la présence d'une canopée, quelle que soit son identité, sur le contrôle de la diversité spécifique, la diversité fonctionnelle et les abondances de la communauté animale.

La comparaison du métabolisme des canopées d'*A. nodosum* de *F. vesiculosus* et de *F. serratus* montre que les flux de carbone issus de canopées sont comparables et que les trois canopées de fucales dominent chacune le métabolisme global de leur zone. Ceci suggère que les flux de carbone des estrans rocheux abrités sont surtout contrôlés par un seul groupe fonctionnel parmi tous les producteurs primaires. Il apparaît donc particulièrement important de considérer le rôle de la diversité fonctionnelle, et pas seulement de la diversité spécifique, lors de l'étude des flux de matière des écosystèmes. L'étude des flux de l'étage médiolittoral moyen abrité, de l'étage médiolittoral inférieur abrité et de l'étage médiolittoral moyen exposé suggère que la production primaire brute est surtout contrôlée par le degré d'exposition de la zone plus que par le niveau marégraphique. De plus il apparaît que le taxon dominant la structure de la communauté est également responsable des principaux flux de la zone aussi bien en milieu abrité qu'exposé. Enfin les conséquences de la disparition de la canopée semblent surtout avoir un effet néfaste momentané sur la composition de la communauté algale et animale de la zone étudiée ici, tandis que la résilience de la diversité fonctionnelle responsable du métabolisme de la zone permet le maintien des processus biogéochimiques de la zone.

Chapitre V : Architecture trophique de la zone à Ascophyllum nodosum

V.1.Introduction

Le rôle prépondérant des macroalgues de milieux rocheux est à présent avéré en ce qui concerne la production de matière organique. En revanche, leur rôle comme source du réseau trophique associé est considéré comme n'étant que secondaire. Ces producteurs primaires participeraient indirectement au réseau trophique d'un habitat via ses voies détritiques (Mann 1972, 1973, Raffaelli & Hawkins 1999). D'autre part, l'étude de réseaux trophiques de divers habitats a mis en évidence la forte variabilité qui existe au sein d'un même type d'habitat où aussi bien le principal producteur primaire (Fry 1984, Deegan & Garritt 1997, Riera et al. 1999, Page & Lastra 2003, Bode et al. 2006) que d'autres sources de matières organiques (Kaehler et al. 2000, Laurand & Riera 2006, Page et al. 2008) peuvent être à la base du réseau trophique.

L'utilisation d'isotopes stables lors de l'étude d'un réseau trophique nécessite d'envisager les échelles spatio-temporelles auxquelles les compositions isotopiques des organismes étudiés sont susceptibles de varier. A différentes échelles spatiales, des variations de conditions environnementales et d'apports de matière organique ont des conséquences variables sur la structure trophique de différentes zones d'un même milieu (ex. Tamelander et al. 2006, Norkko et al. 2007, Rodríguez-Graña et al. 2008). De plus, les habitats présentant une multiplicité de sources de matière organique, tels que les estrans rocheux où dominent les macroalgues, sont particulièrement susceptibles de subir de fortes variations saisonnières en composition isotopique. Non seulement les signatures isotopiques des sources de matière organique peuvent varier saisonnièrement (ex. Wienke & Fisher 1990, Durako & Hall 1992, Vizzini & Mazzola 2003), mais la grande disponibilité de sources peut entraîner des variations saisonnières de la composition du régime alimentaire des consommateurs (ex. Elner 1981). Comme il a récemment été observé par Carlier et al. (2007a), la bonne compréhension du réseau trophique d'une zone nécessite de prendre en compte les variations saisonnières de cette zone. En conséquence, le réseau trophique abordé ici a été étudié d'une part à deux sites (l'Ile Verte et Penmarc'h) distants de plusieurs centaines de kilomètres au sein d'un continuum de diversité algale et animale

associée à la zone d'*A. nodosum* (cf. chapitre 2) ; d'autre part, à trois saisons consécutives (février, mai et août) dans le but d'intégrer d'éventuelles variations saisonnières.

Le but de cette étude est donc (1) d'établir l'architecture trophique de la zone à *Ascomyllum nodosum*, (2) d'examiner les éventuelles variations saisonnières dans le but d'établir si les principaux producteurs primaires de la zone sont à la base du réseau trophique, et (3) de comparer la structure trophique de deux sites de la zone d'*A. nodosum* à l'échelle régionale. Cette étude fait également l'objet d'un article en préparation (Annexe 4).

V.2. Compositions isotopiques des sources et des consommateurs

Le faible fractionnement isotopique qui existe entre les sources et leurs consommateurs directs a d'abord été établi comme étant en moyenne de 1‰ en $\delta^{13}\text{C}$ (De Niro & Epstein 1978) et de 3,4‰ en $\delta^{15}\text{N}$ (Minagawa & Wada 1984). Plus tard, l'étude de Post (2002) a conclu que la forte variabilité du fractionnement en $\delta^{15}\text{N}$ (2,5‰ à 5‰) peut se résumer par l'utilisation d'un fractionnement moyen ($\pm$ écart-type) de 3,4‰ $\pm$ 0,98 pour l'ensemble du réseau trophique. Pourtant cette variabilité est plus forte chez les carnivores que chez les herbivores, pour lesquels le fractionnement isotopique moyen serait plus proche de 2,5‰ (Vander Zanden & Rasmussen 2001). Dans la présente étude, il a donc été convenu d'utiliser un fractionnement moyen en $\delta^{13}\text{C}$ de 1‰ pour tous les consommateurs mais en $\delta^{15}\text{N}$ de 2,5‰ pour les consommateurs primaires et de 3,4‰ pour les consommateurs secondaires. Ces fractionnements isotopiques peuvent être utilisés pour établir les voies de transfert théoriques qui seraient issue d'une consommation exclusive d'*A. nodosum* et de *F. vesiculosus* et/ou *F. serratus* pour chaque date de chaque site. Celles-ci sont illustrées sur les diagrammes de $\delta^{13}\text{C}$ en fonction du $\delta^{15}\text{N}$ sous la forme d'un nuage grisé (Fig. V.4.). On constate que les rapports isotopiques des consommateurs primaires et secondaires théoriques coïncident avec des mesures réelles uniquement pour les prélèvements d'août des deux sites. Le fractionnement moyen est également utilisé pour établir les signatures isotopiques des sources et proies théoriques de chaque groupe trophique. Ceci est utilisé lors de l'étude de chaque groupe trophique afin de mieux comprendre le type de régime alimentaire caractérisant chacun d'entre eux.

V.2.1. Les sources

Les sources présentes à chaque site peuvent être regroupées en trois catégories : les macroalgues, les microalgues épiphytiques et épilithiques et la matière organique particulaire (MOP). Leurs gammes de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sont reportées à l'annexe 3.

A l'Ile Verte, les $\delta^{13}\text{C}$ varient de -23,2‰ (*Polysiphonia lanosa*) à -12,3‰ (épilithon) en février ; de -19,6‰ (MOP du large) à -14,8‰ (*F. vesiculosus*) en mai ; de -22,0‰ (MOP du large) à -15,5‰ (*F. serratus*) en août (Fig. V.1. & Annexe 3, Tableau 3.1.). Les $\delta^{15}\text{N}$ varient de 2,6‰ (épiphytes de *Fucus vesiculosus*) à 5,5‰ (MOP côtière) en février ; de 3,6‰ (*P. lanosa*) à 9,1‰ (*A. nodosum*) en mai ; de 3,8‰ (*A. nodosum*) à 6,5‰ (*Enteromorpha* sp.) en août (Fig. V.1. & Annexe 3, Tableau 3.1.).

A Penmarc'h, les $\delta^{13}\text{C}$ varient de -26,3‰ (*P. lanosa*) à -15,0‰ (épilithon) en février ; de -19,6‰ (*P. lanosa*) à -11,7‰ (*F. vesiculosus*) en mai ; de -22,1‰ (MOP du large) à -13,5‰ (*F. vesiculosus*) en août (Fig. V.2. & Annexe 3, Tableau 3.1.). Les $\delta^{15}\text{N}$ variaient de 2,4‰ (*A. nodosum*) à 6,6‰ (MOP côtière) en février ; de 5,8‰ (*P. lanosa*) à 10,1‰ (*A. nodosum*) en mai ; de 2,2‰ (épiphytes de *F. serratus*) à 8,8‰ (*Cladophora rupestris*) en août (Fig. V.2. & Annexe 3, Tableau 3.1.).

Lorsqu'il est échantillonné, la MOP du large est toujours la source la plus appauvrie en ^{13}C . De même, lorsque *P. lanosa* est échantillonnée, elle est la macroalgue la plus appauvrie en ^{13}C , la seule autre macroalgue aussi appauvrie étant *C. elongata*. Excepté en février, où la source la plus enrichie en ^{13}C aux deux sites était l'épilithon (Fig. V.1. & V.2.), la source la plus enrichie en ^{13}C était toujours une des fucales échantillonnées à chaque date de chaque site. Les $\delta^{15}\text{N}$ des sources varient davantage d'une date à l'autre et d'un site à l'autre que les $\delta^{13}\text{C}$. De manière générale, la différenciation entre les macroalgues et les microalgues épilithiques et épiphytiques d'une part et entre la MOP du large et côtière d'autre part est essentiellement due aux $\delta^{13}\text{C}$ des sources.

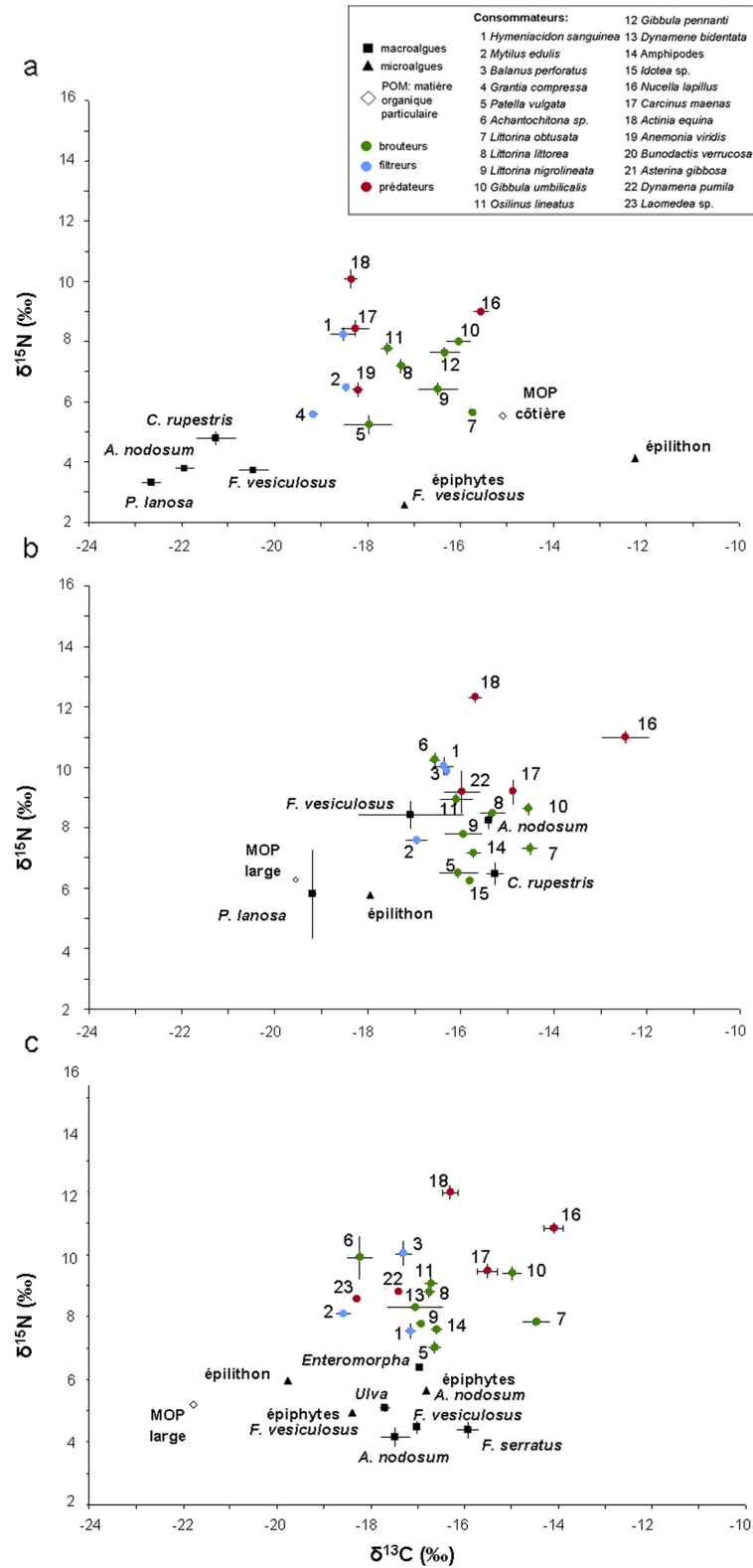


Figure V.1.: Moyenne ($\pm$ erreur-type) des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des sources de nourritures potentielles et des consommateurs en (a) février, (b) mai et (c) août échantillonnés à l'Île Verte en 2006.

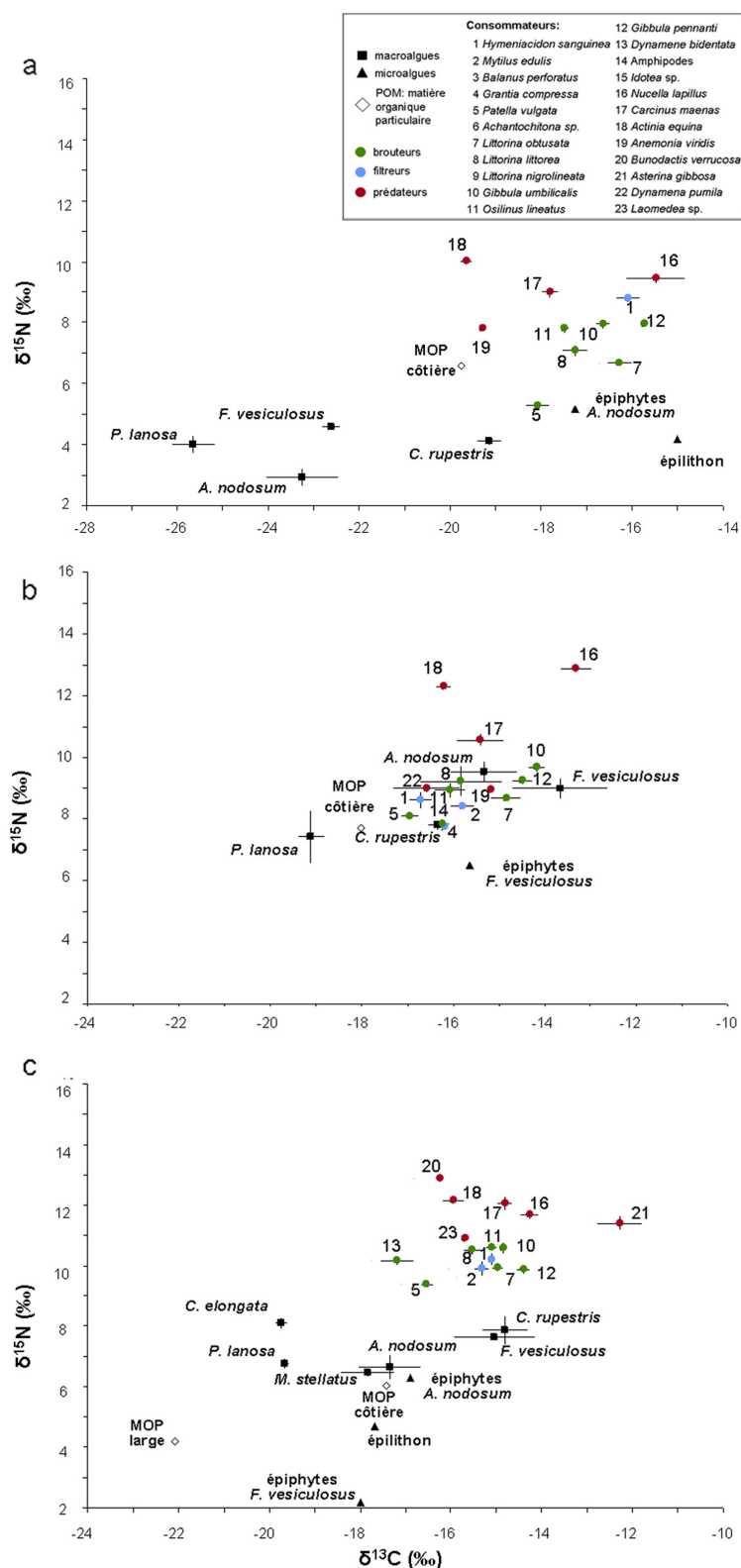


Figure V.2. : Moyenne ($\pm$ erreur-type) des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des sources de nourritures potentielles et des consommateurs échantillonnés en (a) février, (b) mai et (c) août Penmarc'h en 2006. Notez qu'en février seulement, la gamme de valeur des $\delta^{13}\text{C}$ varie de -28‰ à -14‰ au lieu de -24‰ à -10‰.

Les sources montrent une tendance à un enrichissement en ^{13}C et ^{15}N de février à mai et un très léger appauvrissement de mai à août aux deux sites. A l'Ile Verte, les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ d'*A. nodosum*, *F. vesiculosus*, *P. lanosa* et *C. rupestris* augmentent significativement de février à mai alors que seuls le $\delta^{13}\text{C}$ d'*A. nodosum* et le $\delta^{15}\text{N}$ de *F. vesiculosus* diminuent significativement de mai à août (Annexe 3, Tableau 3.4.). A Penmarc'h, excepté pour le $\delta^{13}\text{C}$ de *F. vesiculosus* et le $\delta^{15}\text{N}$ de *P. lanosa*, les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de ces quatre macroalgues augmentent également significativement de février à mai. Enfin, seuls les $\delta^{15}\text{N}$ d'*A. nodosum* et de *F. vesiculosus* diminuent significativement de mai à août (Annexe 3, Tableau 3.4.).

V.2.2. Les consommateurs

Les consommateurs sont regroupés en trois groupes trophiques en se basant sur les connaissances a priori issues de la littérature (ex. Little & Kitching 1996): (1) les filtreurs, (2) les brouteurs et (3) les prédateurs, en considérant que les prédateurs facultatifs et les omnivores rentrent aussi dans cette dernière catégorie. Leurs gammes de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sont reportées au Tableau 3.2. et 3.3. de l'annexe 3.

A l'Ile Verte, les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des filtreurs varient de -19,4‰ et 5,4‰ (*Grantia compressa*) à -18,0‰ et 8,7‰ (*Hymeniacidon sanguinea*) en février ; de -17,8‰ et 7,3‰ (*Mytilus edulis*) à -16,0‰ et 10,6‰ (*H. sanguinea*) en mai ; de -19,1‰ (*M. edulis*) et 7,2‰ (*H. sanguinea*) à -17,0‰ (*H. sanguinea* et *Balanus perforatus*) et 10,5‰ (*B. perforatus*) en août respectivement (Fig. V.1.). Les rapports isotopiques des brouteurs varient de -19,5‰ et 4,1‰ (*Patella vulgata*) à -15,3‰ (*Littorina nigrolineata*) et 8,4‰ (*Gibbula umbilicalis*) en février ; de -17,5‰ et 6,0‰ (*P. vulgata*) à -13,9‰ (*L. obtusata*) et 10,7‰ (*Achantochitona* sp.) en mai ; de -19,0‰ (*Dynamene bidentata*) et 6,5‰ (*P. vulgata*) à -14,0‰ (*L. obtusata*) et 6,5‰ (*P. vulgata*) en août respectivement (Fig. V.1.). Les $\delta^{13}\text{C}$ et les $\delta^{15}\text{N}$ des prédateurs varient de -15,1‰ (*Nucella lapillus*) et 6,2‰ (*Anemonia viridis*) à -19,2‰ (*Carcinus maenas*) et 11,1‰ (*Actinia equina*) en février ; de -16,8‰ et 8,0‰ (*Dynamena pumila*) à -10,6‰ (*N. lapillus*) et 12,8‰ (*A. equina*) en mai ; de -18,9‰ (*C. maenas*) et 8,6‰ (*Laomedea* sp.) à -13,8‰ (*N. lapillus*) et 12,6‰ (*A. equina*) en août respectivement (Fig. V1.).

Les consommateurs échantillonnés à l'Ile Verte montrent une tendance à l'enrichissement en isotopes lourds de février à mai mais aucun changement de mai à août. Excepté pour (1) le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ de *L. obtusata* et le $\delta^{15}\text{N}$ de *L. littorea* et de *G. umbilicalis* de février à mai et (2) le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ d'*H. sanguinea* et le $\delta^{15}\text{N}$ de *P. vulgata* de mai à août, tous les rapports

isotopiques des consommateurs testés augmentent significativement de février à mai et ne montrent aucune variation significative de mai à août (Annexe 3, Tableau 3.4.).

A Penmarc'h, les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des filtreurs varient de -16,3‰ et 8,7‰ à -15,8‰ et 8,9‰ (*H. sanguinea*, le seul filtreur échantillonné) en février ; de -17,2‰ (*H. sanguinea*) et 7,8‰ (*G. compressa*) en mai ; de -15,7‰ et 9,3‰ à -14,8‰ et 10,7‰ (*G. compressa*) en août (Fig. V.2.). Les rapports isotopiques des brouteurs varient de -18,8‰ et 5,1‰ (*P. vulgata*) à -15,3‰ (*G. pennanti*) et 8,5‰ (*G. umbilicalis*) en février ; de -17,4‰ (*Patella vulgata*) et 6,8‰ (Amphipodes) à -13,7‰ et 10,0‰ (*G. umbilicalis*) en mai ; de -18,3‰ (*D. bidentata*) et 9,2‰ (*Patella vulgata*) à -14,0‰ (*G. pennanti*) et 11,3‰ (*G. umbilicalis*) en août (Fig. V.2.). Les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des prédateurs varient de -20,0‰ (*A. equina*) et 7,8‰ (*A. viridis*) à -13,0‰ (*N. lapillus*) et 10,3‰ (*A. viridis*) en février ; de -18,0‰ et 8,8‰ (*D. pumila*) à -12,1‰ et 13,2‰ (*N. lapillus*) en mai ; de -16,3‰ (*Bunodactis verrucosa*) et 10,8‰ (*Asterina gibbosa*) à -11,1‰ (*A. gibbosa*) et 13,1‰ (*B. verrucosa*) en août (Fig. V.2.).

Les consommateurs échantillonnés à Penmarc'h de février à août montrent également une tendance à l'enrichissement en ^{13}C et ^{15}N de février à mai et une absence de variation de mai à août. Ces tendances sont significatives pour toutes les espèces testées, excepté pour *H. sanguinea* et *L. littorea* et pour le $\delta^{15}\text{N}$ de *L. obtusata* et de *G. umbilicalis*. Contrairement à la tendance générale, il y avait également un enrichissement significatif des deux isotopes pour *O. lineatus* et pour le ^{15}N de *P. vulgata* et de *C. maenas* de mai à août (Annexe 3, Tableau 3.4.).

Toutes dates confondues, les filtreurs ont tendance à être plus appauvris en ^{13}C que les brouteurs à l'Ile Verte alors que ces deux groupes sont peu différenciables à Penmarc'h. La tendance générale attendue d'enrichissement en ^{13}C et ^{15}N depuis les sources via les brouteurs et les filtreurs jusqu'aux prédateurs est clairement observée. Malgré cela, les étendues des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des différents groupes trophiques et des sources se superposent de telle sorte qu'il est difficile de distinguer chaque groupe par l'intermédiaire de leur gamme de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$. De plus, le degré de superposition des gammes de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ varie fortement d'une date à l'autre et d'un site à l'autre (Fig. V.1. & V.2.).

V.3. Discussion

V.3.1. Sources disponibles sur la zone à *A. nodosum*

Les rapports isotopiques des macroalgues des deux sites sont comparables aux valeurs rapportées précédemment dans différentes régions (Dauby et al. 1998, Raven et al. 2002, Adin & Riera 2003, Bode et al. 2006, Decottignies et al. 2007). Parmi les macroalgues, *P. lanosa* est toujours la source la plus appauvrie en ^{13}C (de -23,2‰ à -19,0‰ à l'Ile Verte et de -26,3‰ à -18,6‰ à Penmarc'h). Ceci est caractéristique des algues rouges par rapport aux Phaeophyceae ou aux Chlorophyceae (Raven et al. 2002). Aux deux sites, les valeurs d'*A. nodosum* et de *F. vesiculosus* sont le plus appauvries en ^{13}C et ^{15}N en février (autour de -21,1‰ et 3,7‰ à l'Ile Verte, autour de -22,8‰ et 3,7‰ à Penmarc'h). En dehors de cette date, les rapports isotopiques des fucales les plus abondantes à chaque échantillonnage varient autour des valeurs déjà mesurées chez des individus des mêmes espèces échoués à environ 1km de l'Ile Verte (Adin & Riera 2003).

Les compositions isotopiques de l'épilithon et des épiphytes microscopiques varient de façon considérable au sein de chaque date ainsi qu'entre les dates et les sites (Annexe 3, Tableau 3.1.). Pourtant, ces variations restent comprises dans les mêmes gammes de valeurs mesurées pour le $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de microphytobenthos japonais (Takai et al. 2004), pour le rapport isotopique du carbone d'épiphytes d'herbiers (ex. Thayer et al. 1978, Moncreiff & Sullivan 2001), et pour le $\delta^{13}\text{C}$ d'épiphytes de *F. vesiculosus* provenant d'un substrat rocheux artificiel (Riera et al. 2004). Les signatures les plus appauvries en ^{15}N des épiphytes de *Fucus*, mesurées en février à l'Ile Verte (2,6‰) et en août à Penmarc'h (2,2‰), peuvent être dues à une prépondérance de cyanobactéries présentes dans l'assemblage microscopique (Yamamuro 1999, Takai et al. 2004). Le fait que ce phénomène ne soit présent que lors de deux échantillonnages renforce l'idée d'une forte variabilité de la composition des assemblages épilithiques et épiphytiques.

La MOP est une mesure de la matière organique présente dans la colonne d'eau, qui est essentiellement dominée par le phytoplancton au large et par la matière organique d'origine benthique sur le site (MOP côtière) (Fry & Sherr 1984). Le $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP du large des deux sites (de 5,1‰ à 6,3‰ à l'Ile Verte, de 4,2‰ à 7,7‰ à Penmarc'h) n'est que peu appauvri en ^{15}N en comparaison des valeurs mesurées dans d'autres habitats (Peterson et al. 1985, Kang et al. 1999, Takai et al. 2004). Au contraire, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont tout à fait comparables à celles de la littérature (Kaehler et al. 2000). Pour ce qui est de la MOP côtière, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de

$\delta^{15}\text{N}$ sont comparables aux mesures rapportées dans la littérature (Riera et al. 2004, Takai et al. 2004, Sarà et al. 2007). Ce dernier est systématiquement plus enrichi en ^{13}C (de -19,8‰ à -15,1‰) par rapport à la MOP du large (de -22,1‰ à -19,6‰). Ceci est probablement dû aux plus fortes quantités de matière particulaire issue des débris de macroalgues (Heip et al. 1995, Duggins & Eckman 1997).

Contrairement à ce qui a été observé dans un système d'upwelling (Bode et al. 2006), les macroalgues étudiées ici sont rarement enrichies en ^{15}N par rapport à la MOP. En réalité, aucune tendance évidente ne se dégage de la comparaison des signatures isotopiques entre les macroalgues, les communautés microscopiques et la MOP. Ceci est dû à la forte variabilité qui existe entre macroalgues et entre communautés microscopiques à chaque saison. Les sources de variations entre les macroalgues sont dues aux différents mécanismes d'absorption et de fixation du carbone présents chez diverses espèces (Raven et al. 2002) ainsi qu'aux variations de composition isotopique qui peuvent avoir lieu au cours du cycle de vie et de reproduction de chaque espèce (Cloern et al. 2002). La variabilité des signatures isotopiques des épiphytes microscopiques et de l'épilithon est certainement due à la forte diversité de composition de ces communautés: ces assemblages sont constitués en proportions variables de microalgues, cyanobactéries, molécules organiques, bactéries hétérotrophes, mycètes, protistes et de stades juvéniles de macroalgues (Raffaelli & Hawkins 1999). La part de ces différents groupes influence les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des communautés épilithiques et épiphytiques : ainsi, un assemblage dominé par des cyanobactéries se traduira par une signature appauvrie en ^{15}N (Yamamuro 1999, Takai et al. 2004) tandis qu'une forte proportion de bactéries consommatrices de macroalgues se traduira par des $\delta^{13}\text{C}$ proches de ceux de ces macroalgues (Hart & Lovvorn 2003).

De nombreux paramètres environnementaux tels que les écoulements d'eau douce, les taux d'irradiance, la température, les sources de carbone et d'azote et les mouvements de la masse d'eau affectent les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des macrophytes (ex. Wienke & Fisher 1990, Durako & Hall 1992, Hemminga & Mateo 1996, Riera & Richard 1997). En conséquence, il n'est pas possible d'expliquer les variations saisonnières des compositions isotopiques des macroalgues à partir d'un seul facteur (Vizzini & Mazzola 2003). De plus, contrairement aux végétaux terrestres les mécanismes de photosynthèse qui influencent la composition isotopique des macrophytes marines (physiologie isotopique) sont encore mal connues. Il n'est donc pas possible d'expliquer que l'enrichissement en ^{13}C des macroalgues entre le printemps et l'été est comparable aux variations saisonnières déjà observées pour des herbiers et des laminaires, tandis que l'enrichissement simultané en ^{15}N est contraire aux tendances observées jusqu'à présent

(Fredriksen 2003, Vizzini & Mazzola 2003 et références incluses). L'augmentation en isotopes lourds en mai/août pourrait être due à une plus faible discrimination envers les isotopes lourds pendant la période de plus forte croissance (Carlier et al. 2007a). Il pourrait également s'agir d'un relargage préférentiel en ^{14}N et ^{12}C pendant la période de plus forte production d'exopolysaccharides (EPS) et de polyphénols. Ceci est d'ailleurs suggéré par l'augmentation de la qualité nutritionnelle de particules de laminariales suite à la diminution de leurs concentrations en polyphénols (Duggins & Eckman 1997). Enfin, pour ce qui est de l'enrichissement en ^{15}N seulement, cela pourrait être dû aux apports anthropiques de composés azotés lors des fortes pluies de printemps.

Les variations temporelles de la composition des deux sources de MOP sont difficiles à établir à cause du manque de répliquats permettant de tester d'éventuelles variations significatives. De plus, seul la MOP côtière de Penmarc'h a été échantillonnée à chaque date pour des raisons pratiques. La MOP au large de l'Ile Verte atteint un maximum en mai pour les deux rapports isotopiques alors que la MOP côtière de Penmarc'h atteint un maximum en mai pour le $\delta^{13}\text{C}$ et en août pour le $\delta^{15}\text{N}$. Ces différences par rapports à l'hiver peuvent être dues à (1) une plus forte production printanière (Kukert & Riebesell 1998), (2) la succession de groupes taxonomiques dominant au cours de l'année ou (3) la dégradation de la matière organique par les bactéries et sa réutilisation au sein du réseau trophique (Linley et al. 1981, Stuart et al. 1981). En revanche, les différences de variations saisonnières entre la MOP côtière et du large sont probablement dues à des différences de succession des communautés planctoniques à chaque site (Kukert & Riebesell 1998). Les différences de succession des communautés phytoplanctoniques entre le point d'échantillonnage au large de l'Ile Verte et un autre point situé plus à la côte (Wafar et al. 2004) pourraient aboutir à des rapports isotopiques du carbone et de l'azote suffisamment différents pour que les variations saisonnières des deux sources de MOP soit différentes (Vizzini & Mazzola 2003).

Malgré la multiplicité des signatures isotopiques des sources disponibles, les tendances observées au sein de chaque catégorie de source et les principales variations saisonnières sont cohérentes entre les deux sites. Le réseau trophique de la zone à *A. nodosum* à l'Ile Verte et à Penmarc'h apparaît donc basé sur un ensemble de sources de matières organiques subissant des influences et des variations saisonnières similaires malgré les centaines de kilomètres séparant les deux sites.

V.3.2. Analyse des groupes trophiques de la zone à *A. nodosum*

Les filtreurs

Aux deux sites, les signatures isotopiques des filtreurs correspondent généralement aux valeurs rapportées dans la littérature (Minagawa & Wada 1984, Peterson et al. 1985, Dauby et al. 1998, Bode et al. 2006, Sarà et al. 2007). Par rapport aux brouteurs, les filtreurs de l'Ile Verte ont tendance à être appauvris en ^{13}C (en moyenne de $-16,6\text{‰}$ à $-18,7\text{‰}$), suggérant ainsi une alimentation issue de la MOP du large. En revanche à Penmarc'h, *Hymeniacidon sanguinea* (autour de -16‰) semble dépendre davantage de la MOP côtière (Fig. V.3.).

Les $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des filtreurs des deux sites sont trop enrichis pour être compatibles avec une utilisation préférentielle de la MOP du large et/ou de la MOP côtière. Premièrement, l'utilisation différentielle des composants d'un même pool de MOP (Stuart et al. 1981) se traduit par des signatures isotopiques différentes entre filtreurs par rapport aux compositions théoriques basées sur l'utilisation identique et exclusive de ce même pool de MOP. Deuxièmement, les signatures isotopiques des filtreurs sont très proches de celles des brouteurs. Compte tenu de l'importance de la biomasse macroalgale sur les sites, ceci pourrait correspondre à une consommation indirecte des macroalgues par l'utilisation des bactéries épiphytiques ou à leur consommation directe sous forme d'EPS (Tenore et al. 1982, Hart & Lovvorn 2003) ou de débris dans la masse d'eau (Carlier et al. 2007a). Il pourrait également s'agir d'une remise en suspension du microphytobenthos rocheux consommé par les brouteurs, le rendant ainsi disponible aux filtreurs. Ce type de processus a d'ailleurs déjà été suggéré sur une vasière (Riera et al. 2004) ainsi que sur un estran rocheux exposé (Takai et al. 2004). De plus, l'utilisation des mêmes sources par les filtreurs et les brouteurs d'un habitat a déjà été mise en évidence pour d'autres zones sédimentaires (Bode et al. 2006) ou rocheuses (Kang et al. 2008).

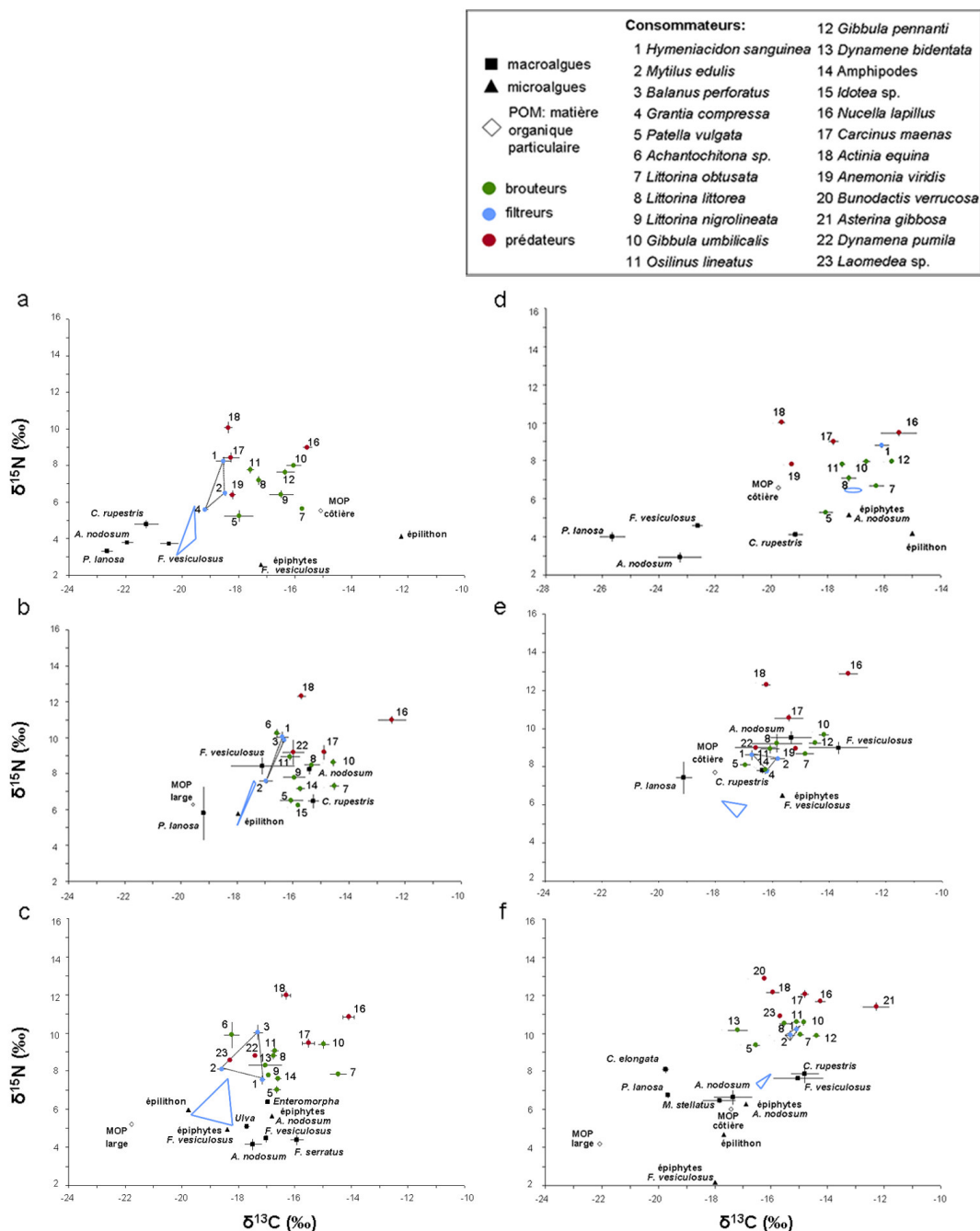


Figure V.3. : Moyenne ($\pm$ erreur-type) des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des sources de nourritures potentielles et des consommateurs en (a) février, (b) mai et (c) août échantillonnés à l'Ile Verte et en (d) février, (e) mai et (f) août à Penmarc'h en 2006. L'étendu des gammes de valeurs des filtreurs est indiquée par des triangles noirs et l'étendue des gammes de leurs sources théoriques basé sur un fractionnement moyen de 1‰ du $\delta^{13}\text{C}$ et de 2,5‰ du $\delta^{15}\text{N}$ est indiquée par un triangle bleu. Notez qu'en février à Penmarc'h, un seul filtreur a été échantillonné et que la gamme de source théorique correspondante est indiquée par un cercle bleu ; à cette date seulement, la gamme de valeur des $\delta^{13}\text{C}$ varie de -28‰ à -14‰ au lieu de -24‰ à -10‰.

Les brouteurs

Les compositions isotopiques des brouteurs sont assez comparables aux valeurs rapportées pour d'autres estrans rocheux (Minagawa & Wada 1984, Dauby et al. 1998, Jennings et al. 2002, Adin & Riera 2003, Bode et al. 2006, Sarà et al. 2007, Kang et al. 2008). La large gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des brouteurs (de -19,8‰ à -13,9‰ à l'Ile Verte, de -18,8‰ à -13,7‰ à Penmarc'h) est le résultat d'une grande disparité dans l'utilisation des sources alimentaires (Kang et al. 2008). Les brouteurs subissent les mêmes variations saisonnières de compositions isotopiques aux deux sites (Fig. V.4.).

Par contre, l'écart entre les signatures des brouteurs et celles des sources n'est pas constant dans le temps. Ceci est particulièrement illustré par la comparaison entre le nuage représentant les signatures théoriques des consommateurs primaires issues des voies de transferts théoriques basées sur l'utilisation exclusive d'*A. nodosum* et/ou *Fucus* spp., et le nuage de brouteurs à chaque date (Fig. V.4.). En effet, la position relative de ces deux groupes varie entre les dates et les sites, indépendamment du fait que les $\delta^{13}\text{C}$ et les $\delta^{15}\text{N}$ des sources et des brouteurs montrent des tendances saisonnières assez proches. D'ailleurs, toute la diversité algale semble être utilisée plutôt qu'une consommation préférentielle des principaux producteurs primaires. Ceci est également mis en évidence par le nuage des sources théoriques des brouteurs, issu d'un fractionnement moyen de 2,5‰, qui suggère la consommation de sources différentes d'une saison à l'autre. Il y a donc une prédominance de brouteurs généralistes. La diversité de l'alimentation des brouteurs échantillonnées a d'ailleurs déjà été observée chez les gastéropodes (ex. Sacchi et al. 1977, Watson & Norton 1985) et les isopodes et amphipodes (ex. Agnew & Moore 1986, Arrontes 1990, Pavia et al. 1999, Goecker & Kall 2003).

Les variations saisonnières de la distance entre les compositions isotopiques des brouteurs et celles du nuage théorique des consommateurs primaires suggèrent également que l'alimentation des brouteurs varie saisonnièrement. Ceci a par exemple été montré chez *Littorina obtusata* Watson (Watson & Norton 1987) ou *Dynamene bidentata* (Arrontes 1990), chez qui les préférences alimentaires doivent s'adapter en fonction de la disponibilité de son alimentation. Dans le cas présent, *Patella vulgata* et *L. obtusata* consomment davantage d'*A. nodosum* et de *Fucus* spp. en août (Fig. V.4.). Si l'utilisation d'*A. nodosum* et/ou de *F. vesiculosus* par ces deux brouteurs a déjà été établie (Norton et al. 1990, Davies et al. 2007), il semblerait que ces macroalgues ne représentent une part significative de leur alimentation totale que saisonnièrement.

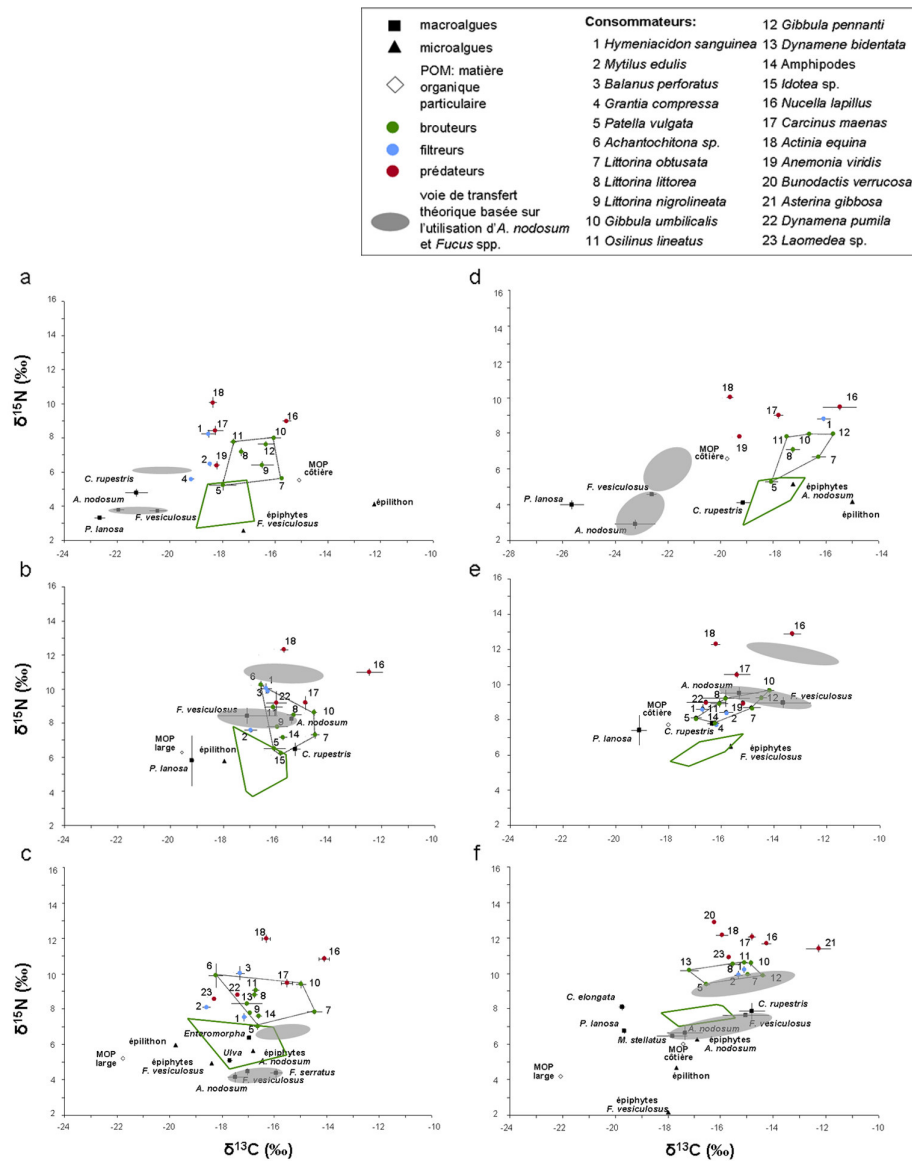


Figure V.4. : Moyenne ($\pm$ erreur-type) des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des sources de nourritures potentielles et des consommateurs en (a) février, (b) mai et (c) août échantillonnés à l'Ile Verte et en (d) février, (e) mai et (f) août à Penmarc'h en 2006. L'étendu des gammes de valeur des brouteurs est indiquée par des triangles noirs et l'étendue des gammes de leurs sources théoriques, basé sur un fractionnement moyen de 1‰ du $\delta^{13}\text{C}$ et de 2,5‰ du $\delta^{15}\text{N}$, est indiqué par un polygone vert. Les zones grisées représentent les voies de transferts théoriques basées sur l'utilisation exclusive d'*A. nodosum*, de *F. vesiculosus* et de *F. serratus* et l'étendue des gammes de valeurs des brouteurs qui en découlerait. Notez qu'en février à Penmarc'h seulement, la gamme de valeur des $\delta^{13}\text{C}$ varie de -28‰ à -14‰ au lieu de -24‰ à -10‰.

Malgré le manque d'étude à ce sujet, plusieurs hypothèses peuvent expliquer le changement de proportion relative d'une source dans l'alimentation de ces herbivores. Le changement vers une consommation préférentielle des fucales de la zone peut être dû à un changement saisonnier: (1) de la valeur nutritionnelle des algues qui rempliraient mieux les

besoins des brouteurs, (2) vers une consommation préférentielle des stades juvéniles de ces algues (Van Alstyne et al. 1999) ou (3) de la composition des exsudats de ces algues (Sieburth 1969, Wada et al. 2007), ayant des conséquences sur la production de défenses chimiques contre les herbivores (Geiselman & McConnell 1981, Molis et al. 2006) ou sur la qualité nutritive de ces algues. Cependant, des études à part entière sur les variations saisonnières de la valeur nutritionnelle des algues, de leurs exsudats et des interactions chimiques entre ces espèces de brouteurs et de macroalgues seraient nécessaires afin de confirmer ou d'infirmer chacune de ces hypothèses.

Indépendamment des variations temporelles et spatiales, les compositions isotopiques relatives des brouteurs les plus communs font preuves d'une relative cohérence : *P. vulgata* est toujours le brouteur le plus appauvri en ^{15}N et parmi les plus appauvris en ^{13}C . *L. obtusata*, *Gibbula umbilicalis* et *G. pennanti* sont toujours parmi les brouteurs les plus enrichis en ^{13}C , *L. obtusata* étant toujours plus appauvrie en ^{15}N que les deux trochidés. *L. littorea* et *Osilinus lineatus* présentent des $\delta^{15}\text{N}$ comparables à ceux des deux *Gibbula* spp. mais sont plus appauvries en ^{13}C que ces dernières (Fig. V4. & Annexe 3, Tableau 3.2. et 3.3.). Cette stabilité des compositions isotopiques relatives entre brouteurs suggère que les besoins nutritionnels et l'assimilation respective de chaque espèce sont relativement constants à deux sites distants de centaines de kilomètres et d'une saison à l'autre, malgré l'utilisation d'une grande variété de sources alimentaires. Ceci renforce l'idée que tous ces brouteurs ont un régime alimentaire généraliste au sein de réseaux trophiques très semblables.

Les prédateurs

Les signatures isotopiques des prédateurs sont comparables à celles rapportées pour d'autres estrans rocheux ou d'autres espèces proches (Minagawa & Wada 1984, Dauby et al. 1998, Jennings et al. 2002, Sarà et al. 2007, Kang et al. 2008). Les compositions isotopiques relatives entre prédateurs sont cohérentes entre les dates et les sites. Ainsi, les anémones sont toujours plus appauvries en ^{13}C vers les signatures de la MOP du large (Fig. V.5.) : ces organismes se nourrissent en effet de petits crustacés, de mollusques et de larves de poissons mais aussi de bactéries, de phytoplancton, d'œufs et de débris d'algues et d'insectes (Van Praët 1983 et références incluses, Kruger & Griffiths 1998). La signature plus enrichie en ^{13}C de *Nucella lapillus* est due à une alimentation constituée de balanes, de plusieurs mollusques tels que *M. edulis* et *Littorina* sp. (Menge 1976, Little & Kitching 1996) et de *Gibbula* spp. (Observation personnelle). Les signatures de *Carcinus maenas* et d'*Anemonia viridis* sont plus appauvries en ^{15}N que celles de *N. lapillus* et d'*Actinia equina* (Fig. V.5.). Le $\delta^{15}\text{N}$ de *C. maenas*,

en moyenne de 9,2‰ à l'Ile Verte et de 10,5‰ à Penmarc'h, résulte d'une forte omnivorie. En effet, ces crabes se nourrissent de proies de différents niveaux trophiques allant d'algues et de détritus jusqu'à des individus de *N. lapillus* (ex. Ropes 1968, Rangeley & Thomas 1987). Les individus de *C. maenas* prélevés en août à Penmarc'h dont les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont comparables à celles de *N. lapillus* et d'*A. equina* sont les plus gros crabes prélevés en moyenne pendant l'étude. Ceci traduit probablement le changement d'un régime omnivore vers davantage de prédation afin de remplir les besoins nutritionnels d'individus plus développés (en poids et/ou en âge).

Les $\delta^{15}\text{N}$ encore plus faibles d'*A. viridis*, en moyenne de 6,4‰ à l'Ile Verte et de 8,6‰ à Penmarc'h, sont liés à la présence de zooxanthelles symbiotiques capables de fixer l'azote atmosphérique (Roberts et al. 1999). Les hydraires *Dynamena pumila* et *Laomedea* sp. ont également des signatures appauvries en ^{15}N par rapport aux autres prédateurs et similaires à celles des filtreurs et des brouteurs. Ceci suggère que ces organismes ne sont pas des prédateurs stricts mais qu'ils se nourrissent également de sources de matière organique issue de producteurs primaires ou de la MOP. Plusieurs études ont d'ailleurs démontré la capacité d'autres cnidaires à utiliser les sources de matières organiques issues de producteurs primaires comme part essentielle de leur alimentation (Migné & Davoult 2002 et références incluses). Enfin, la comparaison de l'étendue des gammes de valeurs des prédateurs avec celle résultant des voies de transferts théoriques basées sur l'utilisation exclusive d'*A. nodosum*, de *F. vesiculosus* et de *F. serratus* confirme l'existence de d'une telle voie de façon uniquement saisonnière (Fig. V.5.).

De même que les brouteurs sont dominés par des généralistes, les prédateurs sont rarement des prédateurs stricts. L'omnivorie est largement présente au sein de ce réseau trophique, soit de manière constante au cours du cycle de vie, soit de façon prépondérante à certains stades du développement ou à certaines saisons selon la disponibilité des proies. Cette constante entre les deux sites semble être une caractéristique du réseau trophique de la zone à *A. nodosum* qui participe largement à la complexité des interactions trophiques au sein de ce réseau.

V.3.3. Complexité trophique de l'habitat d'*A. nodosum*

Dans l'ensemble, les consommateurs suivent des variations temporelles proches de celles des sources. Pourtant, deux différences principales se distinguent : premièrement, les variations de compositions isotopiques d'*Hymeniacidon sanguinea* suivent à peine celles de la MOP du large ou côtière. Deuxièmement, le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des brouteurs ne suivent pas les variations temporelles d'*A. nodosum* et de *F. vesiculosus*, qui sont les sources présentant les plus fortes augmentations en isotopes lourds de février à mai et les plus fortes diminutions en isotopes lourds de mai à août. Ces divergences entre l'alimentation des consommateurs et leurs sources potentielles dominantes (ex. Steneck & Watling 1982) suggèrent une complexité du réseau trophique bien plus importante que celle supposée jusqu'à présent (Raffaelli & Hawkins 1999). D'autre part, la constance des sources de matière organique disponibles et des compositions isotopiques relatives au sein de chaque groupe trophique aux deux sites suggère que cette complexité est caractéristique des zones à *Ascophyllum nodosum*.

A. nodosum, *F. vesiculosus* et *F. serratus* font certainement partie de l'alimentation de la majorité des brouteurs et contribuent probablement significativement à celle des filtreurs. Par contre, aucun organisme ne consomme exclusivement ou préférentiellement une de ces deux espèces ou un mélange des deux. Les macroalgues les plus abondantes et productives de la zone ne sont donc pas à la base du réseau trophique des zones à *A. nodosum* en Bretagne. Au contraire, les invertébrés benthiques utilisent un mélange variable de macroalgues, de microorganismes benthiques et de MOP, ce qui explique les interactions complexes à l'origine de ce réseau trophique (Bode et al. 2006, Carlier et al. 2007a). Ce fonctionnement avait déjà été établi pour des spartines dominant des marais salés (Riera et al. 1999), un système de zostères (Jaschinski et al. 2008), du microphytobenthos dominant un estuaire (Page & Lastra 2003) ou encore un estran sablo-vaseux (Kang et al. 1999).

Contrairement à ce qui a été conclu lors de la seule autre étude du réseau trophique d'une zone à *A. nodosum* des côtes islandaises (Sarà et al. 2007), le réseau trophique des zones à *A. nodosum* de Bretagne apparaît particulièrement complexe. La forte variabilité en $\delta^{15}\text{N}$ des sources disponibles combinée à l'utilisation de multiples sources de matière organique est la principale cause de la complexité de ce réseau trophique. De plus, l'hétérogénéité des $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs primaires ne permet pas d'établir la ligne de base nécessaire à calculer les différents niveaux trophiques (Post 2002). Cette difficulté à établir des niveaux trophiques

lorsque les $\delta^{15}\text{N}$ sont très variables a d'ailleurs déjà été soulignée pour d'autres systèmes aussi divers que les microbes d'un estuaire (Caraco et al. 1998), les macroinvertébrés d'un marais salé continental (Hart & Lovvorn 2002) et les invertébrés benthiques et poissons d'une baie (Carlier et al. 2007b).

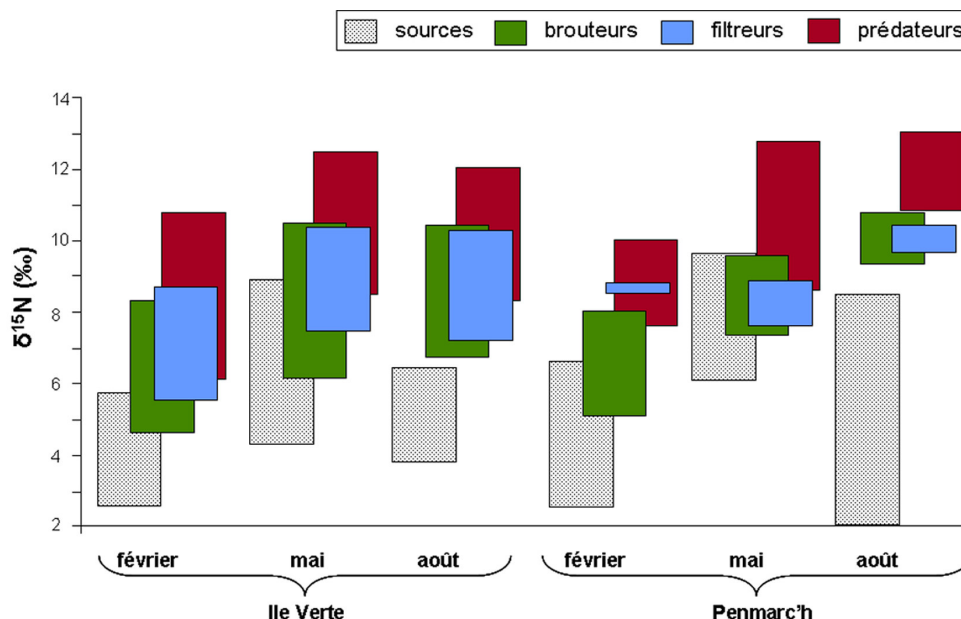


Figure V.6. : Etendue des moyennes ($\pm$ erreur-type) des $\delta^{15}\text{N}$ des sources et des différents groupes trophiques à chaque date et site.

La figure V.6. illustre à ce propos (1) l'importante gamme de valeur des sources, (2) la forte variabilité spatio-temporelle des $\delta^{15}\text{N}$ des groupes trophiques et (3) l'importante superposition entre les groupes trophiques. Ces trois aspects démontrent clairement l'impossibilité d'établir des niveaux trophiques précis. Même si le fractionnement moyen par niveau trophique est supposé être autour de 2,5-5‰ en $\delta^{15}\text{N}$ et de 0-1‰ en $\delta^{13}\text{C}$ (De Niro & Epstein 1978, Minagawa & Wada 1984, Post 2002), plusieurs études sur les invertébrés benthiques ont suggéré la forte variabilité des changements trophiques des organismes d'un même habitat (Jennings & Warr 2003, Bode et al. 2006). Les niveaux trophiques sont particulièrement difficiles à établir pour les habitats marins dominés par des herbivores. Ceci est dû à la forte variabilité du fractionnement isotopique entre les producteurs primaires et leurs consommateurs (Vander Zanden & Rasmussen 2001) et au fractionnement généralement plus faible chez les organismes marins (Vanderklift & Ponsard 2003) que la moyenne initialement estimée (Minagawa & Wada 1984). De plus, l'utilisation simultanément directe et indirecte de matière organique issue de macroalgues rend cette source disponible à un nombre important de

consommateurs, ce qui accroît d'autant plus la complexité du réseau trophique. Enfin, la prise en compte des nombreux poissons vivant sur la zone (Rangeley & Kramer 1995) et se nourrissant au sein de la diversité algale et animale présente (Gibson 1972) n'aurait fait que mettre en évidence une plus grande complexité du réseau trophique associé à la zone.

V.4.Synthèse

Les zones à *A. nodosum* étudiées ici présentent un réseau trophique complexe basé sur une multiplicité de sources de matière organique au lieu d'être supporté par les principaux producteurs primaires de la zone. Cette zone est dominée par (1) des filtreurs utilisant aussi bien de la matière organique d'origine planctonique que benthique, (2) des brouteurs généralistes et (3) l'importance de l'omnivorie chez les consommateurs secondaires. Ceci se traduit par une multiplicité d'interactions trophiques qui empêchent d'établir des niveaux trophiques distincts.

Malgré les différences de compositions isotopiques des sources et des consommateurs résultant des différentes influences que peuvent subir des sites distants de plusieurs centaines de kilomètres, l'architecture trophique d'*A. nodosum* apparaît relativement stable à l'échelle régionale prise en compte dans la présente étude.

Chapitre VI : Synthèse générale et perspectives

La complexité qui caractérise les milieux rocheux a fortement limité l'étude des flux de carbone et des voies de transfert de la matière par rapport à d'autres milieux. La diversité et les fortes abondances des producteurs primaires et des consommateurs, et les nombreuses interactions qui existent entre les organismes a rendu particulièrement difficile l'étude du métabolisme et des réseaux trophique des estrans rocheux à l'échelle des communautés. L'étude du métabolisme, du réseau trophique et du rôle de la canopée de la zone à *Ascophyllum nodosum*, caractéristique des estrans rocheux abrités de l'Océan Atlantique nord, a permis une meilleure compréhension qualitative et quantitative du fonctionnement de ces estrans rocheux.

VI.1. Métabolisme des zones à *A. nodosum* des côtes de Bretagne

L'étude des stocks d'*A. nodosum* présents le long des côtes de Bretagne a permis d'établir un état de référence des champs d'algues disponibles pour l'importante récolte qui a lieu dans cette région. Ces mesures permettent de compléter les rares estimations directes de biomasses algales existant à des échelles régionales. La zone à *A. nodosum* ne constitue que l'une des ceintures algales présentes sur les estrans rocheux de la région. Les biomasses également mesurées sur la zone à *Fucus serratus* montrent que les autres ceintures dominées par d'autres fucales ou des laminariales et présentes en milieu rocheux abrité et exposé contribuent au moins en quantité équivalente aux biomasses mesurées sur la zone à *A. nodosum*. Pourtant, les rares données concernant la distribution des biomasses algales ne permettent pas d'intégrer ce compartiment lors d'étude du métabolisme à l'échelle régionale (Gazeau et al. 2004). De même, l'estimation des biomasses d'*A. nodosum* faite récemment à l'échelle globale n'inclut aucune donnée provenant des côtes de Bretagne (Mann 2000) alors que ces stocks sont parmi les plus importants de l'espèce. La publication des résultats de cette étude (article soumis à Helgoland Marine Research, Annexe 4) permettra de combler une partie de ces lacunes.

L'utilisation de chambres benthiques permettant l'étude des flux de carbone à l'émersion s'est avérée tout à fait concluante pour l'étude du métabolisme en milieu rocheux. Cette méthode permet de mesurer le métabolisme global de la zone en prenant en compte tous les compartiments présents et en conditions naturelles d'irradiance et de température. Ceci a

notamment permis d'intégrer les producteurs primaires et secondaires difficiles à isoler tels que les bactéries et les microalgues épiphytiques et épilithiques. Ces mesures ont également mis en évidence l'importance des variations saisonnières de la zone, et notamment l'importance des variations d'irradiance et de température sur le métabolisme global ainsi que sur le métabolisme résiduel (Golléty et al. 2008b). L'utilisation de filtres neutres a également permis d'étudier facilement la relation entre la production primaire brute et l'irradiance au cours de l'année. Même si des mesures n'ont pas pu être réalisées chaque mois, les ajustements saisonniers significatifs des paramètres photosynthétiques (P_m et I_k) montrent la forte adaptation de la canopée d'*A. nodosum* aux variations saisonnières d'irradiance. Cette méthode a également pu mettre en évidence l'absence de photoinhibition à l'échelle de la canopée, malgré une diminution importante de l'activité photosynthétique, probablement liée à de la photoinhibition, des thalles présents sur le dessus de la canopée. L'utilisation des chambres benthiques a également permis de manipuler les différents compartiments de la zone en modifiant le moins possible les conditions du milieu. Ceci a permis de comprendre quel est le rôle de ces compartiments dans les flux de carbone de la zone et notamment le rôle significatif de la canopée (*A. nodosum* et ses épiphytes macroscopiques et microscopiques) dans les flux de carbone.

L'étude du métabolisme de la zone à *A. nodosum* a permis de mieux estimer les flux de carbone issus de la communauté globale en tenant compte des paramètres environnementaux affectant le métabolisme de la zone à différentes échelles temporelles. Le bilan de carbone de la zone à *A. nodosum* suggère que la large gamme de valeurs rapportées dans la littérature peut être aussi bien due à la diversité des méthodes utilisées, à l'extrapolation à l'échelle annuelle de mesures réalisées à plus petite échelle ainsi qu'au manque d'intégration de la variabilité naturelle du métabolisme induite par le contrôle plus ou moins simultané de la production et de la respiration par l'irradiance, la température et le cycle tidal à l'échelle journalière, mensuelle et annuelle. A l'échelle journalière d'un cycle de marée, les mesures de flux de carbone ont mis en évidence l'effet modéré de la durée de l'émersion sur la production primaire brute et sur la dessiccation tandis que les mesures de fluorescence ont mis en évidence la forte capacité de récupération des thalles soumis aux plus fortes irradiances. Les différentes réponses obtenues au cours d'une émersion lors du couplage des mesures de flux avec des mesures de fluorescence ont mis en évidence l'importance d'une approche à l'échelle de la communauté pour étudier l'effet des paramètres environnementaux sur le métabolisme de la zone.

A l'immersion, le métabolisme de la zone à *A. nodosum* est difficile à mesurer à l'échelle de la communauté. En effet, l'étanchéité nécessaire au fonctionnement du système utilisé ici ne

peut pas être réalisée à l'immersion comme cela peut être fait en milieu meuble où il suffit d'enfoncer la chambre benthique dans le sédiment. Pourtant, l'adaptation des chambres couplée à des mesures de pH et d'alcalinité permettrait de réaliser des mesures directes des flux de carbone au cours d'un cycle de marée. Ainsi, il ne serait pas nécessaire d'avoir recours à des quotients photosynthétiques (mole de CO₂ fixée par mole d'O₂ produites), très variables d'un système à l'autre (Kirk 2000), nécessaires pour convertir les mesures de flux d'oxygène en flux de carbone.

VI.2. Rôle de la canopée dans le fonctionnement de la zone à *A. nodosum*

A l'échelle de la Bretagne, les biomasses d'*A. nodosum* sont homogènes et peu affectées par les différences de récoltes entre les sites. De même, la communauté algale et animale, typique des zones à *A. nodosum*, forme un continuum relativement homogène : la diversité algale et les abondances animales semblent davantage influencées par les différences de perturbation abiotique ou anthropique, alors que l'essentiel des variations de diversité animale semble largement dû à la variabilité naturelle des zones à *A. nodosum*. A l'échelle d'un site, le retrait total ou partiel de la canopée semble avoir un effet significatif uniquement au sein de quelques groupes fonctionnels de la communauté algale. La richesse spécifique de la communauté algale semble être contrôlée par l'identité de l'espèce formant la canopée. Au contraire, la communauté animale apparaît plus résiliente au retrait total ou partiel de la canopée à *A. nodosum* : alors que tous les groupes trophiques sont affectés par l'absence de canopée, la réapparition d'une canopée, indifféremment d'*A. nodosum* ou de *Fucus vesiculosus*, permet la restauration quasi-totale de la richesse spécifique, de la diversité fonctionnelle et des abondances de la communauté animale. La canopée d'*A. nodosum* a donc un rôle plus ou moins important pour le maintien de la diversité algale et animale associées à la zone et les canopées d'*A. nodosum* et de *F. vesiculosus* présentent une redondance fonctionnelle seulement partielle vis-à-vis de la composition des communautés associées.

L'étude de l'architecture trophique de la zone a mis en évidence le fait que le réseau trophique de la zone n'est pas basé sur l'utilisation préférentielle des principaux producteurs primaires. Au contraire, le réseau trophique riche en consommateurs est basé sur l'utilisation des nombreuses sources présentes sur la zone. La zone est dominée par (1) des filtreurs qui utilisent probablement autant de matière issue des macroalgues et du microphytobenthos que les brouteurs, (2) des brouteurs généralistes se nourrissant de la plupart des sources disponibles, (3)

des prédateurs, dont le régime alimentaire comprend une part importante d'omnivorie, qui se nourrissant sur plusieurs niveaux trophiques. Cette architecture trophique commune aux deux sites étudiés découle probablement de la multiplicité de sources présentes et de leur importante variabilité. Ainsi, malgré les variations de diversité de la communauté algale sous l'influence des paramètres biotiques et abiotiques et des perturbations anthropiques, le régime généraliste de la plupart des consommateurs permet le maintien des voies de transfert de matière. Une forte proportion d'omnivorie a en effet été observée dans un milieu soumis à de fortes variations spatio-temporelles de disponibilité des sources de matière organique (Norkko et al. 2007). Seule la disparition de toute canopée, entraînant la disparition de nombreuses espèces animales, semble remettre en question la pérennité des voies de transferts de matière de la zone. Ainsi, des perturbations opérant sur des estrans rocheux dominés par des canopées ne pouvant pas être remplacées par des espèces fonctionnellement similaires (Lilley & Schiel 2006) pourraient avoir des conséquences bien plus importantes sur le fonctionnement de ces zones.

L'étude du réseau trophique des deux zones à *A. nodosum* distantes de plusieurs centaines de kilomètres a également mis en évidence que les mêmes principales sources et consommateurs dominants sont présents aux deux sites et qu'au sein de chaque groupe trophique, la composition isotopique relative des consommateurs dominants est assez stable dans le temps et entre les sites. Ces caractéristiques sont cohérentes avec une stabilité structurelle du réseau trophique de la zone à l'échelle régionale. L'étage médiolittoral moyen se caractérise par un niveau relativement élevé de stress environnemental (Raffaelli & Hawkins 1999). Le rôle d'espèce fondatrice d'*A. nodosum* (sensu Bruno & Bertness 2001), par son effet bénéfique de réduction du stress thermique et de la dessiccation sur la composition de la communauté (Bertness et al. 1999, Jenkins et al. 2004), avait déjà été mis en évidence auparavant. La stabilité structurelle du réseau trophique à l'échelle régionale suggérée ici, et ses conséquences sur la stabilité des processus biogéochimiques à une telle échelle, pourrait constituer une interaction positive supplémentaire résultant du rôle de facilitation de la canopée.

Enfin, l'étude du métabolisme des différentes ceintures algales, montrant que les canopées étudiées sont responsables de flux de carbone équivalents, suggère une redondance fonctionnelle du rôle de ces canopées dans les processus biogéochimiques des estrans rocheux abrités. Suite à la récolte partielle ou totale d'*A. nodosum*, la restauration relativement rapide d'une canopée de *F. vesiculosus* a permis d'assurer le maintien des flux de carbone au sein de la zone, indépendamment de l'effet de la perturbation sur la diversité algale et animale de la zone. Le remplacement rapide de la structure dominante de la communauté par une autre canopée

fonctionnellement redondante en termes de métabolisme permet la restauration du métabolisme et des divers groupes trophiques de la zone et donc une stabilité des processus biogéochimiques malgré la perturbation entraînant la disparition d'espèces. Un phénomène semblable a été observé lors de l'étude de l'effet de la disparition de poissons prédateurs sur un réseau trophique : cette perturbation a eu pour effet l'augmentation significative des abondances d'herbivores mais également une modification de la structure de la communauté algale permettant le maintien de la biomasse algale totale et donc probablement la stabilité des flux de matières de l'estran rocheux étudié (O'Connor & Bruno 2007). La complexité qui caractérise les milieux rocheux en termes de biodiversité et le rôle de cette diversité sur les flux et les voies de transfert de la matière assureraient la stabilité du fonctionnement de ces zones (Fig. VI.1.).

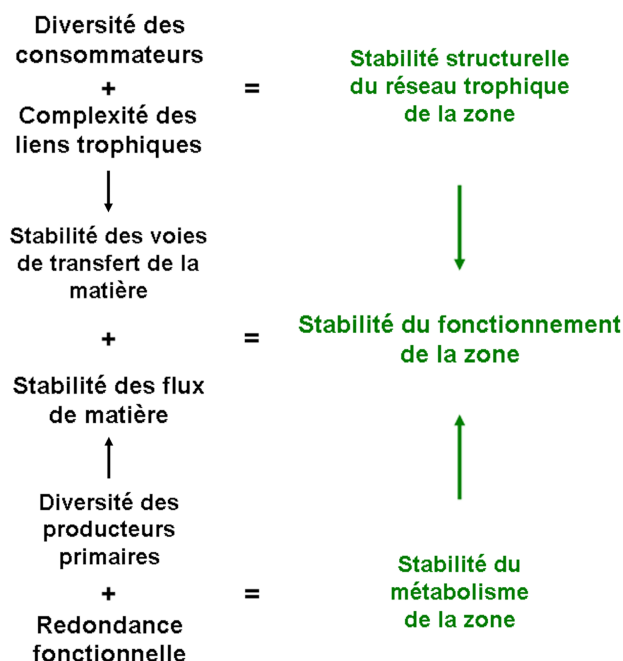


Figure VI.1. : Schéma des facteurs à l'origine de la stabilité du réseau trophique, par l'intermédiaire du maintien des voies de transfert de la matière, et à l'origine de la stabilité du métabolisme, par l'intermédiaire du maintien des flux de matières, qui permettent *in fine* d'assurer la stabilité du fonctionnement de la zone.

En simulant des perturbations réalistes pour l'écosystème, d'autres études devraient s'intéresser à l'effet de disparitions d'espèces ou de groupes trophiques sur (1) la restauration de l'espèce cible, (2) la diversité spécifique et fonctionnelle de la communauté algale et animale et (3) le métabolisme de la zone ou son réseau trophique. De telles études permettraient de tester la validité du schéma proposé ci-dessus au sein de différentes zones des milieux rocheux.

VI.3. Fonctionnement des milieux rocheux intertidaux

La part des flux de carbone due à la canopée, et notamment la part de la respiration par rapport à la production brute, a fortement suggéré le rôle prépondérant des bactéries présentes à la surface d'*A. nodosum*. Il est à présent reconnu dans de nombreux milieux que les bactéries constituent un compartiment clé des processus biogéochimiques (ex. Mazure & Field 1980, Fischer & Pusch 2001, Rowe et al. 2002, Middelburg et al. 2005, Hubas et al. 2007) et des voies de transfert de matières (ex. Stuart et al. 1981, Kuosa & Kivi 1989, Yamamuro 1999). Pourtant, leur rôle dans les flux de carbone des milieux rocheux reste encore mal cerné. L'étude couplée de la production d'exsudats lors de l'émersion de la canopée et de l'utilisation de ce COD par les bactéries présentes à la surface des thalles permettrait une meilleure compréhension de ce compartiment dans les processus biogéochimiques des milieux rocheux. Cela nécessiterait la mise au point de protocoles de laboratoire modifiant au minimum les conditions dans lesquelles se trouvent les algues à l'émersion, afin de minimiser l'effet de l'immersion nécessaire à l'utilisation des méthodes de mesure des exsudats.

La comparaison du métabolisme de l'étage médiolittoral moyen abrité et de l'étage médiolittoral inférieur abrité suggère un rôle équivalent des différentes canopées au sein des flux de carbone de chaque zone. Les canopées d'*A. nodosum*, de *Fucus vesiculosus* et de *F. serratus* dominent largement les flux de carbone de leur zone respective au cours de l'année. De plus, ces trois zones sont responsables de flux de carbone comparable, indépendamment du niveau marégraphique. L'étude du métabolisme de l'étage médiolittoral moyen exposé a mis en évidence un niveau de production primaire brute bien inférieur à celui de l'étage médiolittoral abrité mais du même ordre de grandeur qu'en milieu sédimentaire exposé (Spilmont et al. 2005). A l'échelle annuelle, par contre, les flux net de carbone semblent être du même ordre de grandeur sur l'étage médiolittoral moyen abrité ou exposé. C'est donc la présence d'une canopée algale, indépendamment de son identité ou du niveau marégraphique, qui caractérise le métabolisme des estrans rocheux abrités tandis que le degré d'exposition contrôle la prépondérance de la production primaire ou secondaire, et notamment la magnitude des flux issus de la production primaire brute, aussi bien en milieu rocheux qu'en milieu sédimentaire. Une étude comparative approfondie du métabolisme global de diverses zones des estrans rocheux le long du gradient d'élévation et du gradient d'exposition permettrait de mieux définir les éléments contrôlant le métabolisme des estrans rocheux. Le couplage de cette approche avec des mesures des changements de composition des communautés algales et animales (Heaven &

Scrosati 2008) permettrait de mieux comprendre les conséquences de ces changements sur le métabolisme des estrans rocheux.

L'étude de l'architecture trophique de la zone a mis en évidence des liens complexes où les compartiments trophiques sont difficiles à discerner. Les schémas de flux de matière établis jusqu'à présent en milieu abrité considèrent que l'essentiel des flux de carbone transitent depuis les principales macroalgues responsables de la production primaire vers des brouteurs spécialisés tandis que les filtreurs n'utilisent que la matière issue du phytoplancton (Hawkins et al. 1992, Fig. VI.2.). En comparaison, les meilleures connaissances du métabolisme et des réseaux trophiques des estrans sablo-vaseux conduisent à des schémas prenant en compte davantage de compartiments et donc intégrant des interactions plus complexes qu'en milieu rocheux (Raffaelli & Hawkins 1999).

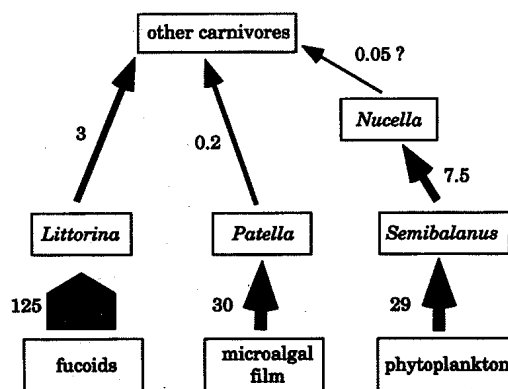


Figure VI.2.: Principaux flux de matières ($\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) sur un estran rocheux abrité de l'Isle de Man (Royaume Uni), d'après les données de Hawkins et al. (1992). Extrait de la figure 6.4 dans Raffaelli & Hawkins (1999).

L'utilisation directe ou indirecte d'une part non négligeable de la matière organique issue des macroalgues, et éventuellement du microphytobenthos rocheux, impose des schémas de transfert de la matière bien plus complexes (Fig. VI.2.) qui soulignent le nombre d'inconnues qui persistent dans notre compréhension du fonctionnement des estrans rocheux.

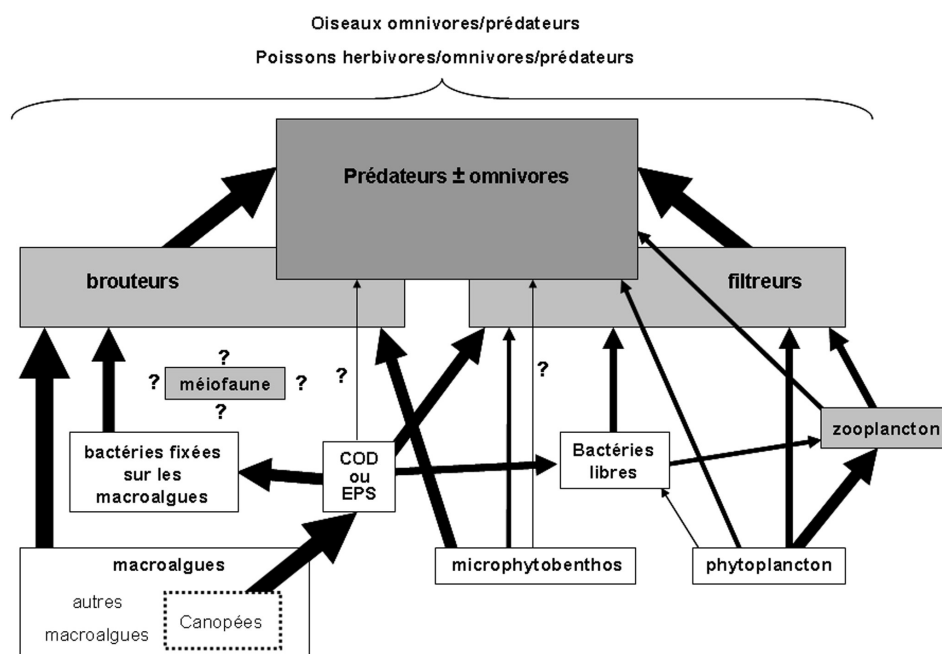


Figure VI.3. : Suggestion d'un réseau trophique de milieu rocheux abrité : l'épaisseur des flèches est proportionnelle à l'importance des liens trophiques mis en évidence ou fortement suggérés au cours de ce travail de thèse. Le compartiment de la méiofaune n'a pas été abordé mais il est forcément présent au sein du réseau trophique et relié à plusieurs compartiments. Les flèches avec des points d'interrogation vers le compartiment des prédateurs/omnivores suggèrent que l'omnivorie peut peut-être aller jusqu'à inclure des sources organiques issues des producteurs primaires. Le compartiment 'COD ou exsudats' comprend le carbone organique dissous et les exopolysaccharides, le mannitol et les polyphénols présents aussi bien à la surface des algues que dans la colonne d'eau.

Des études couplant l'étude des signatures isotopiques avec l'utilisation d'autres marqueurs tels que les acides gras ainsi qu'avec des expérimentations de préférences alimentaires permettraient de mieux définir les différentes voies de transfert de la matière. Enfin, la prise en compte des vertébrés vivant sur la zone, notamment des nombreuses espèces de poissons, permettrait également de préciser le rôle des canopées de macroalgues intertidales comme soutien trophique de ces espèces.

Bibliographie

A

- Abdullah MI, Fredriksen S (2004) Production, respiration and exudation of dissolved organic matter by the kelp *Laminaria hyperborea* along the west coast of Norway. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84:887-894
- Aberg P (1989) Distinguishing between genetic individuals in *Ascophyllum nodosum* populations on the Swedish west coast. *British Phycology Journal* 24:183-190
- Aberg P (1990) Measuring size and choosing category size for a transition matrix study of the seaweed *Ascophyllum nodosum*. *Marine Ecology Progress Series* 63:281-287
- Aberg P (1996) Patterns of reproductive effort in the brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Marine Ecology Progress Series* 138:199-207
- Achituv Y, Pedrotti ML (1999) Costs and gains of porcelain crab suspension feeding in different flow conditions. *Marine Ecology Progress Series* 184:161-169
- Adin R, Riera P (2003) Preferential food source utilization among stranded macroalgae by *Talitrus saltator* (Amphipod, Talitridae): a stable isotopes study in the northern coast of Brittany (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56:91-98
- Agnew DJ, Moore PG (1986) The feeding ecology of two littoral amphipods (Crustacea), *Echinogammarus pirloti* (Sexton & Spooner) and *E. obtusatus* (Dahl). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 101:203-215
- Ang PO, Sharp GJ, Semple RE (1996) Comparison of the structure of populations of *Ascophyllum nodosum* (Fucales, Phaeophyta) at sites with different harvesting histories. *Hydrobiologia* 326/327:179-184
- Arrontes J (1990) Diet, food preference and digestive efficiency in intertidal isopods inhabiting macroalgae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 139:231-249
- Arzel P, Abernot-Le Gac C, Drogou M, Huet J, Larour M (2001) Etude des engins de récolte des algues. Rapport Final. Report No. 00/2 210 153/F, Ifremer
- Arzel P, Véron G (2005) Pêche à pied professionnelle en Iroise. Report No. R-05-2005, Groupe de Recherche AMénagement des Usages des Ressources et des Ecosystèmes marins Littoraux

B

- Baardseth E (1955) Regrowth of *Ascophyllum nodosum* after harvesting, Institute for Industrial Research and Standards, Dublin
- Bacon LC, Vadas RL (1991) A model for gamete release in *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyta). *Journal of Phycology* 27:166-173
- Baird D, Milne H (1981) Energy flow in the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 13:455-427
- Barker KM, Chapman ARO (1990) Feeding preferences of periwinkles among four species of *Fucus*. *Marine Biology* 106:113-119
- Barranguet C, Plante-Cuny M-R, Alivon E (1996) Microphytobenthos production in the Gulf of Fos, French Mediterranean coast. *Hydrobiologia* 333:181-193

- Barrón C, Duarte CM, Frankignoulle M, Borges AV (2006) Organic carbon metabolism and carbonate dynamics in a Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) meadow. *Estuaries and Coasts* 29:417-426
- Barrón C, Marbá N, Duarte CM, Pedersen MF, Lindblad C, Kersting K, Moy F, Bokn T (2003) High organic carbon export precludes eutrophication responses in experimental rocky shore communities. *Ecosystems* 6:144-153
- Bartoli M, Nizzoli D, Castaldelli G, Viaroli P (2008) Community metabolism and buffering capacity of nitrogen in a *Ruppia cirrhosa* meadow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 360:21-30
- Bensoussan N, Gattuso J-P (2007) Community primary production and calcification in a NW Mediterranean ecosystem dominated by calcareous macroalgae. *Marine Ecology Progress Series* 334:37-45
- Berlow EL, Neutel A-M, Cohen JE, de Ruiter PC, Ebenman B, Emmerson M, Fox JW, Jansen VAA, Jones JI, Kokkoris GD, Logofet DO, McKane AJ, Montoya JM, Petchey OL (2004) Interactions strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology* 73:585-598
- Bertness MD, Leonard GH, Levine JM, Schmidt PR, Ingraham AO (1999) Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology* 80:2711-2726
- Bertness MD, Trussell GC, Ewanchuk PJ, Silliman BR (2002) Do alternate stable community states exist in the Gulf of Maine rocky intertidal zone. *Ecology* 83:3434-3448
- Beukema JJ (1982) Calcimass and carbonate production by molluscs on the tidal flats in the Dutch Wadden Sea: II The edible cockle, *Cerastoderma edule*. *Netherlands Journal of Sea Research* 15:391-405
- Bidwell RGS, Craigie JS (1963) A note on the greatly reduced ability of *Fucus vesiculosus* to absorb or evolve CO₂ when not submerged. *Canadian Journal of Botany* 41:179-182
- Bidwell RGS, McLachlan J (1985) Carbon nutrition of seaweeds: photosynthesis, photorespiration and respiration. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 86:15-46
- Binzer T, Middelboe AL (2005) From thallus to communities: scale effects and photosynthetic performance in macroalgae communities. *Marine Ecology Progress Series* 287:65-75
- Binzer T, Sand-Jensen K (2002) Importance of structure and density of macroalgae communities (*Fucus serratus*) for photosynthesis production and light utilisation. *Marine Ecology Progress Series* 235:53-62
- Blanchard GF, Guarini J, M (1998) Temperature effects on microphytobenthic productivity in temperate intertidal mudflat. *Vie et Milieu* 48:271-284
- Blindow I (1987) The composition and density of epiphyton on several species of submerged macrophytes_ the neutral substrate hypothesis tested. *Aquatic Botany* 29:157-168
- Blinks LR (1955) Photosynthesis and productivity of littoral marine algae. *Journal of Marine Research* 14:363-373
- Boaden PJS, Dring MT (1980) A quantitative evaluation of the effects of *Ascophyllum* harvesting on the littoral ecosystem. *Helgoland Marine Research* 33:700-710
- Bode A, Alvarez-Ossorio MT, 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
- Bolinches J, Lemos ML, Barja JL (1988) Population dynamics of heterotrophic bacterial communities associated with *Fucus vesiculosus* and *Ulva rigida* in an estuary *Microbial ecology* 15:345-357
- Booth WE, Hoppe HG (1985) Epiphytic bacterial activity on different macroalgal species determined by tritiated thymidine incorporation. *Botanica marina* 27:47-56

- Branch GM, Griffiths CL (1988) The Benguela ecosystem. Part V: the Coastal zone. *Oceanography and Marine Biology An Annual Review* 26:395-486
- Brenchley JL, Raven JA, Johnston AM (1997) Resource acquisition in two intertidal fucoid seaweeds, *Fucus serratus* and *Himanthalia elongata*: seasonal variation and effects of reproductive development. *Marine Biology* 129:367-375
- Brey T, Rhumohr H, Ankar S (1988) Energy content of macrobenthic invertebrates: general conversion factors from weight to energy. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 117:271-278
- Brinkhuis BH (1977a) Seasonal variations in salt-marsh macroalgae photosynthesis. I. *Ascophyllum nodosum* ecad *scorpioides*. *Marine Biology* 44:165-175
- Brinkhuis BH (1977b) Seasonal variations in salt-marsh macroalgae photosynthesis. II. *Fucus vesiculosus* and *Ulva lactuca*. *Marine Biology* 44:177-186
- Brinkhuis BH, Tempel NR, Jones RF (1976) Photosynthesis and respiration of exposed salt-marsh fucoids. *Marine Biology* 34:349-359
- Bruno JF, Bertness MD (2001) Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. In: Bertness MD, Gaines SD, Hay ME (eds) *Marine community ecology*, Vol 8. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, Massachusetts, p 201-218

C

- Caffrey JM (2004) Factors controlling net ecosystem metabolism in U.S. estuaries. *Estuaries* 27:90-101
- Cahoon LB (1999) The role of benthic microalgae in neritic ecosystems. *Oceanography and Marine Biology An Annual Review* 37:47-86
- Cahoon LB, Cooke JE (1992) Benthic microalgal production in Onslow Bay, North Carolina, USA. *Marine Ecology Progress Series* 84:185-196
- Caraco NF, Lampman G, Cole JJ, Limburg KE, Pace ML, Fischer D (1998) Microbial assimilation of DIN in a nitrogen rich estuary: implications for food quality and isotope studies. *Marine Ecology Progress Series* 167:59-71
- Carlier A, Riera P, Amouroux J-M, Bodiou J-Y, Escoubeyrou K, Desmalades M, Caparros J, Grémare A (2007a) 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, Grémare A (2007b) Benthic trophic network in the Bay of Banyuls-sur-Mer (northwest Mediterranean, France): An assessment based on stable carbon and nitrogen isotopes analyses. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72:1-15
- Carlson DJ, Carlson ML (1984) Reassessment of exudation by fucoid macroalgae. *Limnology and Oceanography* 29:1077-1087
- Carlton JT, Ruiz GM (2005) Vector science and integrated vector management in bioinvasion ecology: conceptual framework. In: Mooney HA, Mack RN, McNeely JA, Neville LE, Schei PJ, Waage JK (eds) *Invasive alien species: A new synthesis*. Island Press, London, p 36-58
- Cattaneo A, Kalff J (1980) The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds. *Limnology and Oceanography* 25:280-289
- Cervin G, Aberg P (1997) Do littorinids affect the survival of *Ascophyllum nodosum* germlings. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 218:35-47

- Cervin G, Lindegarth M, Viejo RM, Aberg P (2004) Effects of small-scale disturbance of canopy and grazing on intertidal assemblages on the Swedish west coast. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 302:35-49
- Chan ECS, McManus EA (1969) Distribution, characterization, and nutrition of marine microorganisms from the algae *Polisiphonia lanosa* and *Ascophyllum nodosum*. *Canadian Journal of Microbiology* 15:409-420
- Chapman ARO (1995) Functional ecology of fucoid algae: twenty-three years of progress. *Phycologia* 34:1-32
- Charpy-Roubaud C, Sournia A (1990) The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans. *Marine Microbial Food Webs* 4:31-57
- Chauvaud L, Thompson JK, Cloern JE, Thouzeau G (2003) Clams as CO₂ generators: the *Potamocorbula amurensis* example in San Francisco Bay. *Limnology and Oceanography* 48:2086-2092
- Cheshire AC, Westphalen G, Wenden A, Scriven LJ, Rowland BC (1996) Photosynthesis and respiration of phaeophycean-dominated macroalgal communities in summer and winter. *Aquatic Botany* 55:159-170
- Chisholm JRM (2003) Primary productivity of reef-building crustose coralline algae. *Limnology and Oceanography* 48:1376-7387
- Chock JS, Mathieson AC (1979) Physiological ecology of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis and its detached ecad *scorpioides* (Homermann) Hauck (Fucales, Phaeophyta). *Botanica marina* 22:21-26
- Chock JS, Mathieson AC (1983) Variations of New England seaweed biomass. *Botanica marina* 26:87-97
- Clarke KR, Gorley RN (2001) *Primer* (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research). Primer-E Ltd, Plymouth
- Clarke KR, Warwick RM (2001) Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. *PRIMER-E, Ltd, Plymouth*
- Cloern JE, Canuel EA, Harris D (2002) Stable carbon and nitrogen isotope composition of aquatic and terrestrial plants of the San Francisco Bay estuarine system. *Limnology and Oceanography* 47:713-729
- Coleman RA, Ramchunder SJ, Davies KM, Moody AJ, Foggo A (2007) Herbivore-induced infochemicals influence foraging behaviour in two intertidal predators. *Oecologia* 151:454-463
- Connor DW, Brazier P, Hill TO, Northern KO (1997) Marine nature conservation review: marine biotope classification for Britain and Ireland. Volume 1. Littoral biotopes. Report No. Report No. 229, JNCC
- Coppejans E, Kling R (1995) Flore algologique des côtes du Nord de la France et de la Belgique, 9. Jardin Botanique National de Belgique, Meise
- Corre S (1991) Contribution à l'étude des peuplements bactériens des écosystèmes littoraux: les bactéries épiphytes de la phéophycée *Laminaria digitata*. Ph.D. thesis, Université de Brest, Brest
- Corre S, Prieur D, Chamroux S, Floc'h J-Y, Hourmant A (1989) Caractérisation des communautés bactériennes épiphytes de frondes de *Laminaria digitata* et de débris résultant de leur fragmentation. *Cahiers de Biologie Marine* 30:115-130
- Cousens R (1984) Estimation of annual production by the intertidal brown alga *Ascophyllum nodosum* (L.) le Jolis. *Botanica marina* 27:217-227
- Cousens R (1985) Frond size distributions and the effects of the algal canopy on the behaviour of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 92:231-249

- Craig H (1957) Isotopic standards for carbon and oxygen and corrections factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 12:133-149
- Cullinane JP (1984) A quantitative survey of the harvestable intertidal seaweed on the west coast of Ireland. *Hydrobiologia* 116/117:338-341
- Cundell AM, Sleeter TD, Mitchell R (1977) Microbial populations associated with the surface of the brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Microbial ecology* 4:81-91

D

- Dauby P, Khomsi A, Bouquegneau JM (1998) Trophic relationships within intertidal communities of the Brittany Coasts: A stable carbon isotope analysis. *Journal of Coastal Research* 14:1202-1212
- Davies AJ, Johnson MP, Maggs CA (2007) Limpet grazing and loss of *Ascophyllum nodosum* canopies on decadal time scales. *Marine Ecology Progress Series* 339:131-141
- Davies AJ, Johnson MP, Maggs CA (2008) Subsidy by *Ascophyllum nodosum* increases growth rate and survivorship of *Patella vulgata*. *Marine Ecology Progress Series* 366:43-48
- Davison IR (1991) Environmental effects on algal photosynthesis: temperature. *Journal of Phycology* 27:2-8
- Davoult D, Dewailly F, Migné A (1998) Carbon and nitrogen budget of a dense population of the suspension-feeding ophiuroid *Ophiothrix fragilis* (Albidgaard) in a macrotidal coastal ecosystem. In: Mooi R, Telford M (eds) *Echinoderm. A. A. Balkema, Rotterdam, San Francisco*, p 337-342
- Dawes CJ, Moon RE, Davis MA (1978) The photosynthesis and respiratory rates and tolerances of benthic algae from a mangrove and salt marsh estuary: a comparative study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 6:175-185
- De Niro MJ, Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotope in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42:495-506
- Decottignies P, Beninger PG, Rincé Y, Robins RJ, Riera P (2007) Exploitation of natural food sources by two sympatric, invasive suspension-feeders: *Crassostrea gigas* and *Crepidula fornicata*. *Marine Ecology Progress Series* 334:179-192
- Deegan LA, Garritt RH (1997) Evidence for spatial variability in estuarine food webs. *Marine Ecology Progress Series* 147:31-47
- Dixon PS, Irvine LM (1977) Seaweeds of the British Isles. In, Vol 1, Part 1: Rhododphyta. Introduction, Nemaliales, Gigartinales. Natural History Museum, London, p 252
- Dring MJ (1982) The biology of marine plants. Edward Arnold, London
- Dring MJ, Brown FA (1982) Photosynthesis of intertidal brown algae during and after periods of emersion: a renewed search for physiological causes of zonation. *Marine Ecology Progress Series* 8:301-308
- Duarte CM, Cebrián J (1996) The fate of marine autotrophic production. *Limnology and Oceanography* 41:1758-1766
- Duarte CM, Middelburg JJ, Caraco NF (2005) Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences* 2:1-8
- Dudgeon SR, Kübler JE, Vadas RL, Davison IR (1995) Physiological responses to environmental variation in intertidal red algae: does thallus morphology matter? *Marine Ecology Progress Series* 117:193-206
- Duggins DO, Eckman JE (1997) Is kelp detritus a good food for suspension feeders? Effects of kelp species, age and secondary metabolites. *Marine Biology* 128:489-495

Durako MJ, Hall M (1992) Effects of light on the stable carbon isotope composition of the seagrass *Thalassia testudinum*. Marine Ecology Progress Series 86:99-101

E

Elnor RW (1981) Diet of green crab *Carcinus maenas* (L.) from Port Herbert, Southwestern Nova Scotia. Journal of Shellfish Research 1:89-94

Eriksson BK, Rubach A, Hillebrand H (2006) Community dominance by a canopy species controls the relationship between macroalgal production and species richness. Limnology and Oceanography 51:1813-1818

Espinosa F, Guerra-Garcia JM (2005) Algae, macrofaunal assemblages and temperature: a quantitative approach to intertidal ecosystems of Iceland. Helgoland Marine Research 59:273-785

F

Figueiredo MAdO, Kain MJ, Norton TA (2000) Responses of crustose corallines to epiphyte and canopy cover. Journal of Phycology 36:17-24

Fischer H, Pusch M (2001) Comparison of bacterial production in sediments, epiphyton and the pelagic zone of a lowland river. Freshwater Biology 46:1335-1348

Frankignoulle M, Canon C, Gattuso J-P (1994) Marine calcification as a source of carbon dioxide: positive feedback of increasing atmospheric CO₂. Limnology and Oceanography 39:458-462

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

Frontier S, Pichod-Viale D, Leprêtre A, Davoult D, Luczak C (2004) Ecosystèmes: Structures, Fonctionnement, Evolution. Dunod, Paris

Fry B (1984) $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios and the trophic importance of algae in Florida *Syringodium filiforme* seagrass meadows. Marine Biology 79:11-19

Fry B, Sherr EB (1984) $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. Contributions in Marine Science 27:15-47

Fuji A, Watanabe H, Ogura K, Noda T, Goshima S (1991) Abundance and productivity of microphytobenthos on a rocky shore in southern Hokkaido. Bulletin of the Faculty of Fisheries of Hokkaido University 42:136-146

G

Gattuso J-P, Frankignoulle M, Wollast R (1998) Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystem. Annual Review of Ecology and Systematics 29:405-434

Gazeau F, Smith SV, Gentili B, Frankignoulle M, Gattuso J-P (2004) The European coastal zone: characterization and first assessment of ecosystem metabolism. Estuarine, Coastal and Shelf Science 60:673-674

- Gebersdorf SU, Meyercordt J, Meyer-Reil LA (2005) Microphytobenthic primary production in the Bodden estuaries, southern Baltic Sea, at two study sites differing in trophic status. *Aquatic Microbial Ecology* 41:181-198
- Geiselman JA, McConnell OJ (1981) Polyphenols in brown algae *Fucus vesiculosus* and *Ascophyllum nodosum*: chemical defenses against the marine herbivorous snail, *Littorina littorea*. *Journal of Chemical ecology* 7:1115-1133
- Gévaert F, Créach A, Davoult D, Kling R, Lemoine Y (2001) Réponses des grandes algues marines *Laminaria saccharina* aux variations d'irradiance lors d'un cycle de marée simulé: photoinhibition et photoprotection (résultats préliminaires). *Journal de Recherche Océanographique* 26:9-17
- Gévaert F, Créach A, Davoult D, Migné A, Levavasseur G, Arzel P, Holl AC, Lemoine Y (2003) *Laminaria saccharina* photosynthesis measured *in situ*: photoinhibition and xanthophyll cycle during a tidal cycle. *Marine Ecology Progress Series* 247:43-50
- Gibson R (1972) The vertical distribution and feeding relationships of intertidal fish on the Atlantic coast of France. *Journal of Animal Ecology* 41:189-207
- Goecker ME, Kall SE (2003) Grazing preferences of marine isopods and amphipods on three prominent algal species of the Baltic Sea. *Journal of Sea Research* 50:309-314
- Golléty C, Gentil F, Davoult D (2008a) Secondary production, calcification and CO₂ fluxes in the cirripedes *Chthamalus montagui* and *Elminius modestus*. *Oecologia* 155:133-142
- Golléty C, Migné A, Davoult D (2008b) Benthic metabolism on a sheltered rocky shore: role of the canopy in the carbon budget. *Journal of Phycology* 44:1146-1153
- Graham LE, Wilcox LW (2000) *Algae*. Prentice-Hall, Inc., Upper-Saddle River
- Guillaumont B, Callens L, Dion P (1993) Spatial distribution and quantification of *Fucus* species and *Ascophyllum nodosum* beds in intertidal zones using spot imagery. *Hydrobiologia* 260/261:297-305

H

- Harlin MM, Craigie JS (1975) The distribution of photosynthate in *Ascophyllum nodosum* as it relates to epiphytic *Polysiphonia lanosa*. *Journal of Phycology* 11:109-115
- Harper JL, Hawksworth DL (1994) Biodiversity: measurement and estimation; Preface. *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B* 345:5-12
- Hart EA, Lovvorn JR (2002) Interpreting stable isotopes from macroinvertebrate foodwebs in saline wetlands. *Limnology and Oceanography* 47:580-584
- Hart EA, Lovvorn JR (2003) Algal vs. macrophyte inputs to food webs of inland saline wetlands. *Ecology* 12:3317-3326
- Hartig P, Wolfstein K, Lippemeier S, Colijn F (1998) Photosynthetic activity of natural microphytobenthos populations measured by fluorescence (PAM) and ¹⁴C-tracer methods: a comparison. *Marine Ecology Progress Series* 166:53-66
- Hawkins SJ, Harkin E (1985) Preliminary canopy removal experiments in algal dominated communities low on the shore and in the shallow subtidal on the Isle of Man. *Botanica marina* 28:223-230
- Hawkins SJ, Hartnoll RG, Kain JMJ, Norton TA (1992) Plant animal interactions on hard substrata in the North-east Atlantic. In: John DM, Hawkins SJ, Price JH (eds) *Plant-animal interactions in the marine benthos*, Vol Systematics Association Special volume No. 46. Clarendon Press, Oxford, UK, p 1-32

- Heaven C, Scrosati R (2008) Benthic community composition across gradients of intertidal elevation, wave exposure, and ice scour in Atlantic Canada. *Marine Ecology Progress Series* 369:13-23
- Heip CHR, Goosen NK, Herman PMJ, Kromkamp J, Middelburg JJ, Soetaert K (1995) Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries. *Oceanography and Marine Biology An Annual Review* 33:1-149
- Hemminga MA, Mateo MA (1996) Stable carbon isotopes in seagrasses: variability in ratios and use in ecological studies. *Marine Ecology Progress Series* 140:285-298
- Hiwatari T, Kohata K, Iijima A (2002) Nitrogen Budget of the Bivalve *Macra veneriformis*, and its significance in benthic-pelagic systems in the Sanbanse Area of Tokyo Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55:299-308
- Honkoop PJC, Beukema JJ (1997) Loss of body mass in winter and three intertidal bivalve species: an experimental and observational study of the interacting effects between water temperature, feeding time and feeding behavior. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 212:277-297
- Hubas C, Artigas LF, Davoult D (2007) Role of the bacterial community in the annual benthic metabolism of two contrasted temperate intertidal sites (Roscoff Aber Bay, France). *Marine Ecology Progress Series* 344:39-48
- Hubas C, Davoult D (2006) Does seasonal proliferation of *Enteromorpha* sp. affect the annual benthic metabolism of a small macrotidal estuary? (Roscoff Aber Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 70:287-296
- Hubas C, Davoult D, Cariou T, Artigas LF (2006) Factors controlling benthic metabolism during low tide in an intertidal bay along a granulometric gradient (Roscoff Aber Bay, Western English Channel, France). *Marine Ecology Progress Series*

I

- Ingólfsson A, Hawkins SJ (2008) Slow recovery from disturbance: a 20 year study of *Ascophyllum* canopy clearances. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88:689-691
- Irvine LM (1983) Seaweeds of the British Isles. In, Vol 1, Part 2A: Rhodophyta. Cryptonemiales, Palmariales, Rhodymeniales. Natural History Museum, London, p 113
- Irvine LM, Chamberlain YM (1994) Seaweeds of the British Isles. In, Vol 1, Part 2B: Rhodophyta. Corallinales, Hildenbrandiales. Natural History Museum, London, p 276
- Isaeus M, Malm T, Persson S, Svensson A (2004) Effects of filamentous algae and sediment on recruitment and survival of *Fucus serratus* (Phaeophyceae) juveniles in the eutrophic Baltic Sea. *European Journal of Phycology* 39:301-307

J

- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner MJ, Warner RR (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293:629-637

- Jaschinski S, Brepohl DC, Sommer U (2008) Carbon sources and trophic structure in an eelgrass *Zostera marina* bed, based on stable isotope and fatty acid analyses. *Marine Ecology Progress Series* 358:103-114
- Jeffries HP (1972) Fatty-acid ecology of a tidal marsh. *Limnology and Oceanography* 17:433-440
- Jenkins SR, Hawkins SJ, Norton TA (1999a) 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
- Jenkins SR, Hawkins SJ, Norton TA (1999b) Interaction between a furoid canopy and limpet grazing in structuring a low shore intertidal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 233:41-63
- Jenkins SR, Norton TA, Hawkins SJ (1999c) Interactions between canopy forming algae in the eulittoral zone of sheltered rocky shores on the isle of Man. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79:341-349
- Jenkins SR, Norton TA, Hawkins SJ (2004) Long term effects of *Ascophyllum nodosum* canopy removal on mid shore community structure. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84:327-329
- Jennings S, Pinnegar JK, Polunin NVC, Warr KJ (2002) Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure. *Marine Ecology Progress Series* 226:77-85
- Jennings S, Reñones O, Morales-Nin B, Polunin NVC, Moranta J, Coll J (1997) Spatial variation in the ^{15}N and ^{13}C stable isotope composition of plants, invertebrates and fishes on Mediterranean reefs: implications for the study of trophic pathways. *Marine Ecology Progress Series* 146:109-116
- Jennings S, Warr KJ (2003) Environmental correlates of large-scale spatial variation in the $\delta^{15}\text{N}$ of marine animals. *Marine Biology* 142:1131-1020
- Jiménez C, Figueroa FL, Salles S, Aguilera J, Mercado J, Viñegla B, Flores-Moya A, Lebert M, Häder D-P (1998) Effects of solar radiation on photosynthesis and photoinhibition in red macrophytes from an intertidal system of southern Spain. *Botanica marina* 41:329-338
- Johansson G, Snoeijs P (2002) Macroalgal photosynthetic responses to light in relation to thallus morphology and depth zonation. *Marine Ecology Progress Series* 244:63-72
- Johnson SC, Scheibling RE (1987) Structure and dynamics of epifaunal assemblages on intertidal macroalgae *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* in Nova Scotia, Canada. *Marine Ecology Progress Series* 37:209-227
- Johnston AM, Raven JA (1986) The analysis of photosynthesis in air and water of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. *Oecologia* 69:288-295
- Johnston AM, Raven JA (1987) The C_4 -like characteristics of the intertidal macroalga *Ascophyllum nodosum* (L. Le Jolis (Fucales, Phaeophyta). *Phycologia* 26:159-166

K

- Kach DJ, Ward JE (2008) The role of marine aggregates in the ingestion of picoplankton-size particles by suspension-feeding molluscs. *Marine Biology* 153:797-805
- Kaehler S, Froneman PW (2002) Herbivore-mediated increase in the photosynthetic capacity of marine biofilms: indirect effects of changing microalgal assemblage composition. *Marine Ecology Progress Series* 234:15-22
- Kaehler S, Pakhomov EA, McQuaid CD (2000) Trophic structure of the marine food web at the Prince Edward Islands (Southern Ocean) determined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Marine Ecology Progress Series* 208:13-20

- Kang C-K, Choy EJ, Son Y (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
- Kang C-K, Sauriau P-G, Richard P, Blanchard GF (1999) Food sources of the infaunal suspension-feeding bivalve *Cerastoderma edule* in a muddy sandflat of Marennes-Oléron Bay, as determined by analyses of carbon and nitrogen stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* 187:147-158
- Kanwisher JW (1966) Photosynthesis and respiration in some seaweeds. In: Barnes H (ed) *Some Contemporary studies in marine science*. Allen and Unwin Ltd., London, UK, p 407-420
- Kawamitsu Y, Boyer JS (1999) Photosynthesis and carbon storage between tides in a brown alga, *Fucus vesiculosus*. *Marine Biology* 133:361-369
- Keith ML, Anderson GM, Eichler R (1964) Carbon and oxygen isotopic composition of mollusk shells from marine and fresh-water environments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 28:1757-1786
- Kelly L, Collier L, Costello MJD, M, McGarvey S, Kraan S, Morrissey J, Guiry MD (2001) Impact assessment of hand and mechanical harvesting of *Ascophyllum nodosum* on regeneration and biodiversity, Marine Institute, Dublin
- Keser M (1978) Ecological effects of harvesting on the growth of *Ascophyllum nodosum* and the growth dynamics of *Fucus*. University of Maine, Orono
- Keser M, Larson BR (1984a) Colonization and growth dynamics of three species of *Fucus*. *Marine Ecology Progress Series* 15:125-134
- Keser M, Larson BR (1984b) Colonization and growth of *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyta) in Maine. *Journal of Phycology* 20:83-87
- Khailov KM, Burlakova ZP (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
- Kinney EH, Roman CT (1998) Response of primary producers to nutrient enrichment in a shallow estuary. *Marine Ecology Progress Series* 163:89-96
- Kirk JTO (2000) *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge University Press
- Kirkman H, Reid DD (1979) A study of the role of the seagrass *Posidonia australis* in the carbon budget of an estuary. *Aquatic Botany* 7:173-183
- Knight M, Parke M (1950) A biological study of *Fucus vesiculosus* L. and *F. serratus* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 29:439-514
- Kruger LM, Griffiths CL (1998) Sea anemones as secondary consumers on rocky shores in the south-western Cape, South Africa. *Journal of Natural History* 32:629-644
- Kukert H, Riebesell U (1998) Phytoplankton carbon isotope fractionation during a diatom spring bloom in a Norwegian fjord. *Marine Ecology Progress Series* 173:127-137
- Kuosa H, Kivi K (1989) Bacteria and heterotrophic flagellates in the pelagic carbon cycle in the northern Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series* 53:93-100

L

- Largo DB, Fukami K, Adachi M, Nishijima T (1997) Direct enumeration of bacteria from macroalgae by epifluorescence microscopy as applied to the fleshy red algae *Kappaphycus alvarezii* and *Gracilaria* spp. (Rhodophyta). *Journal of Phycology* 33:554-557
- Laurand S, Riera P (2006) Trophic ecology of the supralittoral rocky shore (Roscoff, France): a dual stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) and experimental approach. *Journal of Sea Research* 56:27-36
- Lawton JH (1993) Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 8:409-413
- Laylock RA (1974) The detrital food chain based on seaweeds. I. Bacteria associated with the surface of *Laminaria* fronds. *Marine Biology* 25:223-231
- Lazo ML, Chapman ARO (1996) Effects of harvesting on *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. (Fucales, Phaeophyta): a demographic approach. *Journal of Applied Phycology* 8:87-103
- Lee RE (1989) *Phycology*. Cambridge University Press, Cambridge
- Lemos L, Boliches J, Toranzo AE (1985) Eficacia de la homogenización como método para el recuento de bacterias epifitas de algas marinas. *Thalassas* 3:17-21
- Lewis JR (1964) *The ecology of rocky shores*. English Universities Press, London
- Lilley SA, Schiel DR (2006) Community effects following the deletion of a habitat-forming alga from rocky shores. *Oecologia* 148:672-681
- Linley EAS, Newell RC, Bosma SA (1981) Heterotrophic utilisation of mucilage released during fragmentation of kelp (*Ecklonia macima* and *Laminaria pallida*). I. Development of microbial communities associated with the degradation of kelp mucilage. *Marine Ecology Progress Series* 4:31-41
- Little C, Kitching JA (1996) *The biology of rocky shores*. Oxford University Press, New York
- Littler MM, Murray SN, Arnold KE (1979) Seasonal variations in net photosynthetic performance and cover of intertidal macrophytes. *Aquatic Botany* 7:35-46
- Lizon F, Seuront L, Lagadeuc Y (1998) Photoadaptation and primary production study in tidally mixed coastal waters using a Lagrangian model. *Marine Ecology Progress Series* 169:43-54
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P (2002) *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press, Oxford

M

- Magalhaes CM, Bordalo AA, Wiebe WJ (2003) Intertidal biofilms on rocky substratum can play a major role in estuarine carbon and nutrient dynamics. *Marine Ecology Progress Series* 258:275-281
- Maggs CA, Hommersand MH (1993) Seaweeds of the British Isles. In, Vol 1, Part 3A: Rhodophyta. Ceramiales. Natural History Museum, London, p 444
- Mann KH (1972) Ecological energetics of the sea-weed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. II. Productivity of the seaweeds. *Marine Biology* 14:199-209
- Mann KH (1973) Seaweeds: Their productivity and strategy for growth. *Science* 182:975-981
- Mann KH (2000) *Ecology of coastal waters: with implications for management*. Blackwell Science, Inc.
- Marples TG (1966) A radionuclide tracer study of arthropod food chains in a *Spartina* salt marsh ecosystem. *Ecology* 47:270-277

- Martin S, Clavier J, Guarini J-M, Chauvaud L, Hily C, Grall J, Thouzeau G, Jean F, Richard J (2005) Comparison of *Zostera marina* and maerl community metabolism. *Aquatic Botany* 83:161-174
- Martin S, Thouzeau G, Richard M, Chauvaud L, Jean F, Clavier J (2007) Benthic community respiration in areas impacted by the invasive mollusk *Crepidula fornicata*. *Marine Ecology Progress Series* 347:51-60
- Masterson P, Arenas F, Thompson RC, Jenkins SR (2008) Interaction of top down and bottom up control factors in intertidal rockpools: effects on early successional macroalgal community composition, abundance and productivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 363:12-20
- Mathieson AC, Shipman JW, O'Shea JR, Hasevlat RC (1976) Seasonal growth and reproduction of estuarine fucoid algae in New England. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 25:273-284
- Mazure HGF, Field JG (1980) Density and ecological importance of bacteria on kelp fronds in an upwelling region. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 43:173-182
- McConnaughey TA, Burdett J, Whelan JF, Paull CK (1997) Carbon isotopes in biological carbonates: respiration and photosynthesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 61:611-622
- McHughes DJ (2003) A guide to the seaweed industry. Report No. 441, FAO, Rome
- Medernach L, Jordana E, Grémare A, Nozais C, Charles F, Amouroux JM (2000) Population dynamics, secondary production and calcification in a Mediterranean population of *Ditrupa arietina* (Annelida: Polychaeta). *Marine Ecology Progress Series* 199:171-184
- Menge BA (1976) Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs* 46:355-393
- Middelboe AL, Binzer T (2004) Importance of canopy structure on photosynthesis in single- and multi-species assemblages of marine macroalgae. *Oikos* 107:422-432
- Middelburg JJ, Duarte CM, Gattuso J-P (2005) Respiration in coastal benthic communities. In: del Giorgio PA, Williams GA (eds) *Respiration in aquatic ecosystems*. Oxford University Press, Oxford, p 206-224
- Migné A, Davoult D (2002) Experimental nutrition in the soft coral *Alcyonium digitatum* (Cnidaria: Octocorallia): removal rate of phytoplankton and zooplankton. *Cahiers de Biologie Marine* 43:9-16
- Migné A, Davoult D, Gattuso J-P (1998) Calcium carbonate production of a dense population of the brittle star *Ophiothrix fragilis* (Echinodermata: Ophiuroidea): role in the carbon cycle of a temperate coastal ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 173:305-308
- Migné A, Davoult D, Spilmont N, Menu D, Boucher G, Gattuso J-P, Rybarczyk H (2002) A closed-chamber CO₂-flux method for estimating intertidal primary production and respiration under emersed conditions. *Marine Biology* 140:865-869
- Migné A, Spilmont N, Davoult D (2004) In situ measurements of benthic primary production during emersion: seasonal variations and annual production in the Bay of Somme (eastern English Channel, France). *Continental Shelf Research* 24:1437-1449
- Milliman JD (1993) Production and accumulation of calcium carbonate in the ocean: budget of a nonsteady state. *Global Biogeochemical Cycles* 7:927-957
- Minagawa M, Wada E (1984) Stepwise enrichment of ¹⁵N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48:1135-1140
- Molis M, Körner J, Ko YW, Kim JH, Wahl M (2006) Inducible responses in the brown seaweed *Ecklonia cava*: the role of grazer identity and season. *Journal of Ecology* 94:243-249

- Moncreiff CA, Sullivan MJ (2001) Trophic importance of epiphytic algae in subtropical seagrass beds: evidence from multiple stable isotope analyses. *Marine Ecology Progress Series* 215:93-106
- Munda IM (1987) Distribution and use of some economically important seaweeds in Iceland. *Hydrobiologia* 151/152:257-260
- Murthy MS, Ramakrishna T, Sarat Babu GV (1986) Estimation of net primary productivity of intertidal seaweeds_ Limitations and latent problems. *Aquatic Botany* 23:383-387

N

- Naeem S (2006) Expanding scales on biodiversity-based research: challenges and solutions for marine systems. *Marine Ecology Progress Series* 311:273-283
- Nicotri ME (1980) Factors involved in herbivore food preference. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 42:13-26
- Niell FX (1977) Rocky intertidal benthic systems in temperate seas: a synthesis of their functional performances. *Helgoland Marine Research* 30:315-333
- Niell FX (1979) Sobre la biología de *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. en Galicia. III. Biometría, crecimiento y producción. *Investigaciones Pesqueras* 43:501-218
- Norkko A, Thrush SF, Cummings VJ, Gibbs MM, Andrew NL, Norkko J, Schwarz A (2007) Trophic structure of coastal antarctic food webs associated with changes in sea ice and food supply. *Ecology* 88:2810-2820
- Norling P, Kautsky N (2007) Structural and functional effects of *Mytilus edulis* on diversity of associated species and ecosystem functioning. *Marine Ecology Progress Series* 351:163-175
- Norton TA, Hawkins SJ, Manley NL, Williams GA, Watson DC (1990) Scraping a living: a review of littorinid grazing. *Hydrobiologia* 193:117-138

O

- O'Connor NE, Bruno JF (2007) Predatory fish loss affects the structure and functioning of a model marine food web. *Oikos* 116:2027-2038
- O'Connor NE, Crowe TP (2005) Biodiversity loss and ecosystem functioning: distinguishing between number and identity of species. *Ecology* 86:1783-1796
- O'Neill R (1971) Function minimization using a simplex procedure. *Algorithm AS 47. Applied Statistics* 21:338-345

P

- Page HM, Lastra M (2003) Diet of intertidal bivalves in the Ria de Arosa (NW Spain): evidence from stable C and N isotope analysis. *Marine Biology* 143:519-532
- Page HM, Reed DC, Brzezinski MA, Melak JM, Dugan JE (2008) Assessing the importance of land and marine sources of organic matter to kelp forest food webs. *Marine Ecology Progress Series* 360:47-62

- Paine RT (2002) Trophic control of production in a rocky intertidal community. *Science* 296:736-739
- Paine RT, Vadas RL (1969) The effects of grazing by sea urchins, *Stongylocentrotus* spp., on benthic algal populations. *Limnology and Oceanography* 14:710-719
- Parsons TR, Takahashi M, Hargrave B (1984) Biological Oceanographic processes. Butterworth-Heibemann, Exeter
- Pavia H, Carr H, Aberg P (1999) Habitat 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
- Pavia H, Cervin G, Lindgren A, Aberg P (1997) Effects of UV-B radiation and simulated herbivory on phlorotannins in the brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Marine Ecology Progress Series* 157:139-146
- Pavia H, Toth GB (2000) Inducible chemical resistance to herbivory in the brown seaweed *Ascophyllum nodosum*. *Ecology* 81:3212-3225
- Penhale PA, Smith WO (1977) Excretion of dissolved organic carbon by eelgrass (*Zostera marina*) and its epiphytes. *Limnology and Oceanography* 22:400-407
- Peterson BJ (1999) Stable isotope as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs: a review. *Acta Oecologia* 20:479-487
- Peterson BJ, Fry B (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:293-320
- Peterson BJ, Howarth RW, Garritt RH (1985) Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. *Science* 227:1361-1363
- Petratis PS, Dudgeon SR (2005) Divergent succession and implications for alternative states on rocky intertidal shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 326:14-26
- Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 93:703-718

Q

- Quadir A, Harrison PJ, DeWreede RE (1979) The effects of emergence and submergence on the photosynthesis and respiration of marine macrophytes. *Phycologia* 18:83-88

R

- Raffaelli D, Hawkins SJ (1999) Intertidal ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
- Rangeley RW, Kramer DL (1995) Use of rocky intertidal habitats by juvenile pollock *Pollachius virens*. *Marine Ecology Progress Series* 126:9-17
- Rangeley RW, Thomas MLH (1987) Predatory behaviour of juvenile shore crab *Carcinus maenas* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 108:191-197
- Raven JA, Johnston AM, Kübler JE, Korb R, McInroy SG, Handley LL, Scrimgeour CM, Walker DI, Beardall J, Vanderklift MA, Fredriksen S, Dunton KH (2002) Mechanistic interpretation of carbon isotope discrimination by marine macroalgae and seagrasses. *Functional Plant Biology* 29:355-378
- Raven JA, Walker DI, Johnston AM, Handley LL, Kübler JE (1995) Implications of ^{13}C natural abundance measurements for photosynthetic performance by marine macrophytes in their natural environment. *Marine Ecology Progress Series* 123:193-205

- Revsbech N, P, Jorgensen B, B, Brix O (1981) Primary Production of Microalgae in Sediments Measured by Oxygen Microprofile, $H^{14}CO_3^{2-}$ Fixation, and Oxygen Exchange Methods. *Limnology and Oceanography* 26:717-730
- Ricciardi A (2001) Facilitative interactions among aquatic invaders: is an “invasional meltdown” occurring in the Great Lakes? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:2513-2525
- Riera P (1995) Origine et devenir de la matière organique dans un écosystème estuarien à vocation conchylicole. Utilisation du traçage isotopique naturel. Université Bordeaux I, Bordeaux
- Riera P (1998) $\delta^{15}N$ of organic matter sources and benthic invertebrates along an estuarine gradient in Marennes-Oleron bay (France): implications for the study of trophic structure. *Marine Ecology Progress Series* 166:143-150
- 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, Montagna PA, Kalke RD, Richard P (2000a) Utilization of estuarine organic matter during growth and migration by juvenile brown shrimp *Penaeus aztecus* in a South Texas estuary. *Marine Ecology Progress Series* 199:205-216
- 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, Stal L, 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, Stal LJ, Nieuwenhuize J (2000b) Heavy $\delta^{15}N$ in intertidal benthic algae and invertebrates in the Scheldt Estuary (The Netherlands): effect of river nitrogen inputs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51:365-372
- Riera P, Stal LJ, Nieuwenhuize J, Richard P, Blanchard GF, Gentil F (1999) Determination of food sources for benthic invertebrates in a salt marsh (Aiguillon Bay, France) by carbon and nitrogen stable isotopes: importance of locally produced sources. *Marine Ecology Progress Series* 187:301-307
- Roberts CM, Hawkins JP (1999) Extinction risk in the sea. *Trends in Ecology and Evolution* 14:241-246
- Roberts JM, Davies PS, Fixter LM, Preston T (1999) Primary site and initial products of ammonium assimilation in the symbiotic sea anemone *Anemonia viridis*. *Marine Biology* 135:223-236
- Rodhouse PG, Roden CM, Ryan TH (1985) Production of mussels, *Mytilus edulis*, in suspended culture and estimates of carbon and nitrogen flow: Killary Harbour, Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 65:55-68
- Rodríguez-Graña L, Calliari D, Conde D, Sellanes J, Urrutia R (2008) Food web of a SW Atlantic shallow coastal lagoon: spatial environmental variability does not impose substantial changes in the trophic structure. *Marine Ecology Progress Series* 362:69-83
- Roman CT, Able KW, Lazzari MA, Heck KL (1990) Primary productivity of angiosperm and macroalgae dominated habitats in a New England salt marsh: a comparative analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 30:35-45
- Ropes JW (1968) The feeding habits of green crab, *Carcinus maenas* (L.). *Fisheries Bulletin* 67:183-203

Rowe GT, Cruz Kaegi ME, Morse JW, Boland GS, Escobar Briones EG (2002) Sediment community metabolism associated with continental shelf hypoxia, northern Gulf of Mexico. *Estuaries and Coasts* 25:1097-1106

S

- Sacchi CF, Testard P, Voltolina D (1977) Recherches sur le spectre trophique comparé de *Littorina saxatilis* (Olivi) et de *L. nigrolineata* (Gray) (Gastropoda, Prosobranchia) sur la grève de Roscoff. *Cahiers de Biologie Marine* 28:499-505
- Sagarin RD, Gaines SD, Gaylord B (2006) Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology and Evolution* 21:524-530
- Sarà 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
- Schaffelke B, Klumpp DW (1997) Biomass and productivity of tropical macroalgae on three nearshore fringing reefs in the central Great Barrier Reef, Australia. *Botanica marina* 40:373-383
- Scherrer B (1984) Biostatistique. Gagné Ltée, Québec
- Schwinghamer P, Hargrave B, Peer D, Hawkins CM (1986) Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. *Marine Ecology Progress Series* 31:131-142
- Sharp GJ (1987) *Ascophyllum nodosum* and its harvesting in Eastern Canada. Report No. 281, Food and Agriculture Organization of the United Nations
- Sieburth JM (1969) Studies on algal substances in the sea. III The production of extracellular organic matter by littoral marine algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 3:290-309
- Sieburth JM, Tootle JL (1981) Seasonality of microbial fouling on *Ascophyllum nodosum* (L.) LeJol., *Fucus vesiculosus* L., *Polysiphonia lanosa* (L.) Tandy and *Chondrus crispus* Stackh. *Journal of Phycology* 17:57-64
- Smith SV (1981) Marine macrophytes as a global carbon sink. *Science* 211:838-840
- Soetaert K, Middelburg JJ, Herman PMJ, Buis K (2000) On the coupling of benthic and pelagic biogeochemical models. *Earth-Science Reviews* 51:173-201
- Soneira A, Niell FX (1975) Sobre la biología de *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis en Galicia. I. Distribucion y abundancia en la ria de Vigo. *Investigaciones Pesqueras* 39:43-59
- South GR, Whittick A (1987) Introduction to phycology. Blackwell Scientific Publisher, Oxford, UK
- Spilmont N, Davoult D, Migné A (2006) Benthic primary production during emersion: in situ measurements and potential primary production in the Seine Estuary (English Channel, France). *Marine Pollution Bulletin* 53:49-55
- Spilmont N, Migné A, Lefebvre A, Artigas LF, Rauch M, Davoult D (2005) Temporal variability of intertidal benthic metabolism under emersed conditions in an exposed sandy beach (Wimereux, Eastern English Channel, France). *Journal of Sea Research* 53:161-167
- Steneck RS, Watling L (1982) Feeding capabilities and limitation of herbivorous molluscs: a functional group approach. *Marine Biology* 68:299-319
- Stengel DB, Dring MJ (1998) Seasonal variation in the pigment content and photosynthesis of different thallus regions of *Ascophyllum nodosum* (Fucales, Phaeophyta) in relation to position in the Canopy. *Phycologia* 37:259-268

Stuart V, Lucas MI, Newell RC (1981) Heterotrophic utilisation of particulate matter from the kelp *Laminaria pallida*. Marine Ecology Progress Series 4:337-348

T

- 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
- Tamelaender T, Renaud PE, Hop H, Carroll ML, Ambrose WGJ, Hobson KA (2006) Trophic relationships and pelagic–benthic coupling during summer in the Barents Sea Marginal Ice Zone, revealed by stable carbon and nitrogen isotope measurements. Marine Ecology Progress Series 310:33-46
- Tenore K, Cammen L, Findlay SEG, Phillips N (1982) Perspectives of research on detritus: do factors controlling the availability of detritus to macroconsumers depend on its sources? Journal of Marine Research 40:473-490
- Terry LA, Moss BL (1980) The effect of photoperiod on receptacle initiation in *Ascophyllum nodosum* (L.) le Jol. British Phycology Journal 15:291-301
- Thayer GW, Parker PL, LaCroix MW, Fry B (1978) The stable carbon isotope ratio of some components of an eelgrass, *Zostera marina*, bed. Oecologia 35:1-12
- Thornton DCO (2004) Formation of transparent exopolymeric particles (TEP) from macroalgal detritus. Marine Ecology Progress Series 282:1-12
- Thouzeau G, Grall J, Clavier J, Chauvaud L, Jean F, Leynaert A, Longphuit SN, Amice E, Amouroux D (2007) Spatial and temporal variability of benthic biogeochemical fluxes associated with macrophytic and macrofaunal distributions in the Thau lagoon (France). Estuarine, Coastal and Shelf Science 72:432-446
- Tilman D (2001) Functional diversity. In: Encyclopedia of Biodiversity, Vol 3. Academic Press, p 109-121
- Törnblom E, Sondergaard M (1999) Seasonal dynamics of bacteria biomass and production on eelgrass *Zostera marina* leaves. Marine Ecology Progress Series 179:231-240
- Trussell GC, Ewanchuk PJ, Bertness MD (2003) Trait-mediated effects in rocky intertidal food chains: predator risk cues alter prey feeding rates. Ecology 84:629-640

U

- Ugarte RA, Sharp GJ (2001) A new approach to seaweed management in Eastern Canada: the case of *Ascophyllum nodosum*. Cahiers de Biologie Marine 42:63-70
- Ugarte RA, Sharp GJ, Moore HB (2006) Changes in the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. plant morphology and biomass produced by cutter rake harvests in southern New Brunswick, Canada. Journal of Applied Phycology 18:351-359
- Underwood AJ (1973) Studies on zonation of intertidal prosobranch molluscs in the Plymouth region. Journal of Animal Ecology 42:353-372

V

- Vadas RL, Wright WA, Beal BF (2004) Biomass and productivity of intertidal rockweeds (*Ascophyllum nodosum* LeJolis) in Cobscook Bay Northeastern Naturalist 11:123-142
- Vadas RL, Wright WA, Miller SL (1990) Recruitment of *Ascophyllum nodosum*: wave action as a source of mortality. Marine Ecology Progress Series 61:263-272
- Valiela I (1995) Marine ecological processes. Springer-Verlag New York, Inc., New York
- Van Alstyne KL, Ehlig JM, Whitman SL (1999) Feeding preferences for juvenile and adult algae depend on algal stage and herbivore species. Marine Ecology Progress Series 180:179-185
- van der Meer J, Heip CHR, Herman PMJ, Moens HT, van Oevelen D (2005) Measuring the flow of energy and matter in marine benthic animal populations. In: Eleftheriou A, McIntyre AD (eds) Methods for the study of marine benthos. Blackwell Publishing Company, Oxford, p 418
- Van Praët M (1983) Régime alimentaire des actinies. Bulletin de la Société Zoologique de France 108:403-407
- Vander Zanden MJ, Rasmussen JB (2001) Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. Limnology and Oceanography 46:2061-2066
- Vanderklift MA, Ponsard S (2003) Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. Oecologia 136:169-182
- Viejo RM, Aberg P (2003) Temporal and spatial variation in the density of mobile epifauna and grazing damage in the seaweed *Ascophyllum nodosum*. Marine Biology 142:1229-1241
- Viejo RM, Aberg P, Cervin G, Lindegarth M (1999) The interactive effects of adult canopy, germling density and grazing on germling survival of the rockweed *Ascophyllum nodosum*. Marine Ecology Progress Series 187:113-120
- Vizzini S, Mazzola A (2003) Seasonal variations in the stable carbon and nitrogen isotope ratios ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) of primary producers and consumers in a western Mediterranean coastal lagoon. Marine Biology 142:1009-1018

W

- Wada S, Aoki MN, Tsuchiya Y, Sato T, Shinagawa H, Hama T (2007) Quantitative and qualitative analyses of dissolved organic matter released from *Ecklonia cava* Kjellman, in Oura Bay, Shimoda, Izu Peninsula, Japan. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 349:344-358
- Wafar M, L'Helguen S, Raikar V, Maguer J-F, Le Corre P (2004) Nitrogen uptake by size-fractionated plankton in permanently well-mixed temperate coastal waters. Journal of Plankton Research 26:1207-1218
- Walker BH (1995) Conserving biological diversity through ecosystem resilience. Conservation Biology 9:747-752
- Walker BH, Kinzig A, Langridge J (1999) Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. Ecosystems 2:95-113
- Ware JR, Smith SV, Reaka-kudha ML (1991) Coral reefs: sources or sinks of atmospheric CO_2 ? Coral Reefs 11:127-130
- Watson DC, Norton TA (1985) Dietary preferences of the common periwinkle, *Littorina littorea* (L.). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 88:193-211

- Watson DC, Norton TA (1987) The habitat and feeding preferences of *Littorina obtusata* (L.) and *L. mariae* Sacchi et Rastelli. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 112:61-72
- Webb WL, Newton M, Starr D (1974) Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*. A mathematical model. *Oecologia* 17:281-291
- Weinbauer MG, Velimirov B (1995) Biomass and secondary production of the temperate gorgonina coral *Eunicella cavolini* (Coelenterata: Octocorallia). *Marine Ecology Progress Series* 121:211-216
- Westlake DF (1963) Comparisons of plant productivity. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 38:385-425
- Wiencke C, Rahmel J, Karsten U, Weykam G, Kirst G (1993) Photosynthesis of marine macroalgae from Antarctica : light and temperature requirements. *Botanica Acta* 106:78-87
- Wiencke C, Fisher G (1990) Growth and stable carbon isotope composition of cold-water macroalgae in relation to light and temperature. *Marine Ecology Progress Series* 65:283-292
- Wikström SA, Kautsky L (2007) Structure and diversity of invertebrate communities in the presence and absence of canopy-forming *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72:168-176
- Williams GA (1995) Maintenance of zonation patterns in two species of flat periwinkle, *Littorina obtusata* and *L. mariae*. *Hydrobiologia* 309:143-150
- Williams SL, Dethier MN (2005) High and dry: variation in net photosynthesis of the intertidal seaweed *Fucus gardneri*. *Ecology* 86:2373-2379
- Wu RSS, Levings CD (1979) Energy flow and population dynamics of the barnacle *Balanus glandula*. *Marine Biology* 54:83-89

γ

- Yamamuro M (1999) Importance of epiphytic cyanobacteria as food sources for heterotrophs in a tropical seagrass bed. *Coral Reefs* 35:1-12
- Yokoyama H, Tamaki A, Harada K, Shimoda K, Koyama K, Ishihi Y (2005) Variability of diet-tissue isotopic fractionation in estuarine macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 296:115-128

Annexe 1

Résultats des tests de Kruskal-Wallis réalisés au cours de l'étude de l'effet du retrait de la canopée d'*A. nodosum* :

- **Tableau 1.1.** : Résultats des tests de Kruskal-Wallis utilisés pour tester les différences de pourcentage de recouvrement d'*Ascophyllum nodosum* et de *Fucus vesiculosus*.
- **Tableau 1.2.** : Résultats des tests de Kruskal-Wallis utilisés pour tester les différences de longueurs d'*Ascophyllum nodosum*.
- **Tableau 1.3.** : Résultats des tests de Kruskal-Wallis utilisés pour tester les différences de biomasses d'*Ascophyllum nodosum*.
- **Tableau 1.4.** : Résultats des tests de Kruskal-Wallis utilisés pour tester les différences de métabolisme.
- **Tableau 1.5.** : Résultats des tests de Kruskal-Wallis utilisés pour tester les différences du nombre de taxons de macroalgues.
- **Tableau 1.6.** : Résultats des tests de Kruskal-Wallis utilisés pour tester les différences du nombre de taxons de macroalgues gazonnantes.
- **Tableau 1.7.** : Résultats des tests de Kruskal-Wallis utilisés pour tester les différences du nombre de taxons et de densités de la macrofaune.
- **Tableau 1.8.** : Résultats des tests de Kruskal-Wallis utilisés pour tester les différences du nombre de taxons et de densités de la macrofaune vagile.
- **Tableau 1.9.** : Résultats des tests de Kruskal-Wallis utilisés pour tester les différences de densités des brouteurs et de *Littorina obtusata*.
- **Tableau 1.10.** : Résultats des tests de Kruskal-Wallis utilisés pour tester les différences de nombres de taxons sessiles et suspensivores.
- **Tableau 1.11.** : Résultats des tests de Kruskal-Wallis utilisés pour tester les différences de nombres de taxons carnivores.

Tableau 1.1. : Résultats des tests de Kruskal-Wallis (Hc) réalisés sur les données de pourcentage de recouvrement d'*Ascophyllum nodosum* et de *Fucus vesiculosus*, lors de l'étude de l'effet du retrait de la canopée sur la structure de la communauté : entre les zones à chaque date d'échantillonnage (variations spatiales) et entre les date d'échantillonnage au sein de chaque zone (variations temporelles). Pour chaque zone et chaque date, n = 8. n.s. Différence non significatives au seuil de probabilité de 5%, * : $p \leq 0,05$, ** : $p \leq 0,01$, *** : $p \leq 0,001$.

<i>Ascophyllum nodosum</i>					
Variations spatiales	Hc		Variations temporelles	Hc	
T0	5,43	n.s.	zone 0	27,64	***
T7	21,28	***	zone 20	10,94	*
T12	23,09	***	zone 80	11,63	*
T19	21,60	***	zone 1	4,19	n.s.
T24	23,17	***			
<i>Fucus vesiculosus</i>					
Variations spatiales	Hc		Variations temporelles	Hc	
T0	0,30	n.s.	zone 0	28,05	***
T7	17,86	***	zone 20	12,49	*
T12	20,25	***	zone 80	14,50	**
T19	22,42	***	zone 1	4,65	n.s.
T24	22,82	***			

Tableau 1.2. : Résultats des tests de Kruskal-Wallis (Hc) réalisés sur les données longueurs d'*Ascophyllum nodosum*, lors de l'étude de l'effet du retrait de la canopée sur la structure de la communauté : entre les zones à chaque date d'échantillonnage (variations spatiales; n_1 , n_2 , n_3 et n_4 est le nombre d'individus mesurés sur les zones 0, 20, 80 et 1 respectivement) et entre les date d'échantillonnage au sein de chaque zone (variations temporelles; n_1 , n_2 , n_3 , n_4 et n_5 est le nombre d'individus mesuré sur la zone considérée respectivement à T0, T7, T12, T19, T24). n.s. Différence non significatives au seuil de probabilité de 5%, * : $p \leq 0,05$, ** : $p \leq 0,01$, *** : $p \leq 0,001$.

Variations spatiales	Hc	n_1 , n_2 , n_3 , n_4		Variations temporelles	Hc	n_1 , n_2 , n_3 , n_4 , n_5	
T0	8,17	76, 74, 104, 77	*	zone 0	65,44	76, 10, 6, 9, 11	***
T7	72,24	10, 77, 110, 61	***	zone 20	143,97	74, 77, 85, 86, 53	***
T12	50,38	6, 85, 138, 106	***	zone 80	21,16	104, 110, 138, 103, 92	***
T19	31,41	9, 86, 103, 92	***	zone 1	8,85	77, 61, 106, 92, 106	n.s.
T24	61, 57	11, 53, 92, 106	***				

Tableau 1.3. : Résultats des tests de Kruskal-Wallis (Hc) réalisés sur les données de biomasses d'*Ascophyllum nodosum*, lors de l'étude de l'effet du retrait de la canopée sur la structure de la communauté : entre les zones à chaque date d'échantillonnage (variations spatiales) et entre les date d'échantillonnage au sein de chaque zone (variations temporelles) Pour chaque zone et chaque date, n = 8. n.s. Différence non significatives au seuil de probabilité de 5%, * : $p \leq 0,05$, ** : $p \leq 0,01$, *** : $p \leq 0,001$.

Variations spatiales	Hc		Variations temporelles	Hc	
T0	1,38	n.s.	zone 0	21,67	***
T7	16,31	***	zone 20	15,22	**
T12	19,73	***	zone 80	1,74	n.s.
T19	13,51	**	zone 1	1,95	n.s.
T24	19,85	***			

Tableau 1.4. : Résultats des tests de Kruskal-Wallis (Hc) réalisés sur les données de production primaire brute globale (PPB) et de respiration de la communauté benthique (RC), lors de l'étude de l'effet du retrait de la canopée sur le métabolisme de la zone, entre les zones à chaque date d'échantillonnage (variations spatiales) et entre chaque date où les mesures ont été réalisées sur les quatre zones pour chaque zone (variations temporelles). Pour chaque zone et chaque date, n = 3 pour les deux mesures de flux. n.s. Différences non significatives au seuil de probabilité de 5%; * Différences significatives au seuil de 5% ($p \leq 0,05$).

Variations spatiales	PPB		RC		Variations temporelles	PPB		RC	
	Hc		Hc			Hc		Hc	
T12	2,69	n.s.	1,25	n.s.	zone 0	3,45	n.s.	5,42	n.s.
T19	2,28	n.s.	1,31	n.s.	zone 20	5,96	*	5,6	*
T25	2,28	n.s.	1,05	n.s.	zone 80	5,6	*	5,42	n.s.
					zone 1	2,49	n.s.	0,62	n.s.

Tableau 1.5. : Résultats des tests de Kruskal-Wallis (Hc) réalisés sur les données du nombre de taxons de macroalgues, lors de l'étude de l'effet du retrait de la canopée sur la structure de la communauté : entre les zones à chaque date d'échantillonnage (variations spatiales) et entre les date d'échantillonnage au sein de chaque zone (variations temporelles) Pour chaque zone et chaque date, n = 8. n.s. Différence non significatives au seuil de probabilité de 5%, * : $p \leq 0,05$, ** : $p \leq 0,01$, *** : $p \leq 0,001$.

Variations spatiales	Hc		Variations temporelles	Hc	
T0	0,89	n.s.	zone 0	5,32	n.s.
T7	3,76	n.s.	zone 20	16,61	**
T12	7,65	n.s.	zone 80	15,46	**
T19	16,01	***	zone 1	28,75	***
T24	16,65	***			

Tableau 1.6. : Résultats des tests de Kruskal-Wallis (Hc) réalisés sur les données du nombre de taxons de macroalgues gazonnantes, lors de l'étude de l'effet du retrait de la canopée sur la structure de la communauté : entre les zones à chaque date d'échantillonnage (variations spatiales) et entre les date d'échantillonnage au sein de chaque zone (variations temporelles) Pour chaque zone et chaque date, n = 8. n.s. Différence non significatives au seuil de probabilité de 5%, * : $p \leq 0,05$, ** : $p \leq 0,01$, *** : $p \leq 0,001$.

Variations spatiales	Hc		Variations temporelles	Hc	
T0	6,99	n.s.	zone 0	9,60	*
T7	2,05	n.s.	zone 20	7,01	n.s.
T12	1,28	n.s.	zone 80	16,14	**
T19	8,60	*	zone 1	24,96	***
T24	10,64	*			

Tableau 1.7. : Résultats des tests de Kruskal-Wallis (Hc) réalisés sur les données du nombre de taxons et des densités de la macrofaune, lors de l'étude de l'effet du retrait de la canopée sur la structure de la communauté : entre les zones à chaque date d'échantillonnage (variations spatiales) et entre les date d'échantillonnage au sein de chaque zone (variations temporelles) Pour chaque zone et chaque date, n = 8. n.s. Différence non significatives au seuil de probabilité de 5%, * : $p \leq 0,05$, ** : $p \leq 0,01$, *** : $p \leq 0,001$.

Nombre de taxons de la macrofaune					
Variations spatiales	Hc		Variations temporelles	Hc	
T0	5,32	n.s.	zone 0	21,31	***
T7	10,63	*	zone 20	14,15	**
T12	15,93	***	zone 80	8,09	n.s.
T19	2,14	n.s.	zone 1	6,09	n.s.
T24	9,31	*			
Densités de la macrofaune					
Variations spatiales	Hc		Variations temporelles	Hc	
T0	1,37	n.s.	zone 0	24,38	***
T7	20,57	***	zone 20	18,36	***
T12	14,39	**	zone 80	7,87	n.s.
T19	2,06	n.s.	zone 1	8,18	n.s.
T24	3,98	n.s.			

Tableau 1.8. : Résultats des tests de Kruskal-Wallis (Hc) réalisés sur les données de nombre de taxons et de densités totales de la macrofaune vagile, lors de l'étude de l'effet du retrait de la canopée sur la structure de la communauté : entre les zones à chaque date d'échantillonnage (variations spatiales) et entre les date d'échantillonnage au sein de chaque zone (variations temporelles) Pour chaque zone et chaque date, n = 8. n.s. Différence non significatives au seuil de probabilité de 5%, * : $p \leq 0,05$, ** : $p \leq 0,01$, *** : $p \leq 0,001$.

Nombre de taxons de la macrofaune vagile					
Variations spatiales	Hc		Variations temporelles	Hc	
T0	8,65	*	zone 0	15,12	**
T7	1,83	n.s.	zone 20	5,33	n.s.
T12	4,43	n.s.	zone 80	4,23	n.s.
T19	8,20	*	zone 1	3,34	n.s.
T24	0,70	n.s.			
Densités de la macrofaune vagile					
Variations spatiales	Hc		Variations temporelles	Hc	
T0	3,03	n.s.	zone 0	24,71	***
T7	20,67	***	zone 20	17,41	**
T12	14,01	**	zone 80	5,72	n.s.
T19	2,15	n.s.	zone 1	8,73	n.s.
T24	2,41	n.s.			

Tableau 1.9. : Résultats des tests de Kruskal-Wallis (Hc) réalisés sur les données de densités des brouteurs et de *Littorina obtusata*, lors de l'étude de l'effet du retrait de la canopée sur la structure de la communauté : entre les zones à chaque date d'échantillonnage (variations spatiales) et entre les date d'échantillonnage au sein de chaque zone (variations temporelles) Pour chaque zone et chaque date, n = 8. n.s. Différence non significatives au seuil de probabilité de 5%, * : $p \leq 0,05$, ** : $p \leq 0,01$, *** : $p \leq 0,001$.

Brouteurs					
Variations spatiales	Hc		Variations temporelles	Hc	
T0	3,57	n.s.	zone 0	21,94	***
T7	20,60	***	zone 20	17,05	**
T12	13,59	**	zone 80	5,82	n.s.
T19	1,99	n.s.	zone 1	8,66	n.s.
T24	2,23	n.s.			
<i>Littorina obtusata</i>					
Variations spatiales	Hc		Variations temporelles	Hc	
T0	2,23	n.s.	zone 0	19,42	***
T7	20,88	***	zone 20	20,19	***
T12	10,00	*	zone 80	12,08	*
T19	0,78	n.s.	zone 1	2,24	n.s.
T24	1,93	n.s.			

Tableau 1.10. : Résultats des tests de Kruskal-Wallis (Hc) réalisés sur les données du nombre de taxons de la macrofaune sessile et de suspensivores, lors de l'étude de l'effet du retrait de la canopée sur la structure de la communauté : entre les zones à chaque date d'échantillonnage (variations spatiales) et entre les date d'échantillonnage au sein de chaque zone (variations temporelles) Pour chaque zone et chaque date, n = 8. n.s. Différence non significatives au seuil de probabilité de 5%, * : $p \leq 0,05$, ** : $p \leq 0,01$, *** : $p \leq 0,001$.

Nombre de taxons de la macrofaune sessile					
Variations spatiales	Hc		Variations temporelles	Hc	
T0	6,04	n.s.	zone 0	21,26	***
T7	16,34	***	zone 20	17,17	**
T12	21,57	***	zone 80	9,50	*
T19	5,16	n.s.	zone 1	13,59	**
T24	14,01	**			
Nombre de taxons suspensivores					
Variations spatiales	Hc		Variations temporelles	Hc	
T0	7,95	*	zone 0	22,74	***
T7	18,11	***	zone 20	16,60	**
T12	21,37	***	zone 80	2,43	n.s.
T19	3,06	n.s.	zone 1	14,11	**
T24	12,04	**			

Tableau 1.11. : Résultats des tests de Kruskal-Wallis (Hc) réalisés sur les données du nombre de taxons carnivores, lors de l'étude de l'effet du retrait de la canopée sur la structure de la communauté : entre les zones à chaque date d'échantillonnage (variations spatiales) et entre les date d'échantillonnage au sein de chaque zone (variations temporelles) Pour chaque zone et chaque date, n = 8. n.s. Différence non significatives au seuil de probabilité de 5%, * : $p \leq 0,05$, ** : $p \leq 0,01$, *** : $p \leq 0,001$.

Variations spatiales	Hc		Variations temporelles	Hc	
T0	3,08	n.s.	zone 0	17,51	**
T7	8,90	*	zone 20	13,60	**
T12	13,39	**	zone 80	13,32	**
T19	0,88	n.s.	zone 1	5,59	n.s.
T24	6,53	n.s.			

Annexe 2

- **Tableau 2. :** Résultats des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney utilisés pour comparer les flux globaux et les flux des zones maintenues sans canopées lors de l'étude expérimentale réalisée sur la zone à *Fucus serratus*

Tableau 2 : Résultats des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney utilisés pour comparer les mesures de métabolisme réalisées sur la zone à *Fucus serratus* entre la production primaire brute globale (PPB) et la production primaire brute de la zone sans canopée (PPBs) d'une part et entre la respiration de la communauté benthique (RC) et la respiration de la communauté benthique de la zone sans canopée (RCs) d'autre part. n_1 et n_2 indiquent le nombre de mesures réalisées sur la zone avec et sans canopée respectivement. n.s. Différence non significatives au seuil de probabilité de 5%, * : $p \leq 0,05$, ** : $p \leq 0,01$, *** : $p \leq 0,001$.

Dates de mesure	PPB vs PPBs			RC vs RCs		
	U		n_1, n_2	U		n_1, n_2
T4	4	*	5, 5	0	**	5, 5
T6	0	**	5, 5	0	**	5, 5
T9	0	n.s.	2, 3	0	n.s.	2, 3
T12	0	*	3, 5	0	*	3, 5
T18	0	*	3, 5	0	*	3, 5

Annexe 3

- **Tableau 3.1.** : Gammes de valeurs des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des sources prélevées lors de l'étude du réseau trophique
- **Tableau 3.2.** : Gammes des valeurs des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs prélevés à l'Ile Verte
- **Tableau 4.3.** : Gammes des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs prélevés à Penmarc'h
- **Tableau 3.4.** : Résultats des tests de Kruskal-Wallis utilisés pour l'étude des variations temporelles des signatures isotopiques

Tableau 3.1. : Gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) des sources échantillonnées lors de l'étude du réseau trophique à l'Ile Verte et à Penmarc'h, n étant le nombre d'échantillons analysés par date et par isotope.

	February			May			August		
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n
Ile Verte									
<i>Ascophyllum nodosum</i>	-22.2 to -21.5	3.7 to 3.9	3	-15.6 to -15.3	8.2 to 9.1	3	-18.0 to -16.9	3.8 to 4.8	3
<i>Fucus vesiculosus</i>	-20.9 to -19.9	3.6 to 3.8	3	-18.2 to -14.8	7.9 to 9.3	3	-17.1 to -16.9	4.1 to 4.5	3
<i>Polysiphonia lanosa</i>	-23.2 to -22.1	3.2 to 3.5	5	-19.3 to -19.0	3.6 to 8.7	3			
<i>Cladophora rupestris</i>	-21.8 to -20.4	4.6 to 5.2	3	-15.5 to -14.9	5.8 to 7.1	3			
<i>Fucus serratus</i>							-16.3 to -15.5	4.1 to 4.9	3
<i>Ulva sp.</i>							-17.9 to -17.5	4.9 to 5.3	3
<i>Enteromorpha sp.</i>							-17.0 to -16.9	6.3 to 6.5	3
POM offshore				-19.6	6.29	1	-22.0 to -21.5	5.1 to 5.3	2
POM coastal	-15.1	5.5	1						
Epilithon	-12.3	4.1	1	-18.0	5.8	1	-19.8	6.0	1
<i>A. nodosum</i> epiphytes					6.2	1	-16.8	5.6	1
<i>F. vesiculosus</i> epiphytes	-17.2	2.6	1		6.3	1	-18.4	5.0	1
Penmarc'h									
<i>Ascophyllum nodosum</i>	-24.4 to -21.7	2.4 to 3.3	3	-16.3 to -13.9	9.0 to 10.1	3	-18.1 to -16.0	5.9 to 7.0	3
<i>Fucus vesiculosus</i>	-22.4 to -22.8	4.5 to 4.6	3 ($\delta^{13}\text{C}$) 2 ($\delta^{15}\text{N}$)	-15.3 to -11.7	8.5 to 9.6	3	-16.5 to -13.5	7.5 to 7.8	3
<i>Polysiphonia lanosa</i>	-26.3 to -24.7	3.5 to 4.4	3	-19.6 to -18.6	5.8 to 8.6	3	-19.7 to -19.5	6.5 to 6.9	3
<i>Cladophora rupestris</i>	-19.9 to -18.4	3.6 to 4.4	5	-16.7 to -16.0	7.6 to 8.0	3	-15.8 to -14.1	7.3 to 8.8	3
<i>Mastocarpus stellatus</i>							-18.7 to -18.1	6.2 to 6.6	3
<i>Corallina elongata</i>							-20.0 to -19.6	7.8 to 8.5	3
POM offshore							-22.1 & -22.1	4.2 & 4.2	2
POM coastal	-19.8	6.6	1	-18.0	7.7	1	-17.4	6.0	1
Epilithon	-15.0	4.2	1		6.6	1	-17.7	4.7	1
<i>A. nodosum</i> epiphytes	-17.3	5.2	1		6.9	1	-16.9	6.3	1
<i>F. vesiculosus</i> epiphytes	-16.8		1	-15.7	6.5	1			
<i>Fucus serratus</i> epiphytes							-18.0	2.2	1

• **Tableau 3.2.** : Gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) des consommateurs échantillonnés lors de l'étude du réseau trophique à L'Ile Verte, n étant le nombre d'échantillons analysés par date et par isotope.

	February			May			August		
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n
Ile Verte									
<i>Hymeniacidon sanguinea</i>	-18.8 to -18.0	7.9 to 8.7	3	-16.8 to -16.0	9.6 to 10.6	3	-17.3 to -17.0	7.2 to 8.0	3
<i>Mytilus edulis</i>	-18.7 to -18.4	6.0 to 6.8	6	-17.8 to -16.4	7.3 to 8.0	5	-19.1 to -18.0	7.9 to 8.2	6
<i>Balanus perforatus</i>				-16.6 to -16.2	9.4 to 10.1	6	-17.6 to -17.0	9.3 to 10.5	3
<i>Grantia compressa</i>	-19.4 to -18.9	5.4 to 5.8	4						
<i>Patella vulgata</i>	-19.5 to -16.4	4.1 to 5.9	5	-17.5 to -15.2	6.0 to 6.8	5	-17.2 to -16.4	6.5 to 7.5	5
<i>Achantochitona sp.</i>				-16.8 to -16.4	10.0 to 10.7	3	-18.6 to -17.7	8.6 to 11.0	3
<i>Littorina obtusata</i>	-15.9 to -15.6	5.5 to 5.9	4	-14.8 to -13.9	7.0 to 8.1	5	-15.2 to -14.0	7.6 to 7.9	4
<i>Littorina littorea</i>	-17.4 to -17.0	6.7 to 7.9	4	-16.2 to -14.5	8.2 to 8.9	5	-17.4 to -16.4	8.0 to 9.9.7	8
<i>Littorina nigrolineata</i>	-17.2 to -15.3	6.0 to 6.9	4	-17.0 to -14.7	7.6 to 7.9	5	-17.0 to -16.8	7.7 to 7.9	5
<i>Gibbula umbilicalis</i>	-17.1 to -15.6	7.8 to 8.4	5	-14.8 to -14.3	8.2 to 9.4	5	-15.5 to -14.0	8.7 to 10.4	7
<i>Osilinus lineatus</i>	-17.9 to -17.1	7.3 to 8.2	5	-17.4 to -15.3	8.3 to 9.2	5	-16.9 to -16.3	8.5 to 9.7	4
<i>Gibbula pennanti</i>	-17.0 to -15.4	7.1 to 8.2	5						
<i>Dynamene bidentata</i>							-19.0 to -14.6	7.8 to 8.6	6
Amphipods				-16.9 to -15.0	6.4 to 7.6	13	-17.0 to -16.0	6.7 to 8.4	10
<i>Idotea baltica</i>				-15.8	6.2	1			
<i>Nucella lapillus</i>	-16.4 to -15.1	8.7 to 9.4	7	-13.3 to -10.6	10.4 to 11.4	5	-14.9 to -13.8	10.1 to 11.4	5
<i>Carcinus maenas</i>	-19.2 to -17.6	7.7 to 9.3	5	-14.7 to -14.5	9.4 to 10.8	3	-18.9 to -14.7	8.8 to 10.1	5
<i>Actinia equina</i>	-19.0 to -18.1	9.2 to 11.1	5	-16.5 to -15.2	11.8 to 12.8	7	-16.9 to -16.0	11.3 to 12.6	5
<i>Anemonia viridis</i>	-18.3 to -18.1	6.2 to 6.6	2						
<i>Dynamena pumila</i>				-16.8 to -14.8	8.0 to 11.4	5	-17.4	8.8	1
<i>Laomedea sp.</i>							-18.3	8.6	1

Tableau 3.3. : Gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (‰) des consommateurs échantillonnés lors de l'étude du réseau trophique à Penmarc'h, n étant le nombre d'échantillons analysés par date et par site.

	February			May			August		
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n
Penmarc'h									
<i>Hymeniacidon sanguinea</i>	-16.3 to -15.8	8.7 to 8.9	2	-17.2 to -16.3	8.4 to 9.2	5	-15.2 to -15.0	9.8 to 10.4	3
<i>Mytilus edulis</i>				-16.7 to -15.7	8.2 to 8.5	3	-15.7 to -14.8	9.3 to 10.7	5
<i>Grantia compressa</i>				-16.2	7.8	1			
<i>Patella vulgata</i>	-18.8 to -17.7	5.1 to 5.5	5	-17.4 to -16.4	7.9 to 8.3	5	-16.8 to -16.2	9.2 to 9.5	5
<i>Littorina obtusata</i>	-17.0 to -15.7	6.4 to 6.9	5	-15.9 to -13.9	8.4 to 9.0	5	-15.5 to -14.7	9.8 to 10.3	6
<i>Littorina littorea</i>	-18.0 to -16.5	6.6 to 7.5	5	-17.6 to -14.7	8.3 to 9.8	3	-16.1 to -15.1	10.1 to 10.1	6
<i>Gibbula umbilicalis</i>	-16.9 to -16.2	7.8 to 8.5	5	-14.7 to -13.7	9.3 to 10.0	5	-15.1 to -14.7	9.8 to 11.3	8
<i>Osilinus lineatus</i>	-17.7 to -17.3	7.5 to 8.3	5	-17.0 to -15.3	8.6 to 9.8	5	-15.4 to -14.7	10.3 to 10.8	5
<i>Gibbula pennanti</i>	-16.2 to -15.3	7.7 to 8.3	6	-15.2 to -14.0	9.1 to 9.6	5	-14.8 to -14.0	9.5 to 10.3	6
<i>Dynamene bidentata</i>							-18.3 to -16.8	9.9 to 10.6	6
Amphipods				-17.2 to -15.6	6.8 to 8.8	9			
<i>Nucella lapillus</i>	-16.5 to -13.0	8.7 to 9.8	5	-14.1 to -12.1	12.8 to 13.2	5	-15.1 to 13.8	11.3 to 12.1	6
<i>Carcinus maenas</i>	-18.3 to -17.3	8.6 to 9.5	4 ($\delta^{15}\text{C}$) 5 ($\delta^{13}\text{N}$)	-16.4 to -14.0	10.3 to 11.1	4	-15.2 to -14.5	11.6 to 12.6	4
<i>Actinia equina</i>	-20.0 to -19.2	9.7 to 10.3	5	-16.8 to -15.9	12.1 to 12.5	5	-16.8 to -15.4	11.9 to 12.3	5
<i>Anemonia viridis</i>	-19.3	7.8	1	-15.2 to -15.1	8.9 to 9.0	2			
<i>Bunodactis verrucosa</i>							-16.3 to -16.1	12.6 to 13.1	4
<i>Asterina gibbosa</i>							-13.6 to -11.1	10.8 to 12.1	5
<i>Dynamena pumila</i>				-18.0 to -15.8	8.8 to 9.3	3	-15.7	10.9	1

Tableau 3.4. : Résultats des tests de Kruskal-Wallis (Hc) réalisés sur les échantillons des sources et des consommateurs échantillonnés systématiquement à l’Ile Verte et à Penmarc’h de février à août. La seule exception est à l’Ile Verte pour *P. lanosa* et *C. rupestris*, échantillonnées seulement en février et en mai, pour lesquels un test de Wilcoxon-Mann-Whitney (U) a été utilisé. n1, n2 et n3 représente la taille des échantillons en février, mai et août respectivement. N.S. Différence non significative au seuil de 5%, * : $p \leq 0.05$, ** : $p \leq 0.01$, *** : $p \leq 0.001$).

consumer	Ile Verte						Penmarc’h					
	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$			$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$		
	H _c /U	n ₁ , n ₂ , n ₃		H _c /U	n ₁ , n ₂ , n ₃		H _c	n ₁ , n ₂ , n ₃		H _c	n ₁ , n ₂ , n ₃	
<i>A. nodosum</i>	7.20	3, 3, 3	**	5.96	3, 3, 3	*	6.49	3, 3, 3	*	7.20	3,3,3	**
<i>F. vesiculosus</i>	5.60	3, 3, 3	*	7.20	3, 3, 3	**	4.25	2, 3, 3	n.s.	7.26	3,3,3	**
<i>P. lanosa</i>	0	5, 3	*	0	5, 3	*	6.49	3, 3, 3	*	5.60	3,3,3	*
<i>C. rupestris</i>	0	5, 3	*	0	3, 3	*	8.73	5, 3, 3	**	7.64	5,3,3	**
<i>H. sanguinea</i>	6.49	3, 3, 3	**	7.20	3, 3, 3	**	5.56	3, 3, 2	*	5.14	3, 3, 2	*
<i>P. vulgata</i>	11.18	5, 5, 5	***	6.48	5, 5, 5	*	10.22	5, 5, 5	***	12.52	5, 5, 5	***
<i>L. obtusata</i>	9.17	5, 4, 4	***	7.74	5, 4, 4	*	8.40	6, 5, 5	**	13.35	6, 5, 5	***
<i>L. littorea</i>	9.29	8, 5, 4	**	12.49	8, 5, 4	***	6.29	6, 5, 3	*	11.31	6, 5, 3	***
<i>G. umbilicalis</i>	12.01	7, 5, 5	***	11.48	7, 5, 5	***	13.96	8, 5, 5	***	13.96	8, 5, 5	***
<i>O. lineatus</i>	9.03	5, 5, 4	**	9.011	5, 5, 4	**	11.18	5, 5, 5	***	12.50	5, 5, 5	***
<i>N. lapillus</i>	11.87	7, 5, 5	***	14.12	7, 5, 5	***	6.48	6, 5, 5	*	13.35	6, 5, 5	***
<i>C. maenas</i>	7.91	5, 5, 3	**	10.06	5, 5, 3	***	9.10	5, 4, 4	**	9.85	4, 4, 4	***
<i>A. equina</i>	10.97	7, 5, 5	**	12.45	7, 5, 5	***	9.78	5, 5, 5	**	9.78	5, 5, 5	**

Annexe 4

- Golléty C, Gentil F, Davoult D (2008) Secondary production, calcification and CO₂ fluxes in the cirripedes *Chthamalus montagui* and *Elminius modestus*. *Oecologia* 155:133-142
- 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* 43
- Golléty C, Davoult D (soumis) Standing stocks (lengths and biomasses) of *Ascophyllum nodosum* and its associated diversity along the coast of Brittany, France. *Helgoland Marine Research*
- Golléty C, Riera P, Davoult D (In prep) Trophic architecture of the *Ascophyllum nodosum* zone at a regional scale and through seasonal variations: a $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ study. *Functional Ecology*

Secondary production, calcification and CO₂ fluxes in the cirripedes *Chthamalus montagui* and *Elminius modestus*

Claire Golléty · Franck Gentil · Dominique Davoult

Received: 19 January 2007 / Accepted: 9 October 2007 / Published online: 8 November 2007
© Springer-Verlag 2007

Abstract Calcification, a process common to numerous marine taxa, has traditionally been considered to be a significant source of CO₂ in tropical waters only. A number of relatively recent studies, however, have shown that significant amounts of CO₂ are also produced in temperate waters, although none of these studies was carried out on rocky shores, which are considered to be very productive systems. We compared the CO₂ fluxes due to respiration and calcification in two temperate species, the cirripedes *Chthamalus montagui* and *Elminius modestus*. The population dynamics of both species were estimated at two sites during a 1-year experimental period in order to establish mean organic (ash-free dry weight) and CaCO₃ (dry shell weight) production. Based on these parameters, we estimated the CO₂ fluxes due to respiration and calcification. CaCO₃ production was estimated to be 481.0 and 1,803.9 g_{CaCO3} m⁻² year⁻¹ at each site, representing 3.4 and 12.7 mol_{CO2} m⁻² year⁻¹ respectively, of released CO₂. These fluxes represent each 47% of the CO₂ released as a result of respiration and calcification. The production of

CaCO₃ at the high-density site was: (1) among the highest values obtained for temperate organisms, and (2) comparable to the estimated CO₂ fluxes for coral reefs. As calcifying organisms are well represented in temperate ecosystems in terms of both density and biomass, our results provide clear evidence that calcification of temperate organisms should not be underestimated. Additional studies on other rocky shore taxa are needed before the relative importance of calcification in rocky intertidal carbon budgets can be generalized.

Keywords Barnacles · CaCO₃ production · Population dynamics · Respiration · Rocky shores

Introduction

Carbon dioxide (CO₂) fluxes have attracted the particular interest of researchers during the past 20 years. It has been demonstrated that the atmospheric CO₂ concentration has increased from 280 ppm in 1800 (pre-industrial era) to 380 ppm today, while 30% of anthropogenic CO₂ has been absorbed by the oceans (Sabine et al. 2004). This has led to increased attention being given to CO₂ fluxes in marine ecosystems. While global air–sea CO₂ fluxes are estimated from modeling or field data compilation (e.g. Sabine et al. 2004), carbon and CO₂ budgets of specific ecosystems are explained by accounting for both the physical and the biological processes involved at that scale (e.g. Davoult et al. 1998). Borges (2005) estimated the carbon budget of the coastal ocean by considering inner and outer estuaries, whole estuarine systems, mangroves, salt marshes, coral reefs, upwelling systems and open continental shelves; however, he completely disregarded the role of rocky intertidal zones. To date, very few production studies have

Communicated by Martin Attrill.

C. Golléty (✉) · F. Gentil · D. Davoult
Station Biologique de Roscoff,
Université Pierre et Marie Curie – Paris 6,
CNRS, UMR7144, Station Biologique,
Place Georges Teissier, BP 74,
29682 Roscoff Cedex, France
e-mail: golléty@sb-roscoff.fr

F. Gentil
e-mail: gentil@sb-roscoff.fr

D. Davoult
e-mail: davoult@sb-roscoff.fr

been carried out on these habitats, despite these habitats being considered to exhibit both high primary and secondary production (Duarte et al. 2005).

In addition to primary and secondary production, calcification of marine organisms induces the release of CO_2 according to $\text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^- \leftrightarrow \text{CaCO}_3 + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$. This process needs to be considered when establishing CO_2 budgets (Borges and Frankignoulle 2003) because it is very common in numerous marine taxa, including calcareous algae, coccolithophores, foraminifera, corals and other numerous invertebrates.

Calcification has traditionally been considered to be a significant source of CO_2 in tropical waters only, and carbonate sediments were originally believed to be restricted to low-latitude regions (Rodgers 1957). Through their precipitation of calcium carbonate (CaCO_3), coral reefs release significant amounts of CO_2 into the surrounding waters. Ware et al. (1991) calculated that coral reefs could in fact release as much as $108 (\pm 36) \text{ gC m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ from the calcification process alone. The production of significant amounts of CO_2 is, however, not restricted to tropical areas, as has been shown by Chave (1967) who reported that (1) carbonated sediments can also form at high latitudes and in cold waters, (2) surface waters at high latitudes, similar to tropical waters, are supersaturated in CaCO_3 and (3) temperate organisms have calcification rates comparable to those of their tropical water counterparts. However, few studies have focused on the role of temperate invertebrates in CaCO_3 production. Smith (1972) estimated the CaCO_3 production of the Californian shallow rocky macrobenthos to be of a similar magnitude as tropical nonreef CaCO_3 production. The bivalves *Macoma baltica* and *Cerastoderma edule* were reported to produce high levels of CaCO_3 (Beukema 1980, 1982), and the bivalve *Potamocorbula amurensis* and the brittle star *Ophiothrix fragilis* were both shown to be significant sources of CO_2 to the surrounding waters due to their CaCO_3 production (Migné et al. 1998; Chauvaud et al. 2003). High calcification rates were also reported for the polychaete *Ditrupa arietina* (Medernach et al. 2000). More recently, CaCO_3 production in the slipper limpet *Crepidula fornicata* was shown to result in one-sixth of its total CO_2 production (Martin et al. 2006).

We report here our study on CO_2 fluxes due to calcification in a habitat and taxon that has to date not been studied. Barnacles are rocky shore key species worldwide in terms of percentage cover. More specifically, the Atlantic native species *Chthamalus montagui* Southward and the invasive species *Elminius modestus* Darwin are two high recruitment cirripedes of the European Atlantic coasts. *Chthamalus montagui* is a common European species of the northeastern Atlantic rocky intertidal zone. Its distribution extends from Mauritania up to the Cotentin Peninsula (Brittany, France; on the English Channel) and the northeastern coast of

Scotland (Crisp et al. 1981). *Elminius modestus* is an invasive species from New Zealand which was first introduced into the UK in 1945 (Bishop 1947). Its European distribution is now quite similar to that of *C. montagui*, extending from Faro (Portugal) up to the south of Denmark (Harms and Anger 1989; O'Riordan and Ramsay 1999). *Elminius modestus* spread to the northern French coast by 1950 and was present in Roscoff by 1952 (Bishop 1954).

Organic and CaCO_3 production of both barnacle species were calculated in order to estimate quantitatively the relative amounts of the CO_2 fluxes due to respiration and calcification, respectively, for both species. We then attempted to evaluate the importance of barnacle calcification to the carbon budgets of temperate rocky intertidal zones.

Materials and methods

Sampling was carried out each month, from January 2005 to January 2006, at two stations seaward of the Station Biologique de Roscoff (Brittany, France). Site 1 (48°N 43.686, 3°W 59.282) is a small boulder 5.15 m above Chart Datum (C.D.), and Site 2 (48°N 43.655, 3°W 59.239) is a concrete block 5.79 m above C.D.

In order to calculate the biomass, calcimass and organic and CaCO_3 production, we first had to establish the population dynamics of both species. Site 1 is characterized by comparable proportions of both *C. montagui* and *E. modestus*, whereas Site 2 is almost entirely dominated by *E. modestus* (*C. montagui* and *Semibalanus balanoides* constitute 1% of the total population). On both sites, a $1 \times 1\text{-m}$ zone was defined for determining the density of each species. Each month, five random quadrats ($10 \times 10 \text{ cm}$) were selected. The density and the population dynamics of *C. montagui* were studied at Site 1, while the density of *E. modestus* was determined at both sites and its population dynamics was studied only at Site 2.

In January and February 2005, measurements (counts) were made both directly in the field and on photographs that had been made using a Fujifilm Finepix S304 digital camera. In order to test for any difference between the two methods, a regression, such that $y = ax + b$, was established between the field and photograph counts as follows:

$$y = 0.93x + 7.00 \quad (r = 0.969, n = 25, P < 0.001) \quad (1)$$

where x represents the counts on the photograph and y represents the counts in the field. Student's t test was performed to determine whether this regression was significantly different from the equation $Y = X$. For this purpose, we first tested the hypothesis H_0 that the intercept b is not significantly different from 0 ($t_b = 0.45$, $n = 25$, $P > 0.05$). Equation 1 could thus be replaced by:

$$y = 0.96x \quad (2)$$

The test on slope a verified the hypothesis H_0 that it is not significantly different from 1 ($t_a = -0.48$, $n = 25$, $P > 0.05$). Equation 2 could therefore be replaced by $Y = X$, and we concluded that density counts on the photographs were not significantly different from those made in the field. All subsequent counts were performed on photographs of the quadrats.

In order to study the population dynamics of each species, we collected between 100 and 150 individuals each month next to each density sampling zone. The barnacles were collected using a scalpel to peel them off without damaging their shells. The basal rostro-carinal diameter (RCD) was used as a measure of length, using an ocular micrometer on a dissecting microscope (± 0.1 mm); this parameter has been used previously by other authors (see O’Riordan et al. 2004). Monthly histograms of length frequencies were generated for each species. The number of cohorts, their mean size, standard deviation and percentage of individuals in each cohort were estimated using the optimization method of maximum likelihood (NORMSEP; Tomlinson 1970 in Gros and Cochard 1978).

In each monthly sample, the first 50 individuals of each species measured were also used to establish a length: weight allometric relationship. Ash-free dry weight (AFDW) was obtained by the weight difference after drying for 48 h at 60°C and burning for 6 h at 520°C (Anonymous 1986). The weight of CaCO_3 (W_{CaCO_3}) was considered to be equal to the shell weight (Segar et al. 1971). All weight measurements were made using a Mettler Toledo precision scale (± 0.01 mg). Monthly relationships were established between RCD and both AFDW and W_{CaCO_3} . Non-linear regressions were fitted (using least-square estimation and the Simplex method; SYSTAT ver. 11, Systat, Evanston, IL) according to:

$$\text{AFDW} = a \times \text{RCD}^b \quad (3)$$

and

$$W_{\text{CaCO}_3} = a \times \text{RCD}^b \quad (4)$$

Kruskal–Wallis tests were performed to test the heterogeneity of the a and b parameters of each type of regression. For *C. montagui*, there were no differences between either the a coefficients ($H_c = 1.16$, $n = 13$, $P > 0.05$) or the b coefficients ($H_c = 1.08$, $n = 13$, $P > 0.05$) of the RCD–AFDW regressions and between either the a coefficients ($H_c = 4.26$, $n = 13$, $P > 0.05$) or the b coefficients ($H_c = 4.00$, $n = 13$, $P > 0.05$) of the RCD– W_{CaCO_3} regressions. For *E. modestus*, there were no differences between either the a coefficients ($H_c = 2.81$, $n = 13$, $P > 0.05$) or the b coefficients ($H_c = 2.50$, $n = 13$,

$P > 0.05$) of the RCD–AFDW regressions and between either the a coefficients ($H_c = 1.14$, $n = 13$, $P > 0.05$) or the b coefficients ($H_c = 1.08$, $n = 13$, $P > 0.05$) of the RCD– W_{CaCO_3} regressions. This lack of variation for the a and b parameters allowed us to compile the data collected during the entire study and establish annual regressions. Then, by computing D_t , the mean rostro-carinal diameter of a cohort at time t , into these regressions, we were able to establish W_t , the mean organic matter weight, and Q_t , the mean CaCO_3 weight, for that cohort at that same time. Mean biomass ($\text{g}_{\text{AFDW}} \text{m}^{-2}$) and calcimass ($\text{g}_{\text{CaCO}_3} \text{m}^{-2}$) were calculated for each site. Annual secondary production ($\text{g}_{\text{AFDW}} \text{m}^{-2} \text{year}^{-1}$) was calculated as the sum of all monthly productions of each cohort which, in turn, was calculated according to Crisp (1984) as:

$$P_t = \sum \frac{(N_{t-1} + N_t)}{2} \times (W_t - W_{t-1}) \quad (5)$$

where P_t is the organic production of a cohort at time t , N_t and N_{t-1} are the density of the considered cohort at time t and $t - 1$, respectively, and W_t and W_{t-1} are the mean organic matter weight at time t and $t - 1$, respectively. Annual CaCO_3 production ($\text{g}_{\text{CaCO}_3} \text{m}^{-2} \text{year}^{-1}$) was calculated by replacing W_t by Q_t and W_{t-1} by Q_{t-1} .

The amount of carbon ($\text{gC m}^{-2} \text{year}^{-1}$) produced by respiration and the corresponding CO_2 fluxes ($\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{m}^{-2} \text{year}^{-1}$), were calculated using: (1) an estimate of the annual respiration established for benthic meiofauna and macrofauna (Schwinghamer et al. 1986),

$$\log_{10} R = 0.367 + 0.993 \times \log_{10} P \quad (6)$$

where P and R are the annual production and respiration ($\text{kcal m}^{-2} \text{year}^{-1}$), respectively; (2) a $22.74 \text{ J mg}_{\text{AFDW}}^{-1}$ conversion factor for crustacean energetic content (Brey et al. 1988); (3) the conversion $1 \text{ g}_{\text{AFDW}} = 0.513 \text{ gC}$ (estimated from Parsons et al. 1984). The CO_2 fluxes and the equivalent amount of carbon produced from the calcification process were calculated from the molar ratio (Ψ) between the precipitated CaCO_3 and the released CO_2 , which varies with water temperature when water alkalinity, salinity and $p\text{CO}_2$ are constant. Over the entire study period, the mean ($\pm \text{SD}$) salinity was 35.30 ± 0.036 ($n = 22$) and was therefore considered to be constant. CO_2 fluxes due to calcification were consequently calculated each month using a Ψ value estimated by computing the monthly temperature averages according to:

$$\Psi = 0.8 - 8.3 \times 10^{-3} T \quad (7)$$

where T is the water temperature in °C and the seawater $p\text{CO}_2 = 350 \text{ } \mu\text{atm}$ (Frankignoulle et al. 1994) (Table 1). The temperature and salinity data, measured near the two study sites, were provided by the Service d’Observation en Milieu Littoral, INSU-CNRS, Station Biologique de

Table 1 Mean monthly sea surface water temperatures (2005–2006) and corresponding molar ratio (Ψ) between the produced calcium carbonate (CaCO_3) and the released carbon dioxide

Period	Mean surface temperature, T ($^{\circ}\text{C}$)	Ψ
January–February	10.13	0.716
February–March	9.34	0.723
March–April	10.69	0.711
April–May	12.25	0.698
May–June	13.69	0.686
June–July	15.35	0.673
July–August	16.00	0.667
August–September	16.10	0.666
September–October	14.98	0.676
October–November	13.44	0.688
November–December	11.42	0.705
December–January	9.90	0.718
Mean	12.77	0.69

Roscoff (available at: <http://www.sb-roscoff.fr/Somlit/estac.html>). The amount of CaCO_3 produced takes into account any potential erosion and dissolution by biotic and abiotic factors.

Results

The size:weight allometric relationships and the population dynamics of both species needed to be established in order to be able to estimate their biomasses, calcimasses and organic and CaCO_3 production. While the size-frequency histograms and growth curves were quite different from one species to the other, the regressions established for the allometric relationships had the same shape for each species. Consequently, only the results for *E. modestus* are shown here (Fig. 1).

The following allometric relationships were established: for *C. montagui*,

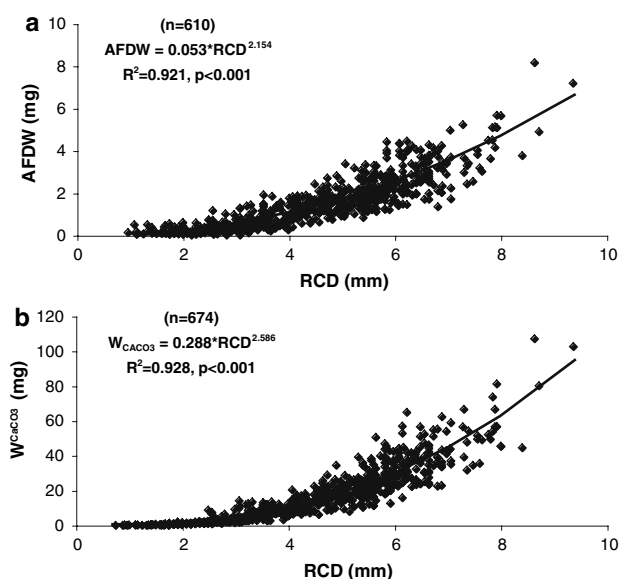
$$\text{AFDW} = 0.063 \times \text{RCD}^{1.970} \quad (R^2 = 0.896; n = 585; P < 0.001) \quad (8)$$

$$W_{\text{CaCO}_3} = 0.484 \times \text{RCD}^{2.158} \quad (R^2 = 0.931; n = 634; P < 0.001) \quad (9)$$

and for *E. modestus* (Fig. 1),

$$\text{AFDW} = 0.053 \times \text{RCD}^{2.154} \quad (R^2 = 0.921; n = 610; P < 0.001) \quad (10)$$

$$W_{\text{CaCO}_3} = 0.288 \times \text{RCD}^{2.586} \quad (R^2 = 0.928; n = 674; P < 0.001) \quad (11)$$

**Fig. 1** Yearly size:weight allometric relationships for *Elminius modestus*. **a** Rostro-carinal diameter (RCD) to ash-free dry weight (AFDW) relationship, **b** RCD to weight of calcium carbonate (CaCO_3) relationship

The study of the population dynamics of *C. montagui* at Site 1 showed a bimodal structure (Fig. 2a). Cohort no. 2, which was represented by a single individual at the beginning of February 2005, grew from a mean diameter ($\pm$ SD) of 1.8 mm to 2.9 ± 0.39 mm in June 2005. Conversely, the oldest cohort showed very little growth, going from 4.5 ± 0.95 mm at the beginning of February 2005 to 4.6 ± 0.88 mm in June 2005 (Fig. 3a). In July 2005, these two cohorts merged into a single artificial cohort with a mean diameter of 4.2 ± 0.95 mm. In January 2006, the latter had a mean diameter of 4.4 ± 0.88 mm. During the study, a single recruitment event occurred in September (1.3 ± 0.40 mm) (Fig. 2a).

The *E. modestus* population studied at Site 2 could be separated into four cohorts in January 2005 (Fig. 2b) with mean diameters ($\pm$ SD) of 2.6 ± 0.70 , 4.2 ± 0.39 , 6.0 ± 0.91 and 9.4 mm, respectively (the oldest cohort being represented by a single individual; Fig. 3b). In January 2006, although an additional cohort was present, the mean diameters were quite comparable to those of January 2005, with the youngest measuring 2.4 ± 0.52 mm and the oldest represented by a single individual with a diameter of 9.2 mm (Figs. 2b, 3b). The recruitment period of *E. modestus* extended from late spring to the middle of autumn, with two peaks detected in June (0.9 ± 0.28 , 2.3 ± 0.40 mm), another important one in August (1.4 ± 0.32 mm) and a small one in October (0.9 ± 0.16 mm); the latter eventually merged with that of August to make a single cohort (Fig. 2b).

From the beginning of February 2005 to January 2006, Site 1 had a mean density ($\pm$ SD) of $35,058 \pm 5,841$ ind. m^{-2} ,

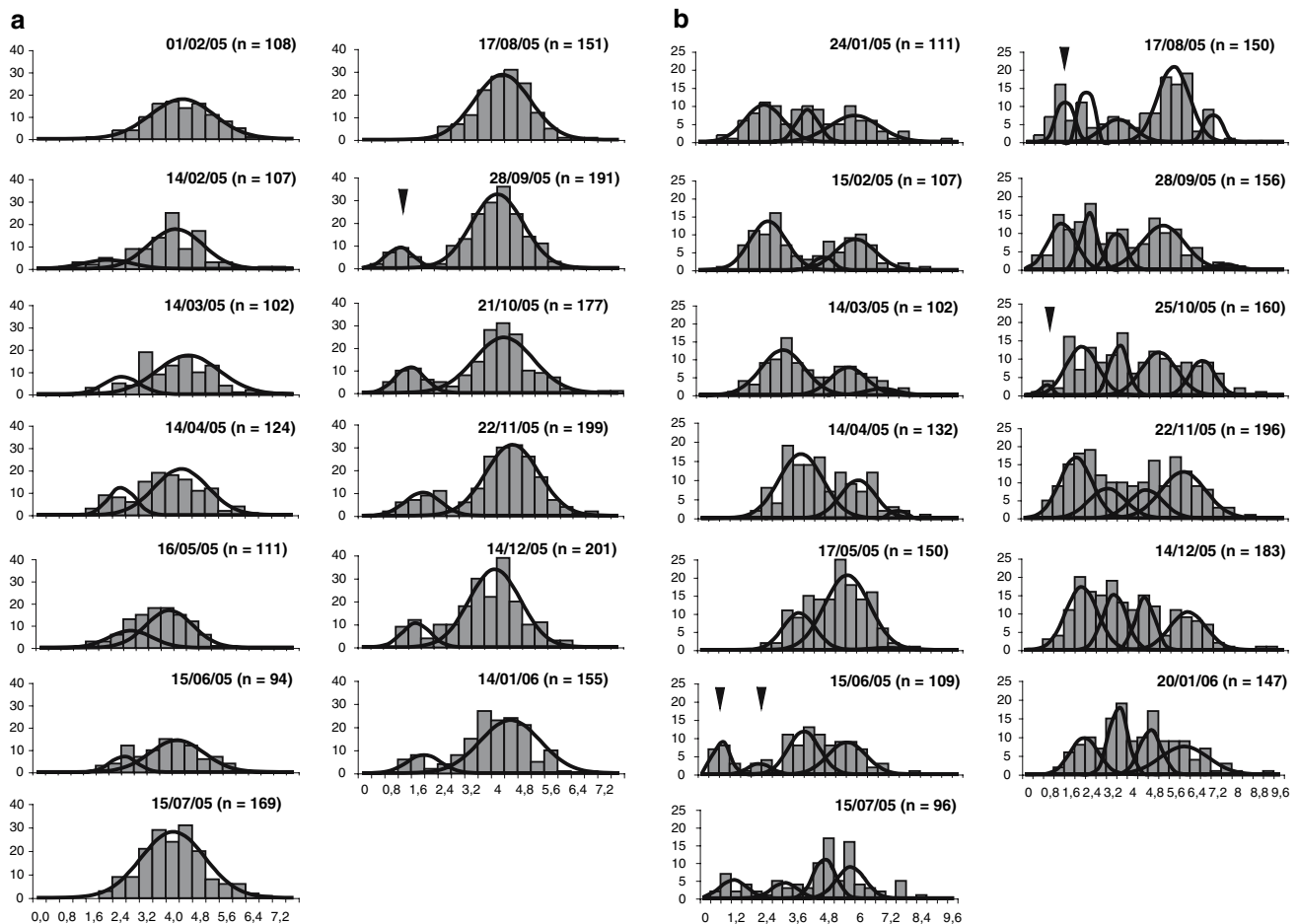


Fig. 2 Length frequency histograms from January 2005 to January 2006: **a** *Chthamalus montagui* (y-axis up to 40 individuals), **b** *Elminius modestus* (y-axis up to 25 individuals). Curves represent cohorts calculated with NORMSEP software. Arrows indicate recruitment events

separated into $18,135 \pm 4,643$ ind. m^{-2} for *C. montagui* and $16,923 \pm 4,680$ ind. m^{-2} for *E. modestus*. At Site 2, *E. modestus* had a mean density of $67,305 \pm 16,371$ ind. m^{-2} .

At Site 1, *C. montagui* had a mean biomass of 20 ± 3 g_{AFDW} m^{-2} and a mean calcimass of 198 ± 33 g_{CaCO₃} m^{-2} . At the same site, *E. modestus* had a mean biomass of 24 ± 4.6 g_{AFDW} m^{-2} and a mean calcimass of 270 ± 53.4 g_{CaCO₃} m^{-2} . Thus, in total, Site 1 had a mean biomass of 44 ± 5.4 g_{AFDW} m^{-2} and a mean calcimass of 468 ± 61.6 g_{CaCO₃} m^{-2} . At Site 2, *E. modestus* had a mean biomass of 98 ± 17.8 g_{AFDW} m^{-2} and a mean calcimass of $1,095 \pm 193.2$ g_{CaCO₃} m^{-2} .

At Site 1, *C. montagui*'s organic production was 3.1 ± 0.49 g_{AFDW} m^{-2} year⁻¹ and the equivalent respiration corresponded to 3.7 ± 0.55 gC m^{-2} year⁻¹ or 0.3 ± 0.05 mol_{CO₂} m^{-2} year⁻¹. The organic production of *E. modestus* was 36.5 ± 8.66 g_{AFDW} m^{-2} year⁻¹, and the equivalent respiration corresponded to 42.9 ± 10.12 gC m^{-2} year⁻¹ or 3.6 ± 0.84 mol_{CO₂} m^{-2} year⁻¹. In total, organic production at Site 1 was 39.5 ± 9.11 g_{AFDW} m^{-2} year⁻¹ and

respiration corresponded to 46.5 ± 10.63 gC m^{-2} year⁻¹ or 3.9 ± 0.89 mol_{CO₂} m^{-2} year⁻¹ (Table 2). The organic production of *E. modestus* at Site 2 was 145.2 ± 37.65 g_{AFDW} m^{-2} year⁻¹, and respiration corresponded to 169.2 ± 43.62 gC m^{-2} year⁻¹ or 14.1 ± 3.63 mol_{CO₂} m^{-2} year⁻¹ (Table 2).

The CaCO₃ production of *C. montagui* was 31.5 ± 4.96 g_{CaCO₃} m^{-2} year⁻¹, which corresponds to 2.4 ± 0.37 gC m^{-2} year⁻¹ or 0.2 ± 0.03 mol_{CO₂} m^{-2} year⁻¹. At Site 1, the CaCO₃ production of *E. modestus* was 450.2 ± 107.28 g_{CaCO₃} m^{-2} year⁻¹, which corresponds to 37.9 ± 9.09 gC m^{-2} year⁻¹ or 3.2 ± 0.76 mol_{CO₂} m^{-2} year⁻¹. When both species at Site 1 are considered, the CaCO₃ production was 481.0 ± 111.70 g_{CaCO₃} m^{-2} year⁻¹, which corresponds to 40.4 ± 9.41 gC m^{-2} year⁻¹ or 3.4 ± 0.78 mol_{CO₂} m^{-2} year⁻¹ (Table 2). At Site 2, CaCO₃ production of *E. modestus* was $1,803.9 \pm 467.58$ g_{CaCO₃} m^{-2} year⁻¹, which corresponds to 152.7 ± 39.18 gC m^{-2} year⁻¹ or 12.7 ± 3.26 mol_{CO₂} m^{-2} year⁻¹ (Table 2).

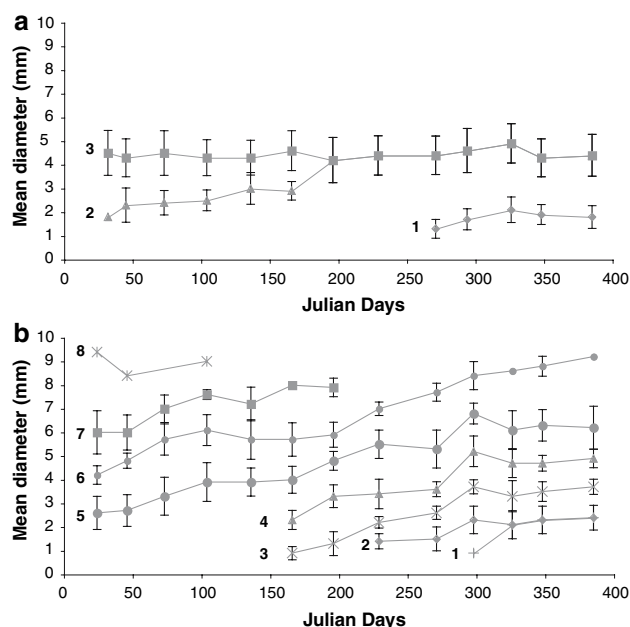


Fig. 3 Cohorts' growth curves: **a** *Chthamalus montagui*, **b** *Elminius modestus*. Cohorts are numbered from the youngest (1) to the oldest (n). Values correspond to the mean diameter ($\pm$ SD) (calculated with NORMSEP software). Standard deviations are absent when cohorts are represented by only one individual

Discussion

Life history and population dynamics

Several studies have addressed different aspects of the population dynamics of *C. montagui* and *E. modestus*, such as densities from newly settled larvae to adults, reproduction and recruitment periods, settlement characteristics and influence on juvenile and adult abundances (see Fry 1975; Harms and Anger 1989; Southward 1991; O'Riordan et al. 2004; Cruz et al. 2005; Power et al. 2006). While classical population dynamics studies, based on densities and size–frequency distributions, have been conducted for several barnacle species (see Wu and Levings 1979; Dye 1993; Jenkins et al. 2001; Chan and Williams 2004), to our knowledge only one study appears

to have focused on *E. modestus* (Anger 1978) and none have focused on *C. montagui*.

The population dynamics of *C. montagui* studied at Site 1 was bimodal most of the time, with the two cohorts merging in July before the single recruitment event took place in September (Fig. 2a). Cohort no. 3 had nearly stopped growing before the merging event. On the other hand, although cohort no. 2 undoubtedly kept growing after July, this could not be seen as the individuals of this cohort had reached a size comparable to that of cohort no. 3. Consequently, the merging event results in an apparent mean diameter decrease for cohort no. 3, which shows no significant growth from July 2005 to January 2006 (Fig. 3a). In early February 2005, the fact that the youngest cohort was represented by a single individual is probably due to sampling bias. This conclusion is supported by the fact that, a year later, the youngest cohort showed a comparable mean diameter (1.8 mm) (Fig. 3a). In comparison, recruitment occurred from the end of July throughout early September in mid-Wales (Kendall and Bedford 1987), from August to October near Plymouth (Great Britain) (Southward 1991) and from April to September, with one peak in April and a second between July and September, in South-West Portugal (O'Riordan et al. 2004). The recruitment period observed in Roscoff corresponds to what could be expected from the latitudinal gradient, as evidenced by O'Riordan et al. (2004).

The population dynamics of *E. modestus* (Fig. 2b) is quite different from that of *C. montagui* in terms of size range, the number of recruitment events and potential life span. *Elminius modestus* showed a steadier growth than *C. montagui*. In addition, while the largest *C. montagui* reached 7.9 mm, the largest *E. modestus* measured 9.4 mm (Fig. 3). These measurements are comparable to the maximum size of 9.8 mm observed at Helgoland (Anger 1978). The recruitment pattern is also different and occurred in four different episodes for *E. modestus* (Fig. 2). The small recruitment event in October explains the presence of the somewhat small-sized individuals in January 2006. We can assume that a comparable event occurred the previous year, which would account for the small individuals present in

Table 2 Organic and calcium carbonate production and CO₂ fluxes due to respiration and calcification

	<i>Chthamalus montagui</i>	<i>Elminius Modestus</i> (site 1)	Total site 1	<i>Elminius modestus</i> site 2
Organic production (g _{AFDW} m ⁻² year ⁻¹)	3.1 $\pm$ 0.49	36.5 $\pm$ 8.66	39.5 $\pm$ 9.11	145.2 $\pm$ 37.65
CO ₂ due to respiration (mol _{CO₂} m ⁻² year ⁻¹)	0.3 $\pm$ 0.05	3.6 $\pm$ 0.84	3.9 $\pm$ 0.89	14.1 $\pm$ 3.63
Calcification (g _{CaCO₃} m ⁻² year ⁻¹)	31.5 $\pm$ 4.96	450.2 $\pm$ 107.28	481.0 $\pm$ 111.70	1803.9 $\pm$ 467.58
CO ₂ due to calcification (mol _{CO₂} m ⁻² year ⁻¹)	0.2 $\pm$ 0.03	3.2 $\pm$ 0.76	3.4 $\pm$ 0.78	12.7 $\pm$ 3.26

Only *Elminius modestus* is present at Site 2

January 2005. In comparison, only two recruitment events were observed at Helgoland, the first taking place in July and the second in September, while no recruitment occurred after September (Anger 1978). Near Plymouth (Great Britain), *E. modestus* was also observed to settle in late summer and autumn (Southward 1991). Finally, while the life span of *C. montagui* is estimated to be at least 19 months, *E. modestus* is expected to live at least 22–24 months, depending on the month in which recruitment happens.

Both sites differed in terms of species composition, with *C. montagui* significantly present only at Site 1. The sites were also characterized by different densities. The average densities of *C. montagui* (18,135 ind. m⁻²) and *E. modestus* (16,923 ind. m⁻²) were comparable, making an average of 35,058 ind. m⁻² for Site 1. The density at Site 2 (67,305 ind. m⁻²) was nearly twice as high. This might be due to substrate differences. Site 1 is a small granite boulder with most of its surface directed upward, while Site 2 is a concrete surface and is much smoother than Site 1, being completely vertical and orientated eastward. Studies on barnacle species, including *C. montagui*, have shown that substrate nature, orientation, texture or color can differently affect cyprid fixation and, in turn, adult distribution (see Raimondi 1988; Lohse 1993; Chiba and Noda 2000; Herbert and Hawkins 2006). We therefore suspect that the substrate of Site 2 highly favors the survival of *E. modestus* over that of *C. montagui*.

Density, biomass and calcimass

The densities measured during this study are not exceptionally high in comparison to those found elsewhere along the northeastern Atlantic coast where densities of up to 21,000 ind. m⁻² (UK), 45,500 ind. m⁻² (France) and 87,000 ind. m⁻² (Spain) have been measured for *C. montagui* (Crisp et al. 1981). The latter estimate is of the same order of magnitude as the maximum density measured for *E. modestus* at Site 2 (84,960 ind. m⁻²). *Elminius modestus* is also present at high densities along the European Atlantic coasts: when first recorded in France, densities from abundant to occasional were reported around Roscoff (SACFOR scale; Bishop and Crisp 1958). Densities of up to 40,000 ind. m⁻² were estimated in the Arcachon Bassin (France) (Barnes 1971). More recently, rare to occasional abundances were reported in Portugal, *E. modestus*' southern limit of distribution (O'Riordan and Ramsay 1999). Finally, common to abundant abundances can be observed along the coasts of Brittany (personal observation), and densities from 13,040 to 77,200 ind. m⁻² have been measured around Roscoff (unpublished data). Comparable densities have also been reported for other

common barnacles of the European intertidal rocky shores: up to 32,000 ind. m⁻² (Spain) and 32,900 ind. m⁻² (Ireland) for *Chthamalus stellatus* (Crisp et al. 1981) and between 18,000 and 92,000 ind. m⁻² for *Semibalanus balanoides* (France; Drévès 2001).

To our knowledge, little biomass data exist on barnacle species or other calcifying rocky shore invertebrates. Most estimates do not use AFDW, which makes it difficult to compare our data to those available in the literature. In Monterey (California, USA), Glynn (1965) used total dry weight (including shell) to estimate a mean biomass of 2,100 g_{DW} m⁻² for *B. glandula* and 28 g_{DW} m⁻² for *Chthamalus dalli* and *C. microtretus* together. The biomass of *Tetraclita serrata* was estimated to be 75 g_{AshWeight} m⁻² on a South African rocky shore (Gibbons and Griffiths 1986). Higher values have been reported for other rocky shore filter feeders. For example, the biomass of the oyster *Crassostrea virginica* was estimated to be 165 g_{DW} m⁻² (soft body only; Dame et al. 1977) in South Carolina and 970 g_{AFDW} m⁻² in Georgia (Bahr 1976). Data available for grazers are also higher, with an estimate of up to approximately 200 g_{wetweight} m⁻² for a New Zealand community (Raffaelli 1979) and up to approximately 1,100 g_{AFDW} m⁻² for a South African community (Bustamante et al. 1995).

Organic production and calcification

The organic production of *E. modestus* at Site 1 (36.5 g_{AFDW} m⁻² year⁻¹) is over tenfold higher than that of *C. montagui* (3.1 g_{AFDW} m⁻² year⁻¹) despite the comparable densities. When both sites are compared, organic production is approximately fourfold higher at Site 2 (145.2 g_{AFDW} m⁻² year⁻¹) than at Site 1 (39.5 g_{AFDW} m⁻² year⁻¹). In the Arcachon Bassin, Barnes (1971) estimated the organic production of *E. modestus* to be 0.17 g m⁻² year⁻¹ dry organic matter. This much lower production value can hardly be compared to our data due to the many assumptions and approximations used in the earlier study. Wu and Levings (1979) estimated the production of *Balanus glandula* to be 2,896.5 kcal m⁻² year⁻¹. Using the same conversions as we applied in this study, we can estimate the production of *Balanus glandula* to be 274.6 gC m⁻² year⁻¹, with corresponding CO₂ fluxes of 602.5 gC m⁻² year⁻¹. Although this estimate is higher than our values for *E. modestus* at Site 2 (Table 2), these data are difficult to compare to ours without density data; in addition, the production calculations of Wu and Levings (1979) were based on mean individual weight instead of mean cohort weight.

The differences between species in terms of CaCO₃ production are much more important than those for organic production: At Site 1, with comparable densities, the

CaCO_3 production of *E. modestus* ($450.2 \text{ g}_{\text{CaCO}_3} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$) is 14.3-fold higher than that of *C. montagui* ($31.5 \text{ g}_{\text{CaCO}_3} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$) while that of Site 2 ($1,803.9 \text{ g}_{\text{CaCO}_3} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$) is 3.8-fold higher than that of Site 1 ($481.0 \text{ g}_{\text{CaCO}_3} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$). As for organic production, much lower CaCO_3 production values were obtained for the *E. modestus* population of the Arcachon Bassin where the annual rate was estimated to be $1.02 \text{ g}_{\text{CaCO}_3} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ (Barnes 1971). On the contrary, the CaCO_3 production estimated in the present study is comparable to that obtained for other temperate calcifying organisms. The tidal flat bivalves *Macoma baltica* and *Cerastoderma edule* were estimated to produce 13 and $118 \text{ g}_{\text{CaCO}_3} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$, respectively (Beukema 1980, 1982). The CaCO_3 production of the bivalve *Potamocorbula amurensis* was calculated to range from 7 to $1,100 \text{ g}_{\text{CaCO}_3} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$, for specific stations and years for which the densities varied between 2 and 16,000 ind. m^{-2} , averaging $221 \text{ g}_{\text{CaCO}_3} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ for the whole Bay (Chauvaud et al. 2003). The macrobenthos of the South Californian rocky continental plate was estimated to produce $400 \text{ g}_{\text{CaCO}_3} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ (Smith 1972). At one station of the northwest Mediterranean Sea, Medernach et al. (2000) estimated that the polychaete *Ditrupa arietina* produced 528 and $14 \text{ g}_{\text{CaCO}_3} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ in two consecutive years for which the densities evolved from 20,000 ind. m^{-2} at the beginning of the study to a few hundred at the end. In the Dover Strait, the brittle star *Ophiothrix fragilis* population, with densities of up to 2,000 ind. m^{-2} , produced $682 \text{ g}_{\text{CaCO}_3} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ (Migné et al. 1998). The values obtained in this study are comparable to those of various tropical marine systems. A sublittoral soft-bottom macrobenthic community in Florida was estimated to produce from 1 to $400 \text{ g}_{\text{CaCO}_3} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ (Moore 1972). The values obtained for *E. modestus* at Site 2 compare to the regional average for coral reef provinces, which are estimated to be $1,500 (\pm 500) \text{ g}_{\text{CaCO}_3} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ (Ware et al. 1991).

The CO_2 fluxes from calcification represent $3.4 \text{ mol}_{\text{CO}_2} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ at Site 1 and $12.7 \text{ mol}_{\text{CO}_2} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ at Site 2. These values cannot be considered to be negligible when compared to other temperate organisms: *E. modestus* and *C. montagui* show the highest values recorded to date [compare $1.5 \text{ mol}_{\text{CO}_2} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ for *P. amurensis* (Chauvaud et al. 2003) and $4.8 \text{ mol}_{\text{CO}_2} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ for *O. fragilis* (Migné et al. 1998)]. Even more significant, the CO_2 fluxes calculated for Site 2 are actually higher than those estimated for the gross carbonate production of coral reefs ($9.0 \pm 3.0 \text{ mol}_{\text{CO}_2} \text{ m}^{-2} \text{ year}^{-1}$; Ware et al. 1991), which are traditionally considered to be the organisms responsible for the highest CaCO_3 production (Milliman 1993). Finally, although the CO_2 fluxes due to calcification varied between species and between sites (Table 2), the relative amount is nearly equal to the CO_2

fluxes due to respiration. CO_2 fluxes due to calcification represented 39 and 47% of the total CO_2 released by *C. montagui* and *E. modestus*, respectively, at Site 1 and 47% for both Site 1 and 2. The relative amount of CO_2 released during CaCO_3 precipitation is higher in barnacles than in other temperate organisms, where it represents 16% of the CO_2 fluxes due to both processes in *C. fornicata* (Martin et al. 2006), 30% in *O. fragilis* (Davoult et al. 1998; Migné et al. 1998) and approximately 35% in *P. amurensis* (Chauvaud et al. 2003). Conversely, according to Ware and colleagues (1991), CO_2 fluxes due to calcification by corals represent 75% of the total released CO_2 .

The relative amount of CO_2 released due to calcification seems to vary with species. In particular, while calcification seems to be the main source of CO_2 for coral reefs, temperate organisms seem to display the opposite trend in varying degrees. Comparing our results to those reported in the literature, it would appear that the importance of calcification relative to respiration in terms of CO_2 fluxes cannot be directly generalized to other species. Therefore, studies on other taxa are needed. On the other hand, it is more difficult to compare these values to those of other compartments of temperate systems. Indeed, few primary and secondary production studies have been performed on temperate rocky shores, and the existing data are often rough estimations or derived from models or compilations. Phytoplankton primary production was estimated to vary between 265 and $165 \text{ gC m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ in front of Roscoff (Ménèsguen and Hoch 1997). The production of rocky shore microphytobenthos has been estimated to range between 16 and $133 \text{ mgC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ in southern Hokkaido (Fuji et al. 1991) and to average $146.6 \text{ mgC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ in the Douro River Estuary (Portugal) (Magalhaes et al. 2003). Compilations give macroalgal production averages of $375 \text{ gC m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ (Charpy-Roubaud and Sournia 1990). While these estimations are difficult to compare to compilation data, studies always give higher values for macroalgae than for microphytobenthos and phytoplankton. In comparison, the total carbon fluxes measured in the present study amount to 86.9 and $321.9 \text{ gC m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ at Site 1 and Site 2, respectively. Although additional measurements of primary and secondary production on temperate rocky intertidal zones are needed, available data suggest that barnacles are an important compartment of the carbon budget of these habitats.

Conclusion

The results of this study demonstrate that *C. montagui* and *E. modestus* produce high levels of CaCO_3 . As a result, non-negligible amounts of CO_2 are released due to

calcification compared to those produced by both temperate and tropical organisms. Compared to other temperate species studied to date, these fluxes are all the more important to take into account since comparable amounts of CO_2 are produced from respiration. In addition, barnacles are far from being the only high-density calcifying organisms present on temperate shores at similar densities and biomasses. We can thus expect that other intertidal calcifying invertebrates produce important amounts of CaCO_3 relative to their organic production, thereby releasing significant amounts of CO_2 into the ecosystem due to both calcification and respiration.

The results of this study are of particular interest when discussed in the context of increasing atmospheric CO_2 due to anthropogenic activities. This phenomenon has led to increased CO_2 fluxes in the ocean (Feely et al. 2004), which in itself results in increased acid formation and consequent CO_3^{2-} consumption (Kleypas et al. 1999). Deleterious effects on calcifying organisms can, therefore, be expected since the saturation state of seawater with respect to calcite and aragonite depends on the concentration of CO_3^{2-} . Studies have actually pointed out that low seawater pH induces a significant mortality in several bivalve species (Bamber 1990) and that increased levels of atmospheric CO_2 result in decreased coral calcification rates (Gattuso et al. 1999), reduced calcite production in coccolithophorid species (Riebesell et al. 2000) and shell pitting and partial dissolution in pteropods (Orr et al. 2005). Similar effects on key organisms of rocky shores, such as barnacles, could have an impact on the carbon budget of these habitats.

Acknowledgments The authors would like to thank E. Thiebaut for fruitful discussions, T. Cariou for acquiring the temperature data, G. Schaal for help on data acquisition and N. Guyard for help on figure editing. These experiments comply with current French laws.

References

- Anger K (1978) Development of a subtidal epifaunal community at the island of Helgoland. *Helgoland Mar Res* 31:457–470
- Anonymous (1986) Fifth report of the benthos ecology working group. International Council for the Exploration of the Sea (ICES), Copenhagen
- Bahr LMJ (1976) Energetic aspects of the intertidal oyster reef community at Sapelo Island, Georgia (USA). *Ecology* 57:121–131
- Bamber RN (1990) The effects of acidic seawater on three species of lamellibranch molluscs. *J Exp Mar Biol Ecol* 143:181–191
- Barnes H (1971) Organic production by *Elminius modestus* Darwin in an enclosed basin. *J Exp Mar Biol Ecol* 6:79–82
- Beukema JJ (1980) Calcimass and carbonate production by molluscs on the tidal flats in the Dutch Wadden Sea: I. The tellinid bivalve *Macoma baltica*. *Neth J Sea Res* 14:323–339
- Beukema JJ (1982) Calcimass and carbonate production by molluscs on the tidal flats in the Dutch Wadden Sea: II The edible cockle, *Cerastoderma edule*. *Neth J Sea Res* 15:391–405
- Bishop MWH (1947) Establishment of an immigrant barnacle in British coastal waters. *Nature* 159:201–205
- Bishop MWH (1954) *Elminius modestus* in France. *Nature* 173:1145
- Bishop MWH, Crisp DJ (1958) The distribution of the barnacle *Elminius modestus* Darwin in France. *Proc Zool Soc Lond* 131:109–134
- Borges AV (2005) Do we have enough pieces of the jigsaw to integrate CO_2 fluxes in the coastal ocean. *Estuaries* 28:3–27
- Borges AV, Frankignoulle M (2003) Distribution of surface carbon dioxide and air-sea exchange in the English Channel and adjacent areas. *J Geophys Res C* 108. doi:10.1029/2000JC000571
- Brey T, Rhumohr H, Ankar S (1988) Energy content of macrobenthic invertebrates: general conversion factors from weight to energy. *J Exp Mar Biol Ecol* 117:271–278
- Bustamante RH, Branch GM, Eekhout S, Robertson B, Zoutendyk P, Schleyer M, Dye A, Hanekom N, Keats D, Jurd M, McQuaid C (1995) Gradients of intertidal primary productivity around the coast of South Africa and their relationships with consumer biomass. *Oecologia* 102:189–201
- Chan BKK, Williams GA (2004) Population dynamics of the acorn barnacles, *Tetraclita squamosa* and *Tetraclita amurensis* (Cirripedia: Balanomorpha), in Hong Kong. *Mar Biol* 146:149–160
- Charpy-Roubaud C, Sourmia A (1990) The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans. *Mar Microb Food Webs* 4:31–57
- Chauvaud L, Thompson JK, Cloern JE, Thouzaeu G (2003) Clams as CO_2 generators: the *Potamocorbula amurensis* example in San Francisco Bay. *Limnol Oceanogr* 48:2086–2092
- Chave KE (1967) Recent carbonate sediments – an unconventional view. *J Geol Educ* 15:200–204
- Chiba S, Noda T (2000) Factors maintaining topography-related mosaic of barnacle and mussel on a rocky shore. *J Mar Biol Assoc UK* 80:617–622
- Crisp DJ (1984) Energy flow measurements. In: Holme NA, McIntyre AD (eds) *Methods for the study of marine benthos*, 2nd edn. Blackwell, Oxford, p 387
- Crisp DJ, Southward AJ, Southward EC (1981) On the distribution of the intertidal barnacles *Chthamalus stellatus*, *Chthamalus montagui* and *Euraphia depressa*. *J Mar Biol Assoc UK* 61:359–380
- Cruz T, Castro JJ, Delany J, McGrath D, Myers AA, O’Riordan RM, Power AM, Rabaça J, Hawkins SJ (2005) Tidal rates of settlement of the intertidal barnacles *Chthamalus stellatus* and *Chthamalus montagui* in Western Europe: the influence of the night/day cycle. *J Exp Mar Biol Ecol* 318:51–60
- Dame R, Verberg F, Bonnell R, Kitchens W (1977) The North Inlet marsh–estuarine ecosystem: a conceptual approach. *Helgoland Mar Res* 30:343–356
- Davault D, Dewailly F, Migné A (1998) Carbon and nitrogen budget of a dense population of the suspension-feeding ophiuroid *Ophiothrix fragilis* (Albidgaard) in a macrotidal coastal ecosystem. In: Mooi R, Telford M (eds) *Echinoderm. A. A. Balkema*, Rotterdam, pp 337–342
- Drévès L (2001) Effets climatiques sur les écosystèmes marins. Exemple du recrutement des Crustacés Cirripèdes sur la côte ouest du Cotentin. *Hydroecol Appl* 13:101–112
- Duarte CM, Middelburg JJ, Caraco NF (2005) Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences* 2:1–8
- Dye A (1993) Aspects of the population dynamics of *Chthamalus dentatus* (crustacea: Cirripedia) on the Transkei coast of Southern Africa. *S Afr J Mar Sci* 13:25–32
- Feely RA, Sabine CL, Lee K, Berelson W, Kleypas J, Fabry VJ, Milero FJ (2004) Impact of anthropogenic CO_2 on the CaCO_3 system in the oceans. *Science* 305:362–366

- Frankignoulle M, Canon C, Gattuso J-P (1994) Marine calcification as a source of carbon dioxide: positive feedback of increasing atmospheric CO₂. *Limnol Oceanogr* 39:458–462
- Fry WG (1975) Raft fouling in the Menai Strait, 1963–1975. *Hydrobiologia* 47:527–558
- Fuji A, Watanabe H, Ogura K, Noda T, Goshima S (1991) Abundance and productivity of microphytobenthos on a rocky shore in southern Hokkaido. *Bull Fac Fish Hokkaido Univ* 42:136–146
- Gattuso J-P, Allemand D, Frankignoulle M (1999) Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels on coral reefs: a review on interactions and control by carbonate chemistry. *Am Zool* 39:160–183
- Gibbons MJ, Griffiths CL (1986) A comparison of macrofaunal and meiofaunal distribution and standing stock across a rocky shore, with an estimate of their productivities. *Mar Biol* 93:181–188
- Glynn PW (1965) Community composition, structure, and interrelationships in the marine intertidal *Endocladia muricata*–*Balanus glandula* association in Monterey Bay, California. *Beaufortia* 12:1–198
- Gros P, Cochard J-C (1978) Biologie de *Nyctiphanes couchii* (Crustacea, Euphasiacea) dans le secteur nord du golfe de Gascogne. *Ann Inst Oceanogr* 54:25–46
- Harms J, Anger K (1989) Settlement of the barnacle *Elminius modestus* Darwin on test panels at Helgoland (North Sea): a ten year study. *Sci Mar* 53:417–421
- Herbert RJH, Hawkins SJ (2006) Effect of rock type on the recruitment and early mortality of the barnacle *Chthamalus montagui*. *J Exp Mar Biol Ecol* 334:96–108
- Jenkins SR, Aberg P, Cervin G, Coleman RA, Delany J, Hawkins SJ, Hyder K, Myers AA, Paula J, Power AM, Range P, Hartnoll RG (2001) Population dynamics of the intertidal barnacle *Semibalanus balanoides* at three European locations: spatial scales of variability. *Mar Ecol Prog Ser* 217:207–217
- Kendall MA, Bedford ML (1987) Reproduction and recruitment of the barnacle *Chthamalus montagui* at Aberystwyth (mid-Wales). *Mar Ecol Prog Ser* 38:305–308
- Kleypas J, Buddemeier RW, Archer D, Gattuso J-P, Langdon C, Opdyke BN (1999) Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science* 284:118–120
- Lohse DP (1993) The effects of substratum type on the population dynamics of three common intertidal animals. *J Exp Mar Biol Ecol* 173:133–154
- Magalhaes CM, Bordalo AA, Wiebe WJ (2003) Intertidal biofilms on rocky substratum can play a major role in estuarine carbon and nutrient dynamics. *Mar Ecol Prog Ser* 258:275–281
- Martin S, Thouzeau G, Chauvaud L, Jean F, Guérin L (2006) Respiration, calcification, and excretion of the invasive slipper limpet, *Crepidula fornicata* L.: implications for carbon, carbonate, and nitrogen fluxes in affected areas. *Limnol Oceanogr* 51:1996–2007
- Medernach L, Jordana E, Grémare A, Nozais C, Charles F, Amouroux JM (2000) Population dynamics, secondary production and calcification in a Mediterranean population of *Ditrupa arietina* (Annelida: Polychaeta). *Mar Ecol Prog Ser* 199:171–184
- Ménesguen A, Hoch T (1997) Modelling the biogeochemical cycles of elements limiting primary production in the English Channel. I. Role of thermohaline stratification. *Mar Ecol Prog Ser* 146:173–188
- Migné A, Davoult D, Gattuso J-P (1998) Calcium carbonate production of a dense population of the brittle star *Ophiothrix fragilis* (Echinodermata: Ophiuroidea): role in the carbon cycle of a temperate coastal ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser* 173:305–308
- Milliman JD (1993) Production and accumulation of calcium carbonate in the ocean: budget of a nonsteady state. *Global Biogeochem Cycles* 7:927–957
- Moore HB (1972) An estimate of carbonate production by macrobenthos in some tropical, soft-bottom communities. *Mar Biol* 17:145–148
- O’Riordan RM, Ramsay NF (1999) The current distribution and abundance of the Australasian barnacle *Elminius modestus* in Portugal. *J Mar Biol Ass UK* 79:937–939
- O’Riordan RM, Arenas F, Arrontes J, Castro JJ, Cruz T, Delany J, Martinez B, Fernandez C, Hawkins SJ, McGrath D, Myers AA, Oliveros J, Pannacciulli FG, Power AM, Relini G, Rico JM, Silva T (2004) Spatial variation in the recruitment of the intertidal barnacles *Chthamalus montagui* Southward and *Chthamalus stellatus* (Poli) (Crustacea: Cirripedia) over an European scale. *J Exp Mar Biol Ecol* 304:243–264
- Orr JC, Fabry VJ, Aumont O, Bopp L, Doney SC, Feely RA, Gnanadesikan A, Gruber N, Ishida A, Joos F, Key RM, Lindsay K, Maier-Reimer E, Matear R, Monfray P, Mouchet A, Najjar RG, Plattner G-K, Rodgers KB, Sabine CL, Sarmiento JL, Schlitzer R, Slater RD, Totterdell IJ, Weirig MF, Yamanaka Y, Yool A (2005) Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature* 437:681–686
- Parsons TR, Takahashi M, Hargrave B (1984) Biological Oceanographic processes. Butterworth-Heinemann, Exeter
- Power AM, Delany J, McGrath CC, Myers AA, O’Riordan RM (2006) Patterns of adult abundance in *Chthamalus stellatus* (Poli) and *C. montagui* (Crustacea: Cirripedia) emerge during late recruitment. *J Exp Mar Biol Ecol* 332:151–165
- Raffaelli D (1979) The grazer-algae interaction in the intertidal zone on New Zealand rocky shores. *J Exp Mar Biol Ecol* 38:81–100
- Raimondi PT (1988) Rock type affects settlement, recruitment, and zonation of the barnacle *Chthamalus anisopoma* Pilsbury. *J Exp Mar Biol Ecol* 123:253–267
- Riebesell U, Zondervan I, Rost B, Tortell PD, Zeebe RE, Morel FMM (2000) Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂. *Nature* 407:364–367
- Rodgers J (1957) The distribution of marine carbonate sediments: a review, vol 5. *Soc Econ Paleontol Mineral* 5[Special Publ]:2–13
- Sabine CL, Feely RA, Gruber N, Key RM, Lee K, Bullister JL, Wanninkhof R, Wong CS, Wallace DWR, Tilbrook B, Millero FJ, Peng T-H, Kozyr A, Ono T, Rios AF (2004) The Oceanic sink for anthropogenic CO₂. *Science* 305:357–371
- Schwinghamer P, Hargrave B, Peer D, Hawkins CM (1986) Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. *Mar Ecol Prog Ser* 31:131–142
- Segar DA, Collins JD, Riley JP (1971) The distribution of the major and some minor elements in marine animals. Part II. Molluscs. *J Mar Biol Assoc UK* 51:131–136
- Smith SV (1972) Production of calcium carbonate on the mainland shelf of Southern California. *Limnol Oceanogr* 17:28–41
- Southward AJ (1991) Forty years of change in species composition and population density of barnacles on a rocky shore near Plymouth. *J Mar Biol Assoc UK* 71:495–513
- Ware JR, Smith SV, Reaka-kudha ML (1991) Coral reefs: sources or sinks of atmospheric CO₂? *Coral Reefs* 11:127–130
- Wu RSS, Levings CD (1979) Energy flow and population dynamics of the barnacle *Balanus glandula*. *Mar Biol* 54:83–89

BENTHIC METABOLISM ON A SHELTERED ROCKY SHORE: ROLE OF THE CANOPY IN THE CARBON BUDGET¹

Claire Goll  ty,² Aline Mign  , and Dominique Davoult

CNRS and UPMC Univ Paris 6, UMR 7144, Station Biologique de Roscoff, 29682, Roscoff, France

While the importance of canopy-forming algae in structuring ecosystems is recognized, their role in the carbon budget is still not well understood. To our knowledge, no measurements of rocky shores primary production and respiration under emersion periods have been carried out in situ. A benthic chamber coupled to a CO₂-infrared gas analyzer was used to measure gross primary production and respiration on the *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. zone of a sheltered rocky shore in Brittany, France. Over a year of monthly measurements on the zone with and without the *A. nodosum* canopy showed fairly high production and respiration values for the global community as well as carbon fluxes due to the canopy that largely dominated the benthic metabolism of the zone. The strong canopy respiration relative to the primary production also suggested a high metabolic activity by microscopic heterotrophs on the surface of the alga. Both the canopy and the understory annual primary production and respiration were under the control of light and temperature seasonal variations. Finally, the range of the amount of carbon produced on the *A. nodosum* zone during diurnal emersions was estimated. Additional measures accounting for the day–night cycles and seasonal light variations over an entire tidal cycle are, however, necessary to establish an annual carbon budget. Such measures using the benthic chamber together with complementary techniques would allow a better understanding of the functioning of sheltered rocky shores.

Key index words: *Ascophyllum nodosum*; carbon dioxide; carbon fluxes; emersion; macroalgae; production; respiration

Abbreviations: CR, benthic community respiration; DM, dry mass; DOC, dissolved organic matter; EPS, exopolysaccharides; GPP, benthic community gross primary production; NPP, benthic community net primary production; RGPP, residual gross primary production; RR, residual respiration

Canopy-forming algae have been recognized as being important structuring species by modifying the physical environment and through biotic interactions (Bertness et al. 1999, Figueiredo et al. 2000, Wikstr  m and Kautsky 2007). In particular, the fucoid *Ascophyllum nodosum* has recently been proved to control community composition and richness (Bertness et al. 1999, Jenkins et al. 1999a). Conversely, the role of these canopy-forming algae in the ecosystem carbon budgets has seldom been investigated (Binzer and Sand-Jensen 2002, Duarte et al. 2005). This is of particular interest for *A. nodosum* since it characterizes most temperate, sheltered rocky shores of the Atlantic coasts and is among the most collected algae along these shores (Ang et al. 1996, Kelly et al. 2001).

When dealing with rocky shore macroalgae, primary production and respiration have mostly been estimated in laboratory conditions, using incubations to measure either oxygen fluxes in submerged conditions (Johansson and Snoeijis 2002, Middelboe and Binzer 2004) or carbon dioxide fluxes in emerged conditions (Bell 1993, Kawamitsu and Boyer 1999, Williams and Dethier 2005). Less frequently, biomass differences (Mann 1972, Roman et al. 1990) and oxygen fluxes in submerged conditions (Schaffelke and Klumpp 1997, Chisholm 2003) have allowed in situ measurements. However, these measurements tend to be underestimates by ignoring biomass losses or by misinterpreting global conclusions by extrapolating from incubation methods of single apices or thalli (Binzer and Sand-Jensen 2002, Binzer and Middelboe 2005). To our knowledge, primary production and respiration measurements of rocky shore macroalgae under emersed conditions still need to be performed in situ on whole individuals and whole communities.

Understanding the role of canopy-forming macroalgae in the carbon fluxes of their community implies separating the global metabolism from that of the different compartments responsible for carbon fluxes, namely, understory fauna and algae (both macroalgae and microphytobenthos) and microscopic epiphytes. The use, at low tide, of CO₂ fluxes in a benthic chamber allows for in situ measurements of both net primary production (NPP) and respiration as well as manipulations of

¹Received 26 November 2007. Accepted 18 February 2008.

²Author for correspondence: e-mail goll  ty@sb-roscoff.fr.

the ecosystem. This chamber method enables measurement of the carbon fluxes of the whole community, without the canopy, understory non-encrusting macroalgae, and macrofauna, therefore separating the main compartments mentioned above. While this method does not permit separation of the carbon fluxes due to the microscopic epiphytes from those of the canopy, it still enables us to better grasp the role of canopy-forming algae in the carbon budget of sheltered rocky shores.

A. nodosum is a furoid alga that forms a dense canopy just below the midtide level on sheltered rocky intertidal zones along the North Atlantic temperate shores. The macroalgal understory is composed of small red and green algal turfs as well as some encrusting red algae. The present study, therefore, focused on the carbon fluxes of this zone by measuring both primary production and respiration during emersion. Indeed, Quadir et al. (1979) have shown for other intertidal algae that species higher up the shore will exhibit the major part of their primary production while emersed. The position of *A. nodosum* on the shore, which leads to a great exposure period over a tidal cycle, thus suggests that most of the carbon fluxes due to this alga occur under emersion. This possibility enabled us to understand the role of the canopy in the global metabolism of the zone, monitor any seasonal variation, and make a first estimate of the amount of carbon that can be produced during an entire emersion period.

MATERIALS AND METHODS

Metabolism of the A. nodosum zone. In situ measurements: Sampling was performed on the Ile Verte, a rocky island in front of the Station Biologique de Roscoff (Fig. 1). The land side of the island presents a vertical zonation typical of a semisheltered rocky shore. Between the mean low water neap tide level (3.30 m above Chart Datum [C.D.]) and below the high water neap tide (6.30 m above C.D.) spreads a zone dominated by the furoid *A. nodosum* and characterized by a mix of gravels and boulders. Benthic metabolism measurements

and sampling for algal and macrofauna biomasses were performed on this zone every month from January 2006 to March 2007.

CO₂ fluxes at the rock–air interface were measured using a benthic chamber as described by Migné et al. (2002). Basically, a 0.071 m² rock area, as smooth as possible, was enclosed in the chamber using neutral silicon to obtain airtightness. Changes in CO₂ mole fraction (ppm) in air upon rocky substratum were measured with an infrared CO₂ gas analyzer (LiCor Li-800; LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA). Data were recorded with a data logger (LiCor Li-1400; LI-COR Inc.) using a 15 s logging frequency (Fig. 2). CO₂ fluxes were then calculated from recorded data using the slope of CO₂ concentration ($\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \cdot \text{mol}_{\text{air}}^{-1}$) against time (min). Results were then expressed in carbon unit ($\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) assuming a molar volume of 22.4 L $\cdot$ mol⁻¹ at standard temperature and pressure and a molar mass of 12g C $\cdot$ mol⁻¹_{CO₂}. Measurements were performed under ambient light and in darkness in order to assess, respectively, benthic community net primary production (NPP) and benthic community respiration (CR). Benthic community gross primary production (GPP) was then calculated as the sum of NPP and CR. In the absence of any information regarding the saturating irradiance of the *A. nodosum* canopy, care was taken to perform the measurements with PAR (400–700 nm) above 200 $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, which has been shown to be a saturating irradiance for *A. nodosum* thalli (Johnston and Raven 1986).

After performing incubations for NPP and CR measurements, *A. nodosum* and its epiphytes were collected to estimate the *A. nodosum* biomass (B_{Asco}) present under the benthic chamber. Total algal biomass (B_{tot}) consisted of the *A. nodosum* biomass together with the biomass of all the other nonencrusting macroalgae. Biomasses were estimated after drying for 48 h at 60°C (expressed in $\text{kg}_{\text{DM}} \cdot \text{m}^{-2}$ where DM is dry mass).

The remaining community consisted essentially of turf-like and/or encrusting macroalgae, rocky microphytobenthos, and zoobenthos. New light and dark incubations were then performed to estimate the residual gross primary production (RGPP) and the residual respiration (RR) of the remaining benthic community. In September, another series of dark and light incubations was also performed after removing the *Fucus serratus* present on the substrate. Whenever possible, a final dark incubation was performed after removing the macrofauna present under the chamber in order to estimate how much of the RR was due to the macrofauna. This measurement was made in May, June, July, October, and December 2006. Every month, the macrofauna present under the benthic chamber

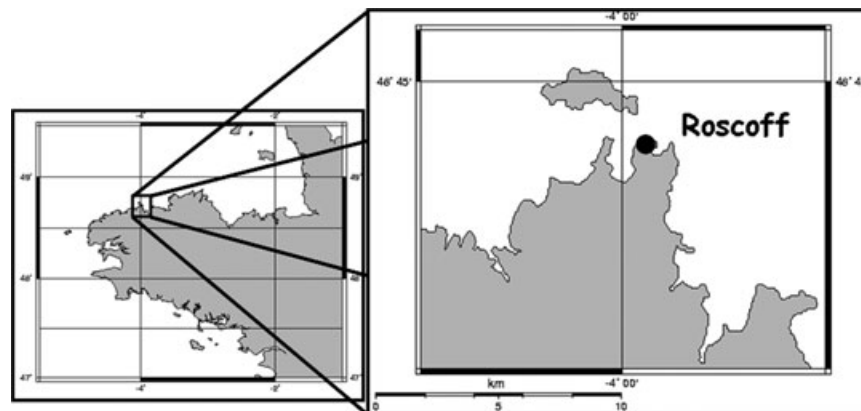


FIG. 1. Location of the Station Biologique de Roscoff in Brittany, France.



FIG. 2. Container with circuit of CO₂ analysis and data logger and benthic chamber with dark dome connected to the circuit on the *Ascophyllum nodosum* zone.

was also collected and its biomass was estimated as ash-free dry mass (AFDM) by successively drying (48 h, 60°C) and burning (6 h, 520°C).

Estimates over emersion periods: We estimated the amount of carbon produced in the *A. nodosum* zone during several emersion periods. PAR is continuously recorded on the Station Biologique de Roscoff roof. The midlevel of the *A. nodosum* zone studied here is located at 4.82 m above C.D., which was used as the height reference to estimate the *A. nodosum* emersion time. PAR and emersion time data were combined to establish (1) the average longest daily emersion occurring in summer entirely under light $>200 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and (2) the average shortest daily emersion occurring in winter under daylight ($\text{PAR} > 3 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). The summer emersion periods were estimated using PAR data and emersion lengths of June, July, and August 2006. Only days having >5.5 h of emersion entirely $>200 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ were considered. For the winter emersions, the PAR data and emersion lengths of January and December 2006 were used, and only days having short emersion periods occurring both at the beginning and at the end of the day under daylight were considered. Among these, only the five highest and lowest values, respectively, were kept. GPP values measured for the corresponding months were then used to evaluate a rough estimation of (1) the maximum amount of carbon produced during a diurnal summer emersion and (2) the minimum amount of carbon produced during a diurnal winter emersion.

Statistical analysis. To test for any temporal variability, a sinusoidal curve was fitted to the gross primary production and respiration data in the *A. nodosum* zone such that $y = a + b \cdot \sin[(2\pi/365) \cdot x + c]$ where y is the GPP or respiration, expressed in $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ or $\text{mg C} \cdot \text{kg}_{\text{DM}}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, at time x , expressed in days. The parameters a , b , and c were obtained using the least-square estimation and the Simplex method of the nonlinear regression model analysis provided by the SSI SYSTAT 11 software (SYSTAT Software Inc., Richmond, CA, USA). A Wilcoxon–Mann–Whitney test was performed to assess any significant difference between the global and the residual fluxes of the canopy-covered zone.

RESULTS

In situ metabolism of the *A. nodosum* zone. Community gross primary production and respiration in the *A. nodosum* zone were measured every month from January 2006 to March 2007 (Fig. 3a). For GPP, values ranged from $187.87 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ in December to $846.46 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ in August. CR values ranged from $122.14 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ in

December to $615.56 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ in July. The sinusoidal curve fitted to these data showed for GPP a minimum on December 22 and a maximum on June 22, and for CR, a minimum on January 7 and a maximum on July 9 [$\text{GPP} = 472.057 - 224.790 \times \sin(2\pi/365) \times d - 86.236$, $R^2 = 0.958$, $n = 14$, $P < 0.001$; $\text{CR} = 324.562 - 178.686 \times \sin(2\pi/365) \times d - 64.227$, $R^2 = 0.949$, $n = 14$, $P < 0.001$; d is the number of days].

The total algal biomass under the benthic chamber varied from 2.47 to $8.16 \text{ kg}_{\text{DM}} \cdot \text{m}^{-2}$, out of which 85.6%–100% was *A. nodosum*. To cancel out the potential effects of having different algal biomasses between sampling dates, GPP and CR values were divided by this biomass (Fig. 3b). $\text{GPP}/B_{\text{tot}}$ ranged from $43.82 \text{ mg C} \cdot \text{kg}_{\text{DM}}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ in November to $213.84 \text{ mg C} \cdot \text{kg}_{\text{DM}}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ in April. CR/B_{tot} ranged from $29.23 \text{ mg C} \cdot \text{kg}_{\text{DM}}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ in November to $120.68 \text{ mg C} \cdot \text{kg}_{\text{DM}}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ in August. The sinusoidal curves exhibited a minimum on December 12 and January 2, and a maximum on June 12 and July 4 for $\text{GPP}/B_{\text{tot}}$ and CR/B_{tot} , respectively [$\text{GPP}/B_{\text{tot}} = 101.138 - 43.173 \times \sin(2\pi/365) \times d - 71.022$, $R^2 = 0.900$, $n = 14$, $P < 0.001$; $\text{CR}/B_{\text{tot}} = 67.967 - 30.538 \times \sin(2\pi/365) \times d - 64.364$, $R^2 = 0.932$, $n = 14$, $P < 0.001$].

RGPP ranged from $0.97 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ in September to $76.17 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ in March 2007, while the RR ranged from $2.45 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ in December to $75.56 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ in July (Fig. 3c). The sinusoidal curves adjusted on the RGPP and RR data showed a minimum on November 19 and January 7, and a maximum on May 21 and July 8 for RGPP and RR, respectively [$\text{RGPP} = 28.746 - 7.970 \times \sin(2\pi/365) \times d - 21.143$, $R^2 = 0.630$, $n = 14$, $P < 0.001$; $\text{RR} = 21.760 - 21.700 \times \sin(2\pi/365) \times d - 4.600$, $R^2 = 0.816$, $n = 14$, $P < 0.001$]. The residual fluxes were significantly lower than the canopy fluxes. The canopy (represented by *A. nodosum* and its epiphytes) was responsible for 76.3%–99.6% of the GPP and 78.7%–98.1% of the CR. Each month, 45.5%–128.9% of the carbon out of the GPP of the canopy was respired instantaneously.

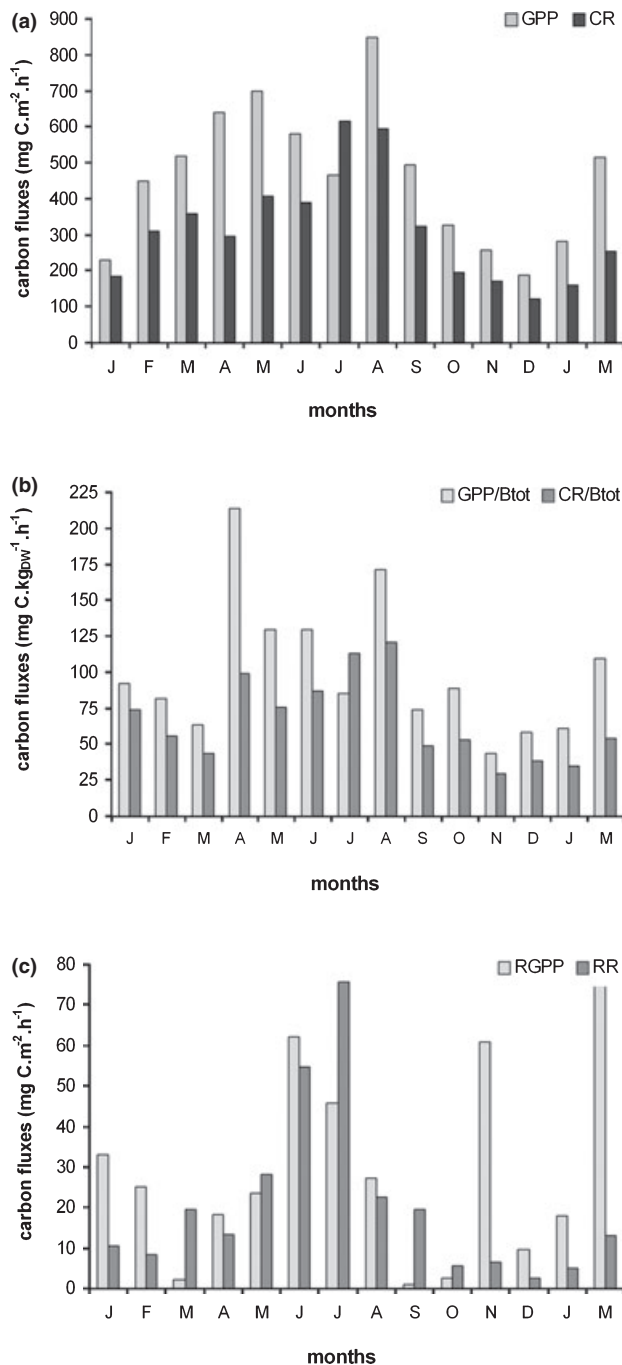


FIG. 3. CO₂ fluxes of the *Ascophyllum nodosum* zone from January 2006 to March 2007. (a) Benthic community gross primary production (GPP) and benthic community respiration (CR), expressed in mg C · m⁻² · h⁻¹, (b) GPP and CR of the *A. nodosum* zone standardized by the total algal biomass (GPP/B_{tot} and CR/B_{tot}, expressed in mg C · kg_{DM}⁻¹ · h⁻¹), and (c) residual gross primary production (RGPP) and residual respiration (RR), expressed in mg C · m⁻² · h⁻¹.

Macrofaunal biomass under the benthic chamber varied between 0.92 and 235.63 g_{AFDM} · m⁻². Respiration of the macrofauna did not represent a significant part of the CR as values ranged from 1.8% in October and December to 7.9% in July.

However, it represented from 17.3% in July to 90.5% in December of the RR.

Metabolism estimates over emersion periods. The average amount of carbon produced during the longest emersion periods occurring entirely under light >200 μmol photons · m⁻² · s⁻¹ was estimated using PAR data, emersion lengths, and GPP data of June, July, and August 2006. The five highest emersion lengths averaged (±SD) 6.4 ± 0.74 h. The mean (±SD) maximum amount of carbon produced during a summer emersion was 4.011 ± 0.5326 g C · m⁻².

The average amount of carbon produced during the shortest emersion periods occurring under winter daylight was estimated using PAR data, emersion lengths, and GPP data of January and December 2006. The five lowest emersion lengths averaged (±SD) 1.3 ± 0.44 h. The mean (±SD) minimum amount of carbon produced during a winter emersion was therefore 0.268 ± 0.0966 g C · m⁻².

DISCUSSION

Macroalgal benthic metabolism in sheltered rocky shores. Global metabolism: In terms of carbon fluxes, the *A. nodosum* canopy dominates the benthic metabolism of the zone year-round. Indeed, over 75% of both the GPP and the CR were due to the canopy. Literature estimates of algal primary production result essentially in annual or daily production values, measured in DM for standing stock differences (see Cousens 1984 and references therein), or resulting in oxygen changes per second when measuring smaller scale parameters (see Dring and Brown 1982, Bell 1993). In order to compare literature estimations to those of the present study, values were converted to mg C · m⁻² · h⁻¹ by assuming (1) that rates are proportional at different time-scales, (2) a 1 g_{DM}:0.38 g C conversion factor (Westlake 1963), (3) a photosynthetic quotient of 1.2, and (4) a 12:12 day:night cycle. Estimates varied from 174 mg C · m⁻² · h⁻¹ (Westlake 1963) to 425 mg C · m⁻² · h⁻¹ (Keser 1978) for *A. nodosum* and from 37 mg C · m⁻² · h⁻¹ (Roman et al. 1990) to 1,330 mg C · m⁻² · h⁻¹ (Blinks 1955) for different *Fucus* spp. Admittedly, the use of different laboratory or in situ methods and therefore the need for conversion factors to express all the results in the same units make the comparison between studies more difficult. However, literature values for *A. nodosum*, *F. serratus*, and other *Fucus* species show similar orders of magnitude compared with the values obtained in the present study. In addition, GPP of the *F. serratus* zone measured using the same technique as in the present study shows the same order of magnitude as that of the *A. nodosum* zone (C. Golléty, A. Migné, and D. Davoult, unpublished results).

Comparing the respiration results to literature values is even more difficult than with production values due to the greater paucity of data on

macroalgae, adding to the difficulties already mentioned for production data. Although few estimates are based on temperate systems, Middelburg et al. (2005) calculated that macroalgae account for 90% of the CR. This is consistent with our estimate that the *A. nodosum* canopy is responsible for an average 93% of the CR. While no data on *A. nodosum* could be found to compare to the canopy respiration measured in the present study, estimates for several other intertidal algae varied from $14 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ for *Chondrus crispus* apical tips (Dudgeon et al. 1995) to $156 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ for *F. vesiculosus* apical tips (Kawamitsu and Boyer 1999) and from $0.39 \text{ mg C} \cdot \text{kg}_{\text{DM}}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ for *A. nodosum* ecad *scorpioides* apical tips (Chock and Mathieson 1979) to $1,690 \text{ mg C} \cdot \text{kg}_{\text{DM}}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ for *Enteromorpha* sp. thalli (Kinney and Roman 1998). Studies measuring respiration from apical tips give values in the lower range of the respiration data measured in the present study, which is not surprising according to the Binzer and Sand-Jensen (2002) study in which respiration in *F. serratus* was shown to have a greater role in canopy measurements versus single thalli records. On the other hand, literature values expressed in terms of DM are higher than the respiration values standardized by the biomass data for *A. nodosum*. Finally, CO_2 fluxes measured on the *F. serratus* zone also show that this canopy is responsible for an average 82% of the global respiration of the zone (C. Golléty, A. Migné, and D. Davoult, unpublished results).

On average, macroalgae are estimated to respire 51% of their gross primary production (Charpy-Roubaud and Sournia 1990, Duarte and Cebrián 1996). In comparison, an average of 68.7% of the carbon produced on the *A. nodosum* canopy was respired instantaneously. Such a high amount of carbon immediately respired by the *A. nodosum* canopy suggests either an algal respiration strongly stimulated during emersion or an important exopolysaccharide (EPS) production by *A. nodosum* resulting in a high metabolic activity by microscopic heterotrophs on the alga's surface. The main factor responsible for algal respiration being stimulated when emersed is temperature. This finding would imply that air temperature is always higher than water temperature. This is only true during the summer months, while our results show strong respiration fluxes due to the canopy year-round. In addition, because the strong respiration values measured are only due to *A. nodosum*, this would not result in a viable carbon balance: First, while we cannot readily conclude whether the respiration of *A. nodosum* under immersion is lower, equal, or higher than under emersion, the primary production of *A. nodosum* when immersed is necessarily lower than that measured under emersion. Secondly, respiration measurements were performed in the dark, while increasing evidence suggests that respiration in the light most likely exceeds that in the

dark (Middelburg et al. 2005), suggesting that we might already underestimate respiration. If this is true for the *A. nodosum* canopy, the respiration estimated in the present study would imply a net loss of carbon for the canopy over an entire 24 h period (combining both day-night and tidal cycles), which is in contradiction to the important standing stocks characteristic of this zone. The other explanation for high respiration fluxes by the canopy, and in high proportions compared to the production fluxes, could be a strong EPS production that would favor the metabolic activity of microscopic heterotrophic epiphytes. Dissolved organic matter (DOC) averaged 38% of total organic production for Barents Sea macrophytes (Khailov and Burlakova 1969). A higher EPS production most likely occurs at the beginning of emersion periods (Harlin and Craigie 1975, Carlson and Carlson 1984), and, during emersion, exudates remaining on the algal surface act as potential protection against desiccation (Quadir et al. 1979) as well as a possible substrate for the microscopic epiphytes (Khailov and Burlakova 1969). *A. nodosum* is suspected to exhibit among the highest excretion levels (Khailov and Burlakova 1969, Sieburth 1969). The microscopic heterotrophic community on its surface is dominated by various types of bacteria (Chan and McManus 1969, Sieburth and Tootle 1981), which suggests that bacteria could contribute highly to the respiration of the *A. nodosum* zone. However, exudate production is particularly difficult to estimate for intertidal algae as all the available techniques require algal immersion, therefore preventing separation of materials excreted during emersion or immersion. While to our knowledge little information is available on respiration of epiphytic bacteria on macroalgae, bacteria have been shown to be directly stimulated by seagrass DOC excretion (Penhale and Smith 1977, Kirchman et al. 1984) and to be responsible for a significant part of soft sediment CR (Middelburg et al. 2005, Hubas et al. 2006) as well as an important part of the carbon fluxes of lake macrophyte beds (Cattaneo and Kalff 1980).

Residual metabolism: Once the *A. nodosum* canopy was removed, the residual fluxes were significantly lower than the fluxes due to *A. nodosum*. The understory receives irradiances at much lower levels than the top of the canopy, which implies that removing the canopy radically changes the environmental conditions to which those algae are acclimated. Removing the canopy can either overestimate the residual fluxes by stimulating algae that usually receive much lower light levels or underestimate these fluxes by exposing the algae to photoinhibition-causing irradiances. However, the measurements we have performed so far do not allow us to conclude in favor of either situation. Although removing the canopy could also change the temperature and humidity conditions, our incubations were short enough so that this was not the case (Migné et al.

2002). On the other hand, comparable ranges to the residual fluxes measured in the present study have been reported for understory or turf and crustose algae. These varied from $2.6 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ for *Cladophora rupestris*, a green turf-forming alga (Roman et al. 1990), to $190 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ for crustose coralline algae (Chisholm 2003). In comparison, rocky shore microphytobenthos production measurements ranged from $0.70 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (Fuji et al. 1991) to $147 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (Magalhães et al. 2003). On the whole, production estimated for understory macroalgae and rocky microphytobenthos shows magnitudes comparable with the RGPP estimated for the *A. nodosum* zone.

First estimate of sheltered rocky shore carbon balance. Seasonal variations: Seasonal variations in production, photosynthetic rate, and respiration rate have already been observed for *A. nodosum* (Mann 1973, Chock and Mathieson 1979, 1983), *Fucus* species (Brinkhuis 1977, Quadir et al. 1979, Brenchley et al. 1997), as well as phaeophycean-dominated communities (Cheshire et al. 1996). Light intensity and temperature are usually the most important factors determining the seasonal patterns of primary production and respiration of intertidal primary producers (Dawes et al. 1978, Chock and Mathieson 1983, Cheshire et al. 1996), although other factors such as day-night and tidal cycles (Dring and Brown 1982, Migné et al. 2004), nutrient availability (Kinney and Roman 1998), and salinity (Chapman 1995) also affect primary production and respiration.

The respiration and gross primary production fluxes all exhibited a significant seasonal variation with minima between November and early January, and maxima between late May and early July. The GPP peak values, obtained using the equation from the sinusoidal curves, occurred at the maximal and minimal light intensity, while CR showed the same pattern with a fortnightly shift toward the maximum and minimum water temperatures (<http://www.sb-roscoff.fr/Somlit/estac.html>). The peak values for $\text{GPP}/B_{\text{tot}}$ and CR/B_{tot} calculated from the equations both happened a few days earlier than those of the respective global flux, therefore indicating that the accumulated algal biomass has little influence on the seasonal variation of the global fluxes. The dates at which the GPP peak values occurred are evidence for light intensity being the main factor influencing primary production. Conversely, the small shift in respiration maxima toward maximal water temperature and the fact that RR and CR exhibit peak values at the same dates rather suggest some influence of water temperature on respiration. A degree of seasonal adaptation has already been shown for *A. nodosum* (Kanwisher 1966), and evidence for light being the main factor controlling photosynthesis while the water temperature also controls respiration has already been given for *A. nodosum* ecad *scorpioides* (Brinkhuis et al. 1976). Absence of this same pattern in winter may be due to a

combination of having only a monthly measure together with a possible stronger influence of air versus water temperature.

The weak seasonal correlation of the RGPP data is most likely due to the heterogeneous composition of the understory present under the chamber from sample to sample. Concluding which factors explain the seasonal peaks observed for the gross primary production of the understory is therefore not possible from our data.

First carbon balance estimates: *Ascophyllum nodosum* photosynthesis has been observed to reach saturation under light levels ranging from 170 to 206 $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Chock and Mathieson 1979, Johnston and Raven 1986, Skene 2004). These values are based on measurements performed on individual plants, while we measured global fluxes. However, Binzer and Middelboe (2005) have shown that single thalli have lower saturating irradiances than whole communities. Light saturation curves based on in situ measurements and taking into account seasonal variations are needed to refine saturating level estimations for the *A. nodosum* zone (i.e., the whole algal community). These values can then be used to calculate emersion periods occurring under saturating light, which would improve our estimation for the maximum amount of carbon produced during a diurnal emersion.

Especially for the summer period, the amount of carbon produced during an emersion was estimated without taking into account any possibility of photoinhibition. Indeed, high production values were obtained even under high light intensities (up to $1,600 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), and no photoinhibition has been observed for *F. serratus* canopies (Binzer and Sand-Jensen 2002). Absence of photoinhibition for the *A. nodosum* canopy is therefore also predictable.

Using the data available to date, a range of the amount of carbon produced during a diurnal emersion was estimated for the *A. nodosum* zone. It comprises between $0.268 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ in winter and $4.011 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ in summer. In comparison, the daily primary production of a phaeophycean-dominated algal community was estimated to vary between $2.600 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ in winter and $6.000 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ in summer (Cheshire et al. 1996). Other estimates give ranges between 7.220 and 15.960 $\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ for a *Fucus* sp. stand (Blinks 1955), 1.140 and 2.736 $\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ for *Ulva* sp. (Blinks 1955), but only 0.017 and 0.119 $\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ for rocky shore microphytobenthos (Fuji et al. 1991) and from about 0.010 to over 0.900 $\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ for muddy-sand microphytobenthos (Migné et al. 2004). The amount of carbon produced during an emersion for *A. nodosum* estimated in the present study is in the same range as daily production estimated for a phaeophycean community and *Ulva* sp. but lower than for *Fucus* sp. This result is quite surprising as it does not follow either the biomass or productivity differences

that are expected between those species or communities (Blinks 1955, Bajjouk 1996). Hence, comparing the functioning of several macroalgal-dominated zones is problematic when lacking both stock and in situ metabolism data at the appropriate time-scale.

While we measured the carbon fluxes of the *A. nodosum* zone undergoing emersion at an hourly scale, we have also shown that many parameters still need to be taken into account before being able to estimate the carbon fluxes of the zone during an entire tidal and day-night cycle. Short-scale carbon flux measurements are not enough to allow full understanding of the global benthic metabolism of a canopy zone. While measuring carbon fluxes at an hourly scale does allow understanding of the magnitude and the seasonal patterns of these fluxes, an annual carbon balance taking into account as many sources of variation as possible is desirable. This in turn will allow full understanding of the global functioning of canopy-covered ecosystems.

CONCLUSION AND PERSPECTIVES

While canopy-forming seaweeds had already been recognized as important habitat-structuring species, the present study deals with their role in the carbon balance of rocky shores. The *A. nodosum* canopy is responsible for most of the carbon fluxes of its zone. This, together with previous evidence of the impact of the absence of canopies on the structure and diversity of their habitats (Jenkins et al. 1999b, Wikström and Kautsky 2007), raises the issue of the impact of canopy loss on the metabolism of rocky intertidal zones.

This is the first study directly measuring primary production and respiration of rocky shore macroalgal communities under emersion. This was possible measuring CO₂ fluxes and using a benthic chamber, which allows both measuring the global community and manipulating the system. The use of such a system should allow integrating direct measurements of ecosystem functioning to the study of intertidal rocky shores. Additional studies using complementary techniques should attempt to measure the amount of carbon fluxes occurring under immersion as well as the influence of light and temperature seasonal variations, tidal regimes, and day-night cycles on both photosynthesis and respiration. Only this will allow establishing an annual carbon balance of the *A. nodosum* zone.

The authors thank all the people who helped carry out the benthic metabolism field work, especially R. Michel. We also thank T. Cariou for acquiring the PAR data and L. Lévêque for acquiring the "height data" of the *A. nodosum* zone. We acknowledge the SOMLIT network for performing the Sea Surface Temperature measurements. This work was partly funded by the BIOFUSE project, MarBEF network of Excellence. We are thankful to M. Graham and three anonymous referees for improving the manuscript.

- Ang, P. O., Sharp, G. J. & Semple, R. E. 1996. Comparison of the structure of populations of *Ascophyllum nodosum* (Fucales, Phaeophyta) at sites with different harvesting histories. *Hydrobiologia* 326/327:179–84.
- Bajjouk, T. 1996. Evaluation qualitative et quantitative des macroalgues à partir d'imagerie multispectrale: application à l'étude de la production de carbone dans la région de Roscoff. Ph.D. thesis, Université de Brest, Brest, France, 210 pp.
- Bell, E. C. 1993. Photosynthetic response to temperature and desiccation of the intertidal alga *Mastocarpus papillatus*. *Mar. Biol.* 117:337–46.
- Bertness, M. D., Leonard, G. H., Levine, J. M., Schmidt, P. R. & Ingraham, A. O. 1999. Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology* 80:2711–26.
- Binzer, T. & Middelboe, A. L. 2005. From thallus to communities: scale effects and photosynthetic performance in macroalgae communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 287:65–75.
- Binzer, T. & Sand-Jensen, K. 2002. Importance of structure and density of macroalgae communities (*Fucus serratus*) for photosynthesis production and light utilisation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 235:53–62.
- Blinks, L. R. 1955. Photosynthesis and productivity of littoral marine algae. *J. Mar. Res.* 14:363–73.
- Brenchley, J. L., Raven, J. A. & Johnston, A. M. 1997. Resource acquisition in two intertidal fucoid seaweeds, *Fucus serratus* and *Himantalia elongata*: seasonal variation and effects of reproductive development. *Mar. Biol.* 129:367–75.
- Brinkhuis, B. H. 1977. Seasonal variations in salt-marsh macroalgae photosynthesis. II. *Fucus vesiculosus* and *Ulva lactuca*. *Mar. Biol.* 44:177–86.
- Brinkhuis, B. H., Tempel, N. R. & Jones, R. F. 1976. Photosynthesis and respiration of exposed salt-marsh fucoids. *Mar. Biol.* 34:349–59.
- Carlson, D. J. & Carlson, M. L. 1984. Reassessment of exudation by fucoid macroalgae. *Limnol. Oceanogr.* 29:1077–87.
- Cattaneo, A. & Kalff, J. 1980. The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds. *Limnol. Oceanogr.* 25:280–9.
- Chan, E. C. S. & McManus, E. A. 1969. Distribution, characterization, and nutrition of marine microorganisms from the algae *Polysiphonia lanosa* and *Ascophyllum nodosum*. *Can. J. Microbiol.* 15:409–20.
- Chapman, A. R. O. 1995. Functional ecology of fucoid algae: twenty-three years of progress. *Phycologia* 34:1–32.
- Charpy-Roubaud, C. & Sourmia, A. 1990. The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans. *Mar. Microb. Food Webs* 4:31–57.
- Cheshire, A. C., Westphalen, G., Wenden, A., Scriven, L. J. & Rowland, B. C. 1996. Photosynthesis and respiration of phaeophycean-dominated macroalgal communities in summer and winter. *Aquat. Bot.* 55:159–70.
- Chisholm, J. R. M. 2003. Primary productivity of reef-building crustose coralline algae. *Limnol. Oceanogr.* 48:1376–87.
- Chock, J. S. & Mathieson, A. C. 1979. Physiological ecology of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis and its detached ecad *scorpioides* (Homermann) Hauck (Fucales, Phaeophyta). *Bot. Mar.* 22:21–6.
- Chock, J. S. & Mathieson, A. C. 1983. Variations of New England seaweed biomass. *Bot. Mar.* 26:87–97.
- Cousens, R. 1984. Estimation of annual production by the intertidal brown alga *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis. *Bot. Mar.* 27:217–27.
- Dawes, C. J., Moon, R. E. & Davis, M. A. 1978. The photosynthesis and respiratory rates and tolerances of benthic algae from a mangrove and salt marsh estuary: a comparative study. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 6:175–85.
- Dring, M. J. & Brown, F. A. 1982. Photosynthesis of intertidal brown algae during and after periods of emersion: a renewed search for physiological causes of zonation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8:301–8.
- Duarte, C. M. & Cebrián, J. 1996. The fate of marine autotrophic production. *Limnol. Oceanogr.* 41:1758–66.

- Duarte, C. M., Middelburg, J. J. & Caraco, N. F. 2005. Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences* 2:1–8.
- Dudgeon, S. R., Kübler, J. E., Vadas, R. L. & Davison, I. R. 1995. Physiological responses to environmental variation in intertidal red algae: does thallus morphology matter? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 117:193–206.
- Figueiredo, M. A. d. O., Kain, J. M. J. & Norton, T. A. 2000. Responses of crustose corallines to epiphyte and canopy cover. *J. Phycol.* 36:17–24.
- Fuji, A., Watanabe, H., Ogura, K., Noda, T. & Goshima, S. 1991. Abundance and productivity of microphytobenthos on a rocky shore in southern Hokkaido. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 42:136–46.
- Harlin, M. M. & Craigie, J. S. 1975. The distribution of photosynthate in *Ascophyllum nodosum* as it relates to epiphytic *Polysiphonia lanosa*. *J. Phycol.* 11:109–15.
- Hubas, C., Davoult, D., Cariou, T. & Artigas, L. F. 2006. Factors controlling benthic metabolism during low tide in an intertidal bay along a granulometric gradient (Roscoff Aber Bay, Western English Channel, France). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 316:53–68.
- Jenkins, S. R., Hawkins, S. J. & Norton, T. A. 1999a. Direct and indirect effects of a macroalgal canopy and limpet grazing in structuring a sheltered inter-tidal community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 188:81–92.
- Jenkins, S. R., Norton, T. A. & Hawkins, S. J. 1999b. Interactions between canopy forming algae in the eulittoral zone of sheltered rocky shores on the Isle of Man. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 79:341–9.
- Johansson, G. & Snoeijs, P. 2002. Macroalgal photosynthetic responses to light in relation to thallus morphology and depth zonation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 244:63–72.
- Johnston, A. M. & Raven, J. A. 1986. The analysis of photosynthesis in air and water of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. *Oecologia* 69:288–95.
- Kanwisher, J. W. 1966. Photosynthesis and respiration in some seaweeds. In Barnes, H. [Ed.] *Some Contemporary Studies in Marine Science*. Allen and Unwin Ltd., London, pp. 407–20.
- Kawamitsu, Y. & Boyer, J. S. 1999. Photosynthesis and carbon storage between tides in a brown alga, *Fucus vesiculosus*. *Mar. Biol.* 133:361–9.
- Kelly, L., Collier, L., Costello, M. J., Diver, M., McGarvey, S., Kraan, S., Morrissey, J. & Guiry, M. D. 2001. *Impact Assessment of Hand and Mechanical Harvesting of Ascophyllum nodosum on Regeneration and Biodiversity*. Marine Resource Series No. 19, Marine Institute, Galway, Ireland, 51 pp.
- Keser, M. 1978. Ecological effects of harvesting on the growth of *Ascophyllum nodosum* and the growth dynamics of *Fucus*. Ph.D. thesis, University of Maine, Orono, 137 pp.
- 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. *Limnol. Oceanogr.* 14:521–7.
- Kinney, E. H. & Roman, C. T. 1998. Response of primary producers to nutrient enrichment in a shallow estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 163:89–96.
- Kirchman, D. L., Mazzella, L., Alberte, R. S. & Mitchell, R. 1984. Epiphytic bacterial production on *Zostera marina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 15:117–23.
- Magalhaes, C. M., Bordalo, A. A. & Wiebe, W. J. 2003. Intertidal biofilms on rocky substratum can play a major role in estuarine carbon and nutrient dynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 258:275–81.
- Mann, K. H. 1972. Ecological energetics of the sea-weed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. II. Productivity of the seaweeds. *Mar. Biol.* 14:199–209.
- Mann, K. H. 1973. Seaweeds: their productivity and strategy for growth. *Science* 182:975–81.
- Middelboe, A. L. & Binzer, T. 2004. Importance of canopy structure on photosynthesis in single- and multi-species assemblages of marine macroalgae. *Oikos* 107:422–32.
- Middelburg, J. J., Duarte, C. M. & Gattuso, J.-P. 2005. Respiration in coastal benthic communities. In del Giorgio, P. A. & Williams, G. A. [Eds.] *Respiration in Aquatic Ecosystems*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 206–24.
- Migné, A., Davoult, D., Spilmont, N., Menu, D., Boucher, G., Gattuso, J.-P. & Rybarczyk, H. 2002. A closed-chamber CO₂-flux method for estimating intertidal primary production and respiration under emersed conditions. *Mar. Biol.* 140:865–9.
- Migné, A., Spilmont, N. & Davoult, D. 2004. In situ measurements of benthic primary production during emersion: seasonal variations and annual production in the Bay of Somme (eastern English Channel, France). *Cont. Shelf Res.* 24:1437–49.
- Penhale, P. A. & Smith, W. O. 1977. Excretion of dissolved organic carbon by eelgrass (*Zostera marina*) and its epiphytes. *Limnol. Oceanogr.* 22:400–7.
- Quadir, A., Harrison, P. J. & DeWreede, R. E. 1979. The effects of emergence and submergence on the photosynthesis and respiration of marine macrophytes. *Phycologia* 18:83–8.
- Roman, C. T., Able, K. W., Lazzari, M. A. & Heck, K. L. 1990. Primary productivity of angiosperm and macroalgae dominated habitats in a New England salt marsh: a comparative analysis. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 30:35–45.
- Schaffelke, B. & Klumpp, D. W. 1997. Biomass and productivity of tropical macroalgae on three nearshore fringing reefs in the central Great Barrier Reef, Australia. *Bot. Mar.* 40:373–83.
- Sieburth, J. M. 1969. Studies on algal substances in the sea. III. The production of extracellular organic matter by littoral marine algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 3:290–309.
- Sieburth, J. M. & Tootle, J. L. 1981. Seasonality of microbial fouling on *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol., *Fucus vesiculosus* L., *Polysiphonia lanosa* (L.) Tandy and *Chondrus crispus* Stackh. *J. Phycol.* 17:57–64.
- Skene, K. R. 2004. Key differences in photosynthetic characteristics of nine species of intertidal macroalgae are related to their position on the shore. *Can. J. Bot.* 82:177–84.
- Westlake, D. F. 1963. Comparisons of plant productivity. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 38:385–425.
- Wikström, S. A. & Kautsky, L. 2007. Structure and diversity of invertebrate communities in the presence and absence of canopy-forming *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 72:168–76.
- Williams, S. L. & Dethier, M. N. 2005. High and dry: variation in net photosynthesis of the intertidal seaweed *Fucus gardneri*. *Ecology* 86:2373–9.

Standing stocks (lengths and biomasses) of the harvested rockweed *Ascophyllum nodosum* and its associated diversity along the coast of Brittany, France

Concise title: *Ascophyllum nodosum* stocks in Brittany, France

Claire Golléty,

UPMC Univ Paris 6, UMR 7144, Station Biologique de Roscoff, 29682, Roscoff, France

CNRS, UMR 7144, Station Biologique de Roscoff, 29682, Roscoff, France

Dominique Davoult,

UPMC Univ Paris 6, UMR 7144, Station Biologique de Roscoff, 29682, Roscoff, France

CNRS, UMR 7144, Station Biologique de Roscoff, 29682, Roscoff, France

Corresponding author : Claire Golléty

gollety@sb-roscoff.fr

Tel : +331.98.29.23.33

Fax : +331.98.29.23.24

Abstract

The present study aimed at estimating the *Ascophyllum nodosum* standing stocks at the scale of an actively harvested region, which is the average lengths and biomasses present along the coast of Brittany, France. Although both an ecologically and economically important macroalga, no study has simultaneously dealt with the standing stocks of *A. nodosum* together with a description of its associated algal and animal diversity. For this purpose, average lengths, densities and biomasses of *A. nodosum*, frequencies of algal and animal taxa and abundances of quantifiable animal taxa were surveyed at five sites distributed over two hundreds kilometres along the coast of Brittany. The significant differences in average lengths and the population structures variations between sites indicated different harvesting histories. The algal and animal assemblages were typical of *A. nodosum* zones and the animal frequency differences reflected the natural variability within *A. nodosum* zones. Only the presence of either *Fucus serratus* or *F. vesiculosus* could be related to different harvesting histories and/or hydrodynamic conditions between sites while none of the studied factors could account for the significant differences in animal abundances. In spite of the evidenced effects of harvesting on the canopy structure, the biomasses of *A. nodosum* along the coast of Brittany were not significantly different between sites and are amongst the highest estimated over the species distribution. This should encourage taking into account these results in future macroalgal biomasses and metabolism estimates made at large spatial scales.

Keywords: Algal diversity, animal diversity, harvesting, population structure, *Fucus*

1 Introduction

2 Reviews that estimate global or regional coastal metabolism and carbon fluxes due to
3 primary producers (e.g. Smith 1981, Gattuso et al. 1998, Middelburg et al. 2005) need to use
4 first-hand data on biomass and production of the different primary producers. However, data on
5 macroalgal biomass are still few and consequently result in biased estimates: in the best case
6 scenarios, Smith (1981) or Gattuso et al. (1998) use an estimate of the surface cover area of
7 macroalgae as an underestimate of the biomass per unit area that is then used in several
8 subsequent reviews (Middelburg et al. 2005). In the worst case scenario, Gazeau et al. (2004) do
9 not take into account primary production from macrophytes (seagrasses and macroalgae) in their
10 regional scale estimates due to the lack of data on the production and surface area covered by
11 macrophytes in Europe. The inadequacy of using percentage cover as a proxy for biomass, as
12 recently discussed by Masterson et al. (2008), and the lack of biomass estimates both compel for
13 first-hand estimates of the dominant macroalgae of the region.

14 The fucale *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis is characteristic of the mid-intertidal zones
15 of North Atlantic temperate rocky shores (Little and Kitching 1996). This macroalga acts as a
16 physical engineer (sensu Jones et al. 1994) by ameliorating the environment for the algal and
17 animal assemblages associated with it. As such, this canopy-forming alga has been proven to
18 regulate the community composition and richness associated with it (Bertness et al. 1999,
19 Jenkins et al. 1999a). In addition, the ecological importance of *A. nodosum* is supported by the
20 fact that this canopy is responsible for the major carbon fluxes of the zone (Goll  ty et al. 2008).
21 This species is also economically important, since *A. nodosum* is being harvested in several
22 countries of its distribution for its value as a fertilizer, animal fodder and its good alginic acid
23 extraction yields. The stocks of *A. nodosum* in a given region are thus under the influence of the
24 location of the given region within the geographical distribution range of the species (eg. Lawton
25 1993, Sagarin et al. 2006), of the exposure degree of the zone (Little and Kitching 1996) and the

26 strength of the harvesting taking place in the region (Lazo and Chapman 1996). The composition
27 of the associated algal and animal communities is also under the influence of the geographical
28 distribution of each species, the state of the canopy (eg. Johnson and Scheibling 1987, Wikström
29 and Kautsky 2007), and thus the potential impact of harvesting on these communities.

30 In France, the distribution of this macroalga is concentrated along the coasts of Brittany,
31 which is consequently where most of the harvesting takes place. In Brittany, *A. nodosum* hand
32 harvesting is a traditional activity that can be performed without any specific status and only
33 subject to the legal harvesting length (20 cm from the holdfast) and the amounts needed by
34 industrials. As a matter of fact, the most recent harvestable biomass estimates, around 13000 tons
35 per year, have been calculated on the basis of the amounts of algae received by the processing
36 industries and are not easily available to the scientific community (Arzel and Véron 2005). If not
37 managed properly (Ugarte and Sharp 2001), *A. nodosum* harvesting can become one of the
38 major factors constraining the canopy and the assemblage depending on its presence, thus
39 making this ecosystem more sensitive to any other additional disturbance.

40 Despite the ecological and economical roles of this alga, to our knowledge few studies
41 have been performed with respect to its harvesting. Since Cullinane's estimates of the Irish
42 harvestable stocks (1984), there seem to have been no additional attempt to quantify this alga
43 along large stretches of coast. Studies comparing the efficiency of hand versus mechanical
44 harvesting and the effectiveness of the different existing gears only give estimates of harvested
45 biomasses (e.g. Sharp 1987, Arzel et al. 2001, Kelly et al. 2001). Concerned with the effects and
46 the difficulty to enforce harvesting management plans, some studies have tested the direct and
47 recent impact of specific gears on the biomass and population structure of *A. nodosum* (e.g. Ang
48 et al. 1996, Ugarte et al. 2006). Finally, Boaden and Dring (1980) studied the effects of an
49 extensive *A. nodosum* harvesting on the associated ecosystem. However, no studies have
50 attempted to establish regional scale reference states of the existing *A. nodosum* standing stocks

51 together with a description of the associated algal and animal diversity. Such reference states are
52 necessary to estimate the harvesting efforts that can be imposed on a given zone as a function of
53 the available biomass and to appreciate the natural variability of the diversity of the associated
54 assemblage in order to latter evaluate the impact of harvesting on both the resource and the
55 associated algal and animal diversity. Given the long harvesting history taking place in Brittany
56 and the proportion of canopy-covered shores along these coasts, it is even more surprising that
57 such a study has never been performed in this region.

58 The present study thus aimed (1) at estimating the *A. nodosum* lengths and biomasses at the scale
59 of a highly harvested region, and (2) at establishing a reference state of the animal and algal
60 assemblages associated with the zone.

61 62 Materials and Method

63 The shores of Penmarc'h, Molène, Coulouarn, and Bréhat are distributed clockwise along
64 a stretch of the Brittany coast (France) over 200 kilometres long (Fig. 1). These shores were
65 chosen because, in addition to being spread along the *Ascophyllum nodosum* geographical
66 distribution in Brittany, they had all been shores of important *A. nodosum* harvesting. One site
67 was sampled at each of these locations except on the island of Bréhat, where two sites were
68 sampled, one on the east coast and the other on the west coast. Each site exhibited a dense *A.*
69 *nodosum* canopy zone and, although they were all traditional harvesting sites before the study
70 took place, each sampling zone was chosen for its lack of recent harvesting marks. However,
71 because of the unregulated nature of this activity, there are no means of knowing the time since
72 the last harvesting took place.

73 In order to describe a reference state of the community, sampling was performed in
74 winter so that any influence of ongoing recruitment or post-recruitment mortality did not bias the
75 composition of the algal and animal assemblages (Warner 1984). Sampling took place in early

February 2005 on 12 x 0.25 m² quadrats distributed evenly along a 10 m transect, oriented perpendicularly to the tidal gradient and located in the middle of the vertical distribution of the canopy zone of each site. Traditionally, an *A. nodosum* individual is defined as being a frond made up of several thalli originating from a single holdfast (Baardseth 1955). However, holdfast fragmentation or holdfast formation from several zygotes is also possible (Aberg 1989). For this reason, individuals have been defined as all the strands originating from touching holdfasts. The total length and maximum circumference of each *A. nodosum* plant, the presence of all other algal species and the identity, and numbers when possible, of the macrofauna was recorded on each quadrat. Biomass of each *A. nodosum* plant, expressed in g_{DW}.m⁻², was estimated using the allometric relationship established by Aberg (1990) according to which $DW = 0.057 \times (lc^2)^{0.790}$ where l is the total length, c the maximum circumference and DW the dry weight of a single plant. A preliminary study, based on *A. nodosum* individuals collected at four different sites along the same coastline as in the present study, showed that there was a significant correlation between the estimated DW (x) and the measured DW (y) ($r = 0.981$, $n = 77$, $p < 0.001$). We then calculated the linear regression $y = 0.986 \cdot x - 1.78$ and tested that the intercept -1.78 was not significantly different from 0 ($t = 0.32$, $p > 0.05$). This allowed us to establish the regression $y = 0.971 \cdot x$ and we tested that the slope 0.971 was not significantly different than 1 ($t = 1.27$, $p > 0.05$). We could thus conclude that there was no significant difference between the measured DW and the estimated DW based on the above allometric relationship. *Ascophyllum nodosum* length population structure was assessed at each site by establishing length frequency histograms of the number of individuals per length classes of 10 cm sizes smoothed using third degree weighted moving averages (Legendre and Legendre 1998). In order to evidence whether the population structures displayed any traces of previous harvesting, we compared how the percentage of fronds from the 10 cm size classes were distributed among three groups of lengths classes: (1) the amount of fronds below 20 cm, since this is the French legal length for harvesting

101 *A. nodosum*; (2) the amount of fronds above 70 cm, which is the average length measured over
102 the entire study; (3) the amount of fronds between 20 cm and 70 cm.

103 Identification of all the macroscopic algae and macrofauna found on the quadrats,
104 whether on the rock or epiphytic on *A. nodosum*, was performed to the lowest possible taxa
105 identifiable in the field. However, it was not always possible to determine the species, or even
106 the genus for some of the macrofaunal taxa, which explains that both the algal and the animal
107 diversity are expressed as numbers of taxa per quadrat (taxa.quadrat⁻¹). Except for the colonial
108 organisms and patchy organisms such as the polychaete *Spirorbis* sp. and the barnacles, densities
109 (ind.m⁻²) were also estimated for each animal taxa.

110 Because of the small sample size, most of our data lacked the normality and
111 homoscedasticity required to perform ANOVAs, significant differences between *A. nodosum*
112 lengths, biomasses and densities, between mean numbers of algal or animal taxa and between
113 mean numbers of animal densities were tested using Kruskal-Wallis tests (SSI SYSTAT 11
114 software, SYSTAT Software, Inc., Richmond, CA, USA). Post hoc tests (equivalent to the
115 Student-Newman-Keuls test of the ANOVA, Scherrer 1984) were also performed when needed.

116 In order to test for any algal and animal specific composition differences between the
117 assemblages of each site, cluster analyses based on the Bray-Curtis index (Clarke and Warwick
118 2001) were performed on the presence/absence (qualitative data) of either the algal or the animal
119 diversity data (Primer v6.1.6 software, Clarke and Gorley 2001). Both analyses were performed
120 after elimination of the rare taxa, i.e. present in only one quadrat. For the interpretation of these
121 analyses, we first differentiated between taxa that could be either present at each site or
122 exclusively present at certain sites. Then independently of the number of sites at which they were
123 present, taxa could be present at few or many quadrats of a given site. The latter was referred to
124 as the “occurrence frequency” of taxa in opposition to their presence, whether exclusive or not,
125 at a given site. A factorial analysis of correspondences (FAC) based on the densities (quantitative

data) was also used to test for any animal abundance differences between the assemblages of each site (StatBox 6.6 Pro software, Grimmsoft, Paris, France). This analysis was performed after elimination of the rare taxa i.e. having only one individual present on a single quadrat. The FAC aims at achieving the best synthesizing representation of the data making up a contingency table. For this purpose, it uses the χ^2 statistic to test for the dependency, or correspondence, between the two characters making up the contingency table. The output is the representation of the total variance of the data table graphically reduced over the first two axes explaining most of this variation. However, these two axes are mainly structured by the correspondences between a restricted number of variables and objects from the data set. These are those having relative contributions (CTR, expressed in percentage) greater than the hypothesis of an equal contribution of each object or variable for each given axis, i.e. $100/n$ for an FAC performed on a matrix of n objects or variables. In addition, Square cosines (COS^2) > 0.5 indicate how well variables and objects are represented on the plane of the projection (Legendre and Legendre 1998).

Results

Ascophyllum nodosum

Average ($\pm$ standard deviation, SD) individual lengths measured 56 ± 28 cm at Coulouarn, 64 ± 41 cm at Bréhat west, 70 ± 46 cm at Bréhat east, 79 ± 36 cm at Molène and 88 ± 53 cm at Penmarc'h (Fig. 2a). Densities were $14 \pm 9.3 \text{ ind.m}^{-2}$ in Bréhat east, $16 \pm 8.4 \text{ ind.m}^{-2}$ in Penmarc'h, $21 \pm 4.3 \text{ ind.m}^{-2}$ in Molène, $21 \pm 19.7 \text{ ind.m}^{-2}$ in Coulouarn, $24 \pm 9.8 \text{ ind.m}^{-2}$ in Bréhat west (Fig. 2b). Biomasses were $2.5 \pm 1.99 \text{ kg}_{\text{DW}}.\text{m}^{-2}$ in Bréhat east, $2.6 \pm 1.82 \text{ kg}_{\text{DW}}.\text{m}^{-2}$ in Penmarc'h, $2.7 \pm 0.98 \text{ kg}_{\text{DW}}.\text{m}^{-2}$ in Molène, $2.9 \pm 2.42 \text{ kg}_{\text{DW}}.\text{m}^{-2}$ in Coulouarn and $3.7 \pm 2.47 \text{ kg}_{\text{DW}}.\text{m}^{-2}$ in Bréhat west (Fig. 2c). *A. nodosum* individual lengths were significantly lower at

Coulouarn than at Penmarc'h and Molène only ($H_c = 19.718$, $p < 0.001$, $n = 290$). On the contrary, the biomasses and densities showed no significant differences (biomass: $H_c = 2.495$, $p = 0.646$, $n = 60$ and densities: $H_c = 8.326$, $p = 0.080$, $n = 60$).

In order to evidence whether the population structures displayed any traces of previous harvesting we compared the amount of fronds below 20 cm, between 20 cm and 70 cm and above 70 cm. This class subdivision showed that the majority of fronds measured between 20 cm and 70 cm in Coulouarn (66.0%), Bréhat west (49.9%) and Bréhat east (44.7%) while the majority measured over 70 cm in Penmarc'h (57.9%) and Molène (59.0%) (Fig. 3).

Algal diversity

A total of 21 taxa was identified amongst the five sites (Table 1). The average ($\pm$ S.D.) number of algal taxa varied from 3 ± 1.4 taxa.quadrat⁻¹ in Coulouarn, to 5 ± 2.1 taxa.quadrat⁻¹ in Molène (Table 1). The algal diversity was significantly lower at Coulouarn than at all the other sites and significantly lower at Bréhat east than at Penmarc'h and Molène ($H_c = 12.481$, $p = 0.0014$, $n = 60$).

The cluster analysis based on the algal data was performed on a 57 quadrats x 18 taxa matrix after elimination of the rare taxa *Caliblepharis* sp., *Chondracanthus acicularis* and *Polyides* sp. and the removal of three quadrats where not a single taxa was present. It resulted in the differentiation between two main groups (A and B) (Fig. 4), and two other groups within the group A (A1 and A2) (Fig. 4). The group B isolated 10 of the 11 Bréhat east quadrats together with several Bréhat west quadrats from the other three sites. The group A was further separated into the group A1, which included all the Coulouarn quadrats as well as two thirds of the Bréhat west quadrats and one third of the Molène quadrats, and the group A2, which included all the Penmarc'h quadrats and the rest of the Molène quadrats.

176 Animal diversity

177 A total of 28 taxa was identified amongst the five sites (Table 2). The average ($\pm$ S.D.)
178 number of animal taxa varied from 4 ± 1.4 taxa.quadrat⁻¹ in Bréhat west, to 6 ± 2.2 taxa.quadrat⁻¹
179 in Bréhat east (Table 2). There were no significant differences in the number of animal taxa
180 between sites ($H_c = 8.577$, $p = 0.073$, $n = 60$). The cluster analysis performed on the qualitative
181 data was carried out on a 60 quadrats x 21 taxa matrix after elimination of the rare taxa
182 *Anemonia viridis*, *Achantochitona* sp., *Blennius pholis*, *Botryllus schlosseri*, *Bunodactis*
183 *verrucosa*, *Dendrodoa grossularia* and *Flustrellidra hispida*. The resulting dendrogram showed
184 no structuring between sites (Fig. 5).

185 Among the 28 animal taxa, 16 could be enumerated and densities were estimated based
186 on these taxa (Table 2). Average densities ($\pm$ S.D.) varied from 30 ± 15.8 ind.m⁻² in Molène to
187 114 ± 36.2 ind.m⁻² in Penmarc'h (Table 2). The densities were significantly lower at Molène
188 than at the other sites while those at Penmarc'h were also significantly higher than at Bréhat east
189 and Coulouarn ($H_c = 24.111$, $p < 0.001$, $n = 60$). The FAC performed on the quantitative data
190 was carried out on a 60 quadrats x 14 taxa matrix after elimination of rare the taxa
191 *Achantochitona* sp. and *B. verrucosa*, the latter having only two individuals present on a single
192 quadrat. The analysis resulted in a significant dependency between columns and lines ($\chi^2 =$
193 1724.27 , $p < 0.001$, d.f. = 767) with the first two axes explaining 41.6% of the total variance
194 (Fig. 6). 5 taxa had a CTR > 7.14% (100/14) and were all taken into account for the
195 interpretation. 33 quadrats had a CTR > 1.67% (100/60). However, because no geographical
196 structure could be evidenced and over half the quadrats had a significant contribution, we limited
197 the interpretation to the quadrats that also had a $COS^2 > 0.5$. The first axis most specifically
198 opposed 3 quadrats from Penmarc'h and 1 from each Bréhat site ($\Sigma CTR = 14.1\%$) associated
199 with *Littorina obtusata* (CTR = 29.3%) to 5 quadrats from Molène, 2 from Coulouarn and 1
200 from Bréhat east ($\Sigma CTR = 43.9\%$) associated with *Patella vulgata* and *Actinia equina* ($\Sigma CTR =$

67.0%). The second axis opposed 4 quadrats from Coulouarn ($\Sigma\text{CTR} = 34.4\%$) associated with *Gibbula umbilicalis* (CTR = 50.3%) to 2 quadrats from Bréhat west ($\Sigma\text{CTR} = 8.5\%$) associated with *Osilinus lineatus* (CTR = 40.2%).

Discussion

Few *A. nodosum* lengths and densities estimates have been so far reported in the literature essentially due to the difficulty to define *A. nodosum* individuals, as mentioned above. The mean ($\pm$ S.D.) *A. nodosum* lengths estimated to 69 ± 26.3 cm and 86 ± 2.7 cm in two Irish sites (Kelly et al. 2001) and to 74.5 ± 27.6 cm in New Brunswick, Canada (Ugarte et al. 2006) are in the same range as measured in the present study (Fig. 2a). On the contrary, densities estimated to 50 ind.m⁻² in Maine, USA (Bertness et al. 1999) are two to over three times higher than those measured in the present study. Biomasses have been estimated at various sites over the *A. nodosum* range, using both direct and indirect methods. These have been estimated to be 0.6 ± 0.33 kg_{DW}.m⁻² in New Hampshire, USA (Chock and Mathieson 1983), 1.04 to 2.03 kg_{DW}.m⁻² in Iceland (Munda 1987), 1.6 ± 0.43 to 3.0 ± 0.82 kg_{DW}.m⁻² in Northern Spain (Soneira and Niell 1975), 3 kg_{DW}.m⁻² in Nova Scotia, Canada (Cousens 1984), 2.85 to 9.7 kg_{DW}.m⁻² in Maine, USA (Vadas et al. 2004) and 4.5 ± 0.39 kg_{DW}.m⁻² in Northern Brittany, France (estimated from Guillaumont et al. 1993, Arzel et al. 2001). This suggests that the standing stocks along the Brittany coasts are amongst the most abundant of the *A. nodosum* distribution.

Differences in population structures could be observed between sites, going from a broad distribution over a wide range of lengths to a skewed distribution towards relatively long lengths (Fig. 3). Both Bréhat sites displayed the greatest amount of short lengths, with nearly 15% of the fronds below 20 cm, as well as a relatively regular distribution of fronds over the entire size range, with around 45% of their fronds between 20 cm and 70 cm and around 40% above 70 cm. Coulouarn showed an intermediate situation with less than 10% of its frond length below 30 cm,

66% between 20 cm and 70 cm and little less than 30% above 70 cm. Finally, Molène, and even more so Penmarc'h, displayed a skewed distribution towards long lengths with less than 10% of their fronds below 20 cm, around 35% between 20 cm and 70 cm and nearly 60% above 70 cm (Fig. 3). These three population structures indicate in which situations are the *A. nodosum* zones relative to the harvesting histories of each site, as suggested by previously reported *A. nodosum* population structures. In several Nova Scotia (Canada) sites, before and after harvesting resulted in a shift of the structure from a bimodal structure with 50% of the fronds below 60 cm and over 30% above 80 cm to a unimodal structure with over 80 % of the fronds below 60 cm but less than 1% above 80 cm just after harvesting (Sharp 1987, Ang et al. 1996). In addition, measurements on previously non-harvested sites of New Brunswick, Canada showed that around 30% of the fronds were below 60 cm and around 40% above 80 cm (Ugarte et al. 2006). Firstly, this confirms that no recent harvesting had taken place just prior to the sampling of the present study. Secondly, these results suggest that the Penmarc'h and Molène zone had not been harvested for a much longer time than the other sites. This was confirmed for Penmarc'h by the testimony of a local harvester regularly working in this area. Although Coulouarn had significantly lower mean individual lengths, its population structure distribution was centred largely above the legal harvesting length suggesting an intermediate harvesting history. With a population structure dominated by very short lengths, the two Bréhat sites seemed to have undergone harvesting more recently than the other sites but in a less intensive way, which allowed for the presence of long individuals. Finally, even though the five sites displayed different population structures, the absence of significant differences in biomass (Fig. 2c) suggests that the stimulated growth and production of new laterals on cut or basal shoots had compensated for the harvested biomass by the time this study was performed (Lazo and Chapman 1996, Ugarte et al. 2006).

251 The absence of significant differences in both algal and animal specific diversity between
252 the sites indicates that the algal and animal diversity observed in the present study form a
253 common assemblage typical of the *A. nodosum* zone. This assemblage is essentially dominated
254 by the algae *Hildenbrandia rubra*, *Phymatolithon lenormandii*, *Polysiphonia lanosa*, and *Ulva*
255 sp. and the invertebrates *Carcinus maenas*, *Dynamena pumila*, *Gibbula umbilicalis*, *Nucella*
256 *lapillus*, *Littorina obtusata*, *Patella vulgata*, and *Spirorbis* sp. (Table 1 & 2). These taxa are also
257 characteristic of most *A. nodosum* zones of other geographical areas (e.g. Boaden and Dring
258 1980, Connor et al. 1997, Kelly et al. 2001, Cervin et al. 2004). When looking at the animal
259 abundances most specifically, a noticeable difference seems to exist between *A. nodosum* zones
260 from both sides of the Atlantic Ocean. While in the American side, *L. littorea* exhibits the
261 highest abundances (e.g. Bertness et al. 1999, Petraitis and Dudgeon 2005), *A. nodosum* zones
262 from the European side display high abundances of *L. obtusata* (e.g. Underwood 1973, Viejo and
263 Aberg 2003) as also evidenced in the present study (Table 2). The animal assemblages of the *A.*
264 *nodosum* zones are also characterized by a group of accessory taxa that are habitual of the zone
265 but not frequent enough to be found regularly at the scale of a dozen quadrats amongst a much
266 larger zone. This is supported by the qualitative analysis of the animal diversity that showed no
267 structuring between sites (Fig. 5). The five sampling sites are thus representative of characteristic
268 *A. nodosum* zones in terms of animal taxonomic diversity.

269 Conversely, the cluster analysis on the algal diversity did bring to light oppositions
270 between sites. The first two groups evidenced by the dendrogram discriminated sites upon the
271 presence of either *Fucus vesiculosus*, exclusively present in the Bréhat sites, or *F. serratus*,
272 largely present on the other sites and absent from Bréhat (Table 1 & Fig. 4). Penmarc'h and
273 Molène displayed population structures indicating that no harvesting had taken place at those
274 sites in a long time while the two Bréhat sites exhibited the highest proportion of fronds below
275 20 cm (Fig. 2a & Fig. 3). This difference in population structure can explain the distribution of

the two *Fucus* species. Jenkins et al. (1999b) suggested that the apparently more competitive *F. vesiculosus* tends to be present in *A. nodosum* zones having undergone the strongest disturbance level while *F. serratus* will take over under more developed *A. nodosum* canopies. Although the Bréhat sites might not have undergone the strongest harvesting, they were certainly harvested most recently, thus allowing for *F. vesiculosus* to have developed faster than *F. serratus*. The latter in turn is present under the more developed canopies of Penmarc'h, Molène and to some extent Coulouarn (Table 1 & Fig. 3). The two other groups evidenced by the dendrogram opposed sites based upon the presence and occurrence frequencies of several turf and encrusting algae. The group A1 was attributable to the exclusive presence of turf algae such as *Corallina elongata* and *Cladophora rupestris* together with the highest occurrence frequencies of *H. rubra* and *P. lenormandii* at Penmarc'h and Molène while the group A2 was caused by the exclusive presence of *Mastocarpus stellatus* in high occurrence frequencies and the high occurrence frequencies of *P. lanosa* at Coulouarn and Bréhat west. The latter two sites were the sites with the highest densities and biomasses, the shortest average lengths as well as population structures suggesting relatively recent harvesting (Fig. 2 & 3). On the contrary, Penmarc'h and Molène displayed the longest average lengths and population structures suggesting that harvesting had not taken place for a much longer period than at all the other sites (Fig. 2a & 3). These differences in biometric characteristics between *A. nodosum* zones could result in different abiotic conditions that can affect turf and encrusting algae that are sensitive to light and desiccation stress. Studies have indeed shown that encrusting species like *H. rubra* and turf algae like *Corallina* sp. are negatively affected by the removal or reduction of the *A. nodosum* canopy (e.g. Jenkins et al. 1999a, Cervin et al. 2004) and that high sediment accumulation can limit the distribution of substrate-dependent organisms (Bertness et al. 1999). The smaller canopies combined with the somewhat more sediment accumulation observed at Coulouarn and Bréhat

west could explain the low occurrence frequency of turf and encrusting species compared to Penmarc'h and Molène, which are characterized by the presence of boulders.

Regarding the animal abundances, Molène had significantly smaller densities than the other sites and Penmarc'h had significantly higher densities than Bréhat east and Coulouarn. These differences are at the origin of the patterns evidenced by the FAC between the animal abundances. Indeed, the first axis is essentially structured based upon the abundances of *L. obtusata*, which are maximum in Penmarc'h and both Bréhat sites and minimum in Molène and Coulouarn (Table 2 & Fig. 6). It is now established that the *A. nodosum* zone is the preferred habitat of *L. obtusata* compared to other furoid zones (e.g. Underwood 1973) and that it is the dominant periwinkle of the zone in most European *A. nodosum* shores (e.g. Watson and Norton 1987, Williams 1995). While several authors have noted that the *L. obtusata* abundances can be negatively affected by the reduction or removal of the *A. nodosum* canopy, to our knowledge there are no studies establishing a relationship between biometric parameters of *A. nodosum*, such as lengths or densities, and abundances of the periwinkles. The second axis reinforces the discrimination of the sites already evidenced by the differences in *Fucus* spp. presences, with *G. umbilicalis* displaying maximum abundances at Coulouarn and Penmarc'h where *F. serratus* is present, while *O. lineatus* is exclusively present at the two Bréhat sites where *F. vesiculosus* is present (Fig. 6 & Table 2). However, less than half the quadrats of each site contribute significantly to the formation of this axis and they are not the same as those where the two *Fucus* species are present. The apparent association between the occurrence frequencies of the two *Fucus* species and the abundances of the two prosobranchs species cannot be attributed to a specific zonation pattern but are most likely the result of the natural variability of the *A. nodosum* zone. The analysis of the animal abundances clearly emphasizes the importance of the most characteristic species of the *A. nodosum* zone that are *L. obtusata*, *P. vulgata*, *G. umbilicalis* and *O. lineatus*. Among these species, *L. obtusata* and *G. umbilicalis* are those driving the density

differences between sites (Table 2). However, the pattern resulting from organizing the sites according to their densities is not consistent with the hypotheses explaining the differences in algal diversity. This suggests that the animal abundances are not directly influenced by the harvesting histories or the hydrodynamic conditions that seem to govern the algal diversity but most likely by other forces not evidenced in the present study.

Conclusion

The present study established that both the algal and animal assemblages studied here are typical of *A. nodosum* zones. Some of the differences in algal diversity could be accounted for by differences in harvesting histories and hydrodynamic conditions between sites whereas the variations in animal specific diversity most likely relate to the natural variability typical of *A. nodosum* zones. Yet, none of these factors could account for the differences in animal abundances.

The present study reports values of *A. nodosum* densities, lengths and biomasses at the regional scale of an importantly harvested stretch of coast that complete the rare estimates available for this species. The *A. nodosum* zones studied along the coast of Brittany display comparable average lengths to previously reported values from other regions over the distribution of the species. This indicates that the forces constraining the average lengths, whether driven by natural factors or harvesting, are similar in Brittany than at the other sites studied so far. Unlike the average lengths, the estimated biomasses are amongst the highest measured over the distribution of the species, which is surprising considering that the coast of Brittany is among the major harvesting sites for the species. The importance of harvesting is also reflected by the study of the population structures, which display evidences that harvesting has taken place at all five sites, even though it had not been the case just prior to the study. In addition, the biomasses reported in the present study, both high and without significant

differences, emphasize the capacity of *A. nodosum* to rapidly compensate for harvested biomass through vegetative growth. Hopefully, the biomasses given at the regional scale studied here should help better estimating the macrophytes' biomasses and metabolism at global scales.

Acknowledgements

The authors wish to thank P. Arzel, C. Broudin, C. Daguin-Thiébaud, C. Destombe, C. Engel, F. Gentil, D. Knoch, E. Lacut, L. Lévêque, D. Muths, F. Rigal, I. Smyczynski and M. Voisin for their great help in sampling, N. Simon for her help with algal identification, E. Thiebaut and J. Trigui for their help using the Primer software, R. Araújo for collecting and measuring the *A. nodosum* individuals for the preliminary study on the allometric relationship, and Ulma for her motivating mood during one of the sampling trips. This work is part of C.G.'s PhD thesis, which is financially supported by the Brittany region. The experiments comply with the current laws of the country in which the experiments were performed.

References

- Aberg P (1989) Distinguishing between genetic individuals in *Ascophyllum nodosum* populations on the Swedish west coast. Br. Phycol. J. 24:183-190
- Aberg P (1990) Measuring size and choosing category size for a transition matrix study of the seaweed *Ascophyllum nodosum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 63:281-287
- Ang PO, Sharp GJ, Semple RE (1996) Comparison of the structure of populations of *Ascophyllum nodosum* (Fucales, Phaeophyta) at sites with different harvesting histories. Hydrobiologia 326/327:179-184
- Arzel P, Véron G (2005) Pêche à pied professionnelle en Iroise. Groupe de Recherche AMénagement des Usages des Ressources et des Ecosystèmes marins Littoraux, R-05-2005

375 Arzel P, Abernot-Le Gac C, Drogou M, Huet J, Larour M (2001) Etude des engins de récolte des
 376 algues. Rapport Final. Ifremer, 00/2 210 153/F
 377 Baardseth E (1955) Regrowth of *Ascophyllum nodosum* after harvesting. Institute for Industrial
 378 Research and Standards, Dublin
 379 Bertness MD, Leonard GH, Levine JM, Schmidt PR, Ingraham AO (1999) Testing the relative
 380 contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. Ecology
 381 80:2711-2726
 382 Boaden PJS, Dring MT (1980) A quantitative evaluation of the effects of *Ascophyllum*
 383 harvesting on the littoral ecosystem. Helgoland Mar. Res. 33:700-710
 384 Cervin G, Lindegarth M, Viejo RM, Aberg P (2004) Effects of small-scale disturbance of canopy
 385 and grazing on intertidal assemblages on the Swedish west coast. J. Exp. Mar. Biol. Ecol.
 386 302:35-49
 387 Chock JS, Mathieson AC (1983) Variations of New England seaweed biomass. Bot. Mar. 26:87-
 388 97
 389 Clarke KR, Gorley RN (2001) Primer (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research)
 390 v5. Primer-E Ltd, Plymouth
 391 Clarke KR, Warwick RM (2001) Changes in marine communities: an approach to statistical
 392 analysis and interpretation 2nd Edition. PRIMER-E, Ltd, Plymouth
 393 Connor DW, Brazier P, Hill TO, Northern KO (1997) Marine nature conservation review:
 394 marine biotope classification for Britain and Ireland. Volume 1. Littoral biotopes. JNCC, Report
 395 No. 229
 396 Cousens R (1984) Estimation of annual production by the intertidal brown alga *Ascophyllum*
 397 *nodosum* (L.) le Jolis. Bot. Mar. 27:217-227
 398 Cullinane JP (1984) A quantitative survey of the harvestable intertidal seaweed on the west coast
 399 of Ireland. Hydrobiologia 116/117:338-341

400 Gattuso J-P, Frankignoulle M, Wollast R (1998) Carbon and carbonate metabolism in coastal
 401 aquatic ecosystem. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29:405-434
 402 Gazeau F, Smith SV, Gentili B, Frankignoulle M, Gattuso J-P (2004) The European coastal
 403 zone: characterization and first assessment of ecosystem metabolism. *Est. Coast. Shelf Sci.*
 404 60:673-674
 405 Goll  ty C, Mign   A, Davoult D (2008) Benthic metabolism on a sheltered rocky shore: role of
 406 the canopy in the carbon budget. *J. Phycol.* 44:1146-1153
 407 Guillaumont B, Callens L, Dion P (1993) Spatial distribution and quantification of *Fucus* species
 408 and *Ascophyllum nodosum* beds in intertidal zones using spot imagery. *Hydrobiologia*
 409 260/261:297-305
 410 Jenkins SR, Hawkins SJ, Norton TA (1999a) Direct and indirect effects of a macroalgal canopy
 411 and limpet grazing in structuring a sheltered inter-tidal community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*
 412 188:81-92
 413 Jenkins SR, Norton TA, Hawkins SJ (1999b) Interactions between canopy forming algae in the
 414 eulittoral zone of sheltered rocky shores on the isle of Man. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 79:341-349
 415 Johnson SC, Scheibling RE (1987) Structure and dynamics of epifaunal assemblages on
 416 intertidal macroalgae *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* in Nova Scotia, Canada.
 417 *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 37:209-227
 418 Jones CG, Lawton JH, Shachack M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-
 419 386
 420 Kelly L, Collier L, Costello MJD, M, McGarvey S, Kraan S, Morrissey J, Guiry MD (2001)
 421 Impact assessment of hand and mechanical harvesting of *Ascophyllum nodosum* on regeneration
 422 and biodiversity. Marine Institute, Dublin
 423 Lawton JH (1993) Range, population abundance and conservation. *Trends Ecol. Evol.* 8:409-413

424 Lazo ML, Chapman ARO (1996) Effects of harvesting on *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol.
 425 (Fucales, Phaeophyta): a demographic approach. J. Appl. Phycol. 8:87-103
 426 Legendre P, Legendre L (1998) Numerical ecology. Elsevier Science B. V., Amsterdam
 427 Little C, Kitching JA (1996) The biology of rocky shores. Oxford University Press, New York
 428 Masterson P, Arenas F, Thompson RC, Jenkins SR (2008) Interaction of top down and bottom
 429 up control factors in intertidal rockpools: effects on early successional macroalgal community
 430 composition, abundance and productivity. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 363:12-20
 431 Middelburg JJ, Duarte CM, Gattuso J-P (2005) Respiration in coastal benthic communities. In:
 432 del Giorgio PA, Williams GA (eds) Respiration in aquatic ecosystems. Oxford University Press,
 433 Oxford, pp 206-224
 434 Munda IM (1987) Distribution and use of some economically important seaweeds in Iceland.
 435 Hydrobiologia 151/152:257-260
 436 Petraitis PS, Dudgeon SR (2005) Divergent succession and implications for alternative states on
 437 rocky intertidal shores. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 326:14-26
 438 Sagarin RD, Gaines SD, Gaylord B (2006) Moving beyond assumptions to understand
 439 abundance distributions across the ranges of species. Trends Ecol. Evol. 21:524-530
 440 Scherrer B (1984) Biostatistique. Gagné Ltée, Québec
 441 Sharp GJ (1987) *Ascophyllum nodosum* and its harvesting in Eastern Canada. Food and
 442 Agriculture Organization of the United Nations, 281
 443 Smith SV (1981) Marine macrophytes as a global carbon sink. Science 211:838-840
 444 Soneira A, Niell FX (1975) Sobre la biología de *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis en Galicia.
 445 I. Distribucion y abundancia en la ria de Vigo. Invest. Pesq. 39:43-59
 446 Ugarte RA, Sharp GJ (2001) A new approach to seaweed management in Eastern Canada: the
 447 case of *Ascophyllum nodosum*. Cah. Biol. Mar. 42:63-70

Ugarte RA, Sharp GJ, Moore HB (2006) Changes in the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. plant morphology and biomass produced by cutter rake harvests in southern New Brunswick, Canada. J. Appl. Phycol. 18:351-359

Underwood AJ (1973) Studies on zonation of intertidal prosobranch molluscs in the Plymouth region. J. Ani. Ecol. 42:353-372

Vadas RL, Wright WA, Beal BF (2004) Biomass and productivity of intertidal rockweeds (*Ascophyllum nodosum* LeJolis) in Cobscook Bay North. Nat. 11:123-142

Viejo RM, Aberg P (2003) Temporal and spatial variation in the density of mobile epifauna and grazing damage in the seaweed *Ascophyllum nodosum*. Mar. Biol. 142:1229-1241

Warner GF (1984) Dynamic stability in two contrasting epibenthic communities. In: Gibbs PE (ed) 19th European Marine Biology Symposium. Cambridge University Press, Plymouth, pp 401-411

Watson DC, Norton TA (1987) The habitat and feeding preferences of *Littorina obtusata* (L.) and *L. mariae* Sacchi et Rastelli. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 112:61-72

Wikström SA, Kautsky L (2007) Structure and diversity of invertebrate communities in the presence and absence of canopy-forming *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea. Est. Coast. Shelf Sci. 72:168-176

Williams GA (1995) Maintenance of zonation patterns in two species of flat periwinkle, *Littorina obtusata* and *L. mariae*. Hydrobiologia 309:143-150

Figure captions

Figure 1

Location of the five study sites along the coast of Brittany, France. The sites of Penmarc'h and Coulouarn are located on the continent, while the two sites of Bréhat are on the west and east coast of the Bréhat Island 1 km away from the continent and the Molène site is on the northeast coast of the Molène Island over 20 km away from the continent.

Figure 2

Mean ($\pm$ standard deviation) individual lengths (a), densities (b) and biomasses (c) of the *A. nodosum* individuals sampled at Penmarc'h (n = 48), at Molène (n = 64), at Coulouarn (n = 64), at Bréhat west (n = 72) and at Bréhat east (n = 42).

Figure 3

Ascophyllum nodosum length frequency histograms using third degree weighted moving averages over 10 cm class sizes at Penmarc'h (a), Molène (b), Coulouarn (c), Bréhat west (d) and Bréhat east (e). Below are the percentage of the amount of fronds grouped (1) below 20 cm, which is the French legal length for hand harvesting, (2) above 70 cm, which is the average length measured in the present study, and (3) between 20 cm et 70 cm. The arrows on the histograms indicate the 20 cm limit and the 70 cm limit of these class groups.

Figure 4

Dendrogram based on the presence or absence of the macroalgae on a 57 quadrats x 18 taxa matrix using the S17 Bray Curtis similarity index at the sites of (P) Penmarc'h, (M) Molène, (C) Coulouarn, (Bw) Bréhat west, (Be) Bréhat east.

Figure 5

Dendrogram based on the presence or absence of the macrofauna on a 60 quadrats x 14 taxa matrix using the S17 Bray Curtis similarity index at the sites of (P) Penmarc'h, (M) Molène, (C) Coulouarn, (Bw) Bréhat west, (Be) Bréhat east.

Figure 6

Factorial analysis of correspondences of the animal abundances present at each site. The bold taxa names are those having a significant contribution ($CTR > 100/n$ for $n = 14$ the total number of taxa) to one of the first two axes while the bold quadrats have both a significant contribution ($CTR > 100/n$ for $n = 60$ the total number of quadrats) to one of the first two axes and a $COS^2 > 0.5$. Labels underlined correspond to quadrats and taxa that contributed significantly to the first axis while labels with a squared frame correspond to taxa and quadrats that contributed significantly to the second axis.

Trophic architecture of the *Ascophyllum nodosum* zone at a regional scale and through seasonal variations: a $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ study.

Claire Golléty,

UPMC Univ Paris 6, UMR 7144, Station Biologique de Roscoff, 29682, Roscoff, France

CNRS, UMR 7144, Station Biologique de Roscoff, 29682, Roscoff, France

Pascal Riera

UPMC Univ Paris 6, UMR 7144, Station Biologique de Roscoff, 29682, Roscoff, France

CNRS, UMR 7144, Station Biologique de Roscoff, 29682, Roscoff, France

Dominique Davoult

UPMC Univ Paris 6, UMR 7144, Station Biologique de Roscoff, 29682, Roscoff, France

CNRS, UMR 7144, Station Biologique de Roscoff, 29682, Roscoff, France

Corresponding author:

Claire Golléty

Station Biologique de Roscoff, 29682, Roscoff, France

golléty@sb-roscoff.fr

Running title: *Ascophyllum nodosum* zone trophic architecture

Abstract

- Although recognized as major primary producers, rocky shore macroalgae are not expected to be primarily at the base of trophic webs. However, trophic web studies have evidenced that the sources at the base of the trophic web of a given habitat can be highly variable between sites.
- The trophic architecture of the *Ascophyllum nodosum* zone was studied using carbon and nitrogen stable isotopes. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of the major sources and the dominant consumers of the zone were measured in February, May and August, at two sites distant from several 100s kilometres, in order to take into account both seasonal variations and regional scale variability of isotopic compositions.
- The sources and the dominant consumers sampled at each season of each site displayed a great variability in isotopic compositions. However, both sites underwent the same significant seasonal variations. In addition to suspended particulate organic matter, filter-feeders used probably as much macroalgal and microphytobenthic organic matter as grazers; grazers were dominated by generalists, feeding on all the available sources; predators included much omnivory in their diet, feeding probably within several trophic levels.
- The main primary producers of the zone, *A. nodosum*, *Fucus vesiculosus* and *F. serratus*, were not at the base of the trophic web. Instead, they were used (1) as part of a mixed diet combining most of the available organic sources and (2) in higher proportion only in the summer diet of the gastropods *Littorina obtusata* and *Patella vulgata*.
- Nitrogen isotopic composition, an indication of trophic level, was very variable between sources and within each trophic group through seasonal variations and at the regional scale. This prevented from establishing distinctive trophic levels and revealed the very complex architecture of the *A. nodosum* zone.

- 51 • The present study evidenced the presence of the same major sources and dominant
52 consumers at both sites and revealed the stability though time and space of the relative
53 position of the most relevant consumers within each trophic group. This suggested a
54 structural stability of the trophic web of the *Ascophyllum nodosum* zone at a regional scale.

55
56 **Keywords:** *Fucus vesiculosus*, intertidal, macroalgae, rocky shores, seasonal variations, stable
57 isotopes, trophic groups, trophic web

58 **Introduction**

59 Although rocky shore macroalgae are recognized as being major primary producers, they
60 are not expected to be primarily at the base of trophic webs but rather to enter the food web via
61 detrital pathways (Mann 1972, Mann 1973, Raffaelli & Hawkins 1999). The important role of
62 the *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis dense canopies for structuring sheltered rocky shores is
63 now well established (Bertness *et al.* 1999, Cervin *et al.* 2004, Dudgeon & Petraitis 2005). In
64 addition, it is now confirmed that this canopy is the main primary producer of the zone (Golléty,
65 Migné & Davoult in press). A recent study has shown that consumers of an Icelandic *A.*
66 *nodosum* zone do not rely exclusively on *A. nodosum* or on a mixed diet of the latter and *Fucus*
67 *vesiculosus* L. (Sarà *et al.* 2007). However, trophic web studies in different habitats have
68 evidenced the great variability of trophic webs within one type of habitat with either the main
69 primary producer (Fry 1984, Deegan & Garritt 1997, Riera *et al.* 1999, Page & Lastra 2003,
70 Bode, Alvarez-Ossorio & Varela 2006) or other sources of organic matter (Kaehler, Pakhomov
71 & McQuaid 2000, Laurand & Riera 2006, Page *et al.* 2008) being at the base of the trophic web
72 depending on the study site.

73 Natural abundances of stable isotopes of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) allow
74 differentiating between different organic matter sources (Fry & Sherr 1984, France 1995,
75 Herman *et al.* 2000) and have proven to be useful tools for the study of marine food webs (e.g.
76 Bustamante *et al.* 1996, Moncreiff & Sullivan 2001, Machas, Santos & Peterson 2003).
77 Compared to other techniques used to study carbon pathways and trophic relationships, stable
78 isotope ratios of the consumers are the result of the assimilation of food sources integrated over
79 the necessary time for tissue turnover (e.g. Tieszen *et al.* 1983). The small fractionation that
80 exists from a source to its consumer, which is around 0-1‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 2.5-5‰ for $\delta^{15}\text{N}$ (De
81 Niro & Epstein 1978, Minagawa & Wada 1984, Post 2002), allows to trace the used food sources
82 through trophic webs.

Several studies have addressed the question of large-scale (from 10s to 100s of kilometres) variations in isotopic compositions of various organisms and habitats. Indeed, it has been shown that spatial variations in carbon and nitrogen sources or in environmental conditions such as irradiance, temperature or salinity influence the isotopic compositions of organisms such as reef fishes (Thomas & Cahoon 1993), seagrasses (Hemminga & Mateo 1996) or queen scallops (Jennings & Warr 2003). However, at a smaller scale (several kilometres), the environmental differences between two lagoon sites did not result in significant trophic structure differences (Rodríguez-Graña *et al.* 2008). This suggests that large-scale variations in isotopic compositions could also result in comparable trophic architectures for a given habitat. On the other hand, habitats displaying a multiplicity of organic matter sources such as rocky shores are particularly subject to potential isotopic composition seasonal variations. Indeed, not only the different organic matter sources can undergo seasonal variations (e.g. Wienke & Fisher 1990, Durako & Hall 1992, Vizzini & Mazzola 2003), but the diet composition of the consumers can also be subject to a seasonal changes because of the greater source availability (ex. Elner 1981). As recently observed by Carlier *et al.* (2007a), it is necessary to take into account the seasonal variations of a zone in order to fully understand the trophic web of that particular habitat. Consequently, the present study has been performed (1) at two sites within a regional continuum of algal and animal diversity characterizing *A. nodosum* zones (C. Golléty & D. Davoult, unpublished data) and (2) at three consecutive seasons in order to investigate potential seasonal variations.

The aim of the present study was thus to (1) establish the trophic architecture of the *A. nodosum* zone in order to understand whether the main primary producers of the zone are at the base of its trophic web, (2) investigate potential seasonal variations, (3) compare at regional scale the trophic structure of the *A. nodosum* zone from two distant sites.

108 **Material and Methods**

109 Sample collection and preparation

110 Sampling took place in February, May and August 2006 at two different locations of the
111 coast of Brittany, France. The first site, the Ile Verte (48°43'N, 3°59'W), is a small rocky island
112 in front of the Station Biologique de Roscoff in the English Channel, while the second site,
113 Penmarc'h (47°47'N, 4°22'W), is a wide rocky shore located on the Atlantic coast of Brittany
114 (Fig. 1). Both sites are sheltered rocky shores where the midintertidal zone is characterized by
115 having a dense *Ascophyllum nodosum* zone. The aim of this study is the understanding of the
116 trophic architecture of the zone, not to resolve precisely the diets of each species, which would
117 need a specific study for each of them (Barnes *et al.* 2008). Consequently, the list of sources and
118 consumers sampled at each site and season varies slightly among taxonomic groups
119 characteristic of *A. nodosum* zones (Table 1 & 2). See Cabioc'h *et al.* (1992) for macroalgal
120 species names authorities and Hayward & Ryland (1995) for invertebrate species name
121 authorities..

122 Available sources to the macrofauna present on the *A. nodosum* zone are macroalgae,
123 microphytobenthos and epiphytes, and marine suspended particulate organic matter (POM).
124 Macroalgae were sampled by hand, rinsed under seawater to remove macroscopic epibionts and
125 directly frozen at - 32 °C for later processing. Rocky microphytobenthos (epilithon) and
126 epiphytes of *A. nodosum*, *F. vesiculosus* and *F. serratus*, the two dominating algae, were
127 sampled by gently scraping the corresponding surface with a smooth brush and collecting the
128 samples in 0.20 µm filtered seawater. To sample POM, seawater samples (2 to 5 L) were
129 collected (1) at a low tide shoreline point (coastal POM) for the Ile Verte February sampling and
130 at each of the Penmarc'h sampling dates and (2) at an offshore point from each site (offshore
131 POM) for the Ile Verte May and August samplings and the Penmarc'h August sampling.
132 Epiphytes samples were first filtered on 60 µm to remove large debris. The remaining samples,

as well as the POM seawater samples were filtered on precombusted (6 h, 550 °C) Whatman GF/F 0.7 µm filters. These filters were quickly acidified (1 M HCl) and rinsed with distilled water to remove carbonate debris (Carlier *et al.* 2007b) and then frozen at -32 °C for later processing. Macrofauna was collected by hand, cleaned of any epibionts under seawater, kept alive overnight in 40 µm filtered seawater to allow evacuation of any gut contents and killed by freezing (-32 °C).

Macroalgae samples preparation for stable isotope analysis consisted in quick acidifying (1 M HCL) and distilled water rinsing of frozen samples before drying (60 °C) for 48 h and grinding to a fine powder using a mortar and pestle. Unfrozen filters were dried and the organic matter was directly sampled on their surface. Gastropods were extracted from their shell and crab muscles were extracted before acidifying and distilled water rinsing of any carbonate debris while all the other invertebrates were individually processed to remove the carbonates from their cuticle or exoskeleton. Finally, the samples were dried (60 °C, 48 h) and ground to a fine powder as described above. The difficulty of collecting great amounts of material for some samples explains (1) the lack of replicates for some sources and consumers, (2) the difference in the number of replicates between the carbon and the nitrogen ratios of the *Fucus vesiculosus* and *Carcinus maenas* samples of Penmarc'h in February or (3) the absence of a measure for either one of the isotope ratios of some sources.

Stable isotope analysis

Carbon and nitrogen isotope ratios were determined using a Flash EA 1112 CN analyser (Thermo Finnigan, Bremen, Germany) coupled with a Delta Plus mass spectrometer (Thermo Finnigan, Bremen, Germany), via a Finnigan ConFlow III interface (Thermo Finnigan, Bremen, Germany). Data are expressed in the standard δ unit: $\delta X = \left[\left(R_{sample} / R_{reference} \right) - 1 \right] \times 10^3$

with $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ for carbon and ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$ for nitrogen. These abundances are calculated in relation to the certified reference materials Vienna Pee Dee Belemnite-limestone (V-PDB) and atmospheric dinitrogen (at-air). The standard deviations of repeated measurements of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of a laboratory standard were 0.10‰ versus V-PDB and 0.13‰ versus at-air, respectively. The V-PDB and at-air scales are achieved using in-house peptone standards that have been calibrated against NBS-21 and IAEA N3 reference materials.

Data analysis

Temporal variability of sources and consumers isotopic compositions was tested for the species present at all three dates. Because of the small sample size, our data sets lacked the normality and homoscedasticity required to perform ANOVAs; Kruskal-Wallis tests were thus used to test for any significant variability in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and non parametric multiple comparison tests (Scherrer 1984) were used when significant differences were evidenced. The only exception was for *Polysiphonia lanosa* and *Cladophora rupestris* at the Ile Verte, which were not sampled in August, and for which the variability between February and May was tested using a Wilcoxon-Man-Whitney test.

For the interpretation of the consumer's isotope ratios, taxa have been organized within three trophic groups based on *a priori* knowledge from the literature (ex. Dauby, Khomsi & Bouqueneau 1998): (1) filter-feeders, (2) grazers and (3) predators, considering that any record of secondary consumer behaviour qualifies for being a predator. These three groups are delineated on the dual isotope ratio plots of each sampling by dotted lines (Fig 2 & 3). In order to confront the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of these trophic groups to those of the main primary producers of the zone, *A. nodosum* and *Fucus* spp., we have also calculated the theoretical trophic pathway that would result from the exclusive use of these two sources based on the average fractionation for

each sampling: 1‰ in $\delta^{13}\text{C}$ per trophic level (De Niro & Epstein 1978) and 2.5‰ and 3.4‰ in $\delta^{15}\text{N}$ for primary and secondary consumers respectively (Minagawa & Wada 1984, Vander Zanden & Rasmussen 2001). Finally, in order to study the variability of the extent of the different trophic groups, the ranges of the average ($\pm$ standard error) of the $\delta^{15}\text{N}$ of the sources and trophic groups are compared for each date and site (Fig. 4).

Results

Sources

The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ range values of the food sources are given in Table 1. At the Ile Verte, the $\delta^{13}\text{C}$ ranged from -23.2‰ (*Polysiphonia lanosa*) to -12.3‰ (epilithon) in February, from -19.6‰ (offshore POM) to -14.8‰ (*F. vesiculosus*) in May, and from -22.0‰ (offshore POM) to -15.5‰ (*F. serratus*) in August (Fig. 2). The $\delta^{15}\text{N}$ ranged from 2.6‰ (*Fucus vesiculosus* epiphytes) to 5.5‰ (coastal POM) in February, from 3.6‰ (*P. lanosa*) to 9.1‰ (*Ascophyllum nodosum*) in May and from 3.8‰ (*A. nodosum*) to 6.5‰ (*Enteromorpha* sp.) in August (Fig. 2). At Penmarc'h, the $\delta^{13}\text{C}$ ranged from -26.3‰ (*P. lanosa*) to -15.0‰ (epilithon) in February, from -19.6‰ (*P. lanosa*) to -11.7‰ (*F. vesiculosus*) in May, and from -22.1‰ (offshore POM) to -13.5‰ (*F. vesiculosus*) in August (Fig. 3). The $\delta^{15}\text{N}$ ranged from 2.4‰ (*A. nodosum*) to 6.6‰ (coastal POM) in February, from 5.8‰ (*P. lanosa*) to 10.1‰ (*A. nodosum*) in May and from 2.2‰ (*F. serratus* epiphytes) to 8.8‰ (*Cladophora rupestris*) in August (Fig. 3). When sampled, offshore POM and *P. lanosa* were systematically the most ^{13}C -depleted sources. Except in February, where the most ^{13}C -enriched source was the epilithon for both sites (Fig. 2a & 3a), the most ^{13}C -enriched source was always one of the fucales sampled for each given date and site. Contrary to the $\delta^{13}\text{C}$ ratios, there was more variation in $\delta^{15}\text{N}$ between sources within each date and site. Overall, macroalgae versus epiphytes and epilithon and offshore versus coastal POM mostly differed by their $\delta^{13}\text{C}$.

For both sites, the sources showed an overall tendency towards enrichment in both heavy isotopes from February to May and a slight depletion or no change from May to August. At the Ile Verte, the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of *A. nodosum*, *F. vesiculosus*, *P. lanosa* and *C. rupestris* all significantly increased from February to May while the decrease from May to August was significant only for the $\delta^{13}\text{C}$ of *A. nodosum* and the $\delta^{15}\text{N}$ of *F. vesiculosus* (Table 3). At Penmarc'h, the isotope ratios increased significantly from February to May for the $\delta^{13}\text{C}$ of *A. nodosum* and *P. lanosa* and the $\delta^{15}\text{N}$ of *A. nodosum*, *F. vesiculosus* and *C. rupestris*. However, this increase could not be significantly evidenced by the post hoc test for the $\delta^{13}\text{C}$ of *F. vesiculosus* and the $\delta^{15}\text{N}$ of *P. lanosa*. Finally, only the $\delta^{15}\text{N}$ of *A. nodosum* and *F. vesiculosus* decreased significantly between May and August (Table 3).

Consumers

The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of consumers considered are given in Table 2. At the Ile Verte, the $\delta^{13}\text{C}$ and the $\delta^{15}\text{N}$ of the filter-feeders ranged from -19.4‰ and 5.4‰ (*Grantia compressa*) to -18.0‰ and 8.7‰ (*Hymeniacidon sanguinea*) in February, from -17.8‰ and 7.3‰ (*Mytilus edulis*) to -16.0‰ and 10.6‰ (*H. sanguinea*) in May, and from -19.1‰ (*M. edulis*) and 7.2‰ (*H. sanguinea*) to -17.0‰ (*H. sanguinea* and *Balanus perforatus*) and 10.5‰ (*B. perforatus*) in August respectively (Fig. 2). The isotope ratios of the grazers ranged from -19.5‰ and 4.1‰ (*Patella vulgata*) to -15.3‰ (*Littorina nigrolineata*) and 8.4‰ (*Gibbula umbilicalis*) in February, from -17.5‰ and 6.0‰ (*P. vulgata*) to -13.9‰ (*L. obtusata*) and 10.7‰ (*Achantochitona* sp.) in May, and from -19.0‰ (*Dynamene bidentata*) and 6.5‰ (*P. vulgata*) to -14.0‰ (*L. obtusata*) and 6.5‰ (*P. vulgata*) in August respectively (Fig. 2). The isotope ratios of the predators ranged from -15.1‰ (*Nucella lapillus*) and 6.2‰ (*Anemonia viridis*) to -19.2‰ (*Carcinus maenas*) and 11.1‰ (*Actinia equina*) in February, from -16.8‰ and 8.0‰ (*Dynamena pumila*) to -10.6‰ (*N. lapillus*) and 12.8‰ (*A. equina*) in May, and from -18.9‰ (*C. maenas*)

and 8.6‰ (*Laomedea* sp.) to -13.8‰ (*N. lapillus*) and 12.6‰ (*A. equina*) in August respectively (Fig. 2).

The consumers sampled at the Ile Verte from February to August showed a tendency towards ^{13}C and ^{15}N enrichment from February to May but no change from May to August. Except for (1) the $\delta^{13}\text{C}$ and the $\delta^{15}\text{N}$ of *L. obtusata* and the $\delta^{15}\text{N}$ of *L. littorea* and *G. Umbilicalis* from February to May and (2) for the $\delta^{13}\text{C}$ and the $\delta^{15}\text{N}$ of *H. sanguinea* and the $\delta^{15}\text{N}$ of *P. vulgata* from May to August, all the isotope ratios of the consumers tested increased significantly from February to May and showed no significant difference from May to August (Table 3).

At Penmarc'h, the $\delta^{13}\text{C}$ and the $\delta^{15}\text{N}$ of the filter-feeders ranged from -16.3‰ and 8.7‰ to -15.8‰ and 8.9‰ (*H. sanguinea*, the only filter-feeder sampled) in February (Fig. 3a), from -17.2‰ (*H. sanguinea*) and 7.8‰ (*G. compressa*) in May (Fig. 3b), and from -15.7‰ and 9.3‰ to -14.8‰ and 10.7‰ (*G. compressa*) in August (Fig. 3c). The isotope ratios of the grazers ranged from -18.8‰ and 5.1‰ (*P. vulgata*) to -15.3‰ (*G. pennanti*) and 8.5‰ (*G. umbilicalis*) in February (Fig. 3a), from -17.4‰ (*Patella vulgata*) and 6.8‰ (Amphipods) to -13.7‰ and 10.0‰ (*G. umbilicalis*) in May (Fig. 3b), and from -18.3‰ (*D. bidentata*) and 9.2‰ (*Patella vulgata*) to -14.0‰ (*G. pennanti*) and 11.3‰ (*G. umbilicalis*) in August (Fig. 3c). The isotope ratios of the predators ranged from -20.0‰ (*A. equina*) and 7.8‰ (*A. viridis*) to -13.0‰ (*N. lapillus*) and 10.3‰ (*A. viridis*) in February (Fig. 3a), from -18.0‰ and 8.8‰ (*D. pumila*) to -12.1‰ and 13.2‰ (*N. lapillus*) in May (Fig. 3b), and from -16.3‰ (*Bunodactis verrucosa*) and 10.8‰ (*Asterina gibbosa*) to -11.1‰ (*A. gibbosa*) and 13.1‰ (*B. verrucosa*) in August (Fig. 3c).

The consumers sampled at Penmarc'h from February to August also showed ^{13}C and ^{15}N enrichment from February to May and no change from May to August. However, the enrichment tendency was not significant or could not be statistically evidence by the test for both isotopes in *H. sanguinea* and *L. littorea* and for the ^{15}N in *L. obtusata* and *G. umbilicalis* while there was

significant isotope enrichment between May and August for both isotopes in *O. lineatus* and for the ^{15}N in *P. vulgata* and *C. maenas* (Table 3).

All sampling dates considered, filter-feeders tended to be more ^{13}C -depleted than grazers at the Ile Verte while these two groups could not be differentiated at Penmarc'h. Although there was a classical general trend towards ^{13}C and ^{15}N enrichment from food sources through grazers and filter-feeders to predators, the overlap among the different trophic groups and the food sources was important and much variable between sampling dates and sites (Fig. 4).

Discussion

Available sources of the *A. nodosum* zone

The isotope ratios of the macroalgae at both sites fall in the range of previously reported values for these species in different geographical regions (Dauby *et al.* 1998, Raven *et al.* 2002, Adin & Riera 2003, Bode *et al.* 2006, Decottignies *et al.* 2007). *P. lanosa* is always the most ^{13}C -depleted source (from -23.2‰ to -19.0‰ at the Ile Verte and from -26.3‰ to -18.6‰ at Penmarc'h; Fig. 2 & 3). This is expected for red algae compared to phaeophycean and chlorophycean macroalgae (Raven *et al.* 2002). In February, *A. nodosum* and *F. vesiculosus* exhibit the most ^{13}C - and ^{15}N -depleted values (around -21.1‰ and 3.7‰ at the Ile Verte, around -22.8‰ and 3.7‰ at Penmarc'h; Fig. 2a & 3a). Except for this date, the isotope ratios of the most abundant fucles vary around the values measured for stranded individuals of the corresponding species sampled approximately 1 Km away from the Ile Verte (Adin & Riera 2003).

The multiplicity of isotope ratios of the epilithon and microalgal epiphytes (Table 1) vary in comparable ranges as Japanese microphytobenthos $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (Takai *et al.* 2004), as the carbon isotope ratios of seagrass epiphytes (e.g. Thayer *et al.* 1978, Moncreiff & Sullivan

2001), and as the $\delta^{13}\text{C}$ of *F. vesiculosus* epiphytes from an artificial rocky substrate (Riera, Stal & Nieuwenhuize 2004). The ^{15}N -depleted signatures of the *Fucus* sp. epiphytes measured in February at the Ile Verte (2.6‰; Fig. 2a) and in August at Penmarc'h (2.2‰; Fig. 3c) could result from the assemblage being dominated by cyanobacteria (Yamamuro 1999, Takai *et al.* 2004). The fact that this was the case for only two samplings emphasizes the idea of a great variability in the epilithic and epiphytic assemblage composition.

POM is a measure of the organic matter present in the water column, which is essentially dominated by plankton (Fry & Sherr 1984). The $\delta^{15}\text{N}$ of offshore POM from both sites (from 5.1‰ to 6.3‰ at the Ile Verte, from 4.2‰ to 7.7‰ at Penmarc'h) are only slightly ^{15}N -depleted to previously reported values depending on the habitat studied (Peterson, Howarth & Garritt 1985, Kang *et al.* 1999, Takai *et al.* 2004). On the contrary, the $\delta^{13}\text{C}$ values compare well to the literature (Kaehler *et al.* 2000, Takai *et al.* 2004). On the other hand, both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of the coastal POM fall within the range reported in the literature (Riera *et al.* 2004, Takai *et al.* 2004, Sarà *et al.* 2007). However, the latter tends to be more ^{13}C -enriched (from -19.8‰ to -15.1‰) compared to the offshore POM (from -22.1‰ to -19.6‰). This can be due to the greater amount of particulate matter from macroalgal debris as reported previously (Heip *et al.* 1995, Duggins & Eckman 1997).

Contrary to what has been observed in an upwelling system (Bode *et al.* 2006) macroalgae are rarely enriched in ^{15}N compared to POM. In fact, no clear tendency appears when comparing macroalgae, microscopic communities and POM. This is due to the great variability that exists within macroalgae and microalgae at each season. Macroalgae isotope ratios vary between species, primarily due to differences in carbon absorbing and fixing mechanisms (Raven *et al.* 2002), as well as within species over life and reproductive stages (Cloern, Canuel & Harris 2002). On the other hand, variability within microscopic epilithic and epiphytic samples results from their great diversity in community composition: these

assemblages consist of variable amounts of microalgae, cyanobacteria, organic molecules, heterotrophic bacteria, fungi, protists and macroalgae early stages (Raffaelli & Hawkins 1999). The proportion of these different groups will influence the carbon and nitrogen isotope ratios of the epilithon and epiphyte communities: for example, an assemblage dominated by cyanobacteria will result in ^{15}N depleted signatures (Yamamuro 1999, Takai *et al.* 2004), while great amounts of macroalgae consuming bacteria will result in $\delta^{13}\text{C}$ similar to those of the corresponding macroalga (Hart & Lovvorn 2003).

Environmental factors such as freshwater run-off, irradiance levels, temperature, carbon and nitrogen sources and water movements are known to affect the carbon and nitrogen isotope ratios of marine macrophytes (e.g. Wienke & Fisher 1990, Durako & Hall 1992, Hemminga & Mateo 1996, Riera & Richard 1997). Consequently, it is not possible to explain the seasonal variations in isotopic compositions of macroalgae from a single factor (Vizzini & Mazzola 2003). However, the ^{13}C -enrichment of macroalgae in spring/summer is consistent with previously observed seasonal variations on marine macrophytes and kelps, while the concomitant ^{15}N -enrichment is contrary to the previously reported tendencies (Fredriksen 2003, Vizzini & Mazzola 2003 and references therein). The increase in May/August in both isotopes heavy could be due to a lower isotopic discrimination against the heavier isotopes during the period of maximum growth (Carrier *et al.* 2007a). It could also be accounted for by a preferential release of ^{14}N and ^{12}C during maximum exopolysaccharide (EPS) production. This is suggested by the change in food quality of kelp particles upon polyphenolic concentration reduction (Duggins & Eckman 1997).

The temporal variations of both POM pools were difficult to assess because of the lack of replicates to test for significant variations in addition to the fact that only the coastal POM from Penmarc'h was sampled at each date due to technical difficulties. The Ile Verte offshore POM peaked in May for both isotopes and the Penmarc'h coastal POM $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ peaked in May

and August respectively. These maxima could correspond to the annual summer phytoplanktonic blooms (Kukert & Riebesell 1998). However, the different seasonal variations between the coastal and offshore POM most likely reflect local succession differences in the planktonic communities of each site (Kukert & Riebesell 1998). The differences in phytoplanktonic communities' succession between the Ile Verte offshore sampling point and another point less than 10 km closer to the coast (Wafar *et al.* 2004) could lead to carbon and nitrogen isotope signatures different enough as to favour different seasonal variations between both POM pools (Vizzini & Mazzola 2003).

Despite the multiplicity in isotopic signatures of available sources, both the tendencies observed within each source category and the overall seasonal pattern are consistent between sites. The *A. nodosum* zone trophic web of the Ile Verte and Penmarc'h are thus based on a pool of organic matter sources undergoing similar influences and seasonal variations even though the two sites are apart from several 100s of kilometres.

Trophic groups of the *A. nodosum* zone

Filter-feeders

The isotopic signatures of the filter-feeders sampled at both sites generally fall in the range of previously reported values (Minagawa & Wada 1984, Peterson *et al.* 1985, Dauby *et al.* 1998, Bode *et al.* 2006, Sarà *et al.* 2007). Compared to grazers, the Ile Verte filter-feeders show a tendency towards ^{13}C depletion (averaging from -16.6‰ to -18.7‰; Fig. 2) suggesting an offshore POM diet. However at Penmarc'h, *H. sanguinea* (around -16‰; Fig. 3) seems to rely more on coastal POM. However, the $\delta^{13}\text{C}$ of the filter-feeders of both sites are too enriched for the offshore or coastal POM to be the exclusive food source used by these organisms. Firstly, the partitioned utilisation of components within the same POM pool (Stuart, Lucas & Newell 1981) results in the isotopic compositions of filter-feeders varying differently from the theoretical

POM-based trophic pathways expected from average fractionation. Secondly, the filter-feeders' isotopic compositions are similar to those of grazers. This is most likely due to an indirect consumption of macroalgae via epiphytic bacterial use or the direct consumption of macroalgal EPS (Tenore *et al.* 1982, Hart & Lovvorn 2003 and references therein) or detritus (Carlier *et al.* 2007a). Another hypothesis is that part of the microphytobenthos available to grazers is resuspended at high tide so that it becomes available to filter-feeders. This phenomenon has already been suggested in a mudflat (Riera *et al.* 2004) and an exposed rocky shore (Takai *et al.* 2004). In addition, the use of similar food sources by filter-feeders and grazers has already been evidenced for other sheltered (Bode *et al.* 2006) or rocky (Kang, Choy & Son 2008) areas.

Grazers

The signatures of the grazers generally fall within the range of the previously reported values in other rocky shore sites (Minagawa & Wada 1984, Dauby *et al.* 1998, Jennings *et al.* 2002, Adin & Riera 2003, Bode *et al.* 2006, Sarà *et al.* 2007, Kang *et al.* 2008). The broad $\delta^{13}\text{C}$ range of the grazers (from -19.8‰ to -13.9‰ at the Ile Verte, from -18.8‰ to -13.7‰ at Penmarc'h) results from an important variability in food source use (Kang *et al.* 2008). The grazers from both sites undergo similar seasonal variations in isotopic compositions. In contrast, the differences between the signatures of the grazers and those of each source are not consistent through time for both isotopes (Fig. 2 & 3). This is further evidenced by the temporal variation in the distance between the theoretical primary consumer signatures of the trophic pathway based on the exclusive use of *A. nodosum* and *F. vesiculosus* and the grazer's cloud (Fig. 2 & 3). In fact, the overall algal diversity is likely used instead of the dominant macroalgae being consumed preferentially. This reveals the predominance of relatively generalist grazers over specialists. Several studies have indeed reported on the variety of the diet composition of the grazing gastropods (e.g. Sacchi, Testard & Voltolina 1977, Steneck & Watling 1982, Watson &

Norton 1985) and the isopods and amphipods (e.g. Agnew & Moore 1986, Arrontes 1990, Pavia, Carr & Aberg 1999, Goecker & Kall 2003) studied here.

The seasonal variations in isotopic composition difference between the grazers' signatures and the theoretical primary consumers cloud suggests that the grazers' diets also vary seasonally. This had already been suggested for example for *L. obtusata* (Watson & Norton 1987) or *D. bidentata* (Arrontes 1990), which feeding preferences require a necessary adaptation as a function of their food availability. In the present study, *P. vulgata* and *L. obtusata* consume more *A. nodosum* and/or *F. vesiculosus*/*Fucus serratus* in August. This was evidenced by the two August samplings where the signatures of these grazers fall within the theoretical primary consumers cloud (Fig. 2c and 3c). While the feeding of these grazers on *A. nodosum* and/or *F. vesiculosus* has already been reported (Norton *et al.* 1990, Davies, Johnson & Maggs 2007), the present study suggests that it represents a significant proportion of their total diet only seasonally. Several hypotheses can explain the change in consumption proportion consumption importance of a specific source in the diet of these herbivores, although few studies have dealt with these questions in detail. The shift towards a greater consumption of *A. nodosum* and/or *Fucus* spp. could be due to a seasonal change in: (1) the nutritional values of the macroalgae that would better meet the requirements of these grazers, (2) the preferential consumption of the juvenile algal stages (Van Alstyne, Ehlig & Whitman 1999) or (3) the ability of these algae to induce antiherbivory defences (Molis *et al.* 2006). However, the rare studies testing whether such variations in algal metabolism or grazer diets exists have shown that a great inter-individual and inter-specific variability most likely exists (e.g. Molis *et al.* 2006 and references therein).

Throughout the temporal and spatial variability, the most common grazers still display consistent isotopic compositions relative to each other: *P. vulgata* is always the most ¹⁵N-depleted grazer and amongst the more ¹³C-depleted ones. *L. obtusata*, *G. umbilicalis* and *G. pennanti* are always amongst the more ¹³C-enriched grazers, *L. obtusata* being always more ¹⁵N-

depleted than the two trochids. *L. littorea* and *O. lineatus* display comparable $\delta^{15}\text{N}$ as the two *Gibbula* spp. but are more ^{13}C -depleted (Table 2). This somewhat consistency in relative isotopic composition between grazers suggests that, although composed of a great variety of food sources, the dietary needs and respective assimilation of each species are relatively regular through temporal variations and at two distant sites. This reinforces the idea that all these grazers are generalists and that, although distant from several 100s of kilometres, the trophic webs of both sites show great similarities.

Predators

The signatures of the predators fall in the range of previously reported values for other rocky shores as well as for closely related species (Minagawa & Wada 1984, Dauby *et al.* 1998, Jennings *et al.* 2002, Sarà *et al.* 2007, Kang *et al.* 2008). Between predator species, the relative isotopic compositions are consistent from site to site and date to date. The anemones are always more ^{13}C -depleted towards the offshore POM signature (Fig 2 & 3): these organisms prey on small crustaceans, molluscs, worms and fish larvae but also feed on bacteria, phytoplankton, eggs, debris of insects and algae (Van Praët 1983 and references therein, Kruger & Griffiths 1998), which altogether are part of the POM. The more ^{13}C -enriched signatures of *N. lapillus* result from a diet based on a mix of barnacles and various molluscs such as *Mytilus edulis* and *Littorina* sp. (Menge 1976, Little & Kitching 1996) as well as some *Gibbula* sp. (personal observation). Both *C. maenas* and *A. viridis* display ^{15}N -depleted signatures compared to *N. lapillus* and *A. equina*. The $\delta^{15}\text{N}$ of *C. maenas*, averaging 9.2‰ at the Ile Verte and 10.5‰ at Penmarc'h, are consistent with its omnivorous diet. Indeed, it includes preys from different trophic levels ranging from algae and detritus up to *N. lapillus* individuals (e.g. Ropes 1968, Rangeley & Thomas 1987). The lower $\delta^{15}\text{N}$ of *A. viridis*, averaging 6.4‰ at the Ile Verte and 8.6‰ at Penmarc'h, result from its N_2 -fixing symbiotic zooxanthellae (Roberts *et al.* 1999). The hydroid *D. pumila* and *Laomedea* sp. have ^{15}N -depleted signatures relative to the other predators

that are similar to the grazers/filter-feeders signatures. This suggests that these organisms are not strict predators but also feed on the same pool available to filter-feeders. In fact, several studies have demonstrated the ability of other benthic cnidarians to utilize primary producer organic matter sources as a major part of their diet (Migné & Davoult 2002 and references therein).

Trophic complexity of the *Ascophyllum nodosum* habitat

Overall, the consumers follow the same temporal variations as evidenced for the sources. However, two noticeable discrepancies appear: first, the seasonal variations in isotopic composition of *H. sanguinea* barely follow those of the offshore or the coastal POM values. Secondly, the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of the grazers do not follow the temporal variations of *A. nodosum* or *F. vesiculosus*, which display the strongest increase from February to May and decrease from May to August. These divergences between consumers and their assumed diet (e.g. Steneck & Watling 1982) suggest a greater complexity of the trophic food web than so far expected (Raffaelli & Hawkins 1999). On the other hand, the consistency in available organic matter sources and in the overall patterns within each trophic group when comparing both sites suggests that this complexity is characteristic of *A. nodosum* zones.

A. nodosum and *Fucus* spp. are certainly part of the diet of most of the grazers and possibly contribute significantly to that of the filter-feeders. However no organism consumes exclusively or preferentially either one or a combination of these algae. Consequently, the most abundant and more productive species of the zone are not the major sources at the base of these Brittany *A. nodosum* trophic webs. This functioning as had already been evidenced for Spartinas dominated salt-marshes (Riera *et al.* 1999, Galván, Fleeger & Fry 2008), an eelgrass system (Jaschinski, Brepohl & Sommer 2008), a microphytobenthos dominated estuary (Page & Lastra 2003) or a muddy sandflat (Kang *et al.* 1999). On the contrary, the benthic invertebrates use a

variable combination of macroalgae, microphytobenthos and POM, which accounts for the complex interactions within the trophic web (Bode *et al.* 2006, Carlier *et al.* 2007a).

The great variability in $\delta^{15}\text{N}$ of the available sources and the combined use of multiple organic matter sources are the major reasons for the great complexity in trophic web. In addition, the heterogeneity in the $\delta^{15}\text{N}$ of primary consumers prevents from establishing the baseline necessary to calculate the different trophic levels (Post 2002). The difficulty of establishing trophic levels when $\delta^{15}\text{N}$ are highly variable has already been pointed out for other systems as diverse as the microbes of an estuary (Caraco *et al.* 1998), the macroinvertebrates of a saline wetland (Hart & Lovvorn 2002), and the benthic invertebrates and fishes of a bay (Carlier *et al.* 2007b). Figure 4 illustrates (1) the high $\delta^{15}\text{N}$ range of the sources, (2) the great seasonal and spatial variation in the $\delta^{15}\text{N}$ range of the trophic groups and (3) the significant overlap between trophic groups. These three aspects clearly demonstrate the complexity of the trophic web and the difficulty of establishing precise trophic levels. Although the average fractionation per trophic level is supposed to be around 2.5-5‰ in $\delta^{15}\text{N}$ and 0-1‰ in $\delta^{13}\text{C}$ (De Niro & Epstein 1978, Minagawa & Wada 1984, Post 2002), several studies on benthic invertebrates have suggested a great variability in trophic shift between the organisms of a common habitat (Jennings & Warr 2003, Bode *et al.* 2006). Especially for marine habitats dominated by herbivores, trophic levels are particularly difficult to establish. This is because the trophic fractionation from plants to herbivores is highly variable (Vander Zanden & Rasmussen 2001) and usually lower for marine organisms (Vanderklift & Ponsard 2003, Goedkoop, Akerblom & Demandt 2006) than the originally 3.4‰ enrichment estimated across trophic levels (Minagawa & Wada 1984). In addition, the use of macroalgal organic matter both directly and indirectly makes this food source available to many consumers, thus contributing to the complexity of the trophic web. Finally, only macroinvertebrates have been sampled in the present study while several fish species inhabit the zone (e.g. Rangeley & Kramer 1995) and feed on the variability

of sources and invertebrates sampled here (Gibson 1972). Including these species would only emphasize the complexity already evidenced in the trophic architecture of the *A. nodosum* zone.

The results of the present study highlight that: (1) the same major sources and dominant consumers are present at both sites; (2) within each trophic group, the relative position of the most relevant consumers appears quite stable though time and space. These characteristics are consistent with a structural stability of the trophic web associated with the considered habitat at a regional scale. This habitat is characterized by relatively high environmental stress. *A. nodosum* role as a facilitating species by ameliorating the community composition (Bertness et al. 1999) (and other effects?) via thermal and desiccation stress reduction has now been evidenced. The regional scale structural stability of the trophic web suggested by the present study could be another positive interaction resulting from the facilitation role of the canopy species.

Conclusion

The *A. nodosum* zones studied here display complex trophic webs based on a multiplicity of organic matter sources instead of being supported by the main primary producers. The zone is dominated by (1) filter-feeders using probably as much macroalgal and microphytobenthic organic matter as grazers, (2) generalists grazers feeding on all the available sources, (3) predators including much omnivory in their diet, feeding probably within several trophic levels. This results in a multiplicity of trophic interactions that prevents from distinguishing clear-cut trophic levels.

Despite significant seasonal variations and the influences of regionally distant sites inducing differences in isotopic composition in both sources and consumers, the trophic architecture of both *A. nodosum* zones were very consistent. This suggested a structural stability of the trophic web of this habitat at the regional scale.

Acknowledgement

The authors would like to acknowledge G. Schaal, R. Michel, C. Broudin and the Marine Service of the Station Biologique de Roscoff for their help with some of the sampling and C. Leroux for performing the stable isotope analysis. This work is part of C. G. PhD thesis, which is financially supported by a grant from the Brittany region.

References

- Adin, R. & Riera, P. (2003) Preferential food source utilization among stranded macroalgae by *Talitrus saltator* (Amphipod, Talitridae): a stable isotopes study in the northern coast of Brittany (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **56**, 91-98.
- Agnew, D.J. & Moore, P.G. (1986) The feeding ecology of two littoral amphipods (Crustacea), *Echinogammarus pirloti* (Sexton & Spooner) and *E. obtusatus* (Dahl). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **101**, 203-215.
- Arrontes, J. (1990) Diet, food preference and digestive efficiency in intertidal isopods inhabiting macroalgae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **139**, 231-249.
- Barnes, C., Jennings, S., Polunin, N.V.C. & Lancaster, J.E. (2008) The importance of quantifying inherent variability when interpreting stable isotope field data. *Oecologia*, **155**, 227-235.
- Bertness, M.D., Leonard, G.H., Levine, J.M., Schmidt, P.R. & Ingraham, A.O. (1999) Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology*, **80**, 2711-2726.
- 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.
- Bustamante, R., H, Branch, G. & M (1996) The dependence 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.
- Cabioc'h, J., Floc'h, J.-Y., Le Toquin, A., Boudouresque, C.-F., Meinesz, A. & Verlaque, M. (1992) *Guide des Algues des mers d'Europe. Manche/Atlantique. Méditerranée*. Paris.
- Caraco, N.F., Lampman, G., Cole, J.J., Limburg, K.E., Pace, M.L. & Fischer, D. (1998) Microbial assimilation of DIN in a nitrogen rich estuary: implications for food quality and isotope studies. *Marine Ecology Progress Series*, **167**, 59-71.
- Carlier, A., Riera, P., Amouroux, J.-M., Bodiou, J.-Y., Escoubeyrou, K., Desmalades, M., Caparros, J. & Grémare, A. (2007a) 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. & Grémare, A. (2007b) Benthic trophic network in the Bay of Banyuls-sur-Mer (northwest Mediterranean, France): An assessment based on stable carbon and nitrogen isotopes analyses. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **72**, 1-15.

- Cervin, G., Lindegarth, M., Viejo, R.M. & Aberg, P. (2004) Effects of small-scale disturbance of canopy and grazing on intertidal assemblages on the Swedish west coast. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **302**, 35-49.
- Cloern, J.E., Canuel, E.A. & Harris, D. (2002) Stable carbon and nitrogen isotope composition of aquatic and terrestrial plants of the San Francisco Bay estuarine system. *Limnology and Oceanography*, **47**, 713-729.
- Dauby, P., Khomsi, A. & Bouquegneau, J.M. (1998) Trophic relationships within intertidal communities of the Brittany Coasts: 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.
- De Niro, M.J. & Epstein, S. (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotope in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **42**, 495-506.
- Decottignies, P., Beninger, P.G., Rincé, Y., Robins, R.J. & Riera, P. (2007) Exploitation of natural food sources by two sympatric, invasive suspension-feeders: *Crassostrea gigas* and *Crepidula fornicata*. *Marine Ecology Progress Series*, **334**, 179-192.
- Deegan, L.A. & Garritt, R.H. (1997) Evidence for spatial variability in estuarine food webs. *Marine Ecology Progress Series*, **147**, 31-47.
- Dudgeon, S.R. & Petraitis, P.S. (2005) First year demography of the foundation species, *Ascophyllum nodosum*, and its community implications. *Oikos*, **109**, 405-415.
- 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.
- Durako, M.J. & Hall, M. (1992) Effects of light on the stable carbon isotope composition of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, **86**, 99-101.
- Elner, R.W. (1981) Diet of green crab *Carcinus maenas* (L.) from Port Herbert, Southwestern Nova Scotia. *Journal of Shellfish Research*, **1**, 89-94.
- France, R.L. (1995) Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series*, **124**, 307-312.
- Fredriksen, S. (2003) Food web studies in a Norwegian kelp forest based on stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) analysis. *Marine Ecology Progress Series*, **260**, 71-81.
- Fry, B. (1984) $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios and the trophic importance of algae in Florida *Syringodium filiforme* seagrass meadows. *Marine Biology*, **79**, 11-19.
- Fry, B. & Sherr, E.B. (1984) $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science*, **27**, 15-47.
- Galván, K., Fleeger, J.W. & Fry, B. (2008) Stable isotope addition reveals dietary importance of phytoplankton and microphytobenthos to saltmarsh infauna. *Marine Ecology Progress Series*, **359**, 37-49.
- Gibson, R. (1972) The vertical distribution and feeding relationships of intertidal fish on the Atlantic coast of France. *Journal of Animal Ecology*, **41**, 189-207.
- Goecker, M.E. & Kall, S.E. (2003) Grazing preferences of marine isopods and amphipods on three prominent algal species of the Baltic Sea. *Journal of Sea Research*, **50**, 309-314.
- Goedkoop, W., Akerblom, N. & Demandt, M.H. (2006) Trophic fractionation of carbon and nitrogen stable isotopes in *Chironomus riparius* reared on food of aquatic and terrestrial origin. *Freshwater Biology*, **51**, 878-886.
- Golléty, C., Migné, A. & Davoult, D. (in press) Benthic metabolism on a sheltered rocky shore: role of the canopy in the carbon budget. *Journal of Phycology*, **44**.
- Hart, E.A. & Lovvorn, J.R. (2002) Interpreting stable isotopes from macroinvertebrate foodwebs in saline wetlands. *Limnology and Oceanography*, **47**, 580-584.

- Hart, E.A. & Lovvorn, J.R. (2003) Algal vs. macrophyte inputs to food webs of inland saline wetlands. *Ecology*, **12**, 3317-3326.
- Hayward, P.J. & Ryland, J.S. (1995) *Handbook of the marine fauna of north-west Europe*. Oxford.
- Heip, C.H.R., Goosen, N.K., Herman, P.M.J., Kromkamp, J., Middelburg, J.J. & Soetaert, K. (1995) Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review*, **33**, 1-149.
- Hemminga, M.A. & Mateo, M.A. (1996) Stable carbon isotopes in seagrasses: variability in ratios and use in ecological studies. *Marine Ecology Progress Series*, **140**, 285-298.
- Herman, P.M.J., Middelburg, J.J., Widdows, J., Lucas, C.H. & Heip, C.H.R. (2000) Stable isotopes as trophic tracers: combining field sampling and manipulative labelling of food resources for macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, **204**, 79-92.
- Jaschinski, S., Brepohl, D.C. & Sommer, U. (2008) Carbon sources and trophic structure in an eelgrass *Zostera marina* bed, based on stable isotope and fatty acid analyses. *Marine Ecology Progress Series*, **358**, 103-114.
- Jennings, S., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C. & Warr, K.J. (2002) Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure. *Marine Ecology Progress Series*, **226**, 77-85.
- Jennings, S. & Warr, K.J. (2003) Environmental correlates of large-scale spatial variation in the $\delta^{15}\text{N}$ of marine animals. *Marine Biology*, **142**, 1131-1020.
- Kaehler, S., Pakhomov, E.A. & Mcquaid, C.D. (2000) Trophic structure of the marine food web at the Prince Edward Islands (Southern Ocean) determined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Marine Ecology Progress Series*, **208**, 13-20.
- Kang, C.-K., Choy, E.J. & Son, Y. (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.
- Kang, C.-K., Sauriau, P.-G., Richard, P. & Blanchard, G.F. (1999) Food sources of the infaunal suspension-feeding bivalve *Cerastoderma edule* in a muddy sandflat of Marennes-Oléron Bay, as determined by analyses of carbon and nitrogen stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*, **187**, 147-158.
- Kruger, L.M. & Griffiths, C.L. (1998) Sea anemones as secondary consumers on rocky shores in the south-western Cape, South Africa. *Journal of Natural History*, **32**, 629-644.
- Kukert, H. & Riebesell, U. (1998) Phytoplankton carbon isotope fractionation during a diatom spring bloom in a Norwegian fjord. *Marine Ecology Progress Series*, **173**, 127-137.
- Laurand, S. & Riera, P. (2006) Trophic ecology of the supralittoral rocky shore (Roscoff, France): a dual stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) and experimental approach. *Journal of Sea Research*, **56**, 27-36.
- Little, C. & Kitching, J.A. (1996) *The Biology of Rocky Shores*. Oxford University Press, New York.
- Machas, R., Santos, R. & Peterson, B.J. (2003) Tracing the flow of organic matter from primary producers to filter feeders in Ria Formosa Lagoon, Southern Portugal. *Estuaries*, **26**, 846-856.
- Mann, K.H. (1972) Ecological energetics of the sea-weed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. II. Productivity of the seaweeds. *Marine Biology*, **14**, 199-209.
- Mann, K.H. (1973) Seaweeds: Their productivity and strategy for growth. *Science*, **182**, 975-981.
- Menge, B.A. (1976) Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs*, **46**, 355-393.

- Migné, A. & Davoult, D. (2002) Experimental nutrition in the soft coral *Alcyonium digitatum* (Cnidaria: Octocorallia): removal rate of phytoplankton and zooplankton. *Cahiers de Biologie Marine*, **43**, 9-16.
- Minagawa, M. & Wada, E. (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **48**, 1135-1140.
- Molis, M., Körner, J., Ko, Y.W., Kim, J.H. & Wahl, M. (2006) Inducible responses in the brown seaweed *Ecklonia cava*: the role of grazer identity and season. *Journal of Ecology*, **94**, 243-249.
- Moncreiff, C.A. & Sullivan, M.J. (2001) Trophic importance of epiphytic algae in subtropical seagrass beds: evidence from multiple stable isotope analyses. *Marine Ecology Progress Series*, **215**, 93-106.
- Norton, T.A., Hawkins, S.J., Manley, N.L., Williams, G.A. & Watson, D.C. (1990) Scraping a living: a review of littorinid grazing. *Hydrobiologia*, **193**, 117-138.
- Page, H.M. & Lastra, M. (2003) Diet of intertidal bivalves in the Ria de Arosa (NW Spain): evidence from stable C and N isotope analysis. *Marine Biology*, **143**, 519-532.
- Page, H.M., Reed, D.C., Brzezinski, M.A., Melak, J.M. & Dugan, J.E. (2008) Assessing the importance of land and marine sources of organic matter to kelp forest food webs. *Marine Ecology Progress Series*, **360**, 47-62.
- Pavia, H., Carr, H. & Aberg, P. (1999) Habitat 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.
- Peterson, B.J., Howarth, R.W. & Garritt, R.H. (1985) Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. *Science*, **227**, 1361-1363.
- Post, D.M. (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, **93**, 703-718.
- Raffaelli, D. & Hawkins, S.J. (1999) *Intertidal ecology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Rangeley, R.W. & Kramer, D.L. (1995) Use of rocky intertidal habitats by juvenile pollock *Pollachius virens*. *Marine Ecology Progress Series*, **126**, 9-17.
- Rangeley, R.W. & Thomas, M.L.H. (1987) Predatory behaviour of juvenile shore crab *Carcinus maenas* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **108**, 191-197.
- 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.
- Riera, P. & Richard, P. (1997) Temporal variations of $\delta^{13}\text{C}$ 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., Stal, L. & Nieuwenhuize, J. (2004) Utilization of food sources by invertebrates in a man-made intertidal ecosystem (Westerschelde, the Netherlands): a $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ study. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **84**, 323-326.
- Riera, P., Stal, L.J., Nieuwenhuize, J., Richard, P., Blanchard, G.F. & Gentil, F. (1999) Determination of food sources of benthic invertebrates in a salt marsh (Aiguillon Bay, France) by carbon and nitrogen stable isotopes: importance of locally produced sources. *Marine Ecology Progress Series*, **187**, 301-307.
- Roberts, J.M., Davies, P.S., Fixter, L.M. & Preston, T. (1999) Primary site and initial products of ammonium assimilation in the symbiotic sea anemone *Anemonia viridis*. *Marine Biology*, **135**, 223-236.

- Rodríguez-Graña, L., Calliari, D., Conde, D., Sellanes, J. & Urrutia, R. (2008) Food web of a SW Atlantic shallow coastal lagoon: spatial environmental variability does not impose substantial changes in the trophic structure. *Marine Ecology Progress Series*, **362**, 69-83.
- Ropes, J.W. (1968) The feeding habits of green crab, *Carcinus maenas* (L.). *Fisheries Bulletin*, **67**, 183-203.
- Sacchi, C.F., Testard, P. & Voltolina, D. (1977) Recherches sur le spectre trophique comparé de *Littorina saxatilis* (Olivier) et de *L. nigrolineata* (Gray) (Gastropoda, Prosobranchia) sur la grève de Roscoff. *Cahiers de Biologie Marine*, **28**, 499-505.
- Sarà, 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.
- Scherrer, B. (1984) *Biostatistique*. Gagné Ltée, Québec.
- Steneck, R.S. & Watling, L. (1982) Feeding capabilities and limitation of herbivorous molluscs: a functional group approach. *Marine Biology*, **68**, 299-319.
- Stuart, V., Lucas, M.I. & Newell, R.C. (1981) Heterotrophic utilisation of particulate matter from the kelp *Laminaria pallida*. *Marine Ecology Progress Series*, **4**, 337-348.
- 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., Cammen, L., Findlay, S.E.G. & Phillips, N. (1982) Perspectives of research on detritus: do factors controlling the availability of detritus to macroconsumers depend on its sources? *Journal of Marine Research*, **40**, 473-490.
- Thayer, G.W., Parker, P.L., Lacroix, M.W. & Fry, B. (1978) The stable carbon isotope ratio of some components of an eelgrass, *Zostera marina*, bed. *Oecologia*, **35**, 1-12.
- Thomas, C.J. & Cahoon, L.B. (1993) Stable isotope analyses differentiate between different trophic pathways supporting rocky-reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, **95**, 19-24.
- Tieszen, L.L., Boutton, T.W., Tesdahl, T.W. & Slade, N.A. (1983) Fractionation and turnover of stable isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*, **57**, 32-37.
- Van Alstyne, K.L., Ehlig, J.M. & Whitman, S.L. (1999) Feeding preferences for juvenile and adult algae depend on algal stage and herbivore species. *Marine Ecology Progress Series*, **180**, 179-185.
- Van Praët, M. (1983) Régime alimentaire des actinies. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **108**, 403-407.
- Vander Zanden, M.J. & Rasmussen, J.B. (2001) Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, **46**, 2061-2066.
- Vanderklift, M.A. & Ponsard, S. (2003) Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, **136**, 169-182.
- Vizzini, S. & Mazzola, A. (2003) Seasonal variations in the stable carbon and nitrogen isotope ratios ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) of primary producers and consumers in a western Mediterranean coastal lagoon. *Marine Biology*, **142**, 1009-1018.
- Wafar, M., L'Helguen, S., Raikar, V., Maguer, J.-F. & Le Corre, P. (2004) Nitrogen uptake by size-fractionated plankton in permanently well-mixed temperate coastal waters. *Journal of Plankton Research*, **26**, 1207-1218.
- Watson, D.C. & Norton, T.A. (1985) Dietary preferences of the common periwinkle, *Littorina littorea* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **88**, 193-211.

- Watson, D.C. & Norton, T.A. (1987) The habitat and feeding preferences of *Littorina obtusata* (L.) and *L. mariaae* Sacchi et Rastelli. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **112**, 61-72.
- Wienke, C. & Fisher, G. (1990) Growth and stable carbon isotope composition of cold-water macroalgae in relation to light and temperature. *Marine Ecology Progress Series*, **65**, 283-292.
- Yamamuro, M. (1999) Importance of epiphytic cyanobacteria as food sources for heterotrophs in a tropical seagrass bed. *Coral Reefs*, **35**, 1-12.

Figure Legends

Figure 1. Location of the two study sites in Brittany (France).

Figure 2. Average ($\pm$ standard error) $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of potential food sources and consumers in (a) February, (b) May, and (c) August sampled at the Ile Verte in 2006. The dotted-line groups delineate the extent of the filter-feeders, the grazers and the predators. The grey areas represent the theoretical trophic pathways that would result from an exclusive consumption of *Ascophyllum nodosum*, *F. vesiculosus* and/or *F. serratus*.

Figure 3. Average ($\pm$ standard error) $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of potential food sources and consumers in (a) February, (b) May, and (c) August sampled at Penmarc'h in 2006. See Figure 2 for the legends for potential food sources and consumers, dotted-line groups and grey areas. Note that, in February only, $\delta^{13}\text{C}$ range from -28‰ to -14‰, contrary to the other sampling dates that range from -24‰ to -10‰.

Figure 4. Ranges of the average ($\pm$ standard error) $\delta^{15}\text{N}$ of the sources and the different trophic groups at each date and site.

Résumé

L'objectif de ce travail de thèse était l'étude du fonctionnement de la zone à *Ascophyllum nodosum*, une ceinture algale caractéristique de la zone médiolittorale des estrans rocheux abrités des côtes de l'Atlantique Nord. Cette étude a permis d'établir (1) l'état des stocks d'*A. nodosum* disponibles à la récolte le long des côtes de Bretagne et des communautés algales et animales associées ; (2) un bilan annuel de carbone de la zone à *A. nodosum* hétérotrophe, dominé par le flux dus à la canopée ; (3) l'architecture générale du réseau trophique de la zone, basée sur l'utilisation de la plupart des sources de matière organique et pas seulement sur celle des principaux producteurs primaires ; (4) l'effet de la récolte partielle ou totale de la canopée sur la diversité spécifique, fonctionnelle et le métabolisme de la zone. Il a également été possible de comparer le métabolisme de la zone à celui d'autres ceintures algales voisines et à une zone dépourvue de canopée. Cette étude a permis de mieux préciser le rôle fonctionnel joué par la canopée sur la régulation de la biodiversité et sur le fonctionnement des estrans rocheux.

Mots-clés : estran rocheux, isotopes stables, flux de carbone, mesures *in situ*, production primaire, respiration

Abstract

This PhD work aimed at studying the functioning of the *Ascophyllum nodosum* zone, a macroalgal belt characteristic of the midintertidal zone of sheltered rocky shores from the North Atlantic coasts. This study allowed to establish (1) the stocks of *A. nodosum* available for harvesting along the Brittany coast (France) together with the algal and animal communities; (2) a heterotrophic annual carbon budget for the *A. nodosum* zone, dominated by the fluxes due to the canopy; (3) the general trophic web architecture of the zone, characterized by the use of most of the sources of organic matter instead of being only based on the main primary producers of the zone; (4) the effect of partially or totally harvesting the canopy on the specific and functional diversity and the metabolism of the zone. It was also possible to compare the metabolism of the zone to that of other neighbouring canopy covered zones and to the metabolism of a zone without canopy. This study allowed better identifying the functional role of the canopy on the regulation of the biodiversity and on the functioning of rocky shores.

Keywords: carbon fluxes, *in situ* measurements, primary production, respiration, rocky shore, stable isotopes