

ESTIMATION DE LA CONSOMMATION DE LA MACROFAUNE INVERTÉBRÉE BENTHIQUE PAR LES OISEAUX D'EAU EN BAIE DE SAINT-BRIEUC (FRANCE)

Alain PONSERO¹ & Patrick LE MAO²

SUMMARY. — *Estimation of benthic macrofauna consumption by water birds in the bay of Saint-Brieuc (France).* — The biomass and productivity of benthic invertebrates were studied in the bay of Saint-Brieuc in connection with the consumption by the nine most numerous wader and duck species present on the site. This consumption is about 1.9 g ash free dry weight/m²/year, it is similar to that obtained in the bay of Mont-Saint-Michel but very lower to results from Wadden Sea. Eutrophication generally induces an increase in overall productivity of the intertidal coastal ecosystem, as it has been observed in the German part of the Wadden Sea since the 1950s. Consequently, the bird populations grow very significantly in eutrophic systems. But this is not the case in the bay of Saint-Brieuc where macrozoobenthic biomass produced and consumed by birds is comparable to what was observed in the bay of Mont-Saint-Michel, an oligotrophic marine site characterized by relatively low biomass and productivity. In the bay of Saint-Brieuc excessive inputs of nutrients induce an important development of *Ulva armoricana*, responsible for the spectacular green tides which greatly impact this bay each summer. The proliferation of *Ulva* brings the nutrient flows to a standstill and by the way regulates the production of microphytoplankton and so, indirectly, the abundance of higher trophic levels.

RÉSUMÉ. — La biomasse et la production de la macrofaune benthique de la baie de Saint-Brieuc ont été analysées, en relation avec la consommation par les neuf principales espèces de limicoles et de canards présentes sur le site. Cette consommation est estimée à 1,9 g AFDW/m²/an, résultat similaire à celui obtenu en baie du Mont-Saint Michel, mais très inférieur à ceux observés en mer des Wadden. L'eutrophisation induit généralement une augmentation de la productivité globale des écosystèmes littoraux intertidaux. C'est par exemple ce qui a été observé dans la partie allemande de la mer des Wadden depuis les années 50. En conséquence, les effectifs d'oiseaux peuvent croître de façon très marquée dans les systèmes eutrophes. Or ce n'est pas le cas en baie de Saint-Brieuc où les biomasses macrozoobenthiques produites et consommées par les oiseaux sont comparables à ce qui est observé en baie du Mont-Saint-Michel, site océanique oligotrophe caractérisé par une biomasse et une productivité relativement faibles. En baie de Saint-Brieuc, les apports excessifs de sels nutritifs induisent d'important développements d'*Ulva armoricana*, responsables des spectaculaires marées vertes qui impactent très fortement la baie chaque été. La prolifération d'ulves bloque les flux nutritifs et régule la production de microphytoplancton et, indirectement, l'abondance des échelons trophiques supérieurs.

Compte tenu de leurs productivités primaire et secondaire élevées, les zones intertidales sont des sites d'importance internationale pour la conservation de nombreuses espèces d'oiseaux d'eau (Deceuninck & Mahéo, 2000). La macrofaune benthique est un élément-clef du fonctionnement des écosystèmes estuariens ou intertidaux par son rôle essentiel dans les réseaux trophiques benthiques et pélagiques (Goss-Custard, 1980, 2006 ; Baird *et al.*, 1985).

¹ Réserve Naturelle Nationale de la baie de Saint-Brieuc, site de l'étoile. F-22120 Hillion. E-mail : alain.ponsero@espaces-naturels.fr

² IFREMER, Laboratoire Environnement et Ressources Finistère-Bretagne Nord, antenne de Dinard, BP 46. F-35402 Saint-Malo Cedex.

Sa contribution aux cycles trophiques et biogéochimiques est essentielle pour le fonctionnement des écosystèmes littoraux (Dame, 1996).

Les distributions des espèces de canards et de limicoles sont fortement liées à celle de leur nourriture (Evans *et al.*, 1984 ; McLusky & Elliott, 2004), notamment au cours de certaines phases de leur cycle de vie, comme durant leurs migrations pré- et post-nuptiales (Piersma & Jukema, 1990) ou au cours de l'hivernage (Piersma *et al.*, 1993), périodes pendant lesquelles les ressources alimentaires doivent être suffisantes pour subvenir à leurs besoins énergétiques accrus en particulier en cas de vague de froid (Kersten & Piersma, 1987 ; Piersma, 1990 ; Degré, 2006). Durant ces phases, l'abondance et la diversité spécifique des oiseaux présents sur la zone intertidale dépendent, d'une part, de la biomasse en invertébrés benthiques disponibles et accessibles (Moreira, 1997 ; Newton & Brockie, 1998) et d'autre part, de l'existence de sites de repos ou de remise à proximité (Triplet *et al.*, 2003 ; Granadeiro *et al.*, 2007 ; Le Corre, 2009).

Dans le milieu naturel, la mise en évidence de telles relations trophiques se heurte à la difficulté de bien connaître simultanément la ressource et les modalités de son exploitation par les espèces prédatrices. Néanmoins, une première approche possible est d'évaluer les besoins alimentaires des consommateurs présents sur le site et de mettre si possible en relation ces données avec la biomasse du macrobenthos disponible. Le calcul de la consommation reste un exercice assez délicat (Le Mao *et al.*, 2006) mais en utilisant un modèle déjà utilisé par plusieurs auteurs dans d'autres sites, on peut établir des comparaisons intersites. Ces éléments sont essentiels pour confronter le fonctionnement de différents sites littoraux, selon des méthodologies similaires, dont la standardisation serait à terme souhaitable (Ponsero *et al.*, à paraître).

Les habitats de fond de baie ou d'estuaires peuvent subir de profondes modifications naturelles, comme l'ensablement de certains sites (Desprez *et al.*, 1998 ; Ponsero *et al.*, 2008b), ou anthropiques (Goss-Custard, 1979), qui peuvent entraîner une perte des fonctions d'accueil pour les populations de limicoles. Les activités humaines peuvent modifier fortement la distribution des oiseaux et leur modalité d'exploitation des ressources, en différant ou en diminuant dans le temps leur utilisation (Navedo & Masero, 2007). En général, le rythme quotidien d'activité des limicoles en hivernage ou migration est lié au rythme des marées (Ysebaert, 2000 ; Rogers *et al.*, 2007). Ils s'alimentent à basse mer, à marée descendante et montante sur l'estran, puis réalisent leurs activités de confort (sommeil, toilette) à marée haute sur des zones refuges (Burger *et al.*, 1977 ; Le Drean-Quenec'Hdu & Triplet, 2004 ; Granadeiro *et al.*, 2006 ; Ponsero *et al.*, 2008b). La période de temps dont les limicoles disposent pour s'alimenter peut être réduite, et les coûts énergétiques augmentés, en raison de dérangements consécutifs à des activités humaines (West *et al.*, 2002). La pression de chasse aux limicoles (en baie de Somme par exemple) peut conduire les oiseaux à s'alimenter de nuit (Triplet *et al.*, 2003). La multiplication d'activités humaines sur l'estran entraîne une réduction des périodes d'alimentation (Thomas *et al.*, 2003 ; Ponsero *et al.*, 2008b). A moyen ou long terme, la capacité d'accueil du site peut en être affectée (Stillman *et al.*, 2001).

Nous nous proposons d'évaluer, en baie de Saint-Brieuc, la consommation des principales espèces de limicoles et de canards présentes sur le site et de faire le lien avec les ressources alimentaires macrozoobenthiques disponibles. En utilisant le modèle utilisé par Scheiffarth & Nehls (1997) en mer des Wadden, par Sueur *et al.* (2003) en baie de Somme, et par Le Mao *et al.* (2006) en baie du Mont-Saint-Michel, nous pouvons effectuer une analyse comparée des différents sites. En effet, pour comparer le fonctionnement des écosystèmes similaires, il est indispensables d'utiliser des méthodes identiques (Baird *et al.*, 1991 ; Baird & Ulanowicz, 1993).

Cette modélisation peut être particulièrement intéressante dans le contexte de sites notamment eutrophisés comme la baie de Saint-Brieuc (Ponsero *et al.*, 2009b) où la manifestation la plus visible de ce dérèglement local des phytocénoses consiste en une prolifération massive d'algues vertes du genre *Ulva* (Menesguen & Piriou, 1995 ; Merceron, 1999). L'impact de ce développement algal sur les différentes composantes des écosystèmes intertidaux sableux est complexe et reste encore mal connu (Everett, 1994 ; Grall & Chauvaud, 2002 ; Cardoso *et al.*, 2004).

SITE D'ÉTUDE, MATÉRIEL ET MÉTHODES

SITE D'ÉTUDE

Le fond de baie de Saint-Brieuc (48°32'N ; 2°40'W), sur la façade nord de la Bretagne, est constitué par l'anse d'Yffiniac et l'anse de Morieux (Fig. 1) qui s'étendent sur 2900 ha d'estran principalement sableux dont 1136 ha sont classés en réserve naturelle nationale depuis 1998. En fond d'anse d'Yffiniac un pré-salé de 112 ha assure le lien avec le rivage tandis que dans l'anse de Morieux ce lien est constitué par un petit secteur dunaire de 7,5 ha (Tab. I). Le marnage varie de 4 m en mortes-eaux à près de 13 m en vives-eaux (marnage moyen : 6,5 m).

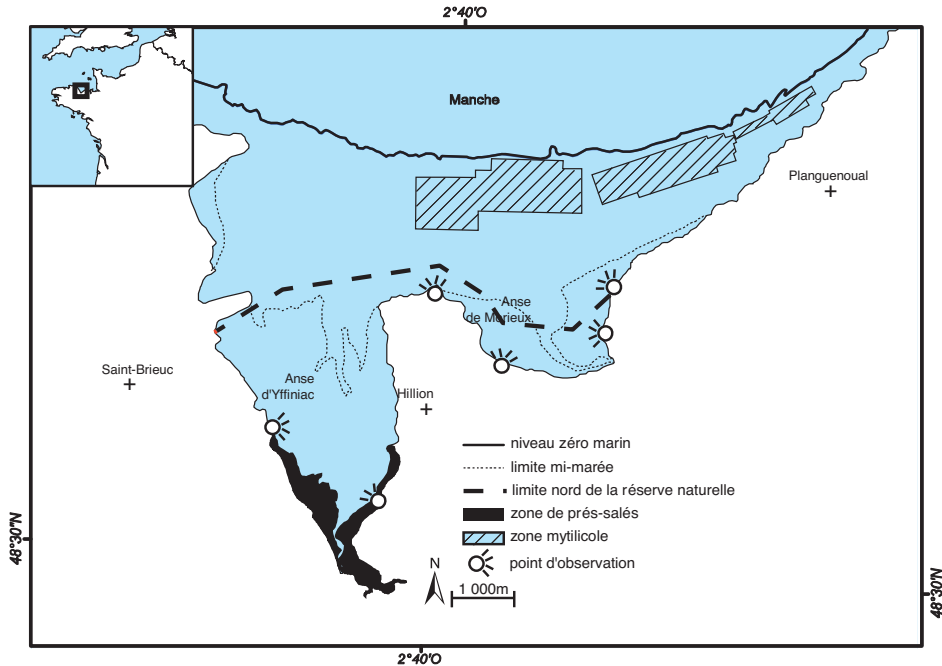


Figure 1. — Carte de localisation de baie de Saint-Brieuc

TABLEAU I

Caractéristiques de l'estran de la baie de Saint-Brieuc
 (d'après des données établies par Le Mao et al., 2002 et Ponsero et al., 2008a)

	Surface (ha)
Estran meuble (zone intertidale)	
peuplement à <i>Macoma balthica</i> et <i>Nereis diversicolor</i>	208
peuplement à <i>Tellina tenuis</i> et <i>Cerastoderma edule</i>	1 718
Peuplement intermédiaire	357
peuplement à <i>Donax vittatus</i> et <i>Magelona</i> sp	619
Prés-salés	112

LES PEUPEMENTS BENTHIQUES

Les peuplements benthiques ont été étudiés en 1987 (Gros & Hamon, 1988) et en 2001 (Le Mao *et al.*, 2002) selon le même protocole et la même stratégie d'échantillonnage. Les prélèvements ont été réalisés au printemps à l'aide d'un carottier de 15 cm de diamètre sur 25 cm de profondeur dans 52 stations réparties régulièrement sur la zone intertidale. Les carottes de sédiment (3 réplicats par station) sont tamisées (maille 1 mm) et les refus sont fixés au laboratoire avec

une solution d'eau de mer formolée à 4 % et colorés au rose de Bengale. Après 48 heures, les prélèvements sont rincés et conservés dans l'alcool avant détermination.

Pour l'évaluation de la biomasse des différentes espèces de bivalves, les prélèvements ont été réalisés en 2007 (pour les bivalves) et 2008 (pour l'arénicole) selon le même plan d'échantillonnage avec l'utilisation d'un quadrat de 0,25 m². Le sédiment est tamisé sur une maille de 1 mm. Les bivalves sont dénombrés et mesurés à l'aide d'un pied à coulisse (dans leur grande largeur), et la biomasse est évaluée selon un protocole standardisé (Rumohr, 2009 : peser après séchage de 3 à 5 jours à 60°C, brûlage à 560°C durant 2 heures et pesée des cendres).

Les peuplements benthiques de la baie de Saint-Brieuc sont restés identiques entre 1987 et 2001, comprenant 77 espèces et présentant une distribution en ceinture selon les gradients altimétrique et granulométrique. Sept peuplements majeurs ont pu être identifiés sur l'ensemble de la baie dont trois en zone intertidale (Tab. I). Dans la partie supérieure de l'estran, on observe le peuplement de sables fins plus ou moins envasés à *Macoma balthica* et *Nereis diversicolor*. Le peuplement des sables fins à *Tellina tenuis* et *Cerastoderma edule* occupe la majeure partie de la zone intertidale. Le peuplement des sables fins des bas niveaux à *Donax vittatus* et *Magelona* sp. se situe à proximité du zéro de la mer. Parmi les composantes de ces peuplements, certains bivalves dont les biomasses sont particulièrement élevées (*Macoma balthica*, *Tellina tenuis*, *Donax vittatus* et surtout *Cerastoderma edule*) jouent un rôle trophique important entrant dans l'alimentation de la piscifaune (Raffaelli *et al.*, 2002 ; Pasquaud, 2006) et de l'avifaune (Piersma & Beukema, 1993 ; Piersma *et al.*, 1993 ; Goss-Custard, 2006).

Cerastoderma edule est l'espèce benthique la plus importante en baie de Saint-Brieuc que se soit en termes de biomasse ou de surface de répartition. Un suivi annuel de cette espèce montre une importante fluctuation interannuelle de la biomasse et de la production (Ponsero *et al.*, 2009a). La biomasse moyenne de 2001 à 2010 est évaluée à 216 t ± 67 (poids sec sans cendre). *Donax vittatus* est la seconde espèce en termes de biomasse totale avec 70 t observées en 2007 (Tab. II). Située en bas de l'estran, cette espèce est peu consommée par les limicoles mais est connue pour être une proie très recherchée par les Macreuses noires *Melanitta nigra* (Aulert, 1997). *Tellina tenuis*, avec une biomasse 46,5 t de matière sèche largement répartie sur plus de 2000 ha, est la principale source d'alimentation du Bécasseau maubèche *Calidris canutus* (Quaintenne *et al.*, soumis). *Macoma balthica* est une source d'alimentation pour de nombreuses espèces de limicoles dont les barges *Limosa limosa* et *L. lapponica*, le Chevalier gambette *Tringa totanus* ou le Courlis cendré *Numenius arquata* (Goss-Custard *et al.*, 1977 ; Goss-Custard, 2006). Cette espèce est répartie sur plus de 600 ha dans l'anse d'Yffiniac mais ne représente que 3,8 t de matière sèche. *Scrobicularia plana* est une espèce eurhaline localisée en fond de baie, dans les secteurs en limite des prés-salés (basse slikke) les moins sableux. Cette espèce – plus particulièrement son long siphon – est consommée par les barges et le Bécasseau variable *Calidris alpina* (Rosa *et al.*, 2007). Au sein des annélides, l'arénicole *Arenicola marina* compte, avec le *Nereis diversicolor*, parmi les polychètes plus abondants en baie de Saint-Brieuc (Annezo & Hamon, 1989 ; Le Mao *et al.*, 2002). L'arénicole représente 32 t MS réparties sur plus de 1000 ha d'estran en baie de Saint-Brieuc (Tab. II).

Cependant seule une fraction de ce stock peut être consommée par les oiseaux en fonction de son accessibilité (profondeur d'enfouissement en fonction de la longueur du bec), de sa consommabilité (taille ingérable) et de sa détectabilité (van de Kam *et al.*, 2004).

TABLEAU II

Répartition, biomasse et effectifs évalués en baie de Saint-Brieuc en 2007 pour les bivalves et 2008 pour *Arenicola marina* (voir Ponsero *et al.*, 2009a pour la méthodologie d'échantillonnage et de modélisation par krigeage)

espèces	Surface (ha)	Biomasse moyenne g.m ⁻² ± sd	Biomasse maximum observée g.m ⁻²	Biomasse total tMS	Effectif estimé *10 ⁶	Densité maximum observée Nb ind.m ⁻²
bivalves						
<i>Cerastoderma edule</i>	2271	5.8 ± 7.3	41.1	182	855	268
<i>Donax vittatus</i>	1314	2.2 ± 5.3	35.7	70.6	1 521	856
<i>Tellina tenuis</i>	2167	1.4 ± 2.2	12.3	46.5	3 720	1076
<i>Scrobicularia plana</i>	221	0.37 ± 1.32	15.9	11.7	654	596
<i>Macoma balthica</i>	661	0.11 ± 0.3	1.79	3.8	239	128
polychète						
<i>Arenicola marina</i>	1101	2.4 ± 3.6	37.9	32	80	98

L'AVIFAUNE

Le fond de baie de Saint-Brieuc est d'intérêt national (plus de 1 % de la population hivernante française) voire international (plus de 1 % de la population hivernante mondiale) dans l'hivernage des limicoles et des anatidés (Tab. III), d'après les seuils d'effectifs définis pour chaque espèce dans le cadre de la convention de Ramsar (Delany *et al.*, 2009).

TABLEAU III

Importance de la baie de Saint-Brieuc pour les populations de limicoles et d'anatidés (moyenne des effectifs nationaux établie à partir des enquêtes nationales menées dans le cadre du Wetlands international et moyenne des effectifs présents en baie de Saint-Brieuc d'après Sturbois & Ponsero (2011). L'importance de la baie pour les différentes espèces est établie d'après les seuils fixés au niveau national par Deceuninck & Mahéo (2000) et au niveau international par Delany et al. (2009). En gras, les espèces sélectionnées pour la modélisation de la consommation. Les masses moyennes utilisées dans la modélisation sont établies d'après Cramp & Simmons (1982, 1983)

Espèces	Masse moyenne (en g)	Effectif national moyen 1998-2008	Effectif moyen de la baie 1998-2008	Part de l'effectif national (en %)	Importance de la baie
Anatidés					
Bernache cravant		96 876	4 043	4.2	Internationale
Tadorne de Belon	1 000	52 207	209	0.4	-
Canard chipeau		19 638	42	0.2	Régionale
Canard colvert		247 525	898	0.4	-
Canard pilet		17 833	235	1.3	Nationale
Canard siffleur		43 890	1055	2.4	Nationale
Canard souchet		29 182	55	0.2	-
Sarcelle d'hiver		107 371	157	0.1	-
Macreuse noire	1112±93	28 843	908	3.1	Nationale
Limicoles					
Huïtrier pie	569±31.8	51 677	2 906	5.6	Nationale
Pluvier argenté	245±31.8	27 478	470	1.7	Nationale
Grand gravelot		13 690	321	2.3	Nationale
Tournepipier à collier		14 520	177	1.2	Nationale
Courlis cendré	839±95.3	18 156	638	3.5	Nationale
Barge rousse	330±30.7	7 490	665	8.9	Nationale
Chevalier gambette		5 533	186	3.4	Nationale
Combattant varié		217	21	9.7	Nationale
Bécasseau maubèche	161±20.4	34 250	3 268	9.5	Internationale
Bécasseau variable	50±2.9	317 524	3 504	1.1	Nationale
Bécasseau sanderling	60	16 448	383	2.3	Nationale

Les limicoles sont un élément majeur du peuplement ornithologique de l'espace intertidal de la baie. En période hivernale, leur effectif correspond à un tiers du nombre total d'oiseaux du site (Sturbois & Ponsero, 2011). Ils sont représentés par 6 espèces dominantes : Huïtrier-pie *Haematopus ostralegus*, Courlis cendré *Numenius arquata*, Pluvier argenté *Pluvialis squatarola*, Bécasseau maubèche *Calidris canutus*, Bécasseau variable *Calidris alpina* et Barge rousse *Limosa lapponica*. Compte tenu des effectifs recensés, le fond de baie atteint un niveau d'intérêt national dans l'hivernage des limicoles, toutes espèces confondues, et international pour le Bécasseau maubèche et la Barge rousse lors de vagues de froid. En moyenne, sur les hivers de 1998 à 2008, la baie de Saint-Brieuc a accueilli près de 9 % des Barges rousses, près de 10 % des Bécasseaux maubèches, et 6 % des Huïtriers-pie hivernant en France (Mahéo, 2009 ; Sturbois & Ponsero, 2011).

Les anatidés sont quantitativement moins bien représentés que les limicoles. Ils stationnent en fond de baie de novembre à février. Les effectifs et la diversité spécifique sont les plus élevés en janvier. Les premiers mouvements de migration sont enregistrés en octobre et en mars. Aujourd'hui plus de 4000 Bernaches cravant *Branta bernicla* hivernent sur le site, soit 4 % de l'effectif national et plus de 1 % de l'effectif mondial, ce qui confère à la baie de Saint-Brieuc une valeur internationale (Gillier & Mahéo, 1999 ; Jiguet, 2005 ; Ponsero et al., 2009b). Le site a également une valeur nationale pour le Canard siffleur *Anas penelope* (2,4 % de population nationale) et le Canard pilet *Anas acuta* (près de 1,5 %), et le fond de baie accueille certaines années plus de 3 % de la population nationale de Macreuse noire *Melanitta nigra* (Deceuninck et al., 2010). Compte tenu du régime alimentaire végétarien de la Bernache cravant (Ponsero et al., 2009b), du Canard siffleur et du Canard pilet, seuls la Macreuse noire et le Tadorne de Belon *Tadorna tadorna* sont pris en compte dans ce travail d'évaluation de la consommation du macrobenthos.

RECENSEMENTS

La baie de Saint-Brieuc bénéficie d'un suivi ornithologique régulier, depuis 1970, par les ornithologues du Groupe d'études ornithologiques des Côtes d'Armor et qui a été accru à partir de 1996 avec un rythme de recensement bi-hebdomadaire ou mensuel sur l'ensemble du site (anses d'Yffiniac et de Morieux). À partir de 2001, la réserve naturelle a repris l'organisation de ces comptages en gardant le protocole établi par les ornithologues du Groupe d'études ornithologiques des Côtes d'Armor.

Six postes d'observations sont disposés autour de l'anse d'Yffiniac et de Morieux (Fig. 1). Les comptages débutent deux heures avant la marée haute, permettant de recenser les anatidés et anséridés qui remontent les filières. Les limicoles sont dénombrés sur leurs reposoirs à marée haute. Les espèces pélagiques, dont les macreuses, sont beaucoup plus difficiles à observer et sont dénombrées à partir de la pointe des Guettes. Les dates de comptages sont définies en fonction de la hauteur d'eau à marée haute qui doit être comprise entre 10,3 et 10,5 m (soit un coefficient de marée d'environ 70 à 80).

ANALYSE DES DONNÉES

Les données utilisées pour les calculs couvrent une période de dix ans (1998-2008) pour laquelle on dispose de relevés réguliers. Le nombre d'oiseaux.jours mensuel est obtenu en multipliant le résultat des décomptes du mois par le nombre de jours de ce mois. Les variations d'effectifs étant assez progressives pendant la période d'hivernage cette évaluation est proche de la réalité à cette période. Elle est plus discutable en période de migration. Les valeurs moyennes calculées sont accompagnées de leurs écarts-types.

Approche quantitative de la consommation de nourriture par les limicoles et anatidés

La consommation mensuelle de chaque espèce d'oiseaux séjournant en baie de Saint-Brieuc est calculée à partir de l'équation de Scheiffarth & Nehls, (1997) :

$$C = N \times 3 \times \text{BMR} \times Q^{-1}$$

Où

C = consommation annuelle en kilojoules

N = nombre d'oiseaux.jours sur un an pour une espèce donnée, calculé à partir des dénombrements mensuels

BMR = besoin métabolique de base quotidien en kilojoules

Q = efficacité d'assimilation = 0,8

Il existe plusieurs équations possibles pour calculer les besoins métaboliques de base (BMR). Dans un souci de comparaison inter-sites, nous avons décidé d'utiliser celles retenues dans des travaux équivalents effectués en mer des Wadden (Scheiffarth & Nehls, 1997), en baie de Somme (Sueur *et al.*, 2003) ou en baie du Mont-Saint-Michel (Le Mao *et al.*, 2006). Ces équations sont :

pour les limicoles : $\text{BMR (watt)} = 5,06 * M^{0,729}$ (Kersten & Piersma, 1987)

pour les anatidés : $\text{BMR (watt)} = 4,8 * M^{0,672}$ (Scheiffarth & Nehls, 1997)

où M est la masse de l'oiseau en kilogrammes. Pour obtenir la valeur en kilojoules par jour, il faut convertir le résultat obtenu :

$$\text{BMR (KJ.jour)} = \text{BMR (watt)} * 86400 * (1000)^{-1}$$

En l'absence de données locales, nous avons repris les valeurs de masses des oiseaux établies par Cramp & Simmons (1982, 1983), en tenant compte, chaque fois que cela est précisé, des variations mensuelles. Nous avons considéré les sex-ratios équilibrés.

La conversion des besoins métaboliques, exprimés en kilojoules par gramme de poids sec sans cendre (gAFDW), a été établie par Moreira (1997) et est de 22 kilojoules = 1gAFDW. La transformation du poids sec sans cendre en poids frais de chair se fait en multipliant le premier par 6 (Le Mao *et al.*, 2006).

Neuf espèces (Bécasseau variable *Calidris alpina*, Bécasseau sanderling *Calidris alba*, Bécasseau maubèche *Calidris canutus*, Barge rousse *Limosa lapponica*, Pluvier argenté *Pluvialis squatarola*, Courlis cendré *Numenius arquata*, Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus*, Macreuse noire *Melanitta nigra*, Tadorne de Belon *Tadorna tadorna*) ont été sélectionnées pour l'analyse, compte tenu de leur abondance et de leur régime alimentaire axé essentiellement sur les ressources benthiques de l'estran.

RÉSULTATS

EFFECTIFS

L'effectif moyen annuel, calculé sur dix ans de suivi, des neuf espèces prises en compte s'élève à 48 995 individus (± 5663), variant entre un minimum de 628 individus (± 265) en juin et un maximum de 8621 \pm 2369 individus en janvier (Fig. 2).

Les effectifs en hivernage reposent essentiellement sur trois espèces : le Bécasseau maubèche, le Bécasseau variable et l'Huîtrier-pie, qui représentent 80 % de ces effectifs en hivernage, se répartissant équitablement autour de 20 à 30 % chacune (Fig. 3). Dès le mois d'avril les effectifs du Bécasseau maubèche diminuent fortement pour ne représenter que moins de

8 % des effectifs totaux. C'est à partir du mois de mai que les effectifs du Bécasseau variable diminuent à leur tour. Le nombre de Courlis cendrés reste assez constant au cours de l'année avec environ 300 à 500 individus, à l'exception des mois d'avril à juin où les effectifs passent en dessous de 150. Durant la période hivernale, le Courlis cendré représente environ 6 % des

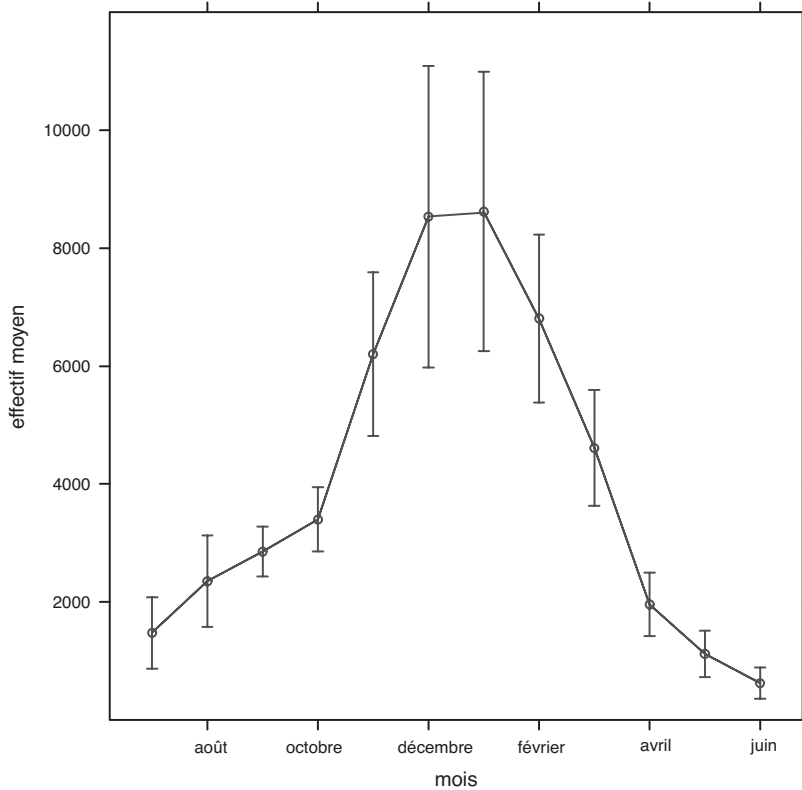


Figure 2. — Évolution de l'effectif moyen des neuf espèces retenues (moyenne 1998 à 2008, \pm sd).

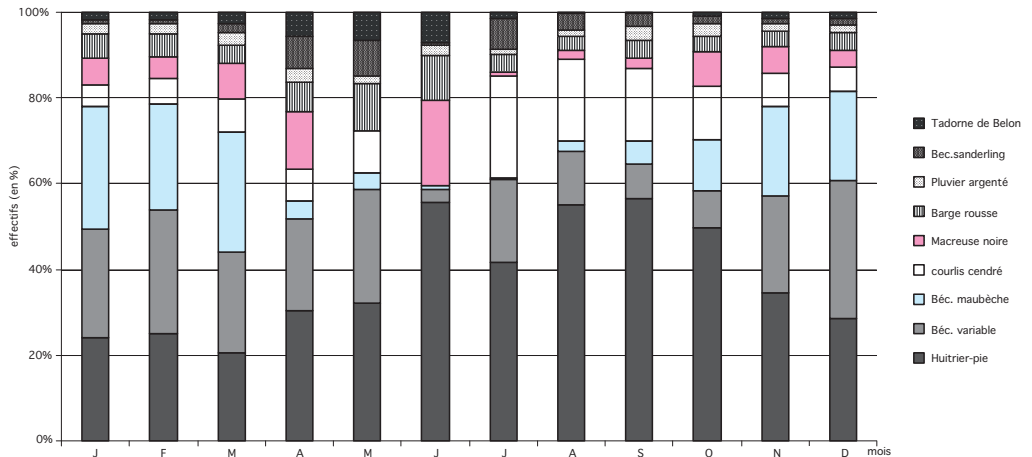


Figure 3. — Importance relative des effectifs des différentes espèces d'oiseaux prédateurs de zoobenthos au cours de l'année (moyenne 1998 à 2008).

effectifs totaux alors que cette part passe à 20 % environ durant la période estivale. Bien que les effectifs d’Huitrier-pie diminuent progressivement de janvier à juin, pour augmenter progressivement ensuite, cette variation est moins marquée que chez les bécasseaux. Ainsi, la part relative des effectifs d’Huitrier-pie augmente au cours de l’année (Fig. 3) pour atteindre un maximum durant la période estivale (56 % du nombre d’oiseaux).

NOMBRE D’OISEAUX.JOURS

Les effectifs moyens sur dix ans des neuf espèces prises en compte représentent annuellement 1,47 millions d’oiseaux.jours ($\pm 167\,445$). L’Huitrier-pie est l’espèce la plus présente avec 33 % des effectifs, viennent ensuite les Bécasseaux variable (23 %) et maubèche (18 %). Ces trois espèces correspondent annuellement à un peu plus de 1 million d’oiseaux.jours (Fig. 4).

Les effectifs fluctuent entre un minimum en juin avec 18 709 oiseaux.jours (± 7947) et un maximum en décembre et janvier avec respectivement $264\,528 \pm 79\,366$ oiseaux.jours et $267\,243 \pm 73\,442$ oiseaux.jours. Les 4 mois d’hiver (de novembre à février) représentent 60 % des effectifs annuels.

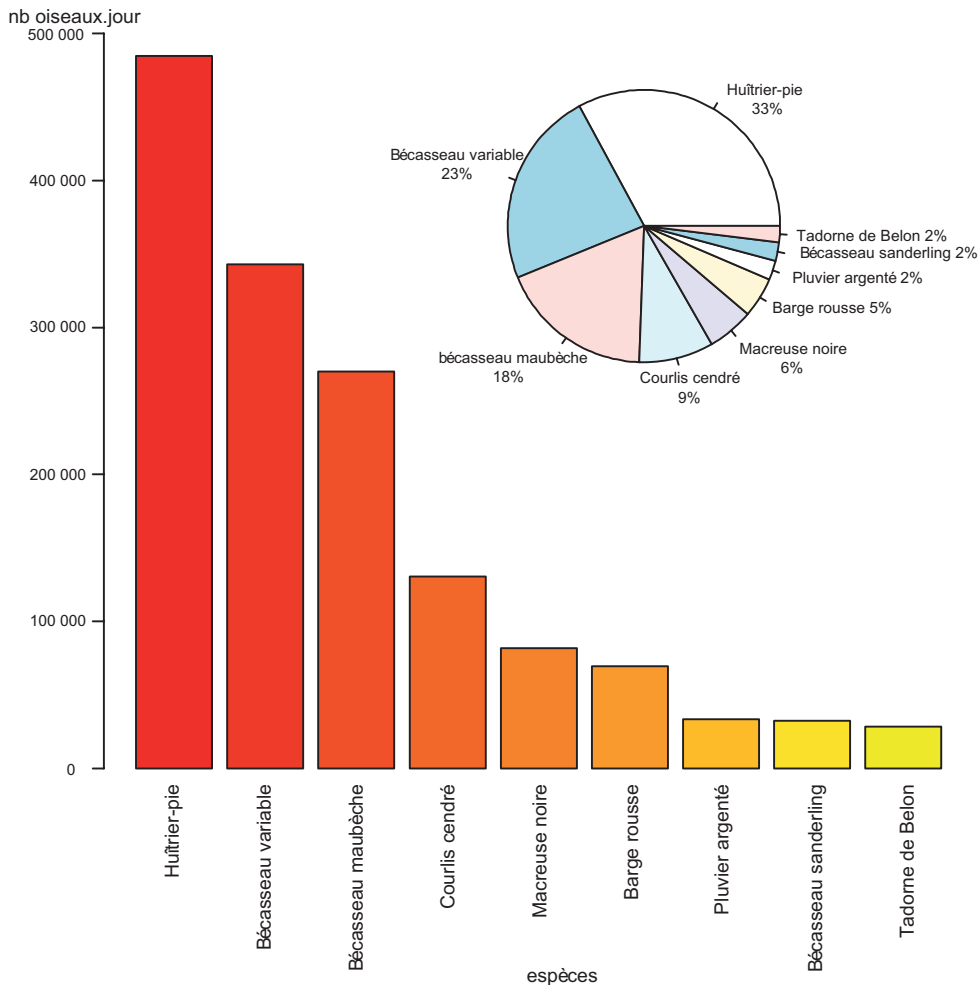


Figure 4. — Effectifs annuels et proportions respectives des différentes espèces d’oiseaux prédateurs de zoobenthos en oiseaux.jours (moyenne 1998 à 2008).

BIOMASSE DE L'AVIFAUNE

La biomasse totale des oiseaux en baie de Saint-Brieuc est comprise entre 10 tonnes en juin et 97 tonnes en janvier (soit un facteur de variation de 9,7), alors que les effectifs varient avec un facteur 14. Sur cette base saisonnière, la biomasse fluctue moins que le font les effectifs d'oiseaux.

Le peuplement est dominé, durant l'hiver, par les petites espèces (les bécasseaux en particulier), tandis qu'en période plus estivale se sont les espèces plus massives (comme le Courlis cendré, le Tadorne de Belon et l'Huîtrier-pie) qui sont les mieux représentées. C'est le phénomène inverse qui est observé en baie de Somme (Sueur *et al.*, 2003).

CONSOMMATION

Le calcul des besoins énergétiques des oiseaux montre (Fig. 5) que, compte tenu des effectifs présents en baie de Saint-Brieuc, l'Huîtrier-pie est le principal consommateur de zoobenthos avec 24×10^6 g AFDW par an, représentant près de la moitié de la consommation

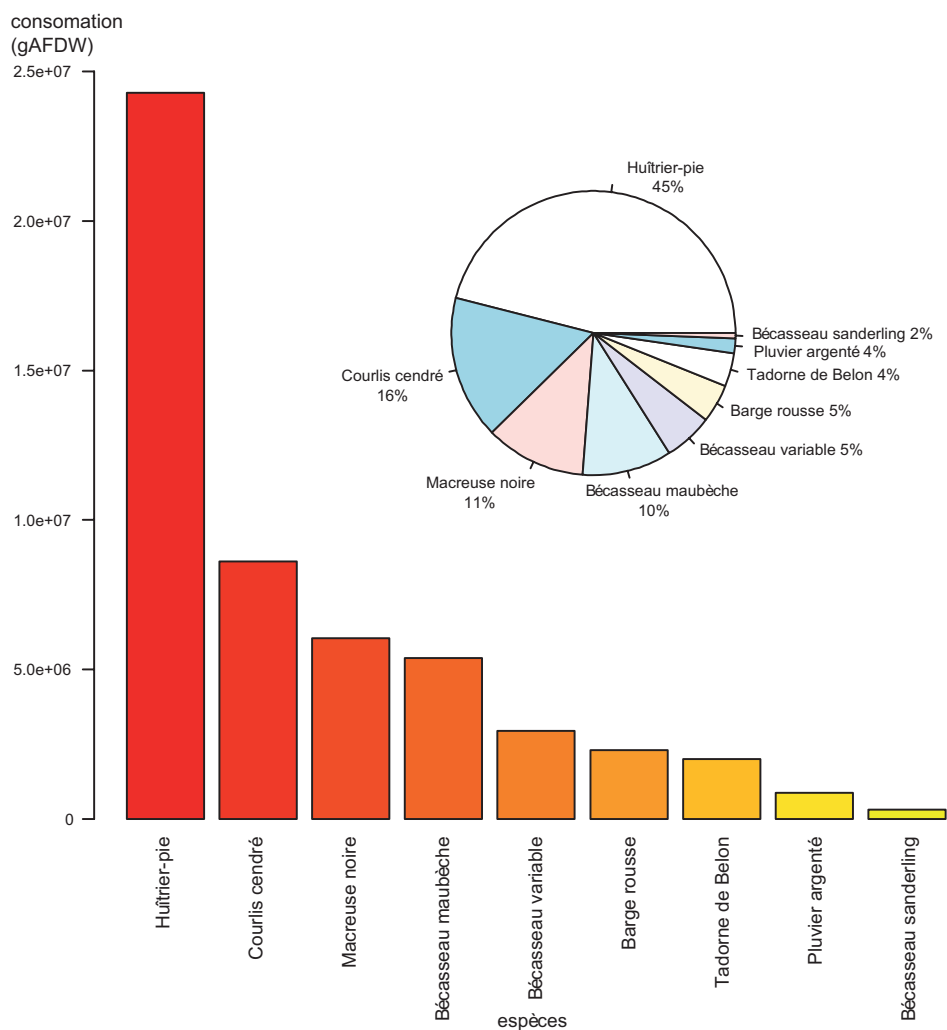


Figure 5. — Consommation annuelle et proportions respectives des différentes espèces d'oiseaux prédateurs de zoobenthos en gAFDW.

totale pour les 9 espèces étudiées. Le Courlis cendré est la seconde espèce consommatrice avec $8,6 \times 10^6$ g AFDW, viennent ensuite la Macreuse noire, les Bécasseaux maubèche et variable. Le graphique de consommation annuelle (Fig. 5) montre donc une répartition très différente de celle des effectifs (Fig. 4). Ainsi le Bécasseau variable (seconde espèce en abondance) est relégué en 5^{ème} position en termes de consommation.

La consommation mensuelle de macrofaune benthique varie de façon régulière avec un pic en décembre-janvier et un minimum en juin. Au cours de l'année, la part de l'Huîtrier-pie reste globalement constante avec 48 % de la consommation totale. La part du Courlis cendré varie de 12 % durant la période hivernale à 30 % durant l'été. À l'inverse le Bécasseau maubèche représente 14 % de la consommation hivernale mais moins de 1 % durant la période estivale (Fig. 6).

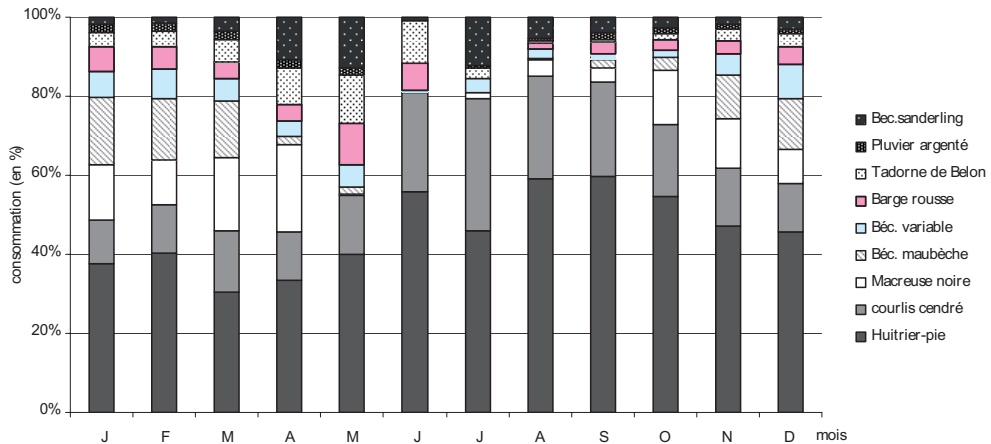


Figure 6. — Importance relative de la consommation des différentes espèces d'oiseaux prédateurs de zoobenthos au cours de l'année (moyenne 1998 à 2008)

DISCUSSION

CONSUMMATION EN BAIE DE SAINT-BRIEUC

La consommation de zoobenthos par les neuf espèces étudiées s'élève à $54,4 \times 10^6$ g AFDW soit 326 tonnes de matières organiques fraîche par an. En rapportant ce prélèvement aux 2 900 hectares d'estran sableux non végétalisé de la baie de Saint-Brieuc, potentiellement accessibles aux oiseaux pour s'alimenter, on obtient un prélèvement de $1,9 \text{ g AFDW/m}^2/\text{an}$. La biomasse benthique produite est évaluée pour les principales espèces de bivalves et d'arénicoles à $11,95 \text{ g/m}^2 \text{ AFDW}$. La consommation du peuplement benthique par les limicoles représente donc 16 % de la biomasse des principales espèces d'invertébrés. Dans ce travail nous n'avons tenu compte que de huit espèces de limicoles et un anatidé. Nous n'avons pas intégré dans le calcul la consommation des laridés qui peut être non négligeable, bien qu'ils fréquentent peu la baie pour s'y alimenter. Environ 20 000 laridés (90 % de Mouette rieuse *Larus ridibundus*, 7 % de Goéland cendré *Larus canus*, 2 % de Goéland argenté *Larus argentatus* et 1 % de Goéland marin *Larus marinus*) fréquentent le fond de baie, mais essentiellement comme dortoir (Sturbois & Ponsero, 2011).

COMPARAISON AVEC D'AUTRES SITES

Si on compare nos résultats avec ceux obtenus sur d'autres sites avec le même modèle (Tab. IV), la consommation de benthos des principales espèces de l'avifaune en baie de Saint-Brieuc est inférieure à celles calculées en baie de Somme (Sueur *et al.*, 2003) ou en mer des Wadden, dans son ensemble et plus particulièrement dans sa partie allemande (Scheiffarth

TABLEAU IV

Comparaison des flux trophiques entre le benthos et l'avifaune sur différents sites

Site	Groupe d'espèces	Auteurs	Biomasse benthique gAFDW/m ²	Consommation gAFDW/m ² /an
Wadden Sea (NL)	Limicoles, anatiés,laridés	Scheiffarth & Nehls, 1997	50	6,6
Wadden Sea (D) Sylt-Romo	Limicoles, anatiés,laridés	Scheiffarth & Nehls, 1997	50	8,7
Wadden Sea (D) Königshafen	Limicoles, anatiés,laridés	Scheiffarth & Nehls, 1997	65	17,6
Baie de Somme (F)	8 espèces : limicoles et Tadornes de Belon	Sueur <i>et al.</i> , 2003	28.97	7,14
Baie du Mont-St Michel (F)	Limicoles, anatiés,laridés	Le Mao <i>et al.</i> , 2006 Arbach Leloup <i>et al.</i> , 2007	12.3 Arbach Leloup <i>et al.</i> , 2007	2,15 1.1g pour les limicoles
Baie de Saint- Brieuc (F)	9 espèces : limicoles et Tadornes de Belon	Cette étude	11.95	1.9 1.6 g pour les limicoles

& Nehls, 1997). Toutefois elle est comparable aux résultats obtenus en baie du Mont-Saint-Michel avec la même variabilité au cours de l'année (Le Mao *et al.*, 2006)

L'eutrophisation est en général favorable à l'augmentation de la productivité générale des écosystèmes littoraux, plus particulièrement celle du phytoplancton et des invertébrés qui s'en nourrissent (Thrush, 1986 ; Beukema *et al.*, 1998 ; Bolam *et al.*, 2000 ; Lopes *et al.*, 2000). Par exemple en mer des Wadden, les niveaux d'apports en nutriments ont rapidement augmenté depuis les années 50 (De Jonge *et al.*, 1993 ; Van Raaphorst & De Jonge, 2004), entraînant un doublement de la biomasse et de l'abondance des espèces de macrozoobenthos (Beukema, 1991 ; Beukema & Cadée, 1997 ; Kraan, 2010). Les prédateurs qui se nourrissent de ces invertébrés, en particulier les oiseaux, peuvent ainsi voir leurs effectifs croître de façon très marquée dans les systèmes eutrophes (Fahy *et al.*, 1975 ; Soulsby *et al.*, 1982 ; Tubbs & Tubbs, 1983 ; Lopes *et al.*, 2000).

Les apports excessifs de sels nutritifs par les cours d'eau en baie de Saint-Brieuc devraient donc induire une eutrophisation des eaux littorales et donc une modification de la productivité benthique et des flux trophiques. Ce n'est pas le cas : les biomasses macrozoobenthiques produites et consommées par les oiseaux sont comparables à ce qui est observé en baie du Mont-Saint-Michel, site océanique oligotrophe caractérisé par une biomasse et une productivité macrozoobenthiques relativement faibles et présentant une grande inertie d'évolution à moyen et long terme. (Le Mao *et al.*, 2006).

La croissance des algues vertes débute au printemps avec de petits fragments de thalles en suspension dans l'eau. En fonction des secteurs côtiers et de leur propension à conserver les thalles de l'année précédente, la présence d'algue est déjà bien établie en avril pour les sites les plus précoces ou en juin, voire juillet pour les plus tardifs. La croissance des algues est particulièrement rapide de mai à juillet, impliquant des surfaces d'échouage qui sont maximales entre mi-juin et mi-juillet (Piriou *et al.*, 1991 ; Menesguen & Piriou, 1995 ; Menesguen, 2003). Aucune étude exhaustive n'a encore été réalisée sur l'impact écologique des marées vertes. Dans ces secteurs d'échouages, en haut d'estran, (zone de non-reprises par la mer lors de marées d'amplitude décroissante), les algues meurent en séchant en surface et en se décomposant. La dégradation de volumes très importants d'algues peut entraîner une anoxie et induire une mortalité importante de la faune (Dauer, 1984). A long terme, les assemblages benthiques pourraient être dominés par des espèces opportunistes et s'accompagner d'une diminution de la biomasse et de la richesse spécifique (Cardoso *et al.*, 2004). Mais ces zones fortement dégradées restent limitées en termes de superficie et concernent des peuplements benthiques de haut estran oligosspécifiques et peu productifs.

Au niveau de la zone de balancement des marées, l'impact d'une couverture d'algues vertes sur la composition du benthos n'est pas très clairement établi (Everett, 1994 ; Cardoso *et al.*, 2004). Globalement la composition et la richesse du benthos ne semblent pas être modifiées (Nicholls *et al.*, 1981 ; Soulsby *et al.*, 1982). Les ulves, si elles sont en concentration importante dans l'eau, en faisant écran à la pénétration de la lumière et en fixant les sels nutritifs, réduisent le développement du phytoplancton qui constitue la nourriture des invertébrés filtreurs suspensivores, consommateurs primaires dans la chaîne alimentaire (Grall & Chauvaud, 2002).

Lors des périodes de marée verte, les ulves couvrent des zones exploitées par les oiseaux en quête de nourriture. La prolifération des algues vertes peut donc représenter un facteur de diminution de l'accessibilité aux ressources alimentaires pour le peuplement ornithologique, bien que cela reste peu démontré (Hull, 1987). En baie de Saint-Brieuc 80 % des limicoles et anatidés fréquentent le site durant la période hivernage, pendant laquelle les biomasses d'ulves sont résiduelles. L'impact direct des phénomènes de marées vertes sur l'avifaune reste faible.

La prolifération d'ulves détourne à son usage exclusif les excédents d'azote arrivant en baie en période de pousse du phytoplancton, et celui-ci n'est localement guère plus abondant que dans une zone oligotrophe. Le phénomène de marée verte observé annuellement agit sur ce point comme un système tampon bloquant les flux nutritifs et régulant la production de micro-phytoplancton et, indirectement, l'abondance des échelons trophiques supérieurs.

CONCLUSIONS

Une première approche dans la modélisation des relations entre le benthos et l'avifaune consommatrice est d'évaluer la biomasse prélevée et de la mettre en relation avec la biomasse disponible. En baie de Saint-Brieuc les 9 principales espèces de limicoles et d'anatidés prélèvent 1,9 g AFDW/m²/an, soit 16 % de la biomasse restant disponible en fin d'hiver. Ce résultat, comparable à celui de la baie du Mont-Saint-Michel, est conforme aux évaluations faites dans plusieurs sites européens (Scheiffarth & Nehls, 1997). En baie de Saint-Brieuc, les phénomènes de marée verte empêchent un développement anormalement élevé du phytoplancton comme on peut l'observer dans certains sites plus nordiques soumis à des apports excessifs de sels nutritifs par les cours d'eau, et les biomasses de macrobenthos sont donc comparables à celles observées dans des sites littoraux oligotrophes.

Cette première modélisation permet également d'aborder la notion de capacité d'accueil du site pour les limicoles et anatidés consommateurs de benthos, et constitue un premier outil pouvant s'avérer utile dans la gestion conservatrice du site. Des modélisations du type individu-centré (« Individual-based ecology » développée par Goss-Custard *et al.*, 2002), ou des approches plus globales basées sur le fonctionnement des réseaux trophiques (Degré *et al.*, 2006) doivent être ensuite mis en œuvre pour compléter la démarche. Ce sont les objectifs qui seront développés en baie de Saint-Brieuc pour aider à la mise en place de stratégies de gestion et de conservation de l'avifaune au sein de l'aire marine protégée.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier tous les ornithologues qui ont suivi l'avifaune de la baie de Saint-Brieuc depuis près de 40 ans.

RÉFÉRENCES

- ANNEZO, J.P. & HAMON, D. (1989). — *Prédation par les limicoles de la macrofaune intertidale en baie de Saint-Brieuc*. IFREMER, Brest.
- ARBACH LELOUP, F., DESROY, N., LE MAO, P., PAULY, D. & LE PAPE, O. (2007). — Interactions between a natural food web, shellfish farming and exotic species : The case of the Bay of Mont Saint Michel (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76 : 111-120.

- AULERT, C. (1997). — *Les stationnements de macreuses (Melanitta) sur le littoral augeron- Biogéographie et environnement*. Université de Caen.
- BAIRD, D., EVANS, P.R., MILNE, H. & PIENKOWSKI, M.W. (1985). — Utilization by shorebirds of benthic invertebrate production in intertidal areas. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Review*, 23 : 573-597.
- BAIRD, D., MCGLADE, J.M. & ULANOWICZ, R.E. (1991). — The comparative ecology of six marine ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. Lond., Ser. B, Biol.*, 333 (1266) : 15.
- BAIRD, D. & ULANOWICZ, R.E. (1993). — Comparative study on the trophic structure, cycling and ecosystem properties of four tidal estuaries. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 99 : 221-221.
- BEUKEMA, J.J. (1991). — Changes in composition of bottom fauna of a tidal-flat area during a period of eutrophication. *Mar. Biol.*, 111 : 293-301.
- BEUKEMA, J.J. & CADÉE, G.C. (1997). — Local differences in macrozoobenthic response to enhanced food supply caused by mild eutrophication in a Wadden Sea area : food is only locally a limiting factor. *Limnol. Oceanogr.*, 42 : 1424-1435.
- BEUKEMA, J.J., CADÉE, G.C. & DEKKER, R. (1998). — How two large-scale “experiments” illustrate the importance of enrichment and fishery for the functioning of the Wadden Sea ecosystem. *Mar. Biol.*, 29 : 37-44.
- BOLAM, S.G., FERNADES, T.F., READ, P. & RAFFAELLI, D. (2000). — Effects of macroalgal mats on intertidal sandflats : an experimental study. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 249 : 123-137.
- BURGER, J., HOWE, M.A., HAHN, D.C. & CHASE, J. (1977). — Effects of tide cycles on habitat selection and habitat partitioning by migrating shorebirds. *Auk*, 94 : 743-758.
- CARDOSO, P.G., PARDAL, M.A., RAFFAELLI, D., BAETA, A. & MARQUES, J.C. (2004). — Macroinvertebrate response to different species of macroalgal mats and the role of disturbance history. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 308 : 207-220.
- CRAMP, S. & SIMMONS, K.E.L. (1982). — *Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa-The birds of the Western Palearctic, Vol. 1, Ostrich to Ducks*. Oxford University Press, Oxford & London.
- CRAMP, S. & SIMMONS, K.E.L. (1983). — *The birds of the Western Palearctic, Vol. III, Waders to Gulls*. Oxford University Press, Oxford & London.
- DAME, R.F. (1996). — *Ecology of marine bivalves : An ecosystem approach*. CRC Press.
- DAUER, D.M. (1984). — Feeding resilience to disturbance of an estuarine polychaete community. *Bull. Mar. Sci.*, 34 : 170-174.
- DE JONGE, V.N., ESSINK, K. & BODDEKE, R. (1993). — The Dutch Wadden Sea : a changed ecosystem. *Hydrobiologia*, 265 : 45-71.
- DECEUNINCK, B. & MAHÉO, R. (2000). — *Synthèse des dénombrements et analyse des tendances des limicoles hivernant en France 1978 - 1999*. LPO & Wetlands International.
- DECEUNINCK, B., MAILLET, N., WARD, A., DRONNEAU, C. & MAHÉO, R. (2010). — *Synthèse des dénombrements d'anatidés et de foulques hivernant en France à la mi-janvier 2009*. Wetlands International & LPO.
- DEGRÉ, D. (2006). — *Réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon : dynamique et structure spatiale de la macrofaune et des limicoles hivernants*. Université de La Rochelle.
- DEGRÉ, D., LEGUERRIER, D., ARMYOT DU CHATELET, E., RZEZNIK, J., AUGUET, J.C., DUPUY, C., MARQUIS, E., FICHET, D., STRUSKI, C. & JOYEUX, E. (2006). — Comparative analysis of the food webs of two intertidal mudflats during two seasons using inverse modelling : Aiguillon Cove and Brouage Mudflat, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69 : 107-124.
- DELANY, S., SCOTT, D., DODMAN, T. & STROUD, D. (2009). — *An atlas of wader populations in Africa and Western Eurasia*. Wetlands International, Wageningen.
- DESPREZ, M., OLIVESI, R., DUHAMEL, S., LOQUET, N. & RYBARCZYK, H. (1998). — L'ensablement en baie de Somme : évolution physique, conséquences biologiques et perspectives d'aménagements. Pp. 279-287 in : IFERMER (ed.) *Les estuaires français : évolution naturelle et artificielle. Quel avenir pour leurs zones d'intérêt biologique ?* IFERMER, Brest.
- EVANS, P.R., GOSS-CUSTARD, J.D. & HALE, W.G. (1984). — *Coastal waders and wildfowl in winter*. Cambridge University Press, Cambridge.
- EVERETT, R.A. (1994). — Macroalgae in marine soft-sediment communities : effects on benthic faunal assemblages. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 175 : 253-274.
- FAHY, E., GOODWILLIE, R., ROCHFORD, J. & KELLY, D. (1975). — Eutrophication of a partially enclosed estuarine mudflat. *Mar. Poll. Bull.*, 6 (2) : 29-31.
- GILLIER, J.M. & MAHÉO, R. (1999). — Bernache cravant *Branta bernicla*. Pp 374-375 in : G. Rocamora & D. Yeatman-Berthelot (eds). *Oiseaux menacés et à surveiller en France. Liste rouge et recherche de priorité*. SEO/LPO, Paris.
- GOSS-CUSTARD, D. (1979). — Effect of habitat loss on the numbers of overwintering shore-birds in marine environments. *Stud. Avian Biol.*, 2 : 167-168.
- GOSS-CUSTARD, D. (2006). — Intake rates and the functional response in shorebirds (Charadriiformes) eating macroinvertebrates. *Biol. Rev.* :1-29.
- GOSS-CUSTARD, D., JENYON, R.A., JONES, R.E., NEWBERRY, P.E. & WILLIAMS, R.L.B. (1977). — The ecology of the Wash II. Seasonal variation in the feeding conditions of wading birds (Charadrii). *J. Appl. Ecol.*, 14 : 707-719.

- GOSS-CUSTARD, J.D. (1980). — Competition for food and interference among waders. *Ardea*, 68 (3) : 52.
- GOSS-CUSTARD, J.D., STILLMAN, R.A., CALDOW, R.W.G., WEST, A.D. & GUILLEMAIN, M. (2002). — Carrying capacity in overwintering birds : when are spatial models needed ? *J. Appl. Ecol.*, 40 : 176-187.
- GRALL, J. & CHAUVAUD, L. (2002). — Marine eutrophication and benthos : the need for new approaches and concepts. *Glob. Change Biol.* 8 : 813-830.
- GRANADEIRO, J.P., DIAS, M.P., MARTINS, R.C. & PALMEIRIM, J.M. (2006). — Variation in numbers and behaviour of waders during the tidal cycle : implications for the use of estuarine sediment flats. *Acta Oecol.*, 29 : 293-300.
- GRANADEIRO, J.P., SANTOS, C.D., DIAS, M.P. & PALMEIRIM, J.M. (2007). — Environmental factors drive habitat partitioning in birds feeding in intertidal flats: implications for conservation. *Hydrobiologia*, 587 : 291-302.
- GROS, P. & HAMON, D. (1988). — *Typologie biosédimentaire de la Baie de Saint-Brieuc (Manche ouest) et estimation de la biomasse des catégories trophiques macrozoobenthiques*, IFREMER, Brest.
- HULL, S.C. (1987). — Macroalgal mats and species abundance: a field experiment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 25 : 519-532.
- JIGUET, F. (2005). — Statut et identification des bernaches cravantes en France. *Ornithos*, 12 : 335-346.
- KERSTEN, M. & PIERSMA, T. (1987). — High levels of energy expenditure in shorebirds: metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea*, 75 : 175-187.
- KRAAN, C. (2010). — *Spatial ecology of intertidal macrobenthic fauna in a changing Wadden Sea*. University of Groningen, Groningen, The Netherlands.
- LE CORRE, N. (2009). — *Le dérangement de l'avifaune sur les sites naturels protégés de Bretagne : état des lieux, enjeux et réflexions autour d'un outil d'étude des interactions hommes/oiseaux*. Université de Brest.
- LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU, S. & TRIPLETT, P. (2004). — Influence des caractéristiques sédimentaires des substrats meubles intertidaux sur le comportement alimentaire des limicoles. *Alauda*, 72 : 11-21.
- LE MAO, P., PASCO, P.Y. & PROVOST, S. (2006). — Consommation de la macro-faune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en baie du Mont-Saint-Michel. *Alauda*, 74 : 23-36.
- LE MAO, P., RETIÈRE, C. & PLET, M. (2002). — *Les peuplements benthiques intertidaux de la baie de Saint-Brieuc*. IFREMER, Muséum national d'Histoire Naturelle-Dinard & Drenn Bretagne.
- LOPES, R.J., PARDAL, M.A. & MARQUES, J.C. (2000). — Impact of macroalgal blooms and wader predation on intertidal macroinvertebrates: experimental evidence from the Mondego estuary (Portugal). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 249 : 165-179.
- MAHÉO, R. (2009). — *Limicoles séjournant en France (littoral)*. ONCFS/Université Rennes I.
- MCLUSKY, D.S. & ELLIOTT, M. (2004). — *The estuarine ecosystem: ecology, threats, and management*. Oxford University Press, Oxford (UK).
- MÉNESGUEN, A. (2003). — *Les marées vertes en Bretagne, la responsabilité des nitrates*. IFREMER, Brest.
- MÉNESGUEN, A. & PIRIOU, J.Y. (1995). — Nitrogen loadings and macroalgal (*Ulva* sp.) mass accumulation in Brittany (France). *Ophelia*, 42 : 227-237.
- MERCERON, M. (1999). — *Pollutions diffuses : du bassin versant au littoral, Actes de colloques 23 et 24 septembre 1999, Saint-Brieuc*. IFREMER, Ploufragan.
- MOREIRA, F. (1997). — The importance of shorebirds to energy fluxes in a food web of a South European estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44 : 67-78.
- NAVEDO, J.G. & MASERO, J.A. (2007). — Measuring potential negative effects of traditional harvesting practices on waterbirds: a case study with migrating curlews. *Anim. Conserv.*, 10 : 88-94.
- NEWTON, I. & BROCKIE, K. (1998). — *Population limitation in birds*. Academic Press, London.
- NICHOLLS, D.J., TUBBS, C.R. & HAYNES, F.N. (1981). — The effect of green algal mats on intertidal macrobenthic communities and their predators. *Kiel. Meeresforsch. Sonderh.*, 5 : 511-520.
- PASQUAUD, S. (2006). — *Les relations trophiques : éléments de structuration des peuplements ichtyologiques en milieu estuarien. Application à l'estuaire de la Gironde*. Université de Bordeaux I.
- PIERSMA, T. (1990). — Pre-migratory 'fattening' usually involves more than the deposition of fat alone. *Ringed & Migration*, 11 : 113-115.
- PIERSMA, T. & BEUKEMA, J.J. (1993). — Tropic interactions between shorebirds and their invertebrate prey. *Netherl. J. Sea Res.*, 31 : 299-512.
- PIERSMA, T., DE GOEIJ, P. & TULP, I. (1993). — An evaluation of intertidal feeding habitats from a shorebird perspective : towards relevant comparisons between temperate and tropical mudflats. *Netherl. J. Sea Res.*, 31 : 503-512.
- PIERSMA, T. & JUKEMA, J. (1990). — Budgeting the flight of a long-distance migrant : changes in nutrient reserve levels of bar-tailed godwits at successive spring staging sites. *Ardea*, 78 : 315-337.
- PIRIOU, J.Y., MÉNESGUEN, A. & SALOMON, J.C. (1991). — Les marées vertes à ulves : conditions nécessaires, évolution et comparaison de sites. Pp 117-122 in : M. Elliott & J.P. Ducrottoy (eds). *Estuaries and coasts: Spatial and temporal intercomparisons*. Ed. Olsen & Olsen.
- PONSERO, A., ALLAIN, J. & ROUBICHOU, E. (2008a). — *Plan de gestion de la réserve naturelle de la baie de Saint-Brieuc - 2009-2013 - Diagnostic*. Réserve Naturelle de la baie de Saint-Brieuc.

- PONSERO, A., DABOUINEAU, L. & ALLAIN, J. (2009a). — Modelling of the Cockle (*Cerastoderma edule* L.) fishing grounds in a purpose of sustainable management of traditional harvesting. *Fisher. Sci.*, 75 : 839-850.
- PONSERO, A., GODET, L., LE MAO, P. & TRIPLET, P. (à paraître). — Méthodologie d'évaluation de la prédation sur la macrofaune benthique par les limicoles hivernants. In : P. Triplet (ed.). *Manuel de gestion des oiseaux et de leurs habitats dans les écosystèmes estuariens et littoraux*. Estuarian.
- PONSERO, A., LE MAO, P., YÉSOU, P., ALLAIN, J. & VIDAL, J. (2009b). — Eutrophisation littorale et conservation de l'avifaune aquatique : le cas de la Bernache cravant (*Branta bernicla bernicla*) hivernant en baie de Saint-Brieuc. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 64 : 157-170.
- PONSERO, A., TRIPLET, P., AULERT, C., JOYEUX, E. & PÉRIN, R. (2008b). — Rythme hivernal d'alimentation du Courlis cendré (*Numenius arquata*) dans cinq grandes baies et estuaires français. *Alauda*, 76 : 89-100.
- QUAINTENNE, G., BOCHER, P., PONSERO, A., CAILLOT, E. & FEUNTEUN, E. (soumis). — Food supply and prey selection of overwintering Red Knots *Calidris canutus islandica* on the French Channel coast. *Mar. Ecol. Progr. Series*.
- RAFFAELLI, D.G., VAN DER HEIJDEN, M., VAN DER PUTTEN, W.H., KENEDY, E., KORICHEVA, J., LACROIX, G., MIKOLA, J., PERSSON, L., PETCHEY, O. & WARDLE, D.A. (2002). — Multi-trophic dynamics and ecosystem processes. Pp 147-154 in : M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti (eds). *Biodiversity and ecosystem functioning*. Oxford University Press, Oxford.
- ROGERS, D.I., LOYN, R., MCKAY, S., BRYANT, D., SWINDLEY, R. & PAPAS, P. (2007). — *Relationships between shorebird and benthos distribution at the Western Treatment Plant*. Arthur Rylah Institute for Environmental Research Technical.
- ROSA, S., GRANADEIRO, J.P., CRUZ, M. & PALMEIRIM, J.M. (2007). — Invertebrate prey activity varies along the tidal cycle and depends on sediment drainage: Consequences for the foraging behaviour of waders. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 353 : 35-44.
- RUMOHR, H. (2009). — *Soft bottom macrofauna: collection, treatment, and quality assurance of samples*. ICES, Techniques in Marine Environmental Sciences.
- SCHEIFFARTH, G. & NEHLS, G. (1997). — Consumption of benthic fauna by carnivorous birds in the Wadden Sea. *Helgoland Mar. Res.*, 51 : 373-387.
- SOULSBY, P.G., LOWTHION, D. & HOUSTON, M. (1982). — Effects of macroalgal mats on the ecology of intertidal mudflats. *Mar. Poll. Bull.*, 13 : 162-166.
- STILLMAN, R.A., GOSS-CUSTARD, D., WEST, A.D.L., JOHNSTONE, G., ENS, B.J., VAN DER MEER, J. & TRIPLET, P. (2001). — Predicting shorebird mortality and population size under different regimes of shellfishery management. *J. Appl. Ecol.*, 38 : 857-868.
- STURBOIS, A. & PONSERO, A. (2011). — *Synthèse ornithologique de la baie de Saint-Brieuc, phénologie et évolution des effectifs sur la période 1970-2010*. Réserve Naturelle de la Baie de Saint-Brieuc.
- SUEUR, F., DESPREZ, M., FAGOFT, C. & TRIPLET, P. (2003). — La Baie de Somme : Un site sous-exploité par les oiseaux d'eau. *Alauda*, 71 : 49-58.
- THOMAS, K., KVITEK, R.G. & BRETZ, C. (2003). — Effects of human activity on the foraging behavior of sanderlings *Calidris alba*. *Biol. Conserv.*, 109 : 67-71.
- THRUSH, S.F. (1986). — The sublittoral macrobenthic community structure of an Irish sea-lough: effect of decomposing accumulations of seaweed. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 96 : 199-212.
- TRIPLET, P., SOURNIA, A., JOYEUX, E. & LE DRÉAN QUÉNEC'H DU, S. (2003). — Activités humaines et dérangements : l'exemple des oiseaux d'eau. *Alauda*, 71 : 305-316.
- TUBBS, C.R. & TUBBS, J.M. (1983). — Macroalgal mats in Langstone Harbour, Hampshire, England. *Mar. Poll. Bull.*, 14 : 148-149.
- VAN DE KAM, J., DE GOEIJ, P.J., PIERSMA, T. & ZWARTS, L.I. (2004). — *Shorebirds: an illustrated behavioural ecology*. KNNV Publishers, Utrecht, Netherlands.
- VAN RAAPHORST, W. & DE JONGE, V.N. (2004). — Reconstruction of the total N and P inputs from the IJsselmeer into the western Wadden Sea between 1935-1998. *J. Sea Res.*, 51 : 109-131.
- WEST, A.D., GOSS-CUSTARD, J.D., STILLMAN, R.A., CALDOW, R.W.G., LE V. DIT DURELL, S.E.A. & MCGRORTY, S. (2002). — Predicting the impacts of disturbance on shorebird mortality using a behaviour-based model. *Biol. Conserv.*, 106 : 319-328.
- YSEBAERT, T.J. (2000). — *Macrozoobenthos and waterbirds in the estuarine environment: spatio-temporal patterns at different scales*. Universiteit Antwerpen.

