

# Réserve Nature BAIE DE SAINT-BRIEUC



*Analyses du réseau et des niches trophiques au sein des assemblages de poissons et de céphalopodes de la baie de Saint-Brieuc (Manche occidentale, France)*





# Sommaire

<b>1- Introduction</b>	<b>5</b>
<b>2- Matériels et Méthodes</b>	<b>11</b>
2.1- Zone d'étude	13
2.2- Echantillonnage et analyses en laboratoire	14
2.2.1 Poissons et céphalopodes	14
2.2.2 Macrofaune benthique	14
2.2.3 Sources	14
2.3- Analyse des isotopes stables	15
2.4- Analyses des données	15
2.4.1 Assemblages de poissons et de céphalopodes	15
2.4.2 Analyse des isotopes stables	16
2.4.3 Analyse des contenus stomacaux	17
2.5.4 Trajectoires taxonomiques et fonctionnelles	15
<b>3. Résultats</b>	<b>19</b>
3.1- Description générale de la communauté de poissons et de céphalopodes	21
3.2- Assemblages de poissons et de céphalopodes	23
3.3- Réseau trophique	23
3.3.1- Sources trophiques primaires	23
3.3.2- Consommateurs	23
3.4- Principales stratégies trophiques des poissons et céphalopodes	23
3.4.1- Analyse des isotopes stables	23
3.4.2- Analyse du contenu de l'estomac	25
<b>4- Discussion</b>	<b>29</b>
4.1- Composition des assemblages de poissons et de céphalopodes	31
4.2- Sources soutenant le réseau trophique	32
4.3- Les contenus stomacaux reflètent-ils l'abondance des proies dans l'environnement ?	32
4.4- Les analyses de contenus stomacaux et d'isotopes stables racontent-elles les même histoires de complexité et de chevauchement des niches ?	34
4.5- Compréhension et conservation de ces écosystèmes complexe	36
<b>5- Conclusion</b>	<b>39</b>
<b>6- Bibliographie</b>	<b>43</b>
<b>Annexes</b>	<b>51</b>





1

# Introduction





## Introduction

Les zones côtières font partie des systèmes marins les plus productifs au monde, soutenant de nombreux processus écologiques et services écosystémiques (Costanza *et al.*, 1997). Dans le monde entier, ces écosystèmes subissent de graves changements taxonomiques et fonctionnels en réponse aux effets cumulatifs des perturbations anthropiques, notamment la surpêche, la pollution, le changement climatique, la dégradation des habitats et l'introduction d'espèces non indigènes (Gray, 1997 ; Claudet et Fraschetti, 2010). Les influences humaines ont des effets aigus et chroniques à diverses échelles temporelles et spatiales, et peuvent finalement entraîner une perte à grande échelle d'habitats productifs et une altération de la structure et de la fonction des communautés (Ellis *et al.*, 2000).

Les baies et les estuaires fournissent des habitats à un large éventail d'espèces présentant une importance écologique et un intérêt commercial potentiels. La production dans ces écosystèmes est assurée par une grande diversité de producteurs primaires, notamment le phytoplancton, les algues, les herbiers, les mangroves, les plantes des prés salés et les diatomées benthiques (Bouillon *et al.*, 2011). Les contributions trophiques de ces diverses sources aux réseaux alimentaires estuariens et côtiers diffèrent considérablement d'un système à l'autre dans le monde, en particulier pour le necton (par exemple, les poissons, les céphalopodes), qui utilise des ressources provenant de sources multiples de matière organique dans l'espace et le temps en raison de leur mobilité et de leurs comportements alimentaires à plusieurs niveaux trophiques (Kundu *et al.*, 2021).

Les individus de nombreuses espèces de poissons ou de céphalopodes se concentrent pendant le stade juvénile dans des nurseries spatialement restreintes au sein des habitats côtiers et des estuaires (Beck *et al.*, 2001 ; Brown *et al.*, 2018 ; Seitz *et al.*, 2014) en raison de la grande disponibilité de nourriture macrobenthique, en particulier pendant les pics de biomasse qui se produisent de la fin du printemps au début de l'automne dans les zones tempérées (Beukema, 1974 ; Saulnier *et al.*, 2020). Cette concentration de juvéniles de consommateurs benthiques entraîne une régulation densité-dépendante (Le Pape et Bonhommeau, 2015). Elle conduit à l'établissement inhérent de relations interspécifiques, notamment pour les ressources alimentaires (Post *et al.*, 1999). La compétition alimentaire peut se produire lorsque des individus d'une ou plusieurs espèces partagent une stratégie alimentaire commune (c'est-à-dire qu'ils se nourrissent de proies similaires) sur la base de ressources limitées (Birch, 1957). Même si le partage de la nourriture limite la compétition, la plupart des espèces de poissons benthodémersaux sont considérées comme des prédateurs opportunistes et partagent donc un pool commun de proies, en particulier au stade juvénile, ce qui entraîne des processus de compétition potentiels aux échelles intra- et inter-spécifique.

Les flux d'énergie et la structure des réseaux trophiques mettent en évidence les interactions entre les organismes, ainsi que les processus structurant les réseaux trophiques (Wellard Kelly *et al.*, 2021). L'analyse de contenu stomacal (SCA) et l'analyse des isotopes stables (SIA) sont deux outils intéressants pour identifier les sources de carbone, les interactions trophiques et/ou la structure du réseau trophique. La SCA fournit des informations sur la classification taxonomique des proies, leur abondance, leur poids et leur présence, mais elle ne représente qu'une représentation instantanée et à court terme



du régime alimentaire (quelques heures à une journée) et ne certifie pas que les proies sont entièrement assimilées par les consommateurs (Hyslop, 1980). Comme un prédateur intègre les compositions isotopiques du carbone et de l'azote de ses proies dans ses propres tissus (incluant des processus de fractionnement), la SIA fournit des informations intégrées à plus long terme sur les habitudes alimentaires (semaines à mois) reflétant les composés organiques qui sont réellement assimilés par un consommateur (Fry, 2008). Cependant, la SIA ne fournit pas d'informations précises sur la diversité des proies. Considérant cette complémentarité, l'association de la SCA et de la SIA apporte des perspectives intéressantes (Cresson *et al.*, 2014 ; Davis *et al.*, 2012 ; Leclerc *et al.*, 2013 ; Petta *et al.*, 2020 ; Togashi *et al.*, 2019). Le concept de niche isotopique est fréquemment utilisé pour examiner la structure des réseaux trophiques, c'est-à-dire l'utilisation des ressources et les positions trophiques entre les organismes ou les groupes (Layman *et al.*, 2007a). La variabilité de la niche des organismes [sensus Newsome *et al.* (2007)] reflète la disponibilité des ressources alimentaires, l'utilisation des habitats, les comportements et les distributions au sein des écosystèmes (Bolnick *et al.*, 2002 ; Quevedo *et al.*, 2009). La niche intra-spécifique peut décrire un comportement alimentaire opportuniste ou spécialisé au sein de la diversité fonctionnelle des espèces, tandis que la niche inter-spécifique peut révéler des stratégies de compétition ou de partage des ressources entre les espèces. Il est intéressant de noter que les concepts de variabilité et de chevauchement des niches peuvent être testés parmi les espèces de prédateurs grâce à des mesures dérivées respectivement des contenus stomachaux [niche<sub>SCA</sub> (Petta *et al.*, 2020 ; Schoener, (1971))] et des compositions isotopiques [niche<sub>SIA</sub> (Petta *et al.*, 2020 ; Cucherousset et Villéger, 2015 ; Layman *et al.*, 2007a, 2012 ; Rigolet *et al.*, 2015)].

Les assemblages de poissons et céphalopodes prédateurs benthodémersaux peuvent varier dans l'espace en réponse à des facteurs naturels ou anthropiques, ce qui conduit à des sous-groupes potentiels de stations caractérisées par une composition similaire (appelés ci-après assemblages). La variabilité de la richesse ou de la diversité des espèces au sein des assemblages peut également affecter les niches et la structure du réseau alimentaire (Wellard Kelly *et al.*, 2021) et accroître la compétition et la spécialisation conduisant à une réduction des niches pour chaque espèce (Connell, 1983). La relation entre les compositions des assemblages et la complexité trophique, y compris la variabilité et le chevauchement des niches, est donc un sujet essentiel pour améliorer la compréhension du fonctionnement des écosystèmes.

Sur la côte française de la Manche, les communautés et nurseries de poissons et céphalopodes côtiers ont été étudiées dans les principales baies et estuaires côtiers [par exemple l'estuaire de la Rance (Le Mao, 1985), la baie de Seine (Day *et al.*, 2021 ; Saulnier *et al.* 2020), la baie du Mont-Saint-Michel (Kostecki *et al.*, 2012), la baie de Morlaix (Dauvin, 1988) ou la baie de Somme (Auber *et al.*, 2017)]. En baie de Saint-Brieuc (Manche occidentale), les communautés de poissons qui utilisent la zone intertidale à marée haute ont été étudiées en relation avec les prés salés (Laugier, 2015 ; Sturbois *et al.*, 2016) et les marées vertes (Le Luherne *et al.*, 2016). Cependant, dans la zone subtidale appartenant au site Natura 2000 " Baie de Saint-Brieuc - Est " et située en périphérie de la Réserve naturelle nationale de la baie de Saint-Brieuc, les données sont rares et anciennes (Gully, 1981 ; Le Dean et Moreau, 1981), faisant de l'actualisation des connaissances une priorité pour les gestionnaires de ces aires marines protégées. Cette zone subtidale peu profonde supporte depuis des décennies des activités de pêche intenses (dominées par le dragage de coquilles Saint-Jacques) qui ont affecté les habitats benthiques (Sturbois *et al.*, 2021a) et peuvent avoir des impacts potentiels sur les communautés de poissons.



Dans cette étude, nous avons analysé les communautés de poissons et de céphalopodes des sédiments meubles peu profonds de la baie de Saint-Brieuc à l'échelle des espèces et des assemblages et le réseau trophique associé, des producteurs primaires aux consommateurs benthiques. Après une description des assemblages de poissons et de céphalopodes et du réseau trophique, nous explorons la stratégie d'alimentation et le chevauchement des niches à partir du contenu stomacal et des analyses d'isotopes stables ( $\delta^{13}\text{C}$  vs  $\delta^{15}\text{N}$ ) pour les espèces dominantes de poissons et de céphalopodes. L'objectif était d'explorer les apports fournis par ces trois approches analytiques pour démêler l'utilisation des sources de matière organique et les relations trophiques dans les assemblages de poissons et de céphalopodes de ces écosystèmes côtiers complexes, en particulier : (1) Les assemblages taxonomiques de poissons et de céphalopodes sont-ils soutenus par différentes sources trophiques ? ; (2) Comment les stratégies trophiques des espèces démersales de poissons et de céphalopodes peuvent-elles être mises en évidence par des analyses complémentaires de contenus stomacaux et d'isotopes stables ? Les résultats sont discutés au regard de données relatives à la production de proies benthiques, et de leurs implications pour la compréhension et la conservation des aires marines protégées





# 2

## Matériels et Méthodes



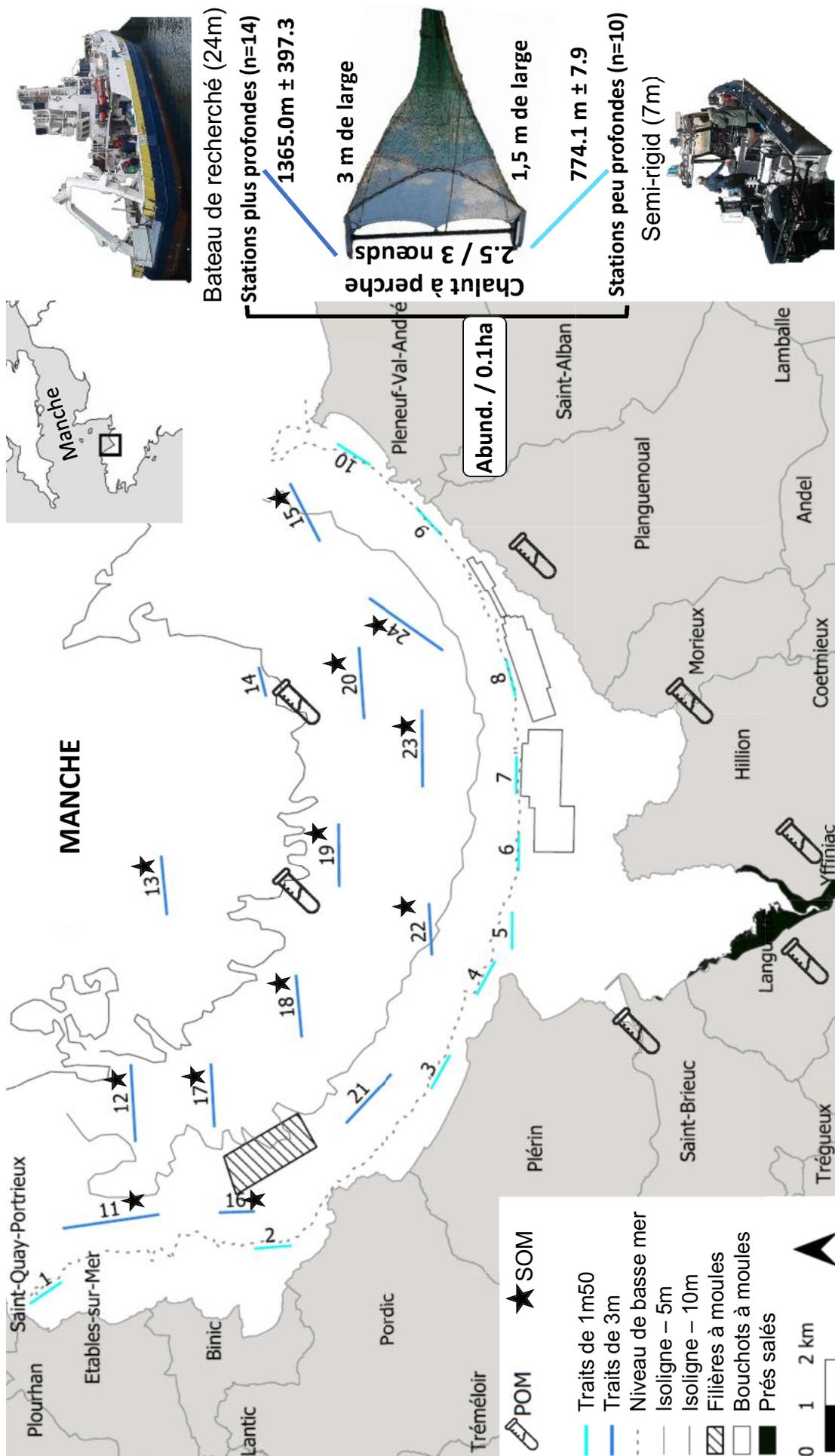


Fig. 1 - Localisation de la zone d'étude et stratégie d'échantillonnage

## 2.1 Zone d'étude

L'étude s'est déroulée en baie de Saint-Brieuc (Manche occidentale, France, Figure 1). La zone d'étude comprends 11 700 ha de fonds meubles très peu profonds (0-15m) sous l'influence d'un régime mégatidal. Le marnage varie de 4 m aux mortes eaux à près de 13 m lors des marées de vives eaux.

En 2019, la macrofaune benthique était dominée par des mollusques, des annélides et des crustacés (Sturbois *et al.*, 2021a). Les connaissances concernant les poissons subtidiaux de la zone d'étude sont plus rares et datent de 40 ans. Dans les années 1980, Le Dean et Moreau (1981) et Gully (1981) ont indiqué que la communauté de poissons était dominée par *Pleuronectes platessa*, *Psetta maxima*, *Solea lascaris*, *S. vulgaris*, et *Scophthalmus rhombus*. *Spondylus cantharus* était abondante dans une zone limitée à l'ouest de la baie, tandis que *Limanda limanda* et *Platichthys flesus* étaient rares. Dans la zone intertidale, Le Luherne *et al.* (2016) ont mis en évidence l'utilisation des plages de sable à marée haute par certaines espèces ; par exemple *Buglossidium luteum*, *Pleuronectes platessa*, *Pomatoschistus microps*, *Chelon* spp., et *Dicentrarchus labrax* ; ces trois derniers taxons utilisant également les canaux des prés salés (Laugier, 2015 ; Sturbois *et al.*, 2016).

Bien que bordant la Réserve naturelle nationale de la baie de Saint-Brieuc et appartenant partiellement au site Natura 2000 " Baie de Saint-Brieuc-Est " (FR5300066), la zone d'étude est exposée à plusieurs pressions anthropiques dont la mytiliculture, le dragage des coquilles Saint-Jacques et l'eutrophisation (Sturbois *et al.*, 2021b, 2021a). Les moules sont cultivées sur bouchots (312 ha ; Figure 1) dans la partie nord-est de la zone intertidale et sur des cordes, en subtidal, dans la partie ouest de la zone d'étude. Les fonds marins sont exposés depuis plusieurs années au dragage de la coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* (Sturbois *et al.*, 2021a). Certaines zones sont colonisées par la Crépidule *Crepidula fornicata*, surtout dans la partie ouest de la baie (Blanchard *et al.*, 2001 ; Hamon et Blanchard, 1994). La baie souffre également d'eutrophisation entraînant une prolifération de macroalgues et des épisodes cycliques de marées vertes (Charlier *et al.*, 2007 ; Gravier, 2012). Ces marées vertes influencent la dynamique de certaines populations benthiques d'invertébrés dans la zone intertidale (Sturbois *et al.*, 2021b) et impactent les zones de nurserie des poissons dans les parties supérieures de la zone intertidale (Le Luherne *et al.*, 2017, 2016).

Sturbois *et al.* (2022) ont montré l'influence limitée de la végétation des prés salés et des proliférations d'*Ulva* sp. comme base du réseau trophique benthique intertidal, alors que certaines espèces de poissons s'alimentent de proies des prés salés et de microphytobenthos (Sturbois *et al.*, 2016).



## 2.2 Echantillonnage et analyses en laboratoire



### 2.2.1 Poissons et céphalopodes

Les poissons et les céphalopodes ont été échantillonnés en septembre 2019 à l'aide de deux types de chaluts à perche (2,5/3 nœuds) dans 24 stations (Figure 1). Les stations plus profondes (n= 14) ont été échantillonnées à l'aide d'un chalut à perche de 3,0 m (maillage de 1 cm, longueur des traits =  $1365,03 \pm 397,29$ , longueur moyenne  $\pm$  sd) remorqué par le navire de recherche "Thalia" (IFREMER, France). Les stations moins profondes (n= 10) ont été échantillonnées à l'aide d'un chalut de 1,5 m (maille de 1 cm, longueur des traits =  $774,10 \pm 7,88$ ) remorqué par le bateau pneumatique semi-rigide 'Emeraude Explorer' (MNHN, France). Les poissons ont été identifiés et mesurés (longueur fourche, précision au mm) à bord avant d'être relâchés. Certains individus ont été collectés et congelés (-20°C) pour des analyses ultérieures des isotopes stables (SIA) et des contenus stomacaux (SCA). A noter que les raies (biopsie pour SIA) et les hippocampes ont été systématiquement relâchés.

Au laboratoire, chaque poisson a été mesuré (longueur fourche, précision : 0,01 cm) et pesé (masse totale, précision : 0,0001 g) avant d'être disséqué. Les estomacs des poissons ont été retirés et pesés pleins et vidés de leur contenu. La vacuité de l'estomac était notée '1' si l'estomac contenait un bol alimentaire, ou '0' si l'estomac était vide. Lorsqu'ils étaient présents, les proies étaient triées sous loupe binoculaire et rattachées au groupe taxonomique le plus bas possible, dénombrés et pesés (poids humide).

Les échantillons pour les SIA étaient constitués de tissus musculaires dorsaux individuels exempts de tout fragment d'arrête, de peau ou d'écailles. Tous les échantillons ont été rincés, séchés à 60°C pendant 48 h, et réduits en poudre fine à l'aide d'un mortier en marbre.



### 2.2.2 Macrofaune benthique

La macrofaune benthique a été échantillonnée avec une drague Rallier du Baty. Le contenu a été délicatement tamisé à travers un tamis à maille carrée de 5 mm. La macrofaune a ensuite été triée à bord et stockée à -20°C jusqu'à un traitement ultérieur. Au laboratoire, les animaux ont été identifiés au niveau taxonomique le plus bas possible et rincés. Les échantillons pour l'EIDD étaient constitués de tissus musculaires individuels pour les grandes espèces (bivalves, crevettes) ou d'individus entiers (pour les amphipodes). La Crépidule contenant des carbonates de calcium a été divisée en deux sous-échantillons, respectivement acidifié et non-acidifié (Androuin *et al.*, 2019). Tous les échantillons ont été rincés, séchés à 60°C pendant 48 h, et broyés en poudre fine à l'aide d'un mortier en marbre.

### 2.2.3 Sources

La matière organique sédimentaire (SOM) a été collectées sur 12 stations profondes à partir d'échantillons de sédiments prélevés avec la drague Rallier du Baty. Pour chaque station, un sous-échantillon a été acidifié (10% HCl) et re-séché à 60°C, tandis que l'autre sous-échantillon est resté non-traité. Les échantillons marins et d'eau douce collectés pour la matière organique particulaire en suspension (POM) ont été pré-filtrés sur une maille de 90- $\mu$ m pour éliminer les gros détritiques et ensuite filtrés sur des filtres Whatman



GF/F pré-brûlés (500°C, 5h). Les POM collectés dans les bassins fluviaux (POM\_TER, 5 stations), et au large (POM\_SEA, 2 stations) ont été différenciés.

Les feuilles et les rameaux des plantes vasculaires les plus représentatives du pré salé (Sturbois et Bioret, 2019, Sturbois *et al.* 2022) et *Ulva* spp. ont également été collectés. Les échantillons ont été rincés au laboratoire pour enlever les épibiontes potentielles, séchés à 60°C pendant 48h, et broyés en une poudre fine à l'aide d'un mortier en marbre.

## 2.3 Analyse des isotopes stables

Au moins trois réplicats ont été analysés par espèce lorsque cela était possible, mais pour quelques taxons, moins d'échantillons étaient disponibles (Annexe A). Les échantillons broyés ont été emballés dans des capsules en étain de 5 x 8 mm et analysés à l'aide d'un analyseur élémentaire (EA Flash 2000 de ThermoFisher Scientific) couplé à un spectromètre de masse à rapport isotopique (Delta V Plus de ThermoFisher Scientific) à la plateforme d'isotopes stables du Pôle Spectrométrie Océan de l'Université de Bretagne Occidentale (Brest, France).

Les rapports d'isotopes stables ont été rapportés dans la notation standard  $\delta$  en unités de parties par milliers (‰) par rapport à l'étalon de référence international :

$$\delta X = [(R_{\text{Sample}}/R_{\text{Standard}}) - 1] * 10^3$$

où X est  $^{13}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}$  et R est le rapport correspondant de  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ . Les étalons de référence utilisés étaient la bélemnite Vienna-Pee Dee pour le  $^{13}\text{C}$  et le  $\text{N}_2$  atmosphérique pour le  $^{15}\text{N}$  (précision : 0,1).

Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  provenant de sous-échantillons acidifiés ont été combinées avec celles de  $\delta^{15}\text{N}$  provenant de sous-échantillons non-traités pour calculer à la fois les valeurs d'isotopes stables des crépidules et des SOM, non influencées par les résidus de carbonate de calcium ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et par l'acidification ( $\delta^{15}\text{N}$ ) (Androuin *et al.*, 2019).

## 2.4 Analyse des données

Les jeux de données ont été étudiés pour analyser les patrons spatiaux des assemblages de poissons et de céphalopodes, ainsi que dans la composition et la structure du réseau trophique, incluant les consommateurs primaires et les poissons et céphalopodes. Avant l'analyse statistique, l'abondance des poissons et des céphalopodes mesurés avec les chaluts à perche de 3,0 m et 1,5 m a été normalisée pour 0,1 ha. Les SIA et SCA ont été utilisées pour explorer la variabilité des niches et le chevauchement entre les espèces de poissons les plus abondantes. Toutes les analyses ont été effectuées dans l'environnement R.

### 2.4.1 Assemblages de poissons et de céphalopodes

Une classification ascendante hiérarchique (HCA) a été réalisée pour distinguer les assemblages de poissons et de céphalopodes (c'est-à-dire les groupes de stations) en utilisant la dissimilarité de Bray-Curtis entre chaque paire d'échantillons et en appliquant la méthode de clustering de Ward.



Afin d'évaluer les différentes composantes de l' $\alpha$ -diversité aux deux échelles de la zone d'étude et des assemblages identifiés, le nombre moyen par m<sup>2</sup> et l'occurrence pour chaque espèce, le nombre total moyen d'individus par m<sup>2</sup> (N), la richesse en taxons (S), l'indice de Shannon-Weaver (H') et la régularité des espèces de Pielou (J) ont été calculés pour chaque station sur les données brutes d'abondance.

### 2.4.2 Analyse des isotopes stables

Les différences de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  des poissons ont été testées avec une ANOVA à deux facteurs par permutation avec les facteurs "Espèces" et "Assemblages". Les Niche<sub>SIA</sub> ont été analysées par le biais de métriques (Layman *et al.*, 2007a) calculées pour les espèces de poissons et de céphalopodes les plus abondantes, dérivées de l'analyse préliminaire des assemblages :

- *Gamme  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  (CR et NR)* : distance respectives entre les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  les plus élevées et les plus basses d'une espèce de poisson. CR est une représentation de la diversité des sources basales soutenant l'espèce alors que NR est une représentation de la longueur totale (c'est-à-dire le nombre total de niveaux trophiques) au niveau de l'espèce ;

- *Aire totale (TA)* : Surface de l'enveloppe convexe englobant l'ensemble des individus d'une espèce de poisson donnée dans l'espace  $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ . TA représente une mesure de la quantité totale d'espace de niche occupé, c'est-à-dire un proxy de la stratégie trophique globale (spécialistes vs opportunistes) ;

- *Distance moyenne au centroïde (CD)* : Distance euclidienne moyenne de chaque individu au centroïde de l'espèce  $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ , où le centroïde est la valeur moyenne de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  pour tous les individus d'une espèce de poisson. Cette métrique fournit une mesure du degré moyen de variabilité de la stratégie trophique ;

- *Distance moyenne des plus proches voisins (NND)* : Moyenne des distances euclidiennes à chaque plus proche voisin individuel au sein de chaque niche d'espèce de poisson, c'est-à-dire une mesure de la densité globale de l'emballage individuel.

Quatre autres indices (Cucherousset et Villéger, 2015) ont également été calculés pour analyser le chevauchement de niche entre les espèces de poissons et de céphalopode, et l'étendue de leur stratégie alimentaire :

- *Similarité isotopique (ISim)* : rapport entre la niche isotopique de l'intersection et de l'union des deux espèces de poissons données. Il varie de 0 lorsqu'il n'y a pas de chevauchement isotopique à 1 lorsque l'espèce ayant la plus faible richesse isotopique remplit un sous-ensemble de l'espace isotopique rempli par l'espèce ayant la plus forte richesse. ISim a été calculé dans les deux dimensions de l'espace  $\delta$  2D et pour chaque isotope (c'est-à-dire une dimension) ;

- *Emboîtement isotopique (Ines)* : Rapport entre le volume de l'intersection et le volume rempli par l'espèce présentant la TA la plus faible. Il varie de 0, lorsqu'il n'y a pas de chevauchement isotopique, à 1, lorsque le groupe ayant la plus faible richesse isotopique remplit un sous-ensemble de l'espace isotopique rempli par le groupe ayant la plus grande richesse isotopique.

- *Divergence isotopique (IDiv)* : Distribution des individus de l'espèce à l'intérieur de l'enveloppe convexe. IDiv est minimale (c'est-à-dire qu'elle tend vers 0) lorsque la plupart des points sont proches du centre de gravité de l'enveloppe convexe, et que les individus ayant les valeurs isotopiques les plus extrêmes sont rares dans une communauté. IDiv tend vers 1 lorsque tous les points sont situés sur les bords de la coque convexe et que les individus présentant une ou plusieurs valeurs extrêmes d'isotopes stables dominent le réseau alimentaire ;



- *Régularité isotopique (IEve)* : Régularité de la distribution des individus d'une espèce de poisson donnée le long de l'arbre le plus court qui relie tous les individus. L'IEve tend vers 0 lorsque la plupart des individus sont regroupés dans une petite région de l'espace isotopique stable tandis que quelques autres sont éloignés de ce groupe. IEve tend vers 1 lorsque les individus sont répartis de manière homogène dans l'espace isotopique.

### 2.4.3 Analyse des contenus stomacaux

L'importance des taxons proies dans le régime alimentaire de chaque espèce a été évaluée par le Main Food Index (MFI) en utilisant l'équation suivante (Rodriguez, 1996) :

$$MFI = \sqrt{W\% \frac{O\% + N\%}{2} * 100}$$

Où W% : pourcentage du poids d'un élément par rapport au poids total de tous les éléments ; O% : fréquence d'un élément par rapport au total des estomacs examinés ; N% : pourcentage du nombre d'un élément par rapport au nombre total de toutes les proies. Les proies sont considérées comme préférentielles (MFI>75), principales (50<MFI<75), secondaires (25<MFI<50) ou accidentelles (MFI<25).

La largeur de la niche<sub>SCA</sub> (indice de Shannon-Wiener) a été calculée à partir des données brutes d'abondance (niche<sub>SCA-N</sub>) et de poids (niche<sub>SCA-W</sub>) dans les contenus stomacaux. Une HCA a été réalisé sur les données brutes d'abondance du contenu stomacal pour distinguer les groupes de poissons caractérisés par des stratégies alimentaires similaires (c'est-à-dire caractérisés par le même pool de proies), en utilisant les méthodes décrites pour les assemblages de poissons et de céphalopodes dans la section 2.4.1. En complément, l'indice de chevauchement trophique de Schoener (Sto) a été calculé sur les données brutes d'abondance et de poids des estomacs (Sto<sub>N</sub> et Sto<sub>W</sub>) pour toutes les paires d'espèces de poissons et de céphalopodes (Schoener, 1971). En utilisant l'équation suivante, les valeurs de l'indice de Schoener distinguent le chevauchement alimentaire (0,3<Sto<0,6) du chevauchement alimentaire significatif (Sto>0,6) :

$$Sto = 1 - 0.5 \sum_{i=1}^n (|Pxi - Pyi|)$$

Où Pxi et Pyi : proportion de la catégorie d'aliments i dans le régime alimentaire des espèces x et y ; et n : nombre total de proies.

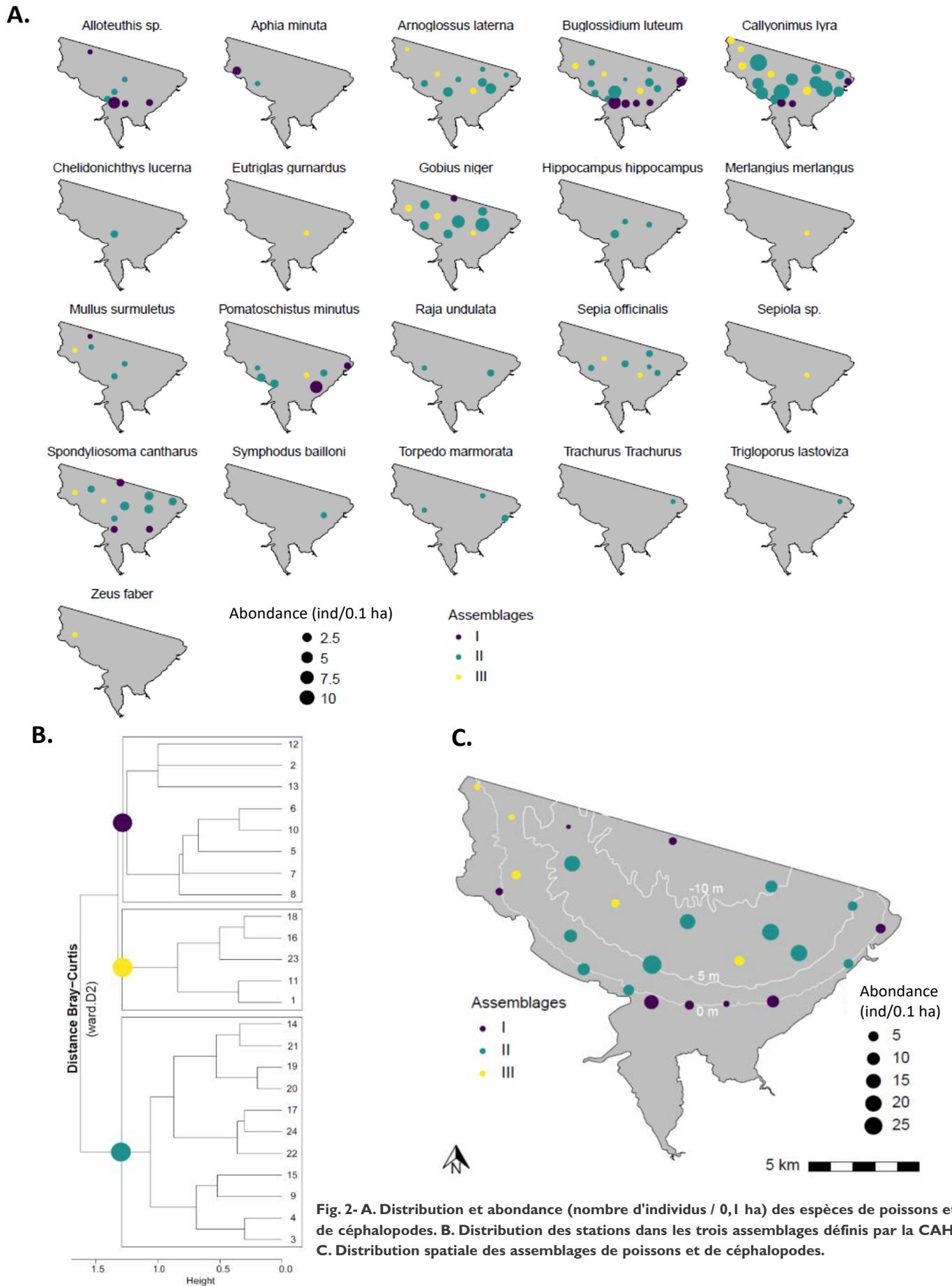




3

## Résultats





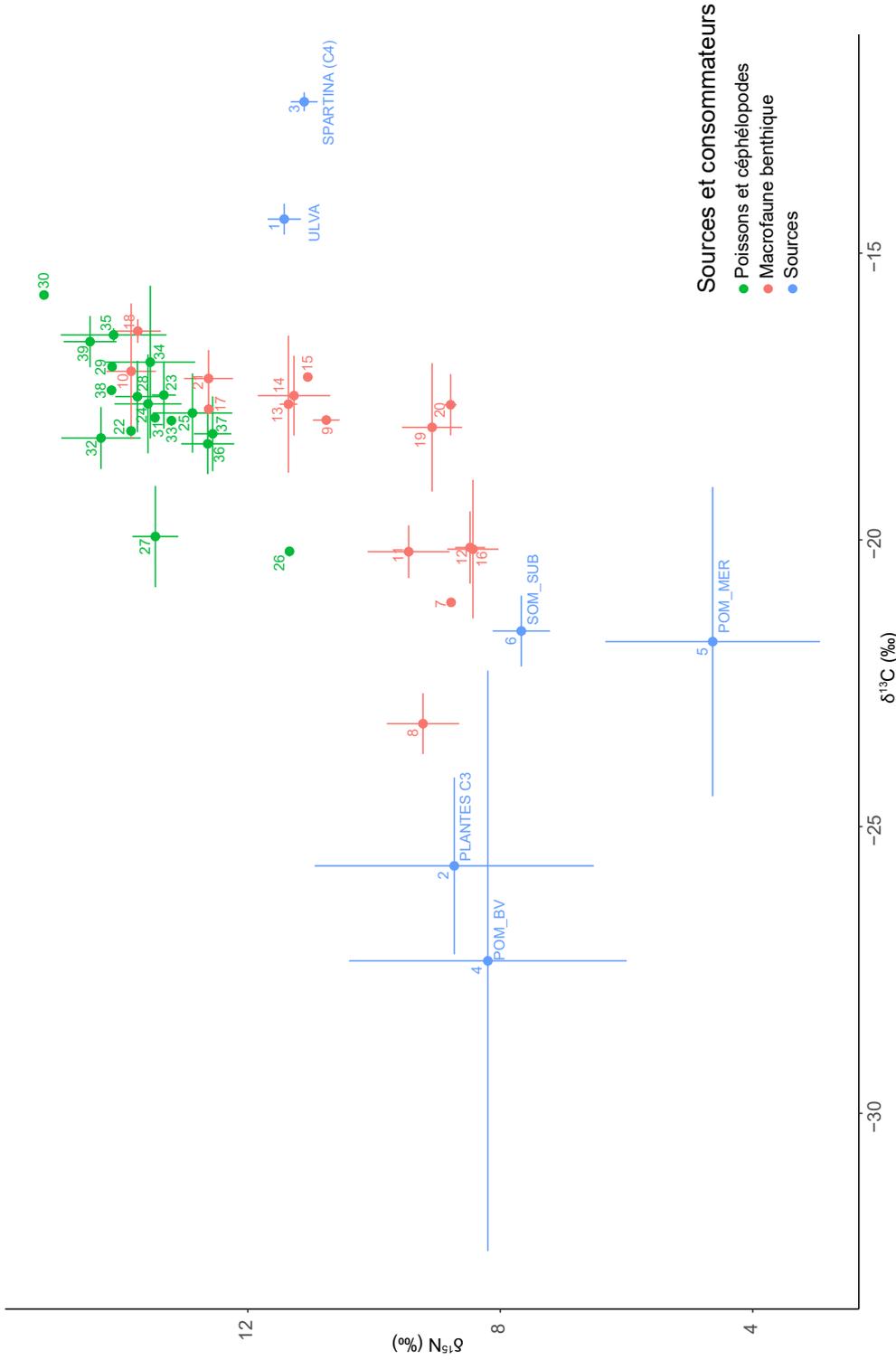
### 3.1 Description générale de la communauté de poissons et de céphalopodes

Un total de 558 individus appartenant à 21 espèces a été échantillonné. L'abondance était variable selon les espèces, huit espèces comptant pour 94,4% de l'abondance totale (Tableau I, Figure 2-A). La partie nord-ouest de la zone d'étude était caractérisée par une plus faible abondance (Figure 2-B). *Callionymus lyra* et *Gobius niger* sont les espèces les plus abondantes alors que les six espèces suivantes sont moins abondantes et moins fréquentes dans la zone d'étude (Tableau I). Les 13 autres espèces étaient rares (fréquence inférieure à 12%) et moins abondantes. La plupart des individus ont été observés à des stades juvéniles [jeunes de l'année (GO) et G1, Annexe B].

		Zone d'étude		Assemblage 1		Assemblage 2		Assemblage 3	
		moy. ± sd	occ.	moy. ± sd	occ.	moy. ± sd	occ.	moy. ± sd	occ.
Diversité	Abundance (n ind./0.1ha)	7.95 ± 7.65		4.38 ± 1.60		13.16 ± 2.39		2.18 ± 0.64	
	Richness	4.63 ± 2.75		2.50 ± 0.42		6.09 ± 0.74		4.80 ± 2.18	
	Shannon	1.03 ± 0.56		0.68 ± 0.16		1.24 ± 0.12		1.14 ± 0.36	
	Pielou	0.70 ± 0.29		0.66 ± 0.15		0.73 ± 0.03		0.69 ± 0.17	
Abondance (n ind./ha)	<i>Callionymus lyra</i>	10 ± 10	0	0.43 ± 0.23	3	10 ± 10	0	10 ± 10	0
	<i>Buglossidium luteum</i>	10 ± 10	0	10 ± 10	0	10 ± 10	0	10 ± 10	0
	<i>Gobius niger</i>	10 ± 10	0	0.10 ± 0.10	1	10 ± 10	0	10 ± 10	0
	<i>Spondyllosoma cantharus</i>	0.51 ± 0.73	11	0.37 ± 0.19	3	0.81 ± 0.27	6	0.09 ± 0.06	2
	<i>Comatoshistus minutus</i>	0.49 ± 1.28	7	10 ± 10	0	0.42 ± 0.21	4	0.05 ± 0.05	1
	<i>Arnoglossus laterna</i>	0.46 ± 0.98	10	-	0	0.92 ± 0.40	7	0.18 ± 0.09	3
	<i>Alloteuthis sp.</i>	0.37 ± 1.05	7	10 ± 10	0	0.16 ± 0.09	3	-	
	<i>Sepia officinalis</i>	0.14 ± 0.26	7	-	0	0.26 ± 0.10	5	0.09 ± 0.06	2
	<i>Hippocampus hippocampus</i>	0.10 ± 0.35	3	-	0	0.22 ± 0.15	3	-	
	<i>Aphia minuta</i>	0.08 ± 0.36	2	0.22 ± 0.22	1	0.02 ± 0.02	1	-	
	<i>Mullus surmuletus</i>	0.07 ± 0.15	5	0.03 ± 0.03	1	0.11 ± 0.06	3	0.05 ± 0.05	1
	<i>Orpedo marmorata</i>	0.06 ± 0.18	3	-	0	0.12 ± 0.08	3	-	
	<i>Paralichthys undulata</i>	0.05 ± 0.20	2	-	0	0.11 ± 0.09	2	-	
	<i>Chelidonichthys lucerna</i>	0.05 ± 0.23	1	-	0	0.10 ± 0.10	1	-	
	<i>Symphodus bailloni</i>	0.02 ± 0.10	1	-	0	0.04 ± 0.04	1	-	
	<i>Eutrigla gurnardus</i>	0.01 ± 0.05	1	-	0	-	-	0.05 ± 0.05	1
	<i>Merlangius merlangus</i>	0.01 ± 0.05	1	-	0	-	-	0.05 ± 0.05	1
<i>Sepioida sepioides</i>	0.01 ± 0.05	1	-	0	-	-	0.05 ± 0.05	1	
<i>Uroteuthis faber</i>	0.01 ± 0.05	1	-	0	-	-	0.05 ± 0.05	1	
<i>Chirocentrus chirocentrus</i>	0.01 ± 0.04	1	-	0	0.02 ± 0.02	1	-		
<i>Trigloporus lastoviza</i>	0.01 ± 0.04	1	-	0	0.02 ± 0.02	1	-		

Tableau I: Paramètres de diversité, abondance (moyenne ± sd/se) et occurrence (occ) des espèces échantillonnées à l'échelle de la zone d'étude et des trois assemblages identifiés par la classification ascendante hiérarchique.





**Fig. 3- δ<sup>13</sup>C et δ<sup>15</sup>N des consommateurs et des sources de matière organique potentielles dans les habitats de fonds meubles peu profonds. Les couleurs représentent les groupes : sources (bleu), macrofaune benthique (rouge) et poissons et céphalopodes (vert). Les moyennes δ<sup>13</sup>C et δ<sup>15</sup>N sont représentées avec des barres d'erreur, sauf pour les espèces qui ne comptent qu'un seul individu (Annexe A).**

**Sources :** 1 : *Ulva* spp. ; 2 : Pool de plantes C3 ; 3 : *Spartina anglica* (plante C4) ; 4 : POM terrestre des principales rivières ; 5 : POM marine ; 6 : SOM de la zone subtidale.

**Consommateurs de macrofaune benthique :** 7 : *Acanthocardia echinata* ; 8 : *Ampelisca* sp. ; 9 : *Buccinum undatum* ; 10 : *Carcinus maenas* ; 11 : *Varicorbula gibba* ; 12 : *Crepidula fornicata* ; 13 : *Euspira nitida* ; 14 : *Fusinus rostratus* ; 15 : *Gibula magnus* ; 16 : *Laevicardium crassum* ; 17 : *Maja squinado* ; 18 : *Palaeomon serratus* ; 19 : *Pecten maximus* ; 20 : *Polittapes rhomboides* ; 21 : *Tritia reticulata*.

**Poissons et céphalopodes :** 22 : *Aphia minuta* ; 23 : *Arnoglossus laterna* ; 24 : *Buglossidium luteum* ; 25 : *Callionymus lyra* ; 26 : *Trachurus trachurus* ; 27 : *Spondyliosoma cantharus* ; 28 : *Gobius niger* ; 29 : *Eutrigla gurnardus* ; 30 : *Chelidonichthys lucerna* ; 31 : *Trigloporus lastoviza* ; 32 : *Alloteuthis* sp. ; 33 : *Merlangius merlangus* ; 34 : *Pomatoschistus minutus* ; 35 : *Raja undulata* ; 36 : *Mullus surmuletus* ; 37 : *Sepia officinalis* ; 38 : *Sepiola* sp. ; 39 : *Torpedo morata*.

## 3.2 Assemblages de poissons et de céphalopodes

La CAH a séparé trois assemblages caractérisés par des différences d'abondance, de richesse et de diversité (Tableau I, Figure 2). L'assemblage I (8 stations) était localisé dans les stations les moins profondes et était dominé par *Buglossidium luteum*, *Pomatoschistus minutus* et *Alloteuthis* sp. Il était caractérisé par une faible abondance et les valeurs de richesse et d'indice de Shannon les plus basses. Les assemblages II et III étaient tous deux dominés par *C. lyra*, *G. niger* et *S. cantharus*. L'assemblage II était caractérisé par des valeurs d'abondance, de richesse et d'indice de Shannon plus élevées que l'assemblage III. Huit espèces parmi les plus abondantes étaient communes aux assemblages II et III, qui se différenciaient respectivement par la présence de 7 et 6 espèces plus rares présentes dans l'un ou l'autre de ces deux assemblages (Tableau I). Les valeurs de l'indice de Pielou étaient similaires entre les assemblages.

## 3.3 Réseau alimentaire

### 3.3.1 Sources alimentaires primaires

Des contrastes ont été observés dans les valeurs isotopiques des sources alimentaires primaires (Figure 3, annexe A). Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  étaient plus faibles pour la POM terrestre et le pool de plantes C3 des marais salés, tandis que *Ulva* sp. et la plante C4 *Spartina anglica* présentaient les valeurs les plus élevées. La SOM et la POM marine étaient caractérisées par des valeurs intermédiaires.

### 3.3.2 Consommateurs

Une large gamme de compositions isotopiques a été observée chez les consommateurs (Figure 3, Annexe A). Les poissons et les céphalopodes présentaient des compositions enrichies en carbone et en azote. Les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  les plus faibles et les plus élevées caractérisaient respectivement *Trachurus trachurus* et *Chelidonichthys lucerna*.

## 3.4 Principales stratégies trophiques des poissons et céphalopode

La stratégie trophique a été explorée pour sept des espèces les plus abondantes (Tableau I) pour lesquelles le nombre d'échantillons d'estomac et la composition en isotopes stables étaient suffisants : *A. laterna*, *B. luteum*, *C. lyra*, *S. cantharus*, *G. niger*, *M. surmuletus* et *S. officinalis*.

### 3.4.1 Analyse des isotopes stables

Les ANOVA par permutation n'ont pas mis en évidence de différences de  $\delta^{13}\text{C}$  ( $F=1.72$ ,  $p\text{-value}=0.18$ ) ni de  $\delta^{15}\text{N}$  ( $F=0.46$ ,  $p\text{-value}=0.63$ ) entre les assemblages, alors que le facteur espèce (Annexe G) impliquait des différences de valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  ( $F=29.95$ ,  $p\text{-value}=2.00\text{e-}16$ ) et de  $\delta^{15}\text{N}$  ( $F=14.46$ ,  $p\text{-value}=9.30\text{e-}13$ ). Les tests de Wilcoxon par paires (Annexe H) effectués sur les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  ont indiqué des différences significatives





entre *S. cantharus* et les six autres espèces, alors qu'aucune différence n'est apparue entre les autres espèces, qui présentaient des compositions isotopiques de carbone similaires. Les valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  étaient différentes entre la plupart des paires d'espèces (Annexe H). L'interaction espèce\*assemblages n'était pas significative pour les deux isotopes.

*C. lyra*, *B. luteum* et *S. cantharus* étaient caractérisés par la niche<sub>SIA</sub> la plus large (figure 4-B, tableau II), tandis que *S. officinalis*, *M. surmuletus* et *A. laterna* semblaient plus spécialisés. Les valeurs de l'IEve indiquent en gros que les individus de chaque espèce sont répartis de manière égale dans leur niche<sub>SIA</sub> respective, avec un degré moindre pour *M. surmuletus*. Selon l'IDiv, les individus de chaque espèce ont eu tendance à remplir tout l'espace de leur niche<sub>SIA</sub> respective. Dans l'ensemble, les valeurs IDiv et IEve étaient en accord avec les valeurs CD et NND.

Les valeurs Isim et Ines associées à la représentation TA ont montré des chevauchements de niche<sub>SIA</sub> contrastés entre les espèces (Figure 4-B, Annexe F). Alors que la plupart des paires d'espèces (à l'exception des paires comprenant *S. cantharus*) étaient caractérisées par des valeurs Isim  $\delta^{13}\text{C}$  élevées, le chevauchement niche<sub>SIA</sub> dans l'espace  $\delta$  2D était limité en raison des différences de valeurs  $\delta^{15}\text{N}$ , et des valeurs Isim  $\delta^{15}\text{N}$  plus faibles. La niche<sub>SIA</sub> particulière de *S. cantharus* par rapport aux autres espèces a été mise en évidence. En dehors de *S. cantharus*, *C. lyra* et *B. luteum*, caractérisés par de larges niches<sub>SIA</sub>, englobent au moins partiellement la niche<sub>SIA</sub> d'autres prédateurs benthodémersaux.

	$\delta^{13}\text{C}$ rg	$\delta^{15}\text{N}$ rg	Cent $\delta^{13}\text{C}$	Cent $\delta^{15}\text{N}$	TA	CD	NND+SD	IDiv	IEve
<i>Arnoglossus laterna</i>	2.21	0.74	-17.47	13.33	0.81	0.5	0.19 ± 0.14	0.68	0.75
<i>Buglossidium luteum</i>	2.87	1.99	-17.63	13.58	4.22	0.92	0.24 ± 0.15	0.77	0.79
<i>Callionymus lyra</i>	3.31	2.82	-17.79	12.88	6.10	0.80	0.21 ± 0.16	0.66	0.74
<i>Gobius niger</i>	2.6	1.14	-17.50	13.75	1.74	0.61	0.21 ± 0.15	0.69	0.76
<i>Mullus surmuletus</i>	1.22	1.13	-18.33	12.64	0.71	0.60	0.34 ± 0.27	0.79	0.62
<i>Sepia officinalis</i>	2.05	0.83	-18.15	12.56	1.17	0.63	0.34 ± 0.13	0.72	0.86
<i>Spondyliosoma cantharus</i>	3.49	1.24	-19.94	13.45	2.14	0.78	0.23 ± 0.13	0.67	0.78

**Tableau II: Variabilité de la niche des isotopes stables des espèces de poissons et de céphalopodes.  $\delta^{13}\text{C}$  rg et  $\delta^{15}\text{N}$  rg : gamme de valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  (‰). Cent  $\delta^{13}\text{C}$  et Cent  $\delta^{15}\text{N}$  : valeurs des centroïdes  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  (‰). CD : Distance moyenne au centroïde. NND : distances euclidiennes moyennes de chaque espèce par rapport aux centroïdes  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ . TA : Surface totale (‰<sup>2</sup>). IDiv : Divergence isotopique. IEve : Isotopic Evenness (régularité isotopique).**

### 3.4.2 Analyse du contenu de l'estomac

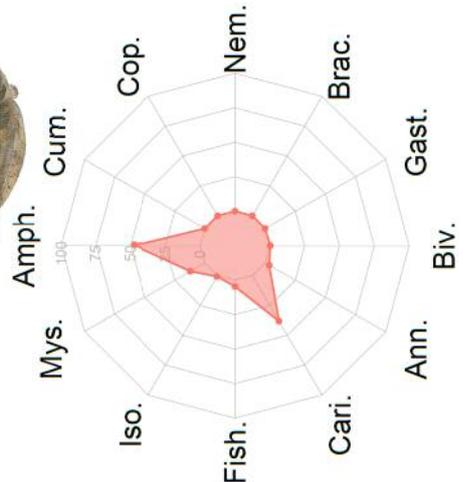
La vacuité était variable selon les espèces (10,17% ± 16,08) allant de 0% pour *M. surmuletus* à 42,86% pour *S. officinalis*. Les individus ayant l'estomac vide (n=30 pour toutes les espèces) ou des proies non identifiables (n=12) ont été écartés pour la SCA qui a concerné par conséquent 162 estomacs pour les sept espèces.

*C. lyra* était caractérisée par la plus grande diversité de proies consommées (9) alors que *M. surmuletus* et *S. officinalis* ne se nourrissaient que de trois types de proies. Les valeurs du MFI ont souligné l'importance des amphipodes pour six espèces (Figure 5, Annexe C) : proie principale pour *B. luteum*, *M. surmuletus* et *S. cantharus*, et proie secondaire pour *A. laterna*, *C. lyra* et *G. niger*. Le régime alimentaire du céphalopode *S. officinalis* était domi-

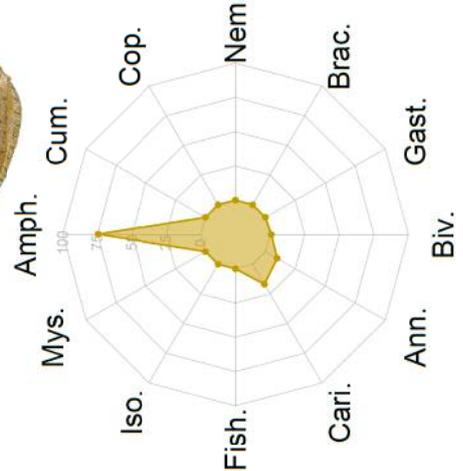




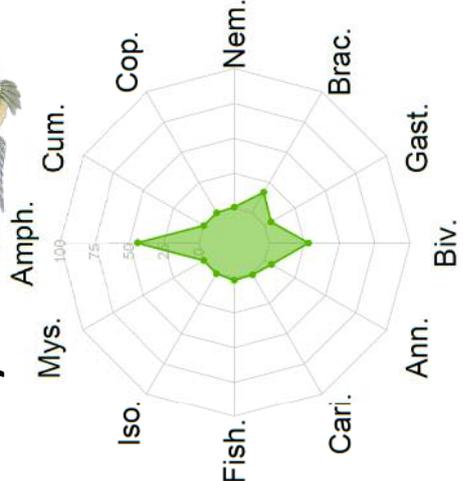
### A. laterna



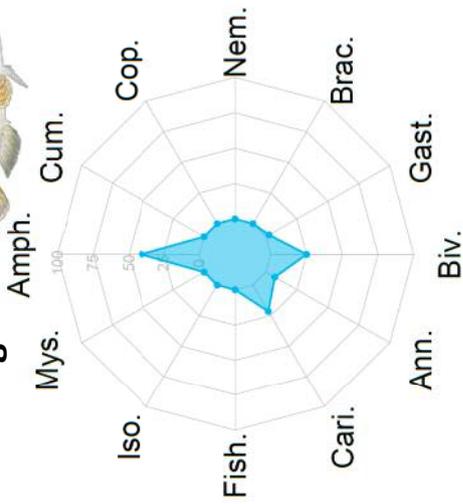
### B. luteum



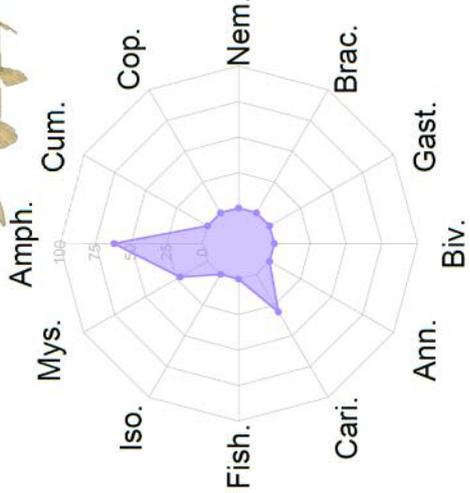
### C. lyra



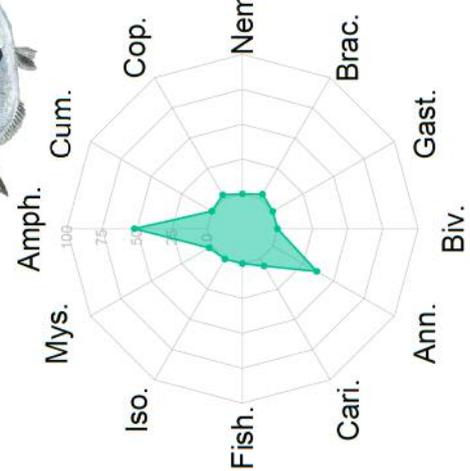
### G. niger



### M. surmuletus



### S. cantharus



### S. officinalis

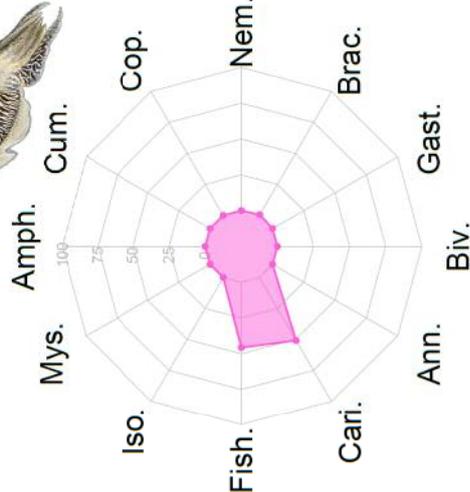


Fig. 5- Graphiques radar du Main Food Index calculé pour chaque espèce de poisson et de céphalopode et pour chaque proie. Les couleurs correspondent aux espèces : *Arnoglossus laterna* (rouge), *Buglossidium luteum* (brun), *Callionymus lyra* (vert), *Spondyliosoma cantharus* (vert bouteille), *Gobius niger* (bleu), *Mullus surmuletus* (violet), *Sepia officinalis* (rose). Amph.:Amphipoda; Cum.: Cumacea; Cop.: Copepoda; Nem.: Nemerta; Brac.: Brachyura; Gast.: Gasteropoda; Biv.: Bivalvia; Ann.:Annelida; Cari.: Caridea; Fish; Iso.:Isopoda; Mys.: Mysida. Les illustrations des espèces proviennent du © Scandinavian Fishing Year Book.

né par les caridés et les poissons, et contrastait celui des espèces de poissons. La forte consommation d'annélides par *S. cantbarus* était singulière. D'autres éléments ont été sélectionnés par les prédateurs benthodémersaux, comme les bivalves pour *C. lyra* et *G. niger* et les caridés pour *A. laterna* et *M. surmuletus*.

Aucune différence majeure entre les valeurs de niche<sub>SCA-A</sub> des espèces (Annexe D), sauf pour *B. luteum* qui a été caractérisé par des valeurs plus faibles. Les valeurs de niche<sub>SCA-W</sub> ont présenté un patron légèrement différent. Alors que *B. luteum* et *S. officinalis* étaient toujours caractérisés par des valeurs faibles, *C. lyra* (1,44) présentait la valeur la plus élevée.

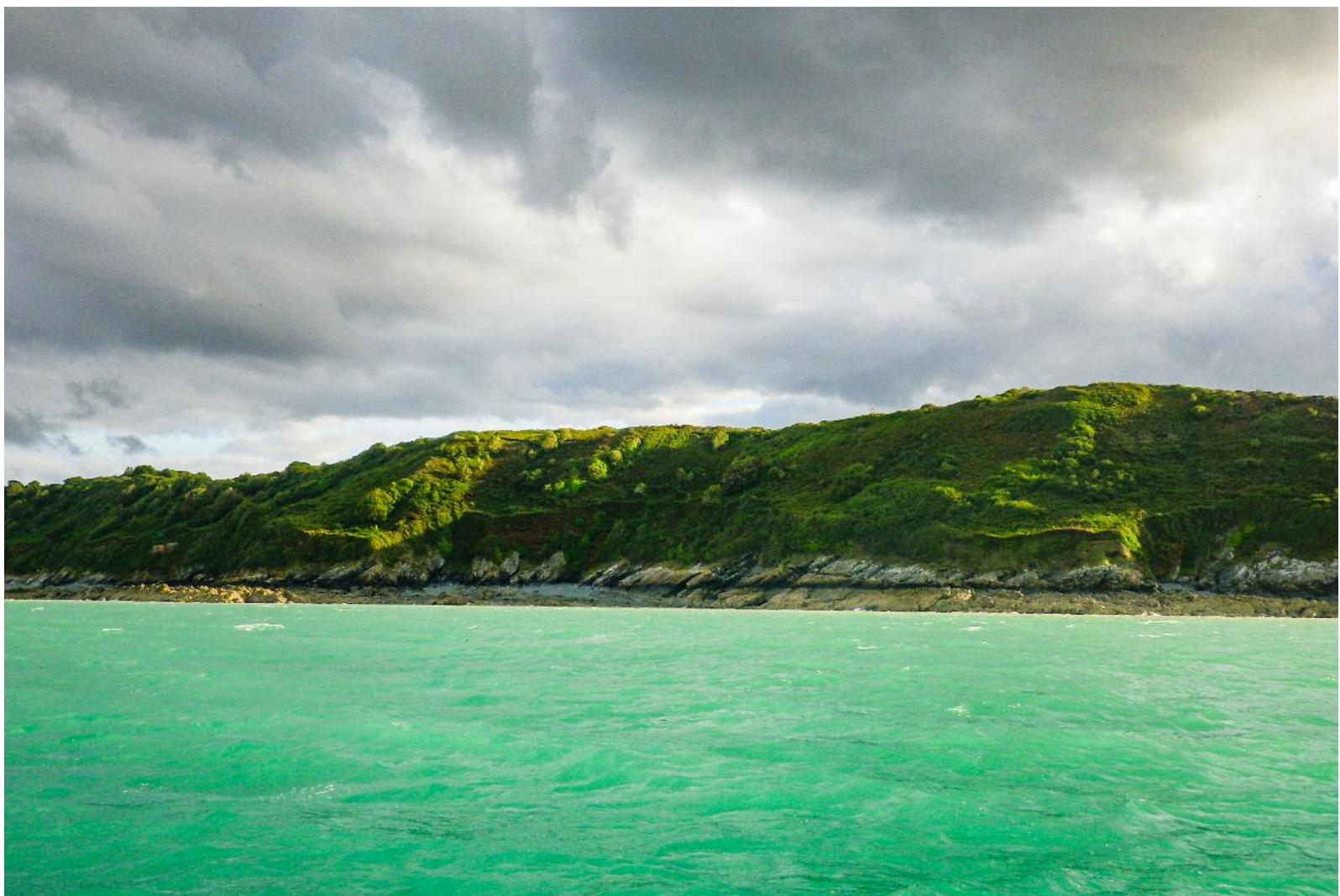
La CAH réalisée sur l'abondance des proies dans les contenus stomacaux a identifié quatre groupes principaux (Annexe E), qui ne suivent pas la classification des espèces. Les valeurs de l'indice de Schoener étaient variables (Figure 5-A, annexe F), allant d'un chevauchement nul (>0,3) à un chevauchement alimentaire significatif (>0,6) entre toutes les paires d'espèces. En termes d'abondance de proies, *S. officinalis* était caractérisé par les valeurs les plus faibles de l'indice de Schoener. Les trois espèces benthiques *A. laterna*, *B. luteum* et *C. lyra* ont montré des chevauchements mutuels significatifs. Les valeurs de l'indice de Schoener dérivées du poids des proies étaient globalement plus faibles et plus contrastées. Cependant, le chevauchement de niche évalué à partir de l'abondance ou du poids des proies étaient globalement congruents (Figure 5B).





4

## Discussion





## 4.1 Composition des assemblages de poissons et de céphalopodes

La communauté de poissons et de céphalopodes était dominée par huit espèces (94,4% de l'abondance totale). *C. lyra* est l'espèce la plus abondante dans la plupart des stations, comme cela a été observé dans d'autres fonds meuble de la Manche (Dauvin, 1988). La communauté est apparue peu diversifiée. Certaines des espèces échantillonnées dans la zone d'étude étaient partiellement ou totalement partagées avec d'autres baies de la Manche (Auber *et al.*, 2017 ; KostECKI *et al.*, 2012 ; Le Mao, 1985 ; Day *et al.*, 2021 ; Saulnier *et al.*, 2020) : par exemple *B. luteum*, *A. laterna*, *Pomatoschistus* sp., *M. surmuletus*, *S. cantharus* ; tandis que d'autres étaient absentes de l'échantillonnage : par exemple, *Dicentrarchus labrax*, *Limanda limanda*, *Chelon* spp., *Pleuronectes platessa*, *Platichthys flesus*, *Psetta maxima*, *Scophthalmus rhombus*, *Pegusa lascaris*, *Solea solea*. En 1981, Gully a observé *P. platessa*, *Psetta maxima*, *Solea solea* et *Scophthalmus rhombus* dans la zone d'étude, tandis que *P. lascaris* n'a été observé que plus loin dans le nord de la baie. La plupart des espèces absentes sont observées dans la zone intertidale voisine ou plus loin dans la baie de Saint-Brieuc (Le Luherne *et al.*, 2016 et Sturbois, com. pers.), et leur absence de notre échantillonnage n'était pas attendue. Cela suggère que les poissons peuvent être répartis de manière hétérogène, notamment en ce qui concerne le domaine vital parfois restreint de nombreuses espèces de poissons marins aux stades juvéniles (Le Pape et Cogneux, 2016) et/ou utiliser partiellement d'autres habitats, comme observé à marée basse dans les chenaux intertidaux (Sturbois, com. pers.).

Notre effort d'échantillonnage peut avoir influencé la richesse spécifique observée dans cette étude (21 espèces pour 6 heures d'échantillonnage). Une période d'échantillonnage plus longue aurait probablement amélioré la richesse ; cependant, nous considérons que les principales espèces en termes d'abondance et d'occurrence ont été correctement échantillonnées dans cette zone subtidale.

L'abondance était contrastée entre les trois assemblages basés sur la HCA, l'assemblage II concentrant en moyenne 3,5 et 6 fois plus de poissons que les assemblages I et III respectivement. La richesse et la diversité spécifique différaient également entre les assemblages, notamment en raison de la présence d'espèces dans une ou deux stations seulement, qui ont contribué à la distinction des clusters. Les espèces dominantes des assemblages II et III étaient similaires (*C. lyra*, *G. niger*, et *S. cantharus*) et différaient de celles de l'assemblage I (*B. luteum*, *P. minutus* et *Alloteuthis* sp.). Alors que l'assemblage I semblait lié aux stations les moins profondes situées dans le sud de la zone d'étude, les stations des assemblages II et III étaient plus uniformément distribuées. Les stations de l'assemblage I étaient caractérisées par des sables très fins alors que les sédiments des assemblages II et III étaient plus hétérogènes et composés d'un mélange de sable fin, de vase et de fractions plus grossières (Sturbois *et al.*, 2021a). Ce contraste sédimentaire, couplé au gradient de profondeur, peut expliquer la différence de composition des poissons et des céphalopodes entre les assemblages (Le Mao, 1985).

L'assemblage III semble constituer un faciès appauvri de l'assemblage II caractérisé par (1) une plus faible abondance, occurrence et diversité, et (2) l'absence de raies et de Syngnathidae. Sturbois *et al.* (2021a) ont montré une dégradation des habitats benthiques dans la zone d'étude, avec des changements taxonomiques et fonctionnels significatifs, et



suggèrent que le dragage des coquilles Saint-Jacques était le principal moteur de ces changements, comme cela a été démontré dans d'autres systèmes fortement exploités (Bradshaw *et al.*, 2001 ; Craven *et al.*, 2013 ; Fanelli *et al.*, 2009 ; Jennings *et al.*, 2001 ; Jennings et Kaiser, 1998 ; Pinnegar et al. : Rosenberg *et al.*, 2000).

### 4.2 Sources soutenant le réseau alimentaire

La POM et la SOM marines étaient les bases les plus probables du réseau trophique subtidal au regard de la gamme  $\delta^{13}\text{C}$  de la communauté benthique et des poissons-céphalopodes car : 1) L'utilisation de la végétation des prés salés, et d'*Ulva* spp. par la macrofaune benthique est très limitée dans la zone intertidale voisine (Sturbois *et al.*, 2022), et 2) Le réseau de rivières côtières arrivant en baie est caractérisé par de très faible débit par rapport aux plus grands estuaires d'Europe. Aucune influence trophique significative d'*Ulva* sp. ou de plantes de pré salé C3 et C4 sur l'ensemble du réseau trophique n'a été mise en évidence. Les consommateurs des niveaux trophiques inférieurs sont distribués le long d'un gradient d'enrichissement en  $^{13}\text{C}$  revellant différentes contributions des sources ou une assimilation sélective du pool composite POM et/ou SOM . Les espèces de poissons et céphalopode présentaient des valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  cohérentes avec la consommation de la macrofaune échantillonnée. L'étude met en évidence la principale voie de transfert du système, de la SOM et de la POM aux espèces de poissons et céphalopode. Il est intéressant de noter qu'aucun de ces prédateurs ne s'est écarté de ces sources locales (Figure 3). Aucune différence dans les compositions isotopiques n'a été mise en évidence entre les assemblages, ce qui suggère que la distinction taxonomique n'était pas influencée par des flux énergétiques contrastés.

L'utilisation locale du pré salé par les poissons pour consommer du microphytobenthos ou des proies soutenues par la végétation est limitée à des espèces très mobiles (par exemple *D. labrax* et *Chelon* spp.) qui peuvent accéder au marais salé à marée haute (Laugier, 2015 ; Sturbois *et al.*, 2016) mais qui n'étaient pas représentées dans l'échantillonnage subtidal. La plupart des espèces échantillonnées dans la zone d'étude n'ont pas été capturées dans la zone intertidale supérieure (Le Luherne *et al.* 2016 ; Sturbois, comm. pers.) ou dans le marais salé (Sturbois *et al.*, 2016), ce qui suggère que la migration tidale, de la zone subtidale vers la limite supérieure de la zone intertidale sous influences mégatidales, n'est pas une stratégie retenue par ces espèces pour se nourrir (Amara *et al.*, 2004 ; Le Pape et Cognez, 2016). En ce sens, la capacité des chenaux de marée traversant des sédiments sableux et vaseux, qui constituent des habitats intertidaux particuliers, à abriter les poissons dans diverses conditions de marée doit être explorée.

### 4.3 Les contenus stomacaux reflètent-ils l'abondance des proies dans l'environnement ?

Conformément à la littérature portant sur les sept espèces de poissons et de céphalopodes étudiées (Annexe I), la SCA décrit des stratégies d'alimentation plus ou moins opportunistes et généralistes, mais suggère une relation étroite entre l'abondance des proies dans l'estomac et dans l'environnement. Par exemple, les poissons plats consomment les ressources proies les plus abondantes en raison de stratégies d'alimentation généralistes et opportunistes (Carter *et al.*, 1991 ; Reichert, 2003 ; Schückel *et al.*, 2012), ce qui suppose que les proies les plus fréquentes et les plus abondantes dans le contenu de l'estomac devraient être parmi les espèces les plus abondantes dans l'environnement



(Amezcuca et al, 2003 ; Schückerl *et al.*, 2012), et que la distribution des poissons plats juvéniles correspond à celle de leurs proies (Le Pape *et al.*, 2007 ; Nicolas *et al.*, 2007 ; Saulnier *et al.*, 2020 ; Tableau *et al.*, 2019).

Les mollusques constituaient le groupe le plus nombreux (42,26%) devant les annélides (38,93%) et les crustacés (15,68%) en 2019 (Sturbois *et al.*, 2021a). Ces trois principaux pools de proies présents dans l'environnement étaient également bien représentés dans les contenus des estomacs avec une contribution variable selon les espèces. Les amphipodes constituent la principale composante du régime alimentaire des six espèces de poissons (comme en baie de Morlaix, Dauvin, 1988), complétée par d'autres proies selon les espèces. Malgré la diminution observée de l'abondance des crustacés entre 1987 et 2019 (Gros et Hamon, 1988 ; Sturbois *et al.*, 2021a), les amphipodes atteignent encore des densités importantes et restent un item alimentaire principal. Le genre *Ampelisca* sp., bien représenté dans les estomacs, domine la communauté des amphipodes. Sa reproduction polyvoltine, qui conduit à plus d'une génération par an, contribue à la forte productivité des habitats benthiques. Dans la baie de Morlaix, trois espèces d'*Ampelisca* fournissaient 91 % de l'abondance moyenne annuelle totale, près de 38 % de la biomasse et 50 % de la production nette de la macrofaune totale (Dauvin, 1984), en relation avec des ratios P/B élevés liés à une stratégie de reproduction bivoltine (Dauvin, 1989 ; Jeong *et al.*, 2009). De telles densités et taux de production élevés favorisent la disponibilité des proies pour les poissons et contribuent à expliquer l'importante consommation de ces proies.

Inversement, les annélides étaient abondants dans la communauté et faiblement consommés par les espèces de poissons, à l'exception de *S. cantharus* pour lequel il constitue une proie secondaire. Même si elles ont pu atteindre des densités localement importantes, l'habitat de certaines espèces d'annélides (par exemple les tubicoles) peut limiter leur disponibilité pour les prédateurs (Tableau *et al.*, 2019). Cependant, le taux élevé de digestion de leurs tissus mous, associé à l'activité nocturne (par opposition à l'échantillonnage de jour) de la plupart des polychètes, principalement les carnivores, ont probablement contribué à une sous-estimation de leur consommation (Serrano *et al.*, 2003). Les mollusques, et en particulier les bivalves, ont été identifiés comme des proies secondaires pour *C. lyra* et *G. niger*. Bien que les mollusques dominent la macrofaune en terme d'abondance, certaines espèces de bivalves et de gastéropodes restent difficiles à digérer, atteignent une taille qui limite leur consommation par les petits poissons (à la fois les petites espèces et le stade juvénile), et leur disponibilité est par ailleurs probablement limitée par leur position (par exemple enfouis, tubicoles) dans le substrat (Tableau *et al.*, 2019). Seuls des mollusques juvéniles ont été retrouvés dans les estomacs, leur digestibilité étant favorisée par une taille plus petite et des coquilles plus fragiles.

La quantité de nourriture disponible pour chaque individu est affectée par ce que les autres consomment. Cela implique une compétition à la fois intra- et inter-spécifique lorsqu'un pool limité de proies est consommé au sein d'une communauté (Nunn *et al.*, 2012). Dans la baie de Saint-Brieuc, l'importance principale des amphipodes pour les six espèces de poissons étudiées met en évidence de tels processus de compétition potentiels. Cela pose également la question de la capacité de charge des écosystèmes à supporter de nombreuses espèces partageant un pool de proies plus ou moins commun (Hollowed, 2000 ; Saulnier *et al.* 2020). Dans la baie de Seine, les prédateurs invertébrés ont consommé autant de nourriture que les poissons et l'approvisionnement en nourriture a pu limiter temporairement la production de poissons (Saulnier *et al.*, 2020).



#### 4.4 Les analyses de contenus stomacaux et d'isotopes stables racontent-elles les mêmes histoires de complexité et de chevauchement des niches ?

Dans notre étude, nous nous sommes intéressés à la relation potentielle entre  $Niche_{SCA}$  et  $Niche_{SIA}$  et les indices de diversité isotopique pour relier la diversité des proies dans les contenus stomacaux à la diversité isotopique dans l'espace trophique. Aucune corrélation n'a été trouvée entre les métriques SCA et SIA, la superposition isotopique dépendant en fait uniquement de la comparaison du niveau de variabilité intra- vs inter-spécifique, ce qui est moins le cas pour les contenus stomacaux.

Selon Petta *et al.* (2020), les processus sous-jacents qui influencent la niche  $SIA$  peuvent être plus diversifiés que ceux qui influencent la niche  $SCA$ , car les métriques SIA ne sont pas seulement influencées par la seule composition du régime alimentaire. Ils recommandent de faire preuve de prudence lors de l'interprétation des mesures de niche  $SIA$  par rapport à celles de niche  $SCA$  dans un contexte de niche alimentaire stricte, surtout si l'on considère le peu d'informations empiriques soutenant la comparabilité des mesures dérivées de ces deux méthodes. La SIA permet d'identifier les sources qui soutiennent un réseau trophique et les principales voies trophiques qui s'y expriment. Cependant, en l'absence de connaissances sur la SCA, la complexité de la relation entre les proies et les prédateurs limite la caractérisation des régimes alimentaires des prédateurs et donc, des chaînes alimentaires auxquelles ils appartiennent. Lorsque des prédateurs sont caractérisés par des compositions SI similaires, les analyses SI ne permettent pas de déduire si cette composition est la conséquence d'un régime spécialisé ou si elle reflète une composition moyenne résultant d'un régime généraliste. De même, deux espèces de prédateurs peuvent être soutenues par un même pool de sources mais ne pas être en compétition pour un même pool de proies (par exemple, *M. surmuletus* et *S. officinalis* dans notre étude).

Notre étude a mis en évidence la stratégie alimentaire particulière des espèces. Par exemple, *S. cantharus* était appauvri en  $^{13}C$  par rapport aux autres espèces. Comme les autres sparidés, la daurade grise est un prédateur mobile opportuniste et omnivore, capable d'inclure dans son régime alimentaire une large gamme d'organismes provenant des rivages rocheux, de la vase et du sable (Gonçalves et Erzini, 1998 ; Jakov et al., 2006). Dans la baie de Saint-Brieuc, *S. cantharus* était le seul prédateur significatif d'annélides.

Les contrastes dans les chevauchements de niche  $SIA$  ont mis en évidence que les espèces caractérisées par la plus grande TA (*B. luteum* et *C. lyra*) présentaient le chevauchement de niche le plus élevé avec d'autres espèces tandis qu'un chevauchement trophique le plus fin était signalé entre deux paires d'espèces : *M. surmuletus* vs *S. officinalis* et *A. laterna* vs *G. niger*. Ces modèles de gamme trophique et de partage des ressources ont également été mis en évidence dans les réseaux alimentaires des poissons d'un petit estuaire macrotidal (Canche, Manche ; Bouaziz et al. 2021). Certains chevauchements trophiques observés dans la baie de Saint-Brieuc peuvent résulter d'une spécialisation au niveau individuel, comme le montre l'analyse de clustering des contenus stomacaux, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de groupes dépendants de l'espèce mais une distribution intra-spécifique des individus dans différents groupes. C'est le cas pour *B. luteum* et *C. lyra*, les deux espèces caractérisées par la plus grande TA. *M. surmuletus* et *S. officinalis* ont été caractérisés par la plus faible diversité d'éléments de proie, donc des TA et des gammes de valeurs  $\delta^{13}C$  plus faibles par rapport à la plupart des autres espèces.



A l'exception de *S. officinalis*, les indices de Schoener de chevauchement trophique ont montré une cohérence du régime alimentaire avec des chevauchements importants entre les paires d'espèces, alors que les valeurs de Sto basées sur le poids, c'est-à-dire une meilleure quantification de la nourriture potentiellement assimilée par les prédateurs, ont montré des résultats plus contrastés. La théorie de la similarité limitante (Abrams, 1983 ; MacArthur et Levins, 1967) suggère l'existence d'un niveau maximal de chevauchement de niche entre deux espèces données permettant leur coexistence. Le concept d'exclusion compétitive suggère que deux espèces en compétition pour exactement les mêmes ressources ne peuvent pas coexister de manière stable (Gause, 2003 ; Hardin, 1960 ; Wellard Kelly et al., 2021). Cependant, la faible abondance de poissons par rapport à celle de la macrofaune benthique peut atténuer ces processus dans la zone d'étude.

A l'exception de *S. cantbarus*, caractérisé par une niche particulière, les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  se chevauchent fortement, indiquant que les six autres espèces sont soutenues par un pool commun de sources basales principalement composées de SOM et POM et un pool similaire de proies (SCA). Cependant, la cohérence du régime alimentaire illustrée par l'importance des amphipodes semble relative lorsqu'on la compare aux chevauchements des SIA. En conséquence, le chevauchement modéré des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  limite le chevauchement trophique évalué dans les deux dimensions de l'espace  $\delta$ , une conséquence directe de la variation du régime alimentaire. Les espèces caractérisées par les valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  les plus élevées se sont nourries de proies dominées par des carnivores et des espèces charognardes d'annélides enrichies en  $^{15}\text{N}$ , plus disponibles que les espèces tubicoles nourricières de dépôts. Cette prédation d'annélides peut être plus importante que ce qui est décrit dans notre étude, les espèces carnivores et charognardes étant plus actives la nuit, ce qui favorise leur consommation par les prédateurs benthodémersaux (Serrano et al., 2003) et explique les niveaux trophiques plus élevés. Au contraire, *S. officinalis* et *M. surmuletus* ont été caractérisés par des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  plus faibles.

Même si le lien entre SCA et SIA est variable, allant de "pas de corrélation" (Petta et al., 2020) à "perception contrastée" (Cresson et al., 2014), "compréhension complémentaire" (Davis et al., 2012) ou "cohérence" (Togashi et al., 2019), le couplage SIA et SCA permet de prendre le meilleur des deux approches et de dépasser certaines de leurs limites respectives (Layman et al., 2005 ; Mantel et al., 2004). La relation entre la taxonomie et les modes d'alimentation n'est pas simple, et la diversité de la niche<sub>SCA</sub> ne peut pas être systématiquement associée aux modèles de dispersion au sein de la niche<sub>SIA</sub>. Les SIA sont plus pertinents et informatifs lorsqu'ils sont utilisés conjointement avec les SCA (Davis et al., 2012 ; Layman et al., 2005 ; Mantel et al., 2004). Par exemple, la SCA est pertinente pour construire des modèles de mélange basés sur le pool de proies réellement consommées (Phillips et al., 2014), et est une condition préalable pour comparer la production alimentaire avec la consommation des prédateurs (Saulnier et al., 2020 ; Tableau et al., 2019).



#### 4.5. Compréhension et conservation d'écosystèmes aussi complexes

La plupart des individus ayant été observés à des stades juvéniles [jeune de l'année (GO) et G1] et utilisant le site pour s'alimenter, la fonction de nourricerie (Beck *et al.*, 2001) peut être retenue, concernant ces critères, pour un pool d'espèces principales communes à l'échelle locale et régionale. Cependant, la communauté de poissons et céphalopodes n'est pas dominée par des espèces d'intérêt commercial et la faible abondance, notamment dans le faciès appauvri et dans la partie nord-ouest de la zone d'étude, suggère que la fonction de nourricerie n'était probablement pas optimale. L'absence de certaines espèces présentes dans d'autres baies ou dans la zone d'étude suggère qu'elles étaient présentes en faible abondance et en faible occurrence durant notre étude, avec des patrons saisonniers potentiels. Elles peuvent également utiliser des habitats peu profonds limités, dans un domaine vital restreint (Le Pape et Cognez, 2016), qui n'ont pas été intégrés dans notre plan d'échantillonnage subtidal. Dans des écosystèmes aussi complexes avec différents habitats sous l'influence de conditions mégatidales, une stratégie d'échantillonnage intégrée avec des méthodes complémentaires peut aider à une meilleure intégration des habitats, de l'estuaire et des prés salés aux plages de sable et aux zones peu profondes (Le Mao, 1985), dans une dimension saisonnière (Le Luherne *et al.*, 2016 ; Le Mao, 1985 ; Sturbois *et al.*, 2016).

Malgré la dégradation susmentionnée des assemblages benthiques montrée par Sturbois *et al.* (2021a) dans la zone d'étude, la plupart des individus ont été capturés avec l'estomac plein. Cela suggère une disponibilité de nourriture pour les poissons et les céphalopodes ; Cependant, des investigations supplémentaires sont nécessaires pour explorer les processus potentiels de limitation de la nourriture en baie de Saint-Brieuc (Saulnier *et al.*, 2020). Le dragage des coquilles Saint-Jacques est bien connu pour affecter la faune, la flore et les habitats benthiques en provoquant des changements dans la biomasse globale, la composition des espèces et la structure de taille des communautés démersales dans l'écosystème (Bradshaw *et al.*, 2001 ; Rosenberg *et al.*, 2000), y compris les poissons (Craven *et al.*, 2013). Dans les écosystèmes stressés, les espèces ayant des niches plus larges peuvent montrer une plus grande capacité à se maintenir en relation avec l'accessibilité à un plus large éventail de ressources alimentaires (Layman *et al.*, 2007b ; Leigh, 1990 ; Parreira de Castro *et al.*, 2016 ; Wellard Kelly *et al.*, 2021). Les espèces caractérisées par une stratégie d'alimentation flexible, comme *C. lyra*, peuvent être favorisées dans un environnement variable en relation avec des facteurs naturels et/ou anthropiques connus pour influencer les communautés des fonds mous et la disponibilité des proies. Alors que le dragage et le chalutage peuvent induire une baisse de la biodiversité sur les fonds marins, cette espèce abondante au sein de la zone d'étude a la capacité de se maintenir dans un environnement changeant (Griffin *et al.*, 2012), ce qui pourrait expliquer pourquoi il domine la communauté. A l'avenir, le couplage des tendances temporelles des assemblages taxonomiques et de la diversité fonctionnelle au niveau des individus et des populations apparaît comme une stratégie de suivi intéressante pour les écosystèmes complexes caractérisés par des interactions avec les activités anthropiques.







5

## Conclusion





## Conclusion

Cette étude a permis de réaliser un premier état de lieux de la communauté de poissons benthiques à l'échelle spatiale de l'ensemble du fond de baie de Saint-Brieuc. En comparaison des connaissances historiques, d'études plus récentes et des connaissances des gestionnaires limitées à certains secteurs, l'absence de certaines espèces de notre échantillonnage n'était pas attendue et nous avons observé une faible abondance d'espèces d'intérêt commercial. En fonction des données et moyen disponibles, certains critères permettant d'évaluer la fonction de nourricerie ont pu être validés pour les principales espèces étudiées (forte proportion de juvéniles, alimentation au sein de la zone d'étude). Pour autant, les abondances et la diversité apparaissent faibles à l'échelle de la zone d'étude et plus particulièrement au sein d'un assemblage d'appauvrissement qui pourrait être mis en relation avec les dégradations récemment observées au sein des assemblages benthiques en lien avec l'activité de pêche à la drague de la coquille Saint-Jacques. La POM marine et la SOM sont les principales sources soutenant le réseau trophique au regard de la gamme de  $\delta^{13}\text{C}$  des assemblages de poissons et de céphalopodes, sans influence significative d'*Ulva* sp., ni de la végétation des prés-salés. Les amphipodes étaient la principale proie dans les estomacs, ce qui conduit à des chevauchements significatifs de régime alimentaire entre les espèces de poissons. L'espace  $\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$  a mis en évidence une complexité trophique, avec des chevauchements de niche contrastés entre les espèces. Il sera intéressant de reconduire ce type d'étude couplant les méthodes d'analyse des assemblages, de contenus stomacaux et d'isotopes stables à pas de temps régulier pour améliorer la compréhension du fonctionnement de l'écosystème baie de Saint-Brieuc en appui à de potentielles mesures de gestion et de conservation.

## Remerciements

Nous remercions sincèrement l'équipage du R/V "Thalia" qui a participé à la croisière océanographique RESTRO 19 et Julien Guillaudeau pour l'échantillonnage des stations les moins profondes. L'identification, la biométrie et le régime alimentaire des espèces de poissons et de céphalopodes ont été réalisés dans le cadre du stage de Master 2 d'Amélie Cozic (Université de Bretagne Occidentale). Nous remercions Gaëtan Cormy pour son aide lors des analyses de laboratoire. Ce travail a été financé par l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne (subvention numéro 180212501), la Région Bretagne (OSIRIS FEA621219CR0530023), l'Europe via les Fonds Européen pour la Mer et la Pêche (subvention numéro FEAMP 621-B) et le Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire (subvention numéro EJ N°2102930123) qui finance le programme de recherche 'ResTroph Baie de Saint-Brieuc'.





# 6

## Bibliographie



- Abrams, P., 1983. The Theory of Limiting Similarity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14, 359–376.
- Amara, R., Mahé, K., LePape, O., Desroy, N., 2004. Growth, feeding and distribution of the solenette *Buglossidium luteum* with particular reference to its habitat preference. *Journal of Sea Research* 51, 211–217. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2003.08.002>
- Amezcuca, F., Nash, R.D.M., Veale, L., 2003. Feeding habits of the Order Pleuronectiformes and its relation to the sediment type in the north Irish Sea. *J. Mar. Biol. Ass.* 83, 593–601. <https://doi.org/10.1017/S0025315403007525h>
- Androuin, T., Dubois, S.F., Decottignies, P., Pelleter, E., Carlier, A., 2019. The dark side of soft tissues: Unexpected inorganic carbonate in the invasive slipper limpet *CREPIDULA FORNICATA* and its implications for stable isotope interpretations. *Rapid Commun Mass Spectrom* 33, 107–115. <https://doi.org/10.1002/rcm.8322>
- Auber, A., Gohin, F., Goascoz, N., Schlaich, I., 2017. Decline of cold-water fish species in the Bay of Somme (English Channel, France) in response to ocean warming. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 189, 189–202. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.03.010>
- Bacouillard, L., Baux, N., Dauvin, J.-C., Desroy, N., Geiger, K.J., Gentil, F., Thiébaud, É., 2020. Long-term spatio-temporal changes of the muddy fine sand benthic community of the Bay of Seine (eastern English Channel). *Marine Environmental Research* 161, 105062. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.105062>
- Beck, M.W., Heck Jr, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B.S., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates: a better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *Bioscience* 51, 633–641.
- Beukema, J.J., 1974. Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 8, 94–107. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(74\)90028-3](https://doi.org/10.1016/0077-7579(74)90028-3)
- Birch, L.C., 1957. The Meanings of Competition. *The American Naturalist* 91, 5–18.
- Blanchard, M., Blanchet, A., Gaffet, J.D., Hamon, D., 2001. Dynamique de population de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Saint-Brieuc (Manche-Ouest). IFREMER.
- Bolnick, D.I., Yang, L.H., Fordyce, J.A., Davis, J.M., Svanbäck, R., 2002. MEASURING INDIVIDUAL-LEVEL RESOURCE SPECIALIZATION. *Ecology* 83, 2936–2941. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2936:MILRS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2936:MILRS]2.0.CO;2)
- Bouaziz, R., Le Loc'h, F., Rolet, C., Veillet, G., Munaron, J.M., Rabhi, K., Djebbar, A.B., Amara, R., Ben Rais Lasram, F., 2021. Structure and seasonal variability in fish food webs in a small macrotidal estuary (Canche estuary, Eastern English Channel) based on stable carbon and nitrogen isotope analysis. *Regional Studies in Marine Science* 44, 101694. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101694>
- Bouillon, S., Connolly, R.M., Gillikin, D.P., 2011. Use of Stable Isotopes to Understand Food Webs and Ecosystem Functioning in Estuaries, in: *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. Elsevier, pp. 143–173. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374711-2.00711-7>
- Bradshaw, C., Veale, L.O., Hill, A.S., Brand, A.R., 2001. The effect of scallop dredging on Irish Sea benthos: Experiments using a closed area. *Hydrobiologia* 465, 129–138. <https://doi.org/10.1023/A:1014573731609>
- Brown, E.J., Vasconcelos, R.P., Wennhage, H., Bergström, U., Støttrup, J.G., van de Wolfshaar, K., Millisenda, G., Colloca, F., Le Pape, O., Handling editor: Emory Anderson, 2018. Conflicts in the coastal zone: human impacts on commercially important fish species utilizing coastal habitat. *ICES Journal of Marine Science*. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx237>
- Carter, C.G., Grove, D.J., Carter, D.M., 1991. Trophic resource partitioning between two coexisting flatfish species off the North coast of Anglesey, North Wales. *Netherlands Journal of Sea Research* 27, 325–335. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(91\)90035-Y](https://doi.org/10.1016/0077-7579(91)90035-Y)
- Charlier, R.H., Morand, P., Finkl, C.W., Thys, A., 2007. Green Tides on the Brittany Coasts. *Environmental Research, Engineering and Management* 3, 52–59.



- Claudet, J., Frascchetti, S., 2010. Human-driven impacts on marine habitats: A regional meta-analysis in the Mediterranean Sea. *Biological Conservation* 143, 2195–2206. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.06.004>
- Connell, J.H., 1983. On the Prevalence and Relative Importance of Interspecific Competition: Evidence from Field Experiments. *The American Naturalist* 122, 661–696.
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260.
- Craven, H.R., Brand, A.R., Stewart, B.D., 2013. Patterns and impacts of fish bycatch in a scallop dredge fishery: FISH BYCATCH IN A SCALLOP FISHERY. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 23, 152–170. <https://doi.org/10.1002/aqc.2289>
- Cresson, P., Ruitton, S., Ourgaud, M., Harmelin-Vivien, M., 2014. Contrasting perception of fish trophic level from stomach content and stable isotope analyses: A Mediterranean artificial reef experience. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 452, 54–62. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.11.014>
- Cucherousset, J., Villéger, S., 2015. Quantifying the multiple facets of isotopic diversity: New metrics for stable isotope ecology. *Ecological Indicators* 56, 152–160. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.03.032>
- Dauvin, J.-C., 1989. Life cycle, dynamics and productivity of Crustacea-Amphipoda from the western English Channel. 5. *Ampelisca sarsi* Chevreux. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 128, 31–56. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(89\)90091-9](https://doi.org/10.1016/0022-0981(89)90091-9)
- Dauvin, J.-C., 1988. Rôle du macrobenthos dans l'alimentation des Poissons démersaux vivant sur les fonds de sédiments fins de la Manche occidentale. *Cahier Biologie Marine* 29, 445–467.
- Dauvin, J.-C., 1984. Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la baie de morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz.
- Dauvin, J.-C., Desroy, N., 2005. The food web in the lower part of the Seine estuary: a synthesis of existing knowledge. *Hydrobiologia* 540, 13–27. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-7101-3>
- Davis, A.M., Blanchette, M.L., Pusey, B.J., Jardine, T.D., Pearson, R.G., 2012. Gut content and stable isotope analyses provide complementary understanding of ontogenetic dietary shifts and trophic relationships among fishes in a tropical river: Isotopic ecology of some tropical fishes. *Freshwater Biology* 57, 2156–2172. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02858.x>
- Day, L., Brind'Amour, A., Cresson, P., Chouquet, B., Le Bris, H., 2021. Contribution of Estuarine and Coastal Habitats Within Nursery to the Diets of Juvenile Fish in Spring and Autumn. *Estuaries and Coasts* 44, 1100–1117. <https://doi.org/10.1007/s12237-020-00823-z>
- Desroy, N., Janson, A.-L., Denis, L., Charrier, G., Lesourd, S., Dauvin, J.-C., 2007. The intra-annual variability of soft-bottom macrobenthos abundance patterns in the North Channel of the Seine estuary. *Hydrobiologia* 588, 173–188. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0661-2>
- Ellis, J.I., Norkko, A., Thrush, S.F., 2000. Broad-scale disturbance of intertidal and shallow sublittoral soft-sediment habitats; effects on the benthic macrofauna. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery* 7, 57–74. <https://doi.org/10.1023/A:1009923530894>
- Fanelli, E., Badalamenti, F., D'Anna, G., Pipitone, C., 2009. Diet and trophic level of scaldfish *Arnoglossus laterna* in the southern Tyrrhenian Sea (western Mediterranean): contrasting trawled versus untrawled areas. *J. Mar. Biol. Ass.* 89, 817–828. <https://doi.org/10.1017/S0025315409000137>
- Fry, B., 2008. Stable isotope ecology, Corrected as of 3rd printing. ed, Environmental science. Springer, New York.
- Gause, G.F., 2003. *The Struggle for Existence*. Dover Publications.
- Gonçalves, J., Erzini, K., 1998. Feeding habits of the two-banded sea bream (*Diplodus vulgaris*) and the Black Sea bream (*Spondyliosoma cantharus*) (Sparidae) from the south-west coast of Portugal. *Cybius: international journal of ichthyology* 22, 245–254.



- Gravier, D., 2012. Monitoring of green tides on the Brittany coasts (France). *Primary Producers of the Sea Bio* 458, 9.
- Gray, J.S., 1997. Marine biodiversity: patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity and Conservation* 153–175.
- Griffin, R., Pearce, B., Handy, R.D., 2012. Dietary preference and feeding selectivity of common dragonet *Callionymus lyra* in U.K. *Journal of Fish Biology* 81, 1019–1031. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03375.x>
- 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.
- Gully, F., 1981. Inventaire et description des nurseries littorales de poissons du golfe Normano-Breton. Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes - Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Rennes.
- Hamon, D., Blanchard, M., 1994. Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Saint-Brieuc.
- Hardin, G., 1960. The Competitive Exclusion Principle: An idea that took a century to be born has implications in ecology, economics, and genetics. *Science* 131, 1292–1297. <https://doi.org/10.1126/science.131.3409.1292>
- Hollowed, A., 2000. Are multispecies models an improvement on single-species models for measuring fishing impacts on marine ecosystems? *ICES Journal of Marine Science* 57, 707–719. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0734>
- Hyslop, E.J., 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *J Fish Biology* 17, 411–429. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x>
- Jakov, D., Lipej, L., Glamuzina, B., Bartulovic, V., 2006. Diet of *Spondyllosoma cantharus* and *Diplodus puntazzo* (Sparidae) in the Eastern Central Adriatic. *Cybius* 30, 115–122.
- Jennings, S., Kaiser, M.J., 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in marine biology* 34, 201–352.
- Jennings, S., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., Warr, K.J., 2001. Impacts of trawling disturbance on the trophic structure of benthic invertebrate communities. *Marine Ecology Progress Series* 213, 127–142. <https://doi.org/doi:10.3354/meps213127>
- Jeong, S.J., Yu, O.H., Suh, H.-L., 2009. Reproductive patterns and secondary production of *Gammaropsis japonicus* (Crustacea, Amphipoda) on the seagrass *Zostera marina* of Korea. *Hydrobiologia* 623, 63–76. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9648-x>
- Kostecki, C., Roussel, J., Desroy, N., Roussel, G., Lanshere, J., Le Bris, H., Le Pape, O., 2012. Trophic ecology of juvenile flatfish in a coastal nursery ground: contributions of intertidal primary production and freshwater particulate organic matter. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 449, 221–232. <https://doi.org/10.3354/meps09563>
- Kundu, G.K., Kim, C., Kim, D., Bibi, R., Kim, H., Kang, C.-K., 2021. Phytoplankton Fuel Fish Food Webs in a Low-Turbidity Temperate Coastal Embayment: A Stable Isotope Approach. *Front. Mar. Sci.* 8, 751551. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.751551>
- Laugier, F., 2015. Histoires de vie et connectivité entre les habitats écologiques essentiels de poissons des mers côtières tempérées : le cas des lançons (Ammodytidae) et du bar européen (*Dicentrarchus labrax*, Linnaeus, 1758) dans le Golfe Normand Breton, une approche par les marqueurs environnementaux. Muséum national d'Histoire Naturelle (Paris, France).
- Layman, C.A., Araujo, M.S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C.M., Harrison, E., Jud, Z.R., Matich, P., Rosenblatt, A.E., Vaudo, J.J., Yeager, L.A., Post, D.M., Bearhop, S., 2012. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews* 87, 545–562. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x>
- Layman, C.A., Arrington, D.A., Montaña, C.G., Post, D.M., 2007a. CAN STABLE ISOTOPE RATIOS PROVIDE FOR COMMUNITY-WIDE MEASURES OF TROPHIC STRUCTURE? *Ecology* 88, 42–48. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:CSIRPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2)
- Layman, C.A., Quattrochi, J.P., Peyer, C.M., Allgeier, J.E., 2007b. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecol Letters* 10, 937–944. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01087.x>



- Layman, C.A., Winemiller, K.O., Arrington, D.A., Jepsen, D.B., 2005. BODY SIZE AND TROPHIC POSITION IN A DIVERSE TROPICAL FOOD WEB. *Ecology* 86, 2530–2535. <https://doi.org/10.1890/04-1098>
- Le Dean, E., Moreau, Y., 1981. Nurseries littorales de la Baie de St Brieuc.
- Le Luherne, E., Le Pape, O., Murillo, L., Randon, M., Lebot, C., Réveillac, E., 2017. Influence of Green Tides in Coastal Nursery Grounds on the Habitat Selection and Individual Performance of Juvenile Fish. *PLOS ONE* 12, e0170110. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170110>
- Le Luherne, E., Réveillac, E., Ponsero, A., Sturbois, A., Ballu, S., Perdriau, M., Le Pape, O., 2016. Fish community responses to green tides in shallow estuarine and coastal areas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79–92. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.03.031>
- Le Mao, P., 1985. Peuplements piscicoles et teuthologiques du bassin maritime de la Rance : impact de l'aménagement marémoteur. Université de Rennes I / ENSA Rennes - Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes.
- Le Pape, O., Bonhommeau, S., 2015. The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. *Fish Fish* 16, 373–398. <https://doi.org/10.1111/faf.12063>
- Le Pape, O., Cognez, N., 2016. The range of juvenile movements of estuarine and coastal nursery dependent flatfishes: estimation from a meta-analytical approach. *Journal of Sea Research* 107, 43–55. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.06.001>
- Le Pape, O., Gilliers, C., Riou, P., Morin, J., Amara, R., 2007. Convergent signs of degradation of both the capacity and the quality of an essential fish habitat : synthesis on the Seine estuary (France), an highly anthropised estuary of which flatfish nursery function is altered. *Hydrobiologia* 225–229.
- Leclerc, J.C., Riera, P., Noël, L., Leroux, C., Andersen, A.C., 2013. Trophic ecology of *Pomatoschistus microps* within an intertidal bay (Roscoff, France), investigated through gut content and stable isotope analyses. *Marine Ecology*.
- Leigh, E.G., 1990. Community diversity and environmental stability: A re-examination. *Trends in Ecology et Evolution* 5, 340–344. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90183-E](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90183-E)
- MacArthur, R., Levins, R., 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* 101, 377–385.
- Mantel, S.K., Salas, M., Dudgeon, D., 2004. Foodweb structure in a tropical Asian forest stream. *Journal of the North American Benthological Society* 23, 728–755. [https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2004\)023<0728:FSIATA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2004)023<0728:FSIATA>2.0.CO;2)
- Newsome, S.D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., Phillips, D.L., 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5, 429–436. <https://doi.org/10.1890/060150.1>
- Nicolas, D., Le Loc'h, F., Désaunay, Y., Hamon, D., Blanchet, A., Le Pape, O., 2007. Relationships between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Vilaine estuary (Bay of Biscay, France) nursery ground. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73, 639–650. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.03.006>
- Nunn, A.D., Tewson, L.H., Cowx, I.G., 2012. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22, 377–408.
- Parreira de Castro, D.M., Reis de Carvalho, D., Pompeu, P. dos S., Moreira, M.Z., Nardoto, G.B., Callisto, M., 2016. Land Use Influences Niche Size and the Assimilation of Resources by Benthic Macroinvertebrates in Tropical Headwater Streams. *PLoS ONE* 11, e0150527. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150527>
- Petta, J.C., Shipley, O.N., Wintner, S.P., Cliff, G., Dicken, M.L., Hussey, N.E., 2020. Are you really what you eat? Stomach content analysis and stable isotope ratios do not uniformly estimate dietary niche characteristics in three marine predators. *Oecologia* 192, 1111–1126. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04628-6>
- Phillips, D.L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., Moore, J.W., Parnell, A.C., Semmens, B.X., Ward, E.J., 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Can. J. Zool.* 92, 823–835. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0127>



- Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., Francour, P., Badalamenti, F., Chemello, R., Harmelin-Vivien, M.-L., Hereu, B., Milazzo, M., Zabala, M., D'Anna, G., Pipitone, C., 2000. Trophic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental Conservation* 27, 179–200. <https://doi.org/10.1017/S0376892900000205>
- Post, J.R., Parkinson, E.A., Johnston, N.T., 1999. DENSITY-DEPENDENT PROCESSES IN STRUCTURED FISH POPULATIONS: INTERACTION STRENGTHS IN WHOLE-LAKE EXPERIMENTS. *Ecological Monographs* 69, 155–175. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1999\)069\[0155:DDPISF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0155:DDPISF]2.0.CO;2)
- Quevedo, M., Svanbäck, R., Eklöv, P., 2009. Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology* 90, 2263–2274. <https://doi.org/10.1890/07-1580.1>
- Reichert, M.J.M., 2003. Diet, consumption, and growth of juvenile fringed flounder (*Etropus crossotus*); a test of the 'maximum growth/optimum food hypothesis' in a subtropical nursery area. *Journal of Sea Research* 50, 97–116. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(03\)00081-9](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(03)00081-9)
- Rigolet, C., Thiébaud, E., Brind'Amour, A., Dubois, S.F., 2015. Investigating isotopic functional indices to reveal changes in the structure and functioning of benthic communities. *Functional Ecology* 29, 1350–1360. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12444>
- Rodriguez, A., 1996. Régime alimentaire de deux Soleidae, *Solea lascaris* et *Solea impar* de la côte ouest de Bretagne. *Cybium* 20, 261–277.
- Rosenberg, A., Bigford, T., Leathery, S., Hill, R., Bickers, K., 2000. Ecosystem Approaches to Fishery Management Through Essential Fish Habitat. *Bulletin of Marine Science* 66, 535–542.
- Sánchez, F., Olaso, I., 2004. Effects of fisheries on the Cantabrian Sea shelf ecosystem. *Ecological Modelling* 172, 151–174. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.005>
- Saulnier, E., Le Bris, H., Tableau, A., Dauvin, J.C., Brind'Amour, A., 2020. Food limitation of juvenile marine fish in a coastal and estuarine nursery. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 241, 106670. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106670>
- Schoener, T.W., 1971. Theory of Feeding Strategies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2, 369–404. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101>
- Schückel, S., Sell, A.F., Kröncke, I., Reiss, H., 2012. Diet overlap among flatfish species in the southern North Sea. *Journal of Fish Biology* 80, 2571–2594. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03309.x>
- Seitz, R.D., Wennhage, H., Bergström, U., Lipcius, R.N., Ysebaert, T., 2014. Ecological value of coastal habitats for commercially and ecologically important species. *ICES Journal of Marine Science* 71, 648–665. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst152>
- Serrano, A., Velasco, F., Olaso, I., 2003. Polychaete annelids in the diet of demersal fish from the southern shelf of the Bay of Biscay. *J. Mar. Biol. Ass.* 83, 619–623. <https://doi.org/10.1017/S0025315403007550h>
- Sturbois, A., Bioret, F., 2019. Le pré-salé de l'anse d'Yffiniac : historique, dynamique et conservation. *Penn Ar Bed* 3–18.
- Sturbois, A., Cormy, G., Le Moal, A., Schaal, G., Broudin, C., Thiébaud, E., Ponsero, A., Le Mao, P., Jones, A., Riera, P., Gauthier, O., Desroy, N., 2021a. Using ecological trajectories to track long-term taxonomic and functional changes in benthic shallow soft-bottom communities (Bay of Saint-Brieuc, English Channel). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 31, 3013–3033. <https://doi.org/10.1002/aqc.3704>
- Sturbois, A., Cormy, G., Schaal, G., Gauthier, O., Ponsero, A., Le Mao, P., Riera, P., Desroy, N., 2021b. Quantifying spatio-temporal changes in benthic communities: taxonomic and functional trajectories of intertidal assemblages in the bay of Saint-Brieuc.
- Sturbois, A., Ponsero, A., Maire, A., Carpentier, A., Petillon, J., Riera, P., 2016. Evaluation des fonctions écologiques des prés-salés de l'anse d'Yffiniac pour l'ichtyofaune. *Réserve Naturelle Baie de Saint-Brieuc*.



- Sturbois, A., Riera, P., Desroy, N., Bréban, T., Carpentier, A., Ponsero, A., Schaal, G., 2022. Spatio-temporal patterns in stable isotope composition of a benthic intertidal food web reveal limited influence from salt marsh vegetation and green tide. *Marine Environmental Research* 175, 105572. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105572>
- Tableau, A., Le Bris, H., Saulnier, E., Le Pape, O., Brind'Amour, A., 2019. Novel approach for testing the food limitation hypothesis in estuarine and coastal fish nurseries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 629, 117–131. <https://doi.org/10.3354/meps13090>
- Togashi, H., Nakane, Y., Amano, Y., Kurita, Y., 2019. Estimating the Diets of Fish Using Stomach Contents Analysis and a Bayesian Stable Isotope Mixing Models in Sendai Bay, in: Komatsu, T., Ceccaldi, H.-J., Yoshida, J., Prouzet, P., Henocque, Y. (Eds.), *Oceanography Challenges to Future Earth*. Springer International Publishing, Cham, pp. 235–245. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-00138-4\\_19](https://doi.org/10.1007/978-3-030-00138-4_19)
- Wellard Kelly, H.A., Kovalenko, K.E., Ahrenstorff, T.D., Bethke, B.J., Brady, V.J., Dumke, J.D., Hansen, G.J.A., Rantala, H.M., 2021. Trophic complexity of small fish in nearshore food webs. *Hydrobiologia* 848, 2505–2521. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04570-5>



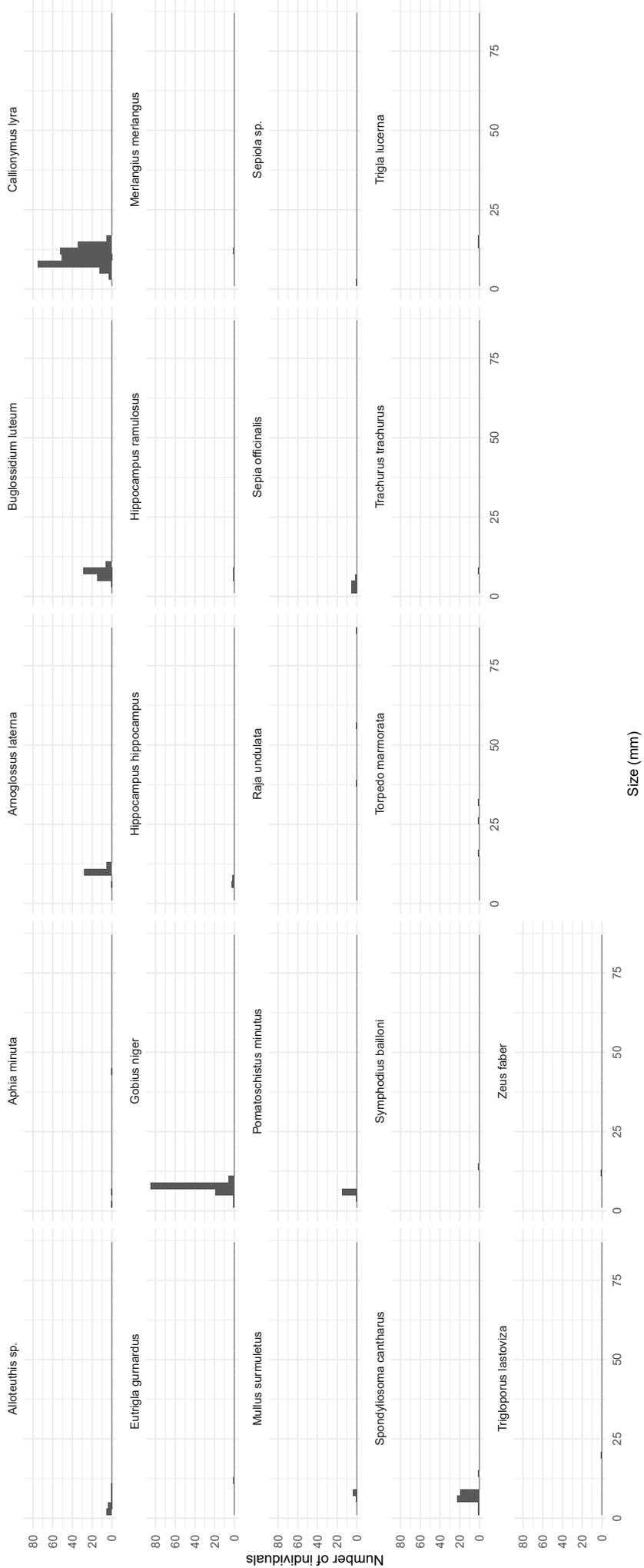


# Annexes

- Annexe A : Compositions en isotopes stables des sources et des consommateurs ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  valeurs moyennes  $\pm$  sd).
- Annexe B : Distribution des tailles pour chaque espèce de poissons et de céphalopodes.
- Annexe C : Valeurs du Main Food Index pour les principales espèces de poissons et de céphalopodes et pour chaque proie.
- Annexe D : Vacuité, souffle de niche et abondance/poids des proies (valeurs moyennes  $\pm$  se) dans les contenus stomacaux pour chacune des principales espèces de poissons et de céphalopodes.
- Annexe E : Classification ascendante hiérarchique et métriques de diversité réalisées sur les contenus stomacaux.
- Annexe F : Valeurs des indices de similarité isotopique, d'emboîtement isotopique et de Schoener.
- Annexe G : Box plots des compositions  $\delta^{13}\text{C}$  pour chacune des principales espèces de poissons et de céphalopodes.
- Annexe H : Tests de Wilcoxon par paires réalisés sur les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  entre les principales espèces de poissons et de céphalopodes.
- Annexe I : Variabilité du régime spécifique et de la niche<sub>SCA</sub> pour les sept espèces de poissons et de céphalopodes comparée aux résultats observés en baie de Saint-Brieuc.

Espèce	Type	n	moy_d15N ± sd_d15N	moy_d13C ± sd_d13C	code
Algue	sources	3	11.423333 ± 0.26388129	-14.40667 ± 0.26950572	Ulv_sp
Plantes C3	sources	24	8.729167 ± 2.21043163	-25.68458 ± 1.54116551	Plant_C3
Plante C4	sources	3	11.106667 ± 0.21361960	-12.36000 ± 0.16522712	Plant_C4
POM_BV	sources	15	8.196667 ± 2.19854714	-27.34133 ± 5.06155660	POM_TER
POM_MER	sources	6	4.635000 ± 1.70074983	-21.77500 ± 2.69536454	POM_SEA
SOM_SUB	sources	12	7.666923 ± 0.45461311	-21.58923 ± 0.61802726	SOM
Acanthocardia echinata	macrofaune□benthique	1	8.780000 ± 0.00000000	-21.09000 ± 0.00000000	Aca_ech
Ampelisca sp.	macrofaune□benthique	2	9.225000 ± 0.57275649	-23.20500 ± 0.53033009	Amp_sp
Buccinum undatum	macrofaune□benthique	3	10.756667 ± 0.21126603	-17.91000 ± 0.06557439	Buc_und
Carcinus maenas	macrofaune□benthique	6	13.848333 ± 0.39280614	-17.06000 ± 1.18281021	Carc_mae
Varicorbula gibba	macrofaune□benthique	15	9.452000 ± 0.64877027	-20.20600 ± 0.45935980	Var_gib
Crepidula fornicata	macrofaune□benthique	19	8.433684 ± 0.40594486	-20.16232 ± 1.20849783	Cre_for
Euspira nitida	macrofaune□benthique	3	11.356667 ± 0.14011900	-17.63333 ± 1.19504533	Eus_nit
Fusinus rostratus	macrofaune□benthique	9	11.268889 ± 0.57350773	-17.48444 ± 0.69568511	Fus_ros
Gibula magnus	macrofaune□benthique	1	11.050000 ± 0.00000000	-17.16000 ± 0.00000000	Gib_mag
Laevicardium crassum	macrofaune□benthique	8	8.478750 ± 0.23847357	-20.13375 ± 0.62969239	Lae_cra
Maja squinado	macrofaune□benthique	1	12.620000 ± 0.00000000	-17.72000 ± 0.00000000	Maj_squ
Palaemon serratus	macrofaune□benthique	3	13.743333 ± 0.36555893	-16.36000 ± 0.20518285	Pal_ser
Pecten maximus	macrofaune□benthique	14	9.080714 ± 0.47645267	-18.03714 ± 1.11809886	Pec_max
Polititapes rhomboides	macrofaune□benthique	3	8.786667 ± 0.09291573	-17.64333 ± 0.53379147	Pol_rho
Tritia reticulata	macrofaune□benthique	8	12.622500 ± 0.38632888	-17.18625 ± 0.49690291	Tri_ret
Aphia minuta	poissons□et□céphalopodes	1	13.850000 ± 0.00000000	-18.10000 ± 0.00000000	Aph_min
Arnoglossus laterna	poissons□et□céphalopodes	19	13.330000 ± 0.18897384	-17.47421 ± 0.58498163	Arn_lat
Buglossidium luteum	poissons□et□céphalopodes	29	13.581379 ± 0.53116263	-17.62828 ± 0.86173442	Bug_lut
Callionymus lyra	poissons□et□céphalopodes	46	12.876739 ± 0.63163300	-17.78739 ± 0.69079804	Cal_lyr
Trachurus Trachurus	poissons□et□céphalopodes	1	11.340000 ± 0.00000000	-20.20000 ± 0.00000000	Tra_tra
Spondyliosoma cantharus	poissons□et□céphalopodes	22	13.465000 ± 0.36212008	-19.94091 ± 0.88322412	Spo_can
Gobius niger	poissons□et□céphalopodes	22	13.749545 ± 0.35088293	-17.50091 ± 0.62228388	Gob_nig
Eutriglas gurnardus	poissons□et□céphalopodes	1	14.150000 ± 0.00000000	-16.98000 ± 0.00000000	Eut_gur
Chelidonichthys lucerna	poissons□et□céphalopodes	1	15.230000 ± 0.00000000	-15.73000 ± 0.00000000	Chel_luc
Trigloporus lastoviza	poissons□et□céphalopodes	1	13.470000 ± 0.00000000	-17.87000 ± 0.00000000	Tri_las
Alloteuthis sp.	poissons□et□céphalopodes	11	14.326364 ± 0.62906713	-18.22364 ± 0.53976426	All_sp
Merlangius merlangus	poissons□et□céphalopodes	1	13.210000 ± 0.00000000	-17.92000 ± 0.00000000	Mer_mer
Pomatoshistus minutus	poissons□et□céphalopodes	15	13.545333 ± 0.71188750	-16.90067 ± 1.33160734	Pom_min
Raja undulata	poissons□et□céphalopodes	3	14.126667 ± 0.83739676	-16.42667 ± 0.11590226	Raj_und
Mullus surmuletus	poissons□et□céphalopodes	6	12.635000 ± 0.41932088	-18.32500 ± 0.52717170	Mul_sur
Sepia officinalis	poissons□et□céphalopodes	11	12.557273 ± 0.29570563	-18.15000 ± 0.65270208	Sep_off
Sepiola sp.	poissons□et□céphalopodes	1	14.160000 ± 0.00000000	-17.39000 ± 0.00000000	Sep_sp.
Torpedo marmorata	poissons□et□céphalopodes	3	14.500000 ± 0.41904654	-16.54333 ± 0.44657959	Tor_mar

Annexe A : Compositions en isotopes stables des sources et des consommateurs ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  valeurs moyennes  $\pm$  sd).



Annexe B : Distribution des tailles pour chaque espèce de poissons et de céphalopodes.

Valeur des métriques calculées sur les contenus stomacaux. W%: poids relatif . O%: concurrence. N%: abondance relative.

MFI: Modified food index (gras). Proies principales (50<MFI<75, bleu foncé), secondaires (25<MFI<50, bleu clair) or accidentelles (MFI<25, gris).

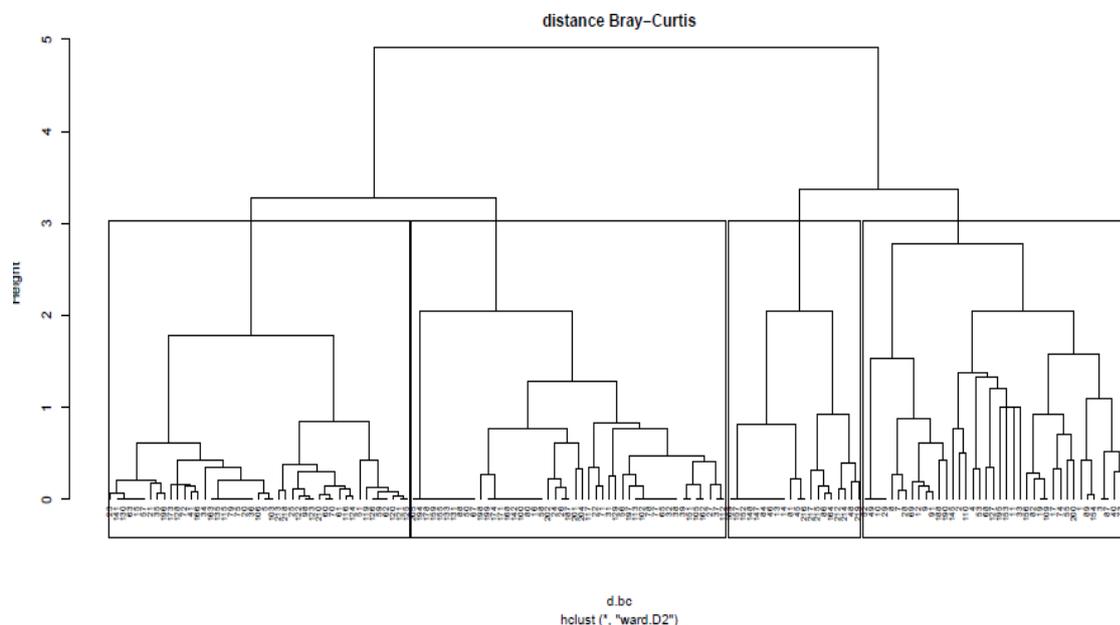
	Amph.	Mys.	Iso.	Fish.	Car.	Ann.	Biv.	Gast.	Brac.	Nem.	Cop.
W%	32.6	10.7	0.2	6	45.8	4.6	0.1	0	0	0	0
O%	71	19.4	6.5	6.5	41.9	3.2	3.2	0	0	0	0
N%	66.8	7.9	0.7	0.7	21.7	1.8	0.4	0	0	0	0
<b>MFI</b>	<b>47.4</b>	<b>12.1</b>	<b>0.8</b>	<b>4.6</b>	<b>38.2</b>	<b>3.4</b>	<b>0.4</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
W%	72.2	0	0	0	18.3	9.3	0.2	0	0	0	0
O%	66.7	0	0	0	25	16.7	8.3	0	0	0	0
N%	87.5	0	0	0	6.2	4.2	2.1	0	0	0	0
<b>MFI</b>	<b>74.6</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>16.9</b>	<b>9.9</b>	<b>0.9</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
W%	27.7	0	0.1	0.7	0.7	4.4	27.4	3.6	35	0.4	0
O%	75	0	1.7	6.7	3.3	11.7	38.3	11.7	11.7	1.7	0
N%	66.3	0	0.8	1.3	1	2.8	18.6	3.8	4.8	0.5	0
<b>MFI</b>	<b>44.2</b>	<b>0</b>	<b>0.4</b>	<b>1.7</b>	<b>1.3</b>	<b>5.6</b>	<b>27.9</b>	<b>5.3</b>	<b>17</b>	<b>0.7</b>	<b>0</b>
W%	29	0	0	0	27.4	3	39.6	1.1	0	0	0
O%	56.5	0	0	0	26.1	17.4	17.4	8.7	0	0	0
N%	58.4	0	0	0	7.8	16.9	14.3	2.6	0	0	0
<b>MFI</b>	<b>40.8</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>21.5</b>	<b>7.1</b>	<b>25</b>	<b>2.5</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
W%	58.4	19	0	0	22.6	0	0	0	0	0	0
O%	83.3	16.7	0	0	66.7	0	0	0	0	0	0
N%	49	34.7	0	0	16.3	0	0	0	0	0	0
<b>MFI</b>	<b>62.2</b>	<b>22.1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>30.6</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
W%	49.9	1	0	0	4.7	37.9	0	0	5.4	0	1.1
O%	58.3	8.3	0	0	8.3	41.7	0	0	4.2	0	4.2
N%	49.7	2.4	0	0	5.9	27.2	0	0	0.6	0	13.6
<b>MFI</b>	<b>51.9</b>	<b>2.3</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>5.8</b>	<b>36.1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>3.6</b>	<b>0</b>	<b>3.1</b>
W%	0	0	0	55.6	44.4	0	0	0	0	0	0
O%	0	0	0	50	50	0	0	0	16.7	0	0
N%	0	0	0	25	66.7	0	0	0	8.3	0	0
<b>MFI</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>45.7</b>	<b>50.9</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0.6</b>	<b>0</b>	<b>0</b>

Annexe C : Valeurs du Main Food Index pour les principales espèces de poissons et de céphalopodes et pour chaque proie.

		<i>Arnoglossus laterna</i> (n=31)	<i>Buglossidium luteum</i> (n=12)	<i>Callionymus lyra</i> (n=60)	<i>Gobius niger</i> (n=23)	<i>Mullus surmuletus</i> (n=6)	<i>Spondyliosoma cantharus</i> (n=24)	<i>Sepia officinalis</i> (n=6)
Vacuité		3.10%	33.33%	9.09%	21.21%	0%	9.68%	42.86%
Niche breath	N	0.97	0.50	1.12	1.19	1.01	1.29	0.824
	W	1.29	0.78	1.44	1.23	0.966	1.11	0.689
		moy ± sd	moy ± sd	moy ± sd	moy ± sd	moy ± sd	moy ± sd	moy ± sd
Amphipoda	N	5.97 ± 1.08	3.5 ± 1.32	4.33 ± 0.69	1.96 ± 0.50	4.00 ± 0.93	3.50 ± 1.44	
	W	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.04 ± 0.01	
Caridea	N	1.94 ± 0.63	0.25 ± 0.13	0.07 ± 0.05	0.26 ± 0.09	1.33 ± 0.61	0.42 ± 0.38	1.33 ± 0.95
	W	0.04 ± 0.03	0.01 ± 4.79e-3	.85e-4 ± 5.10e-4	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	3.35e-3 ± 3.35e-3	0.05 ± 0.03
Mysida	N	0.71 ± 0.39	-	-	-	2.83 ± 2.83	0.17 ± 0.13	
	W	0.01 ± 4.73e-3	-	-	-	0.01 ± 0.01	7.29e-4 ± 5.23e-4	
Annelida	N	0.16 ± 0.16	0.17 ± 0.11	0.18 ± 0.08	0.57 ± 0.29	-	1.92 ± 0.81	-
	W	4.35e-3 ± 4.35e-3	3.28e-3 ± 2.52e-3	3.48e-3 ± 1.40e-3	1.49e-3 ± 1.27e-3	-	0.03 ± 0.01	-
Isopoda	N	0.06 ± 0.04	-	0.05 ± 0.05	-	-	-	-
	W	1.68e-4 ± 1.64e-4	-	.17e-5 ± 9.17e-5	-	-	-	-
Fishes	N	0.06 ± 0.04	-	0.08 ± 0.04	-	-	-	0.50 ± 0.22
	W	0.01 ± 0.01	-	.85e-4 ± 0.51e-4	-	-	-	0.06 ± 0.04
Bivalvia	N	0.03 ± 0.03	0.08 ± 0.08	1.22 ± 0.4	0.48 ± 0.29	-	-	-
	W	7.74e-5 ± 7.74e-5	5.83e-5 ± 5.83e-5	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.01	-	-	-
Gasteropoda	N	-	-	0.25 ± 0.11	0.09 ± 0.06	-	-	-
	W	-	-	2.88e-3 ± 1.79e-3	5.43e-4 ± 4.92e-4	-	-	-
Copepoda	N	-	-	-	-	-	0.96 ± 0.96	-
	W	-	-	-	-	-	7.54e-4 ± 7.54e-4	-
Cumacea	N	-	-	-	-	-	0.04 ± 0.04	-
	W	-	-	-	-	-	4.17e-6 ± 4.17e-6	-
Brachyura	N	-	-	0.32 ± 0.19	-	-	0.04 ± 0.04	0.17 ± 0.17
	W	-	-	0.03 ± 0.02	-	-	3.89e-3 ± 3.89e-3	3.33e-5 ± 3.33e-5
Nemerta	N	-	-	0.03 ± 0.03	-	-	-	-
	W	-	-	.20e-4 ± 3.20e-4	-	-	-	-

Annexe D : Vacuité, souffle de niche et abondance/poids des proies (valeurs moyennes ± se) dans les contenus stomacaux pour chacune des principales espèces de poissons et de céphalopodes.

	Stomach CAH groups			
	1	2	3	4
<i>Arnoglossus laterna</i>	16	5	9	1
<i>Buglossidium luteum</i>	4	1	3	4
<i>Callyonimus lyra</i>	25	17	1	17
<i>Gobius niger</i>	8	6	5	4
<i>Mullus surmuletus</i>	4	1	1	0
<i>Sepia officinalis</i>	0	3	3	0
<i>Spondyliosoma cantharus</i>	11	10	1	2

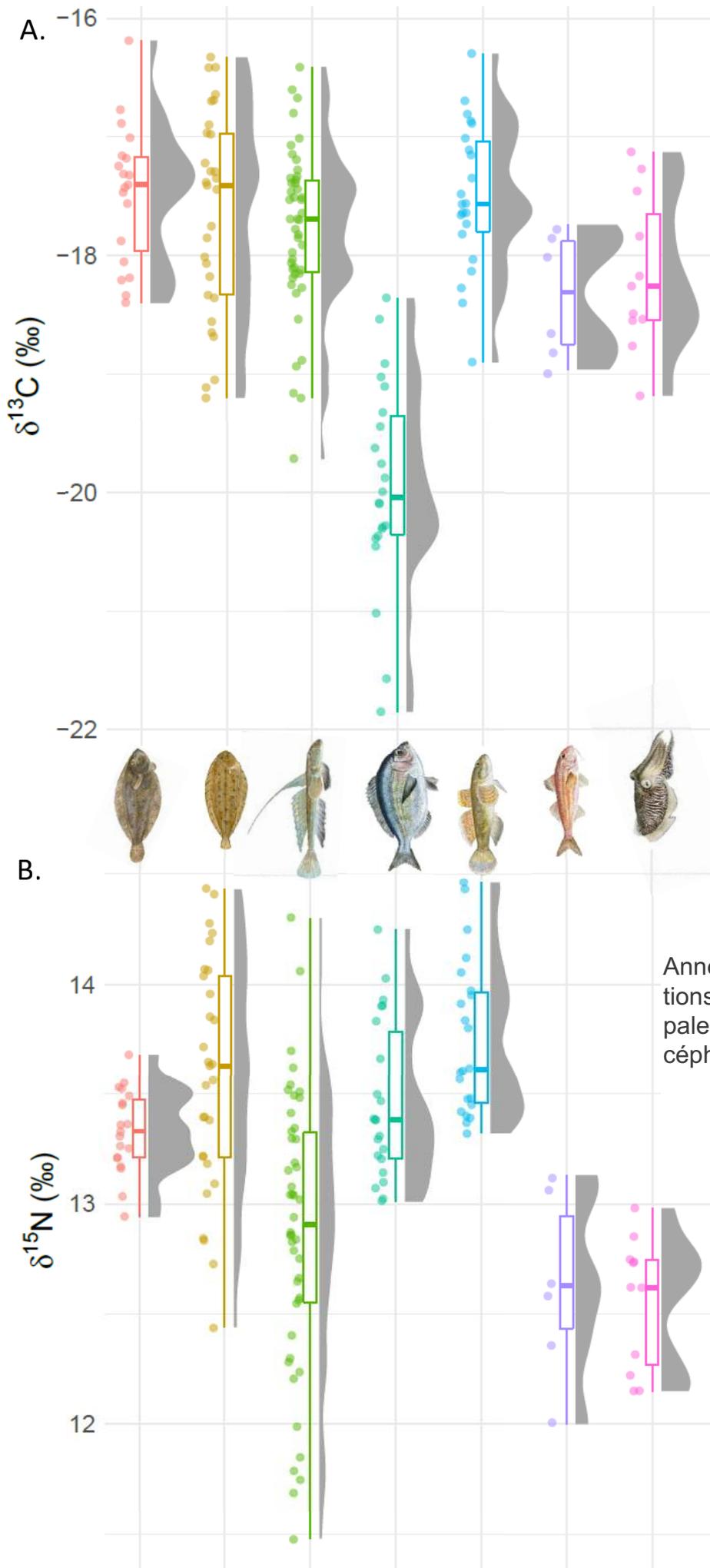


Species	Stomach CAH groups	Diversity metrics from stomach contents			
		Ri	Ab	Sh	Pi
<i>Arnoglossus laterna</i>	1	2	17	0,606	0,874273
<i>Arnoglossus laterna</i>	1	2	13	0,271	0,39097
<i>Arnoglossus laterna</i>	1	1	17	0	0
<i>Arnoglossus laterna</i>	1	1	14	0	0
<i>Arnoglossus laterna</i>	1	1	13	0	0
<i>Arnoglossus laterna</i>	1	1	11	0	0
<i>Arnoglossus laterna</i>	1	1	17	0	0
<i>Arnoglossus laterna</i>	1	1	19	0	0
<i>Arnoglossus laterna</i>	1	2	6	0,451	0,650655
<i>Arnoglossus laterna</i>	1	3	9	0,937	0,852894
<i>Arnoglossus laterna</i>	1	1	8	0	0
<i>Arnoglossus laterna</i>	1	2	4	0,562	0,810795
<i>Arnoglossus laterna</i>	1	2	5	0,5	0,721348
<i>Arnoglossus laterna</i>	1	1	6	0	0
<i>Arnoglossus laterna</i>	1	2	13	0,54	0,779055

Annexe E : Classification ascendante hiérarchique et métriques de diversité réalisées sur les contenus stomacaux.

Paires d'espèces		Isim ( $\delta^{13}\text{C}$ ; $\delta^{15}\text{N}$ )	Ines	StoN	StoW
<i>Buglossidium luteum</i>	<i>Callionymus lyra</i>	0.46 (0.82 ; 0.63)	0.77	0.72	0.56
<i>Arnoglossus laterna</i>	<i>Callionymus lyra</i>	0.13 (0.56 ; 0.26 )	0.99	0.7	0.34
<i>Arnoglossus laterna</i>	<i>Buglossidium luteum</i>	0.19 (0.69 ; 0.37)	0.97	0.75	0.56
<i>Callionymus lyra</i>	<i>Spondyliosoma cantharus</i>	0 (0.25 ; 0.44)	0	0.54	0.38
<i>Buglossidium luteum</i>	<i>Spondyliosoma cantharus</i>	0.03 (0.15 ; 0.62)	0.09	0.6	0.64
<i>Arnoglossus laterna</i>	<i>Spondyliosoma cantharus</i>	0 (0.01 ; 0.51)	0	0.6	0.43
<i>Gobius niger</i>	<i>Spondyliosoma cantharus</i>	0 (0.10 ; 0.54)	0	0.73	0.37
<i>Mullus surmuletus</i>	<i>Spondyliosoma cantharus</i>	0 (0.15 ; 0.05)	0	0.57	0.56
<i>Callionymus lyra</i>	<i>Sepia officinalis</i>	0.19 (0.62 ; 0.29)	1.00	0.07	0.01
<i>Buglossidium luteum</i>	<i>Sepia officinalis</i>	0.13 (0.71 ; 0.24)	0.51	0.06	0.18
<i>Spondyliosoma cantharus</i>	<i>Sepia officinalis</i>	0 (0.17 ; 0)	0	0.07	0.05
<i>Arnoglossus laterna</i>	<i>Sepia officinalis</i>	0 (0.42 ; 0.03)	0	0.22	0.5
<i>Gobius niger</i>	<i>Sepia officinalis</i>	0 (0.61 ; 0)	0	0.08	0.27
<i>Mullus surmuletus</i>	<i>Sepia officinalis</i>	0.48 (0.60 ; 0.73)	0.86	0.16	0.23
<i>Callionymus lyra</i>	<i>Gobius niger</i>	0.19 (0.73 ; 0.33)	0.72	0.79	0.6
<i>Buglossidium luteum</i>	<i>Gobius niger</i>	0.32 (0.89 ; 0.55)	0.83	0.71	0.5
<i>Arnoglossus laterna</i>	<i>Gobius niger</i>	0.18 (0.75 ; 0.24)	0.48	0.68	0.59
<i>Callionymus lyra</i>	<i>Mullus surmuletus</i>	0.12 (0.37 ; 0.40)	1.00	0.50	0.28
<i>Buglossidium luteum</i>	<i>Mullus surmuletus</i>	0.09 (0.43 ; 0.28)	0.59	0.55	0.77
<i>Arnoglossus laterna</i>	<i>Mullus surmuletus</i>	0.02 (0.24 ; 0.11)	0.04	0.73	0.66
<i>Gobius niger</i>	<i>Mullus surmuletus</i>	0 (0.44 ; 0)	0	0.57	0.52

Annexe F : Valeurs des indices de similarité isotopique, d'emboîtement isotopique et de Schoener.



Annexe G : Box plots des compositions  $\delta^{13}\text{C}$  pour chacune des principales espèces de poissons et de céphalopodes.

**PAIR WISE WILCOXON TEST SUR LES COMPOSITIONS ISOTOPIQUES**

**CARBONE**

	<i>Arnoglossus laterna</i>	<i>Buglossidium luteum</i>	<i>Callionymus lyra</i>	<i>Spondyliosoma cantharus</i>	<i>Gobius niger</i>	<i>Mullus surmuletus</i>
<i>Buglossidium luteum</i>	1					
<i>Callionymus lyra</i>	0,84	1				
<i>Spondyliosoma cantharus</i>	<b>3.4e-10</b>	<b>2.7e-7</b>	<b>5.7e-9</b>			
<i>Gobius niger</i>	1	1	0.86	<b>3.9e-07</b>		
<i>Mullus surmuletus</i>	0,13	0.84	0.67	<b>0.004</b>	0.12	
<i>Sepia officinalis</i>	0,16	0.84	0.84	<b>0.00005</b>	0.18	1

**AZOTE**

	<i>Arnoglossus laterna</i>	<i>Buglossidium luteum</i>	<i>Callionymus lyra</i>	<i>Spondyliosoma cantharus</i>	<i>Gobius niger</i>	<i>Mullus surmuletus</i>
<i>Buglossidium luteum</i>	0.26					
<i>Callionymus lyra</i>	<b>0.01</b>	<b>0.00017</b>				
<i>Spondyliosoma cantharus</i>	1	1	<b>0.00298</b>			
<i>Gobius niger</i>	<b>0.001</b>	1	<b>3.5e-06</b>	<b>0.04990</b>		
<i>Mullus surmuletus</i>	<b>0.01</b>	<b>0.01110</b>	1	<b>0.00999</b>	<b>0.00318</b>	
<i>Sepia officinalis</i>	<b>0.00017</b>	<b>0.00022</b>	<b>0.26074</b>	<b>9.3e-5</b>	<b>8.3e-5</b>	1

Annexe H : Tests de Wilcoxon par paires réalisés sur les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  entre les principales espèces de poissons et de céphalopodes.

Annexe I : Variabilité du régime spécifique et de la niche<sub>SCA</sub> pour les sept espèces de poissons et de céphalopodes comparée aux résultats observés en baie de Saint-Brieuc.

### **Synthèse bibliographique du régime et des niches alimentaires des espèces étudiées au regard des résultats observés en baie de Saint-Brieuc.**

*Arnoglossus laterna* - Le régime alimentaire de *A. laterna* était principalement composé de crustacés dans la zone d'étude, surtout des amphipodes et des caridés et, dans une moindre mesure, des mysidés. *A. laterna* est un prédateur actif qui se nourrit de proies en mouvement plutôt que d'espèces sédentaires (Darnaude et al., 2001 ; De Groot, 1971). Globalement, nos résultats sont en accord avec la littérature qui indique une dominance des crustacés dans le régime alimentaire d' *A. laterna* dans les eaux européennes [Schückel et al., 2012) (mer du Nord), Avşar, 1994 (Turquie), Gibson et Ezzi, 1980 (Ecosse), Fanelli et al., 2009 (Sicile), Cabral et al., 2002 (Portugal)]. Cependant, alors que ces études ont indiqué une importance relative et variable des poissons dans le régime alimentaire d' *A. laterna*, les poissons ont été considérés comme accidentels dans la zone d'étude, ce qui est en accord avec les résultats de Paulo-Martins et al. 2011 qui n'ont trouvé aucun poisson téléostéen dans des contenus stomacaux de poissons échantillonnés dans la baie de Cascais (Portugal). De même, les annélides ont été identifiés comme une proie secondaire dans certaines des études susmentionnées, et évalués comme une proie accidentelle dans la baie de Saint-Brieuc.

*Buglossidium luteum* - La sole jaune se nourrit principalement d'amphipodes, avec la valeur de MFI la plus élevée pour cette proie parmi les sept espèces de poissons et de céphalopodes, et dans une moindre mesure de caridés et d'annélides qui ont tous deux été considérés comme des proies accidentels. Schückel et al. (2012) ont également trouvé une dominance de crustacés (copepoda, amphipoda) dans le régime alimentaire de *B. luteum* en mer du Nord mais les copepoda étaient absents de l'estomac en baie de Saint-Brieuc. Dans plusieurs sites situés sur la côte française de la Manche orientale et du Golfe de Gascogne, Amara et al. (2004) ont observé que *B. luteum* se nourrissait principalement de crustacés, de polychètes et de mollusques, ces deux dernières proies étant très faiblement consommées en baie de Saint-Brieuc. Les cumacées, les ostracodes et les copépodes étaient les principaux composants des items crustacés ce qui contraste avec l'importance des amphipodes en baie de Saint-Brieuc et en mer du Nord (Schückel et al., 2012). Amara et al. (2004) ont également montré une certaine différence géographique avec une gamme plus large de proies dans le Golfe de Gascogne que dans la Manche orientale, confirmant que le régime alimentaire peut dépendre du site.

*Callionymus lyra* – Le Callionyme s'est nourri de la plus large gamme de proies dans notre étude, les amphipodes, les bivalves et les brachyours étant les principaux composants de son régime, les autres constituant des éléments accidentels. Les résultats sont contrastés entre les études pour cette espèce qui tend à adopter une stratégie d'alimentation généraliste. Nos résultats sont en partie en accord avec Griffin et al. (2012) qui ont montré que *C. lyra* se nourrissait principalement de décapodes, d'amphipodes et dans une moindre mesure de polychètes dans quatre régions de la Manche orientale et du sud de la mer du Nord autour du Royaume-Uni. López-Jamar et al. (1984) ont observé un schéma similaire sur la côte nord-ouest de l'Espagne, tandis que King et al. (1994) ont mis en évidence une dominance des polychètes dans la baie de Galway (Irlande) et que Van Der Veer et al. (1990) et Klimpel et al. (2003) ont souligné la contribution principale des échinodermes. Ces différentes études suggèrent que *C. lyra* présente une stratégie d'alimentation opportuniste en se nourrissant des proies les plus disponibles (Griffin et al., 2012).

*Gobius niger* - Les amphipodes, les bivalves et les caridés étaient les principaux items identifiés dans le régime alimentaire du Gobie noir, tandis que les annélides et les gastéropodes constituaient des proies accidentelles. Ceci est conforme aux résultats de Filiz et Toğulga (2009) dans la mer Égée qui ont montré que *G. niger* se nourrissait principalement de mollusques et de crustacés (90,47% du régime), et dans une moindre mesure de polychètes. Ces trois proies appartiennent aux deux premiers rangs des proies dans la plupart des études portant sur le régime alimentaire de *G. niger* dans diverses régions du nord et du sud de l'Europe (De Casabianda et Kiener, 1969 ; Filiz et Toğulga, 2009 ; Labropoulou et Markakis, 1998 ; McGrath, 1974 ; Vaas et al., 1975) tandis que certaines études ont souligné l'importance variable des poissons téléostéens (Fjøsne, 1996 ; Vaas et al., 1975).

*Mullus sumuletus* - Le Rouget se nourrissait principalement d'amphipoda, de caridae et de mysida. Dans la

mer Adriatique, Pavičić et al. (2018) ont pointé une dominance de crustacés décapodes, de bivalves et de polychètes, avec des contributions limitées d'amphipodes tandis que les résultats de Derbal et al. (2010) étaient plus cohérents avec notre étude, montrant que les amphipodes et les mysidés étaient les proies principales sur la côte algérienne. Labropoulou et al. (1997) ont montré que le régime alimentaire était dominé par les crustacés mais qu'il variait selon les saisons : les décapodes étaient plus importants en été, tandis que les amphipodes dominaient en hiver et au printemps, ce qui correspond à nos résultats. Ces trois dernières études ont également mis en évidence une contribution limitée des annélides et des bivalves. Le rouget était caractérisé par la plus faible diversité de proies, ce qui est cohérent avec la stratégie d'alimentation spécialisée soulignée par Labropoulou et al. (1997), mais le nombre d'individus échantillonnés (n=6) peut avoir influencé cette faible diversité de proies par rapport aux autres espèces.

*Spondyliosoma cantharus* - La Dorade grise s'est principalement nourrie d'amphipodes et d'annélides dans la baie de Saint-Brieuc. Cinq autres éléments ont été identifiés comme des éléments accidentels, ce qui place l'espèce dans la deuxième gamme de diversité des proies. Gonçalves et Erzini (1998) et Jakov et al. (2006) ont trouvé des résultats cohérents avec nos résultats et ont souligné que les hydrozoaires, éléments absents des estomacs dans notre étude, étaient également une proie importante sur la côte sud-ouest du Portugal et dans le centre-est de l'Adriatique centrale. Quéro et Vayne (1998) ont trouvé des résultats similaires mais ont également montré une contribution importante d'*Enteromorpha sp.* dans le régime alimentaire.

*Sepia officinallis* – Dans notre étude, le régime alimentaire de la Seiche se compose principalement de poissons et de caridés, tandis que quelques brachyours ont été observés dans les estomacs. Alves et al. (2006) ont identifié les poissons et les crustacés comme items préférentiels sur la côte sud du Portugal, tout comme Castro et Guerra (1989) dans l'ouest de l'Espagne, Le Mao (1985) dans l'ouest de l'Angleterre, Blanc et al. (1998) dans le Golfe du Morbihan, et Pinczon du Sel et al. (2000) dans le nord du Golfe de Gascogne. L'indice de vacuité était important pour *S. officinallis* (42%). L'échantillonnage de jour peut avoir influencé cette faible proportion d'estomacs pleins mais Alves et al. (2006) ont trouvé des résultats similaires en échantillonnant de nuit. Nos résultats doivent être interprétés avec prudence en raison du faible nombre d'estomacs disponibles pour les analyses.

## Références:

- Alves, D.M., Cristo, M., Sendão, J., Borges, T.C., 2006. Diet of the cuttlefish *Sepia officinallis* (Cephalopoda: Sepiidae) off the south coast of Portugal (eastern Algarve). *J. Mar. Biol. Ass.* 86, 429–436. <https://doi.org/10.1017/S0025315406013312>
- Amara, R., Mahé, K., LePape, O., Desroy, N., 2004. Growth, feeding and distribution of the solenette *Buglossidium luteum* with particular reference to its habitat preference. *Journal of Sea Research* 51, 211–217. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2003.08.002>
- Avşar, D., 1994. Diel diet and feeding behaviour of Scadfish (*Arnoglossus laterna* VALBAUM, 1792) in the Bay of Mersin. *Acta Adriatica* 34, 89–101.
- Blanc, A., Du Sel, G.P., Daguzan, J., 1998. HABITAT AND DIET OF EARLY STAGES OF *SEPIA OFFICINALIS* L. (CEPHALOPODA) IN MORBIHAN BAY, FRANCE. *Journal of Molluscan Studies* 64, 263–274. <https://doi.org/10.1093/mollus/64.3.263>
- Cabral, H.N., Lopes, M., Loeper, R., 2002. Trophic niche overlap between flatfishes in a nursery area on the Portuguese coast. *Sci. Mar.* 66, 293–300. <https://doi.org/10.3989/scimar.2002.66n3293>
- Castro, B.G., Guerra, A., 1989. Feeding Pattern of *Sepia Officinallis* (Cephalopoda: Sepiodidea) In The Ria De Vigo (Nw Spain). *J. Mar. Biol. Ass.* 69, 545–553. <https://doi.org/10.1017/S0025315400030952>
- Darnaude, A.M., Harmelin-Vivien, M.L., Salen-Picard, C., 2001. Food partitioning among flatfish (Pisces: Pleuronectiforms) juveniles in a Mediterranean coastal shallow sandy area. *J. Mar. Biol. Ass.* 81, 119–127. <https://doi.org/10.1017/S0025315401003460>
- De Casabianda, M.-L., Kiener, A., 1969. GOBIIDÉS DES ÉTANGS CORSES: SYSTÉMATIQUE, ÉCOLOGIE, RÉGIME ALIMENTAIRE ET POSITION DANS LES CHAÎNES TROPHIQUES. *Vie et Milieu, Observatoire Océanologique - Laboratoire Arago* 611–634.
- De Groot, S.J., 1971. On the interrelationships between morphology of the alimentary tract, food and feeding behaviour in flatfishes (pisces: pleuronectiformes). *Netherlands Journal of Sea Research* 5, 121–196. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(71\)90008-1](https://doi.org/10.1016/0077-7579(71)90008-1)
- Derbal, F., Slatni, S., Kara, H., 2010. Feeding variations of the striped red mullet *Mullus surmuletus* (Mullidae) off eastern coast of Algeria. *Cybiurn* 34, 373–380.
- Fanelli, E., Badalamenti, F., D'Anna, G., Pipitone, C., 2009. Diet and trophic level of scadfish *Arnoglossus laterna* in the

- southern Tyrrhenian Sea (western Mediterranean): contrasting trawled versus untrawled areas. *J. Mar. Biol. Ass.* 89, 817–828. <https://doi.org/10.1017/S0025315409000137>
- Filiz, H., Toğulga, M., 2009. Age and growth, reproduction and diet of the black goby, (*Gobius niger*) from Aegean Sea, Turkey. *JFS.com*. <https://doi.org/10.3153/jfscom.2009030>
- Fjøsne, K., 1996. Dietary composition and the potential of food competition between 0-group cod (*Gadus morhua*L.) and some other fish species in the littoral zone. *ICES Journal of Marine Science* 53, 757–770. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0097>
- Gibson, R.N., Ezzi, I.A., 1980. The biology of the scaldfish, *Arnoglossus laterna* (Walbaum) on the west coast of Scotland. *J Fish Biology* 17, 565–575. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02788.x>
- Gonçalves, J., Erzini, K., 1998. Feeding habits of the two-banded sea bream (*Diplodus vulgaris*) and the Black Sea bream (*Spondyliosoma cantharus*) (Sparidae) from the south-west coast of Portugal. *Cybiurn: international journal of ichthyology* 22, 245–254.
- Griffin, R., Pearce, B., Handy, R.D., 2012. Dietary preference and feeding selectivity of common dragonet *Callionymus lyra* in U.K. *Journal of Fish Biology* 81, 1019–1031. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03375.x>
- Jakov, D., Lipej, L., Glamuzina, B., Bartulovic, V., 2006. Diet of *Spondyliosoma cantharus* and *Diplodus puntazzo* (Sparidae) in the Eastern Central Adriatic. *Cybiurn* 30, 115–122.
- King, P.A., Fives, J.M., McGrath, D., 1994. Reproduction, growth and feeding of the dragonet, *Callionymus lyra* (Teleostei: Callionymidae), in Galway Bay, Ireland. *J. Mar. Biol. Ass.* 74, 513–526. <https://doi.org/10.1017/S0025315400047639>
- Klimpel, S., Seehagen, A., Palm, H.W., 2003. Metazoan parasites and feeding behaviour of four small-sized fish species from the central North Sea. *Parasitology Research* 91, 290–297. <https://doi.org/10.1007/s00436-003-0957-8>
- Labropoulou, M., Machias, A., Tsimenides, N., Eleftheriou, A., 1997. Feeding habits and ontogenetic diet shift of the striped red mullet, *Mullus surmuletus* Linnaeus, 1758. *Fisheries Research* 31, 257–267. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(97\)00017-9](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(97)00017-9)
- Labropoulou, M., Markakis, G., 1998. Morphological-dietary relationships within two assemblages of marine demersal fishes. *Environmental Biology of Fishes* 51, 309–319. <https://doi.org/10.1023/A:1007445112309>
- Le Mao, P., 1985. Peuplements piscicoles et teuthologiques du bassin maritime de la Rance : impact de l'aménagement marémoteur. Université de Rennes1 / ENSA Rennes - Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes.
- López-Jamar, E., Iglesias, J., Otero, J.J., 1984. Contribution of infauna and mussel-raft epifauna to demersal fish diets. *Marine Ecology Progress Series* 15, 13–18.
- McGrath, D., 1974. Preliminary Studies on the Feeding of *Gobius Niger* (L) and *Gobius Flavescens* (Fabricius) (Pisces, Gobiidae) in the Northern Baltic Proper. Askö Laboratory, University of Stockholm, Sweden.
- Paulo-Martins, C., Vinagre, C., Silva, A., Cabral, H., 2011. Variation of diet and food consumption of the scaldfish *Arnoglossus laterna*(Walbaum, 1792): Diet of scaldfish. *Journal of Applied Ichthyology* 27, 977–983. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01742.x>
- Pavičić, M., Šiljić, J., Jurica, D.B., Matic-Skoko, S., 2018. Feeding habits of the striped red mullet, *Mullus surmuletus* in the eastern Adriatic Sea 14.
- Pinczon du Sel, G., Blanc, A., Daguzan, J., 2000. The diet of the cuttlefish *Sepia officinalis* L. (mollusca: cephalopoda) during its life cycle in the Northern Bay of Biscay (France): *Aquat. sci.* 62, 167–178. <https://doi.org/10.1007/PL00001329>
- Quéro, J.C., Vayne, J.J., 1998. Les fruits de la mer et les plantes marines des pêches françaises. Delachaux et Niestlé.
- Schückel, S., Sell, A.F., Kröncke, I., Reiss, H., 2012. Diet overlap among flatfish species in the southern North Sea. *Journal of Fish Biology* 80, 2571–2594. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03309.x>
- Vaas, K.F., Vlasblom, A.G., De Koeijer, P., 1975. Studies on the black Goby (*Gobius Niger*, Gobiidae, pisces) in the veerse meer, SW Netherlands. *Netherlands Journal of Sea Research* 9, 56–68. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(75\)90022-8](https://doi.org/10.1016/0077-7579(75)90022-8)
- Van Der Veer, H.W., Creutzberg, F., Dapper, R., Duineveld, G.C.A., Fonds, M., Kuipers, B.R., Van Noort, G.J., Witte, J.I.J., 1990. On the ecology of the dragonet *Callionymus lyra* L. in the southern North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 26, 139–150. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(90\)90063-M](https://doi.org/10.1016/0077-7579(90)90063-M)





## Réserve Naturelle BAIE DE SAINT-BRIEUC

### Réserve Naturelle Nationale de la Baie de Saint Briec

site de l'Etoile

22120 Hillion

02.96.32.31.40

anthony.sturbois@espaces-naturels.fr

http://www.reservebaiedesaintbriec.com

Référence :

A. Sturbois, A. Cozic, G. Schaal, N. Desroy, P. Riera, O. Le Pape, P. Le Mao, A. Ponsero, A. Carpentier, 2022, Analyses du réseau et des niches trophiques au sein des assemblages de poissons et de céphalopodes de la baie de Saint-Brieuc (Manche occidentale, France). Réserve naturelle nationale de la baie de Saint-Brieuc, 64 pages.



Coordonné par :



Financé et soutenu par :



L'évaluation des flux de matière et des interactions inter- et intra-sécifiques dans les réseaux trophiques est importante pour comprendre le fonctionnement écologique des baies et des estuaires caractérisés par une grande diversité de producteurs et de consommateurs primaires, y compris de prédateurs. Les espèces de poissons et de céphalopodes et leur réseau alimentaire ont été étudiés à travers un réseau de 24 stations subtidales peu profondes dans la baie de Saint-Brieuc en utilisant des analyses d'assemblages, d'isotopes stables et de contenu stomacaux. La communauté était composée de 21 taxons, huit espèces représentant 94,4% de l'abondance totale. Des variations de compositions et d'abondances ont été observées parmi les trois assemblages identifiés : l'un principalement limité aux stations les moins profondes, les deux autres plus profonds dont un caractérisant un faciès appauvri. La POM marine et la SOM étaient les bases les plus probables du réseau trophique en ce qui concerne la gamme  $\delta^{13}\text{C}$  chez les poissons et céphalopodes sans différence entre les assemblages. Les amphipodes étaient la principale proie dans les estomacs, ce qui a conduit à des chevauchements de régime significatifs entre les espèces de poissons, avec quelques variations liées à des proies moins dominantes. *Sepia officinalis* était caractérisé par un régime unique et des valeurs très faibles de chevauchement alimentaire. Des contrastes dans les compositions isotopiques et des chevauchements de niche entre les espèces ont été mis en évidence dans l'espace  $\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$ . *Callionymus lyra* et *Buglossidium luteum*, caractérisés par les niches les plus grandes dans l'espace isotopique, englobaient la niche des autres espèces, à l'exception de la singulière *Spondyliosoma cantharus* appauvrie en  $^{13}\text{C}$ . L'association d'analyses d'assemblages taxonomiques, de contenus stomacaux et d'isotopes stables a permis de mettre en évidence l'utilisation des ressources et les voies de transfert trophiques. Les contrastes taxonomiques des assemblages démersaux de poissons et de céphalopodes présents à différentes profondeurs n'impliquent pas de différences dans l'utilisation des ressources trophiques dans cet écosystème côtier peu profond sous influence anthropique.



### Saint-Brieuc Agglomération

5 rue du 71<sup>ème</sup> RI

22000 St-Brieuc

Téléphone : 02 96 77 20 00

Site : saintbrieuc-agglo.fr

Email : accueil@sbaa.fr



### VivArmorNature

Espace d'Entreprises Keraia

18 rue du Sabot - Bat. C

22400 Ploufragan

Téléphone : 02 96 33 10 57

Site : vivarmor.fr

Email : vivarmor@orange.fr