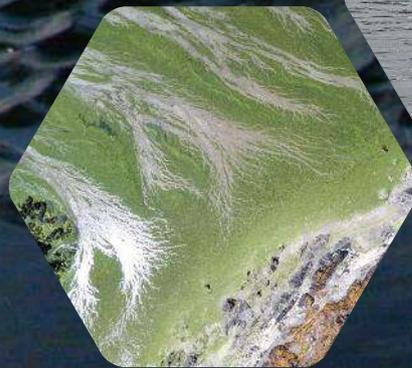


Réserve Naturelle BAIE DE SAINT-BRIEUC



Importance de l'échelle d'étude dans la caractérisation du réseau trophique, l'évaluation des impacts anthropiques et l'estimation de la capacité de charge. Apports de la modélisation ECOPATH (Baie de Saint-Brieuc, Manche occidentale)



Sommaire

1- Introduction	5
2- Matériels et Méthodes	11
2.1- Présentation du site d'étude : La baie de Saint-Brieuc	13
2.1.1- Description générale	13
2.1.2- Caractéristiques physiques	13
2.1.3- Caractéristiques biologiques	13
2.1.4- Pressions et menaces	13
2.2- Présentation d'ECOPATH	14
2.2.1- Principes généraux	14
2.2.2- Equations	14
2.2.3- Entrées du modèle	15
2.2.4- Sorties du modèle	15
2.3- Présentation du modèle de la baie de Saint-Brieuc	17
2.3.1- Zone modélisée et généralités	17
2.3.2- Boîtes trophiques et activités anthropiques	17
2.4- Présentation du sous-modèle fond de baie de Saint-Brieuc	21
2.4.1- Zone modélisée	21
2.4.2- Boîtes trophiques et activités anthropiques	21
3. Résultats	25
3.1- Equilibrage et validation	27
3.1.1- Modèle global	27
3.1.1- Sous-modèle	29
3.2- Production primaire	29
3.2.1- Sources	29
3.2.2- Devenir	29
3.2.3- Consommation	31
3.3.1- Les compartiments faunistiques	31
3.3.2- Devenir	33
3.4- Consommation de l'avifaune	33
3.5- Bilan du réseau trophique	35
4- Discussion	37
4.1- Les limites des modèles	39
4.1.1- Les limites de la conceptualisation ECOPATH	39
4.1.2- Les limites des données disponibles	39
4.2- Hétérogénéité spatiale des groupes trophiques	40
4.3- Une superposition d'impasses trophiques	41
4.3.1- Algues vertes : impasse trophique et compétition avec le phytoplancton	41
4.3.2- Mytiliculture : impasse trophique et capacité de charge	42
4.3.3- Espèces introduites : impasse trophique et compétition avec les suspensivores	43
4.4- Avifaune : Importance et stabilité de la consommation	44
5- Conclusion	47
6- Bibliographie	51
Annexes	59



1

Introduction





Introduction

Les milieux marins et côtiers sont le siège de nombreux processus biologiques et écologiques essentiels à l'équilibre de la biosphère et sont à l'origine de nombreux services écosystémiques : séquestration de carbone, la protection côtière, la production de biomasse ou encore l'épuration des eaux. Ces écosystèmes sont de plus en plus menacés par les changements globaux et les activités anthropiques (Claudet et Fraschetti, 2010). Les milieux côtiers, à l'interface terre-mer, sont particulièrement touchés par différentes pressions : fragmentation et pertes d'habitats, changement climatique, pollution, invasions biologiques, surexploitation (Gamfeldt *et al.*, 2015). Ces stress peuvent entraîner des modifications importantes de l'environnement à l'origine de l'érosion de la biodiversité, l'eutrophisation, la modification des cycles de nutriments et des réseaux trophiques (Claudet et Fraschetti, 2010). Les stress anthropiques et les problématiques de dégradation qui leurs sont associées sont d'autant plus forts que la population humaine vivant près des côtes est en augmentation constante (Airoldi et Beck, 2008) : à ce jour, environ 40% de la population mondiale réside dans un rayon de 100 km des côtes (Ward *et al.*, 2020).

Avec l'augmentation des populations humaines sur le littoral, la demande en ressources côtières, et les stress anthropiques, sont de plus en plus importants. Ces impacts ont des conséquences sur la diversité et le fonctionnement des écosystèmes et de facto sur les services écosystémiques rendus comme la production aquacole et la conchyliculture (Gamfeldt *et al.*, 2015). En effet, Worm *et al.* (2006) ont constaté qu'une richesse spécifique des communautés plus importante permet une plus grande variété de fonctions écosystémiques.

Malgré l'importance de ces écosystèmes (Ward *et al.*, 2020), le manque de connaissance sur leur fonctionnement (Gamfeldt *et al.*, 2016) constitue un frein à leur préservation et à la quantification des effets des différents facteurs de menaces impactant leur conservation (Claudet et Fraschetti, 2010).

De par les pressions qu'elle supporte, la baie de Saint-Brieuc illustre cette problématique. Son originalité est toutefois d'abriter un site classé en réserve naturelle depuis 1998 pour assurer la conservation des oiseaux migrateurs et hivernants. La Réserve naturelle nationale de la baie de Saint-Brieuc est co-gérée par Saint-Brieuc Agglomération et l'association VivArmor Nature. Elle comprend une diversité importante d'habitats distribués sur les anses d'Yffiniac et de Morieux (1140 ha) : dunes, prés salés, estuaires, estran sablo-vaseux. C'est un site à haute productivité, notamment par l'abondance et la diversité de la macrofaune benthique du fond de baie, qui constitue la base du réseau trophique pour les prédateurs supérieurs tels que les oiseaux et les poissons (Ponsero *et al.*, 2021, Sturbois *et al.*, 2021b, Sturbois *et al.*, 2016). Il s'agit d'un site essentiel d'alimentation, d'escale migratoire et d'hivernage pour les oiseaux marins, en particulier pour les limicoles et les anatidés (Sturbois et Ponsero, 2018, Ponsero et Le Mao, 2011). C'est également le lieu d'activités anthropiques importantes telle que la conchyliculture, la pêche embarquée et à pied, et les activités portuaires.

Parmi les objectifs à long terme de la réserve naturelle, celui de garantir l'apport de connaissances sur la fonctionnalité de l'écocomplexe baie de Saint-Brieuc a permis la



mise en place du programme ResTroph depuis 2018 (Sturbois, 2021). Ce programme de recherche a pour objectif l'étude de l'évolution et du fonctionnement des habitats benthiques de substrat meuble du fond de la baie. Il s'articule autour de quatre axes principaux :

- Caractérisation des communautés benthiques et de leur évolution au cours des trois dernières décennies (Sturbois *et al.*, 2021a, Sturbois *et al.*, 2021b).
- Caractérisation de la communauté de poissons et de céphalopodes, du rôle de nourricerie, et du fonctionnement trophique au sein de la partie subtidale de la zone d'étude (en cours).
- Caractérisation du réseau trophique de cette baie, rôle des prés salés et impacts des marées vertes sur le réseau trophique intertidal (Sturbois *et al.*, 2022).
- Modélisation trophique (objet de la présente étude) et intégration des nouvelles connaissances dans les processus de gouvernance (en cours).

Les premiers résultats obtenus dans le cadre de ResTroph ont montré des modifications récentes des assemblages benthiques en domaine subtidal, en lien notamment avec les activités d'exploitation de la Coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*) à la drague et l'eutrophisation : homogénéisation des habitats, augmentation d'espèces opportunistes comme *Varicorbula gibba*, diminution d'espèces sensibles (Sturbois *et al.*, 2021a). Des changements taxonomiques et fonctionnels locaux ont aussi été observés en milieu intertidal, particulièrement au bas de l'estran. Ces changements peuvent être associés à des mécanismes naturels et anthropiques tels que l'hydrodynamisme et les mouvements sédimentaires. Malgré quelques évolutions taxonomiques, la partie intertidale présentait une stabilité des propriétés fonctionnelles à l'échelle de la communauté (Sturbois *et al.*, 2021b).

Ces résultats pointent la nécessité de comprendre plus précisément le fonctionnement de la baie et les différentes pressions qui agissent sur les communautés, afin d'améliorer la conservation de ces dernières. L'objectif de cette étude est de réaliser une évaluation quantitative du réseau trophique, et de l'utilisation des différentes sources de production primaire (phytoplancton, microphytobenthos, végétation des prés salés, algues vertes) par les différents compartiments animaux (invertébrés benthiques naturels, invasifs et élevés, niveaux trophiques supérieurs) ainsi que par l'exploitation halieutique (pêche et conchyliculture).

La modélisation est un moyen pertinent d'étudier un écosystème et de comprendre son fonctionnement (Le Loc'h, 2004). Le logiciel ECOPATH est un outil simple de modélisation (Polovina, 1984, Christensen et Pauly, 1992), largement utilisé dans le domaine de l'écologie trophique marine (Heymans *et al.*, 2016, <https://ecopath.org/>). La modélisation ECOPATH est utilisée, sur la base des connaissances existantes, pour construire une représentation simple et la plus complète possible du réseau trophique (Christensen et Pauly, 1992, Christensen *et al.*, 2005). Les modèles sont des représentations possibles et cohérentes des écosystèmes, des producteurs primaires aux niveaux trophiques supérieurs, fondées sur un bilan et une synthèse de connaissances interdisciplinaires (Christensen et Pauly, 1992). L'utilisation d'ECOPATH permet de répondre à des questions scientifiques variées telles que la gestion des pêches et de leurs impacts sur l'écosystème (Christensen *et al.*, 2005, Heymans *et al.*, 2016, Araújo *et al.*, 2008), l'effet de la conchyliculture ou d'invasions biologiques (Arbach Leloup *et al.*, 2008), ou encore l'efficacité d'aires marines protégées (Valls *et al.*, 2012).

Un modèle « global » et un « sous-modèle » du fond de baie ont été construits pour



répondre aux quatre grandes questions adressées par les gestionnaires de la réserve naturelle : Quelle part de matière organique est utilisée par les activités de production (cultures de moules) et les organismes introduits et invasifs (crépidule, huître creuse) en comparaison des organismes naturels ? Comment les politiques sanitaires locales de ramassage des algues vertes influencent le système ? Quelle quantité de matière est exportée via l'avifaune ?



2

Matériels et Méthodes



Réserve Naturelle Nationale de la Baie de Saint-Brieuc

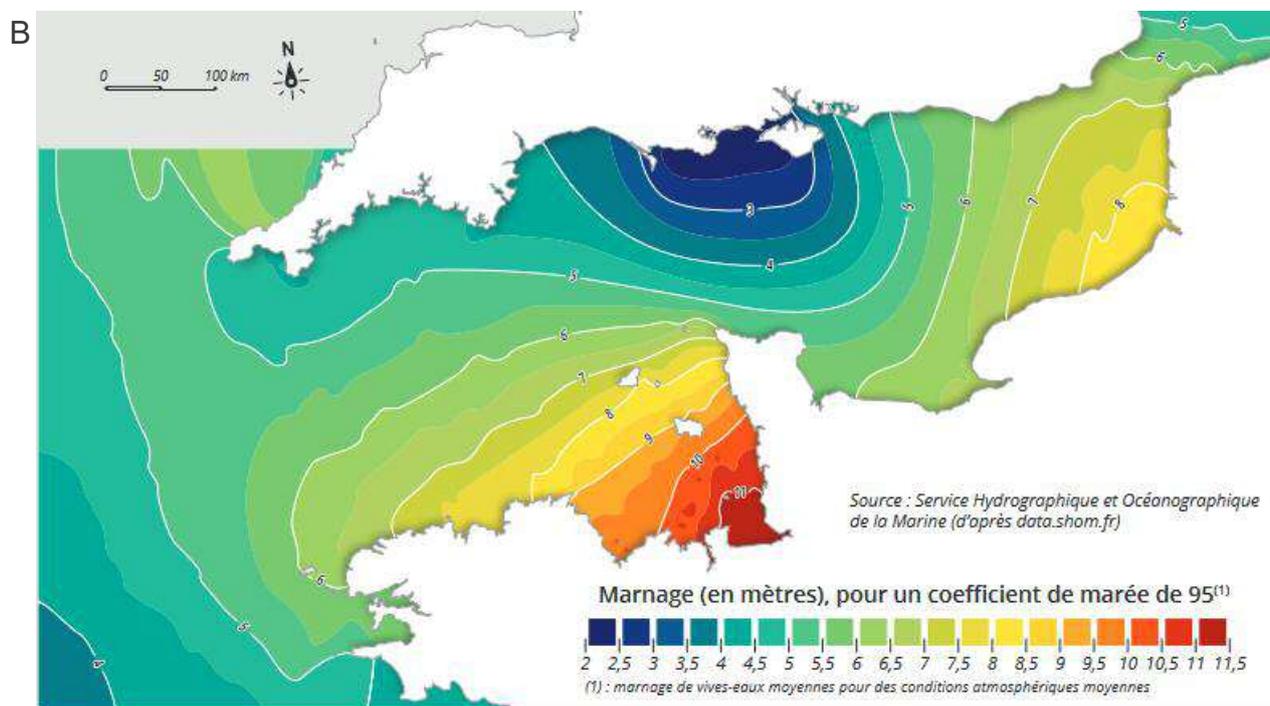
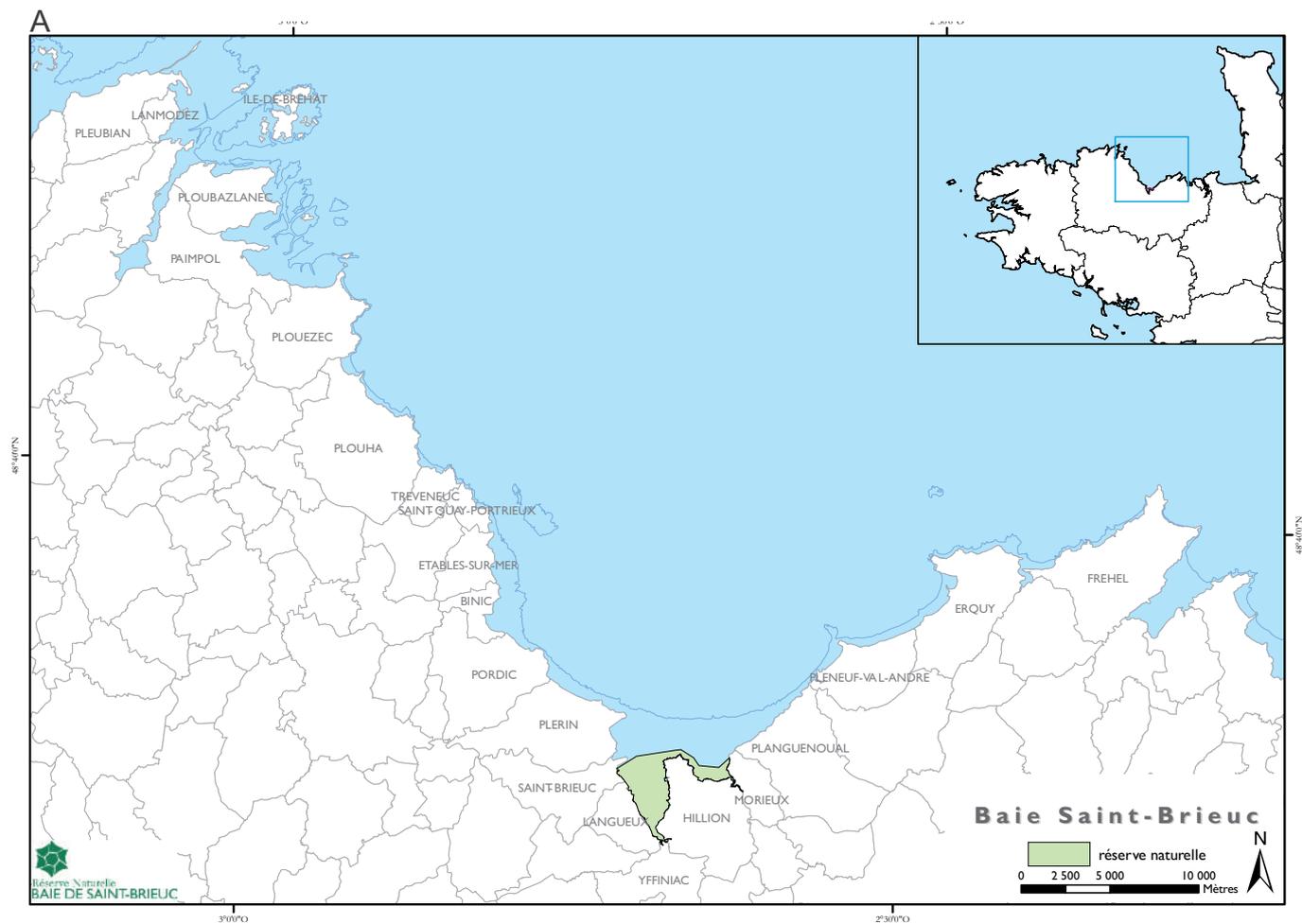


Fig. I - A : Localisation de la baie de Saint-Brieuc et de la réserve naturelle. La ligne bleue correspond au niveau des plus basses mers (Ponsero et al., 2019a).

B : Marnage en mètres en Manche (Le Mao et al., 2019).

2.1 Présentation du site d'étude : La baie de Saint-Brieuc

2.1.1 Description générale

La baie de Saint-Brieuc, située dans les côtes d'Armor à l'ouest du Golfe normand-breton, est délimitée à l'ouest par l'archipel de Bréhat et à l'est par le cap Fréhel (Figure 1 A). Le fond de la baie est constitué de l'anse d'Yffiniac et de l'anse de Morieux qui représentent 2 900 ha d'estran en partie classé en réserve naturelle (1 140 ha) et site Natura 2000. Un pré salé de 125 ha colonise les secteurs abrités de l'anse d'Yffiniac (Sturbois et Bioret, 2018) ainsi que 7,5 ha de dunes sur le site de Bon Abri, dans l'anse de Morieux (Ponsero *et al.*, 2019a).

2.1.2 Caractéristiques physiques

La baie de Saint-Brieuc est un système mégatidal. Le marnage avoisine les 13 mètres lors des grandes marées et laissant apparaître un large estran (Figure 1 B). La vitesse des courants en baie n'excède pas $0,4 \text{ m.s}^{-1}$ (Le Mao *et al.*, 2019).

Les apports terrestres, par les estuaires et les rivières, ainsi que la température moyenne et la profondeur moyenne relativement faibles de la baie, constituent des conditions idéales pour l'installation de nombreuses espèces.

2.1.3 Caractéristiques biologiques

La baie de Saint-Brieuc est un système productif. La macrofaune benthique y est abondante et diversifiée avec des gisements importants de coquille Saint-Jacques (Fifas et Caroff, 2014 COSB) et de coques (*Cerastoderma edule*) notamment (Ponsero *et al.*, 2021).

Cette diversité et cette abondance de la faune benthique permettent de soutenir les niveaux trophiques supérieurs, en particulier l'avifaune qui utilise ce site comme zone de repos et d'alimentation (Ponsero *et al.*, 2021). La baie constitue en effet un site d'importance nationale et internationale selon les espèces, pour l'hivernage des limicoles et anatidés (1% de la population hivernante française et 1% de la population hivernante mondiale, Sturbois et Ponsero, 2018). Enfin, la baie de Saint-Brieuc abrite le deuxième plus vaste ensemble de prés salés de la côte Nord-Armoricaine. Ce milieu joue le rôle de nourricerie pour des espèces de poissons, dont certaines d'intérêt commercial, comme le bar (Sturbois *et al.*, 2016).

2.1.4 Pressions et menaces

Deux espèces à dynamiques invasives ont été introduites en baie de Saint-Brieuc. L'huître creuse (*Magallana gigas*) (Figure 2 A) a été introduite dans les années 60 pour la conchyliculture après les effondrements des populations des espèces indigènes (Miossec *et al.*, 2009). La crépidule (*Crepidula fornicata*) a été introduite en Europe par le transport maritime lors des débarquements de la seconde guerre mondiale. En baie, elle a été accidentellement introduite en même temps que l'huître creuse (Blanchard, 1995).

La baie de Saint-Brieuc accueille des activités importantes de pêche et de conchyliculture. Les moules (*Mytilus edulis*) sont élevées sur bouchots et sur cordes : environ 93 km de bouchot sont installés sur environ 300 ha en intertidal (Figure 3) et 10 filières en subtidal. Il y a également une activité de pêche amateur et professionnelle de coquillages (coques, palourdes, coquilles Saint-Jacques). La réserve naturelle a contribué à la mise en



Fig. 2- A :
Huîtres creuses près d'une moulière.
B : Colonie de crépidules



place d'un secteur de non-pêche destiné à protéger les zones de naissains de coque dans l'Anse d'Yffiniac, et fourni une évaluation annuelle du gisement utilisée par les autorités pour moduler l'effort de pêche (Ponsero *et al.*, 2019b).



Fig. 3 : Mytiliculture en baie de Saint-Brieuc



Fig. 4 : Proliférations d'algues vertes

Enfin la baie de Saint-Brieuc est connue pour ses phénomènes importants et réguliers de prolifération d'algues vertes dû à l'eutrophisation du milieu (Charlier *et al.*, 2006) (Figure 4).

2.2 Présentation d'ECOPATH

2.2.1 Principes généraux

ECOPATH permet l'analyse du fonctionnement d'un écosystème sur une période donnée par la modélisation des flux trophiques entre différents compartiments ou boîtes trophiques définies préalablement. Une boîte est un ensemble d'espèces considérées comme ayant les mêmes paramètres de production et de consommation, et qui ont les mêmes prédateurs et/ou proies (Christensen *et al.*, 2005, Heymans *et al.*, 2016). Le modèle doit être équilibré, c'est-à-dire que pour chaque boîte trophique, les flux entrants de matière doivent être égaux aux flux sortants et les échanges vers l'extérieur limités (Christensen *et al.*, 2005).

2.2.2 Equations

Le modèle est basé sur deux équations principales de conservation de la matière (Christensen et Pauly, 1992). La première équation est l'équation de production ou d'équilibre des flux de biomasse. Pour chaque groupe trophique i :

Production i = Captures de pêche i + Mortalité par prédation i + Autres mortalités i
Ou :

$$\left(\frac{P}{B}\right)_i \cdot B_i \cdot EE_i - \sum_{j=1}^n \left(\frac{C}{B}\right)_j \cdot B_j \cdot DC_{i,j} - Y_i = 0$$

Avec pour chaque groupe i (la signification des termes est présentée en 2.2.3) :

$\left(\frac{P}{B}\right)_i$ = Production sur biomasse, B_i = Biomasse, EE_i = Efficacité écotrophique,

$\left(\frac{C}{B}\right)_j$ = Taux de consommation en fonction de la biomasse,

$DC_{i,j}$ = Proportion que représente une proie i dans le régime alimentaire d'un prédateur j

Y_i = Captures de pêche.



La deuxième équation sur laquelle est basé le modèle ECOPATH est l'équation de consommation :

$$\text{Consommation } i = \text{Production } i + \text{Respiration } i + \text{Nourriture non assimilée } i$$

2.2.3 Entrées du modèle

Les informations qui suivent sur les paramètres du modèle sont tirées de Christensen et Pauly (1992) et de Christensen *et al.* (2005). L'unité utilisée diffère suivant les modèles masse humide, masse sèche, masse en équivalent carbone, par unité de surface. Les modèles sont généralement construits sur une année de référence. Les données à fournir comme paramètres d'entrées sont les suivantes : la biomasse B, le ratio production sur biomasse P/B, le ratio consommation sur biomasse C/B, l'efficacité écotrophique EE. Parmi ces quatre paramètres, trois au minimum doivent être renseignés dans le logiciel.

Le paramètre P/B est un terme de productivité exprimé en an^{-1} . Il correspond au taux de mortalité totale instantanée d'un groupe sous l'équilibre du modèle, soit à un taux de renouvellement de la biomasse.

Le C/B est un terme de consommation, exprimé en an^{-1} . Ce ratio correspond au taux de consommation d'un groupe, soit la quantité de matière consommée en fonction de la biomasse.

Si un des deux ratios n'est pas connu, il est possible de rentrer le ratio production sur consommation ou efficacité de conversion alimentaire brute (P/C) qui permet, avec un des deux autres ratios, d'estimer le troisième. Le paramètre P/C est adimensionnel. Il représente l'efficacité de conversion brute, c'est-à-dire la proportion de la consommation d'un groupe qui va être utilisée pour sa production.

L'efficacité écotrophique (EE) correspond à la part consommée et/ou pêchée et/ou exportée de la production totale d'un groupe, et est donc adimensionnel. Une efficacité écotrophique égale à 0 signifie que le groupe ne fait pas l'objet de prédation ni de capture de pêche. A l'inverse, une efficacité écotrophique égale à 1 signifie que toute la biomasse produite par le groupe est utilisée.

D'autres paramètres doivent être renseignés dans le logiciel : les taux de captures Y, les taux de migration (émigration ou immigration), le taux de non-assimilation des aliments (valeur par défaut à 0,2). Enfin, la matrice des régimes alimentaires, qui correspond à la proportion que chaque type de proies dans le régime alimentaire d'un prédateur, doit être renseignée dans le logiciel pour chaque boîte trophique.

2.2.4 Sorties du modèle

Une fois les paramètres renseignés dans le logiciel et le modèle équilibré, ECOPATH effectue différents calculs de paramètres et d'indices pour analyser le réseau trophique. La première série de paramètres que calcule ECOPATH sont les paramètres de base qui n'ont pas été renseignés : les biomasses, les efficacités écotrophiques, les P/C, les C/B selon les paramètres connus au début (voir 2.2.3). Le logiciel calcule également, pour chaque boîte, la respiration, les différentes sources de mortalité, la consommation, l'efficacité nette de conversion alimentaire, et la production primaire requise qui est le calcul des flux de consommation en équivalent production primaire (Christensen et Pauly,



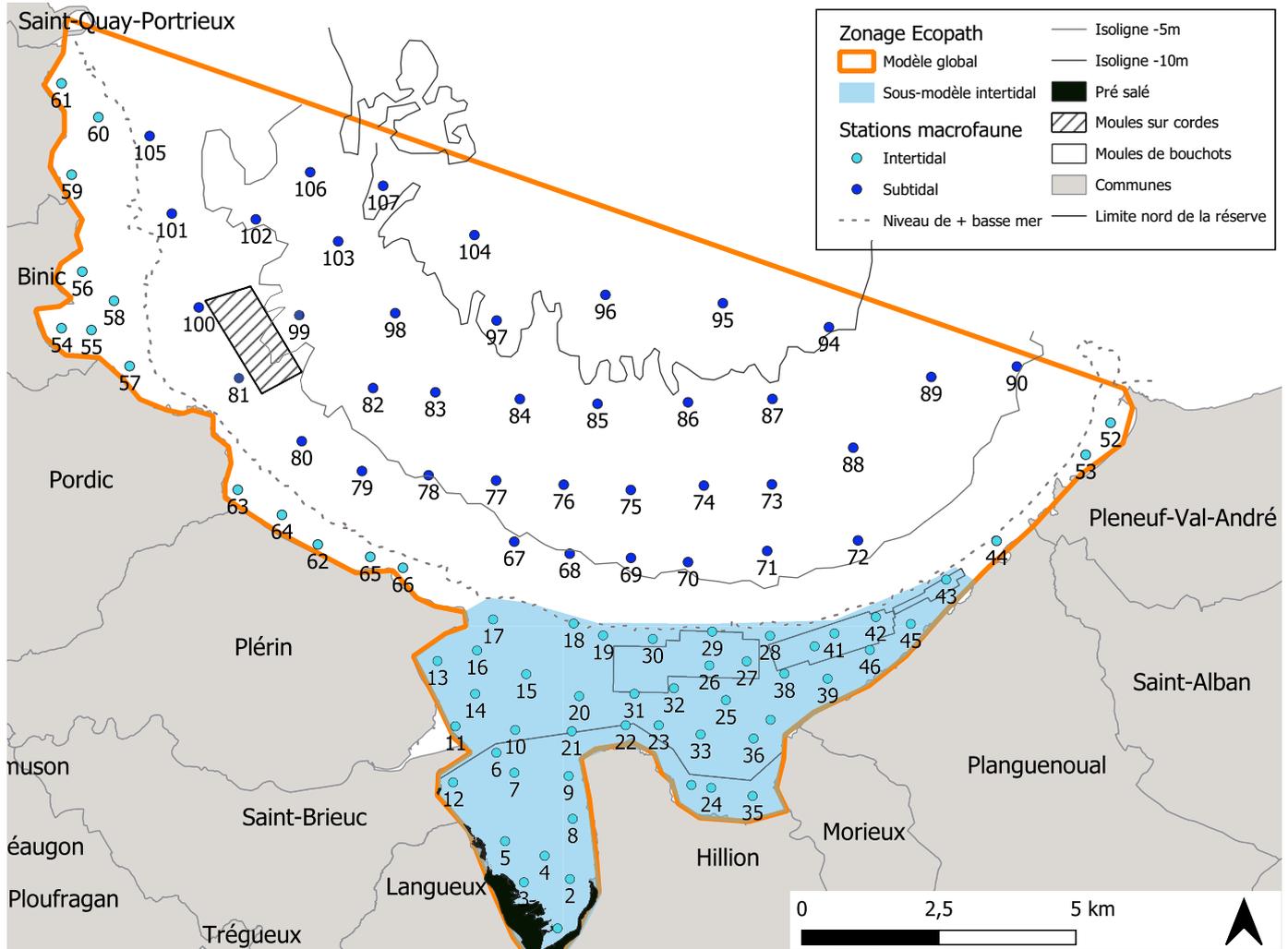


Fig. 5 : Carte des zones d'étude

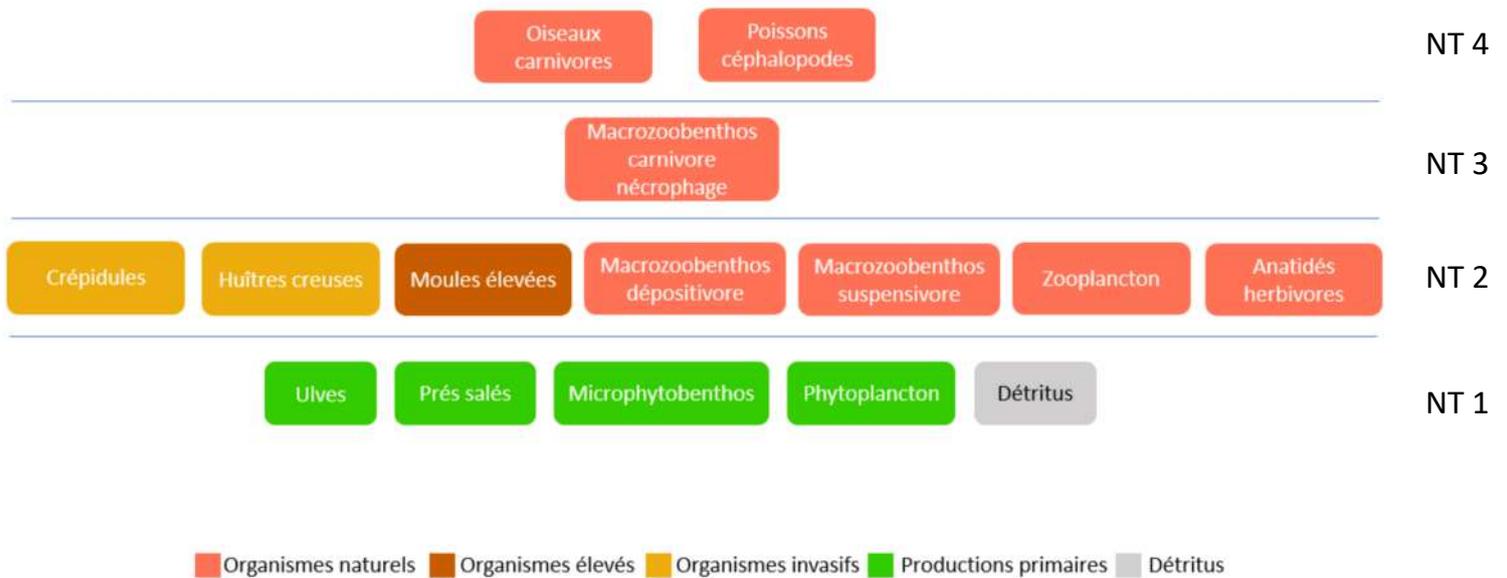


Fig. 6 : Représentation schématique des boîtes trophiques des modèles

1993). Les niveaux trophiques, selon les définitions de Lindeman (1942) et d'Odum et Heald (1975) sont aussi déterminés pour chaque boîte. Enfin, la fiabilité du modèle est estimée, après qu'un indice de confiance ait été attribué à chaque donnée renseignée selon son origine.

Les graphiques ont été réalisés à l'aide du logiciel R et du package ggplot2 (Wickham, 2016).

2.3 Présentation du modèle de la baie de Saint-Brieuc

2.3.1 Zone modélisée et généralités

La zone modélisée s'étend sur 15 390 ha, i.e au sud d'une ligne reliant Saint-Quay-Portrieux à Pléneuf-Val-André (Figure 5) et correspond au périmètre d'étude du programme ResTroph baie de Saint-Brieuc. Deux zones sont considérées dans le modèle : une zone intertidale comprenant 4 450 ha d'estran sablo-vaseux incluant le pré salé (125 ha), et une zone subtidale de 10 940 hectares de sables fin à vaseux hétérogènes (Figure 5).

Les biomasses sont exprimées en tonnes de masse fraîche et ramenée au km² en divisant par la surface totale de la zone d'étude. Pour les organismes à coquille, la masse utilisée est la masse totale fraîche sans coquille. L'année choisie pour le modèle est l'année 2019, en raison des échantillonnages effectués sur la faune benthique et l'ichtyofaune dans le cadre du programme ResTroph. Les données sur l'avifaune sont issues des comptages bimensuels des oiseaux de la réserve naturelle.

2.3.2 Boîtes trophiques et activités anthropiques

Le modèle est constitué de 14 compartiments biologiques (Figure 6) dont 3 séparés entre les deux entités spatiales, soit 17 variables (Tableau I et II A).

Production primaire

La production primaire a été détaillée en quatre boîtes trophiques : le phytoplancton, le microphytobenthos, la végétation des prés salés et les algues vertes (*Ulva* spp). La biomasse a été calculée par rapport à la surface totale et les paramètres ont été considérés homogènes sur toute la zone.

Zooplankton

La biomasse a été déterminée par rapport à la surface totale et les paramètres ont également été considérés homogènes sur la zone d'étude.

Macrofaune benthique

La totalité des espèces échantillonnées dans le cadre du programme ResTroph a été prise en compte et répartie dans différentes boîtes suivant leur régime alimentaire, défini selon la matrice fonctionnelle utilisée par Sturbois (2021). Trois grandes boîtes ont été définies dans le modèle : le macrobenthos carnivore nécrophage qui comprend toutes les espèces prédatrices et nécrophages ; le macrobenthos suspensivore qui intègre toutes les espèces suspensivores exclusives ou partielles ; et le macrobenthos dépositivore qui comprend les dépositivores stricts. Ces boîtes sont représentées par de nombreux taxons : annélides polychètes, des sipunculidés, des crustacés amphipodes, isopodes, cumacés,



	Biomasse (t.km ²)	$\frac{P}{B}$ (an ⁻¹)	$\frac{C}{B}$ (an ⁻¹)	$\frac{P}{C}$	Captures / ramassage	Régime alimentaire
Phytoplancton	LOPS/Marc (https://marc.fremier.fr/)	Arbache Leloup et al., 2008				
Microphytobenthos	Davout et al., 2008	Arbache Leloup et al., 2008				
Algues vertes	S. Bailly, CEVA (https://www.ceva-algues.com/)	Paricio et Marques, 2006			A. Sturbais (com.pers), SBAA	
Prés salés	Sturbais et Bioré, 2016; Bouchard et Lefeuve, 2000; Lefeuve et al., 2000	Arbache Leloup et al., 2008				
Zooplancton	Arbache Leloup et al., 2008	Stanford et Pichler, 2004	Stanford et Pichler, 2004			A. Sturbais (com.pers), Sturbais et al., 2022
Suspensivores_J	Sturbais et al., 2021 (ResTroph)	Arbache Leloup et al., 2008		Stanford et Pichler, 2004	Sturbais, 2021	A. Sturbais (com.pers), Sturbais et al., 2022
Suspensivores_S	Sturbais et al., 2021 (ResTroph)	Arbache Leloup et al., 2008		Stanford et Pichler, 2004	Sturbais, 2021 www.armonstat.com	A. Sturbais (com.pers), Sturbais et al., 2022 Arbache Leloup et al., 2008
Carnivores Nérophages_J	Sturbais et al., 2021 (ResTroph)	Arbache Leloup et al., 2008		Stanford et Pichler, 2004		A. Sturbais (com.pers), Sturbais et al., 2022 Arbache Leloup et al., 2008 Rybaczkyk et al., 2003
Carnivores Nérophages_S	Sturbais et al., 2021 (ResTroph)	Arbache Leloup et al., 2008		Stanford et Pichler, 2004		A. Sturbais (com.pers), Sturbais et al., 2022 Arbache Leloup et al., 2008 Rybaczkyk et al., 2003
Dépôtivores	Sturbais et al., 2021 (ResTroph)	Stanford et Pichler, 2004		Stanford et Pichler, 2004		A. Sturbais (com.pers), Sturbais et al., 2022
Crépidules	Sturbais et al., 2021 (ResTroph)	Blanchard et Hamon, 2006	Blanchard et Hamon, 2006	Stanford et Pichler, 2004		A. Sturbais (com.pers), Sturbais et al., 2022
Huitres creuses	Alicia Simonin, 2012	Arbache Leloup et al., 2008		Stanford et Pichler, 2004		A. Sturbais (com.pers), Sturbais et al., 2022 Arbache Leloup et al., 2008
Moules élevées_J	CRC (https://www.crcbn.com/), Arbache Leloup, 2006	CRC (https://www.crcbn.com/), Arbache Leloup 2006		Stanford et Pichler, 2004	CRC (https://www.crcbn.com/)	A. Sturbais (com.pers), Sturbais et al., 2022 Arbache Leloup et al., 2008
Moules élevées_S	https://www.letelegramme.fr/bretagne	CRC (https://www.crcbn.com/), Arbache Leloup 2006		Stanford et Pichler, 2004	CRC (https://www.crcbn.com/)	A. Sturbais (com.pers), Sturbais et al., 2022 Arbache Leloup et al., 2008
Poissons céphalopodes	Sturbais et al., 2021 (ResTroph)	Stanford et Pichler, 2004	Stanford et Pichler, 2004			A. Sturbais (com.pers), Sturbais et al., 2022 Arbache Leloup et al., 2008 Rybaczkyk et al., 2003
Anatides herbivores	Comptaxes bimensuels (https://www.reservebaieaidesaintbrieuc.com/)	Stanford et Pichler, 2004	Ponsero et al., 2009; Mayhew, 1988			Ponsero et al., 2009
Oiseaux carnivores	Comptaxes bimensuels (https://www.reservebaieaidesaintbrieuc.com/)	Stanford et Pichler, 2004	Ponsero et Le Wao, 2011			A. Sturbais (com.pers), Sturbais et al., 2022

Tableau I : Origines des paramètres renseignés sur ECOPATH. Les origines soulignées signifient que les données sont issues d'études locales. I = Intertidal et S = Subtidal.

décapodes, mysidacés, tanaïdacés et leptostracés, des mollusques bivalves, gastéropodes et polyplacophores, des échinodermes, des cnidaires et des tuniciers. La crépidule et l'huître creuse, ainsi que les moules d'élevage, ont été séparées et considérées comme des compartiments distincts.

La biomasse, mesurée à l'origine en masse sèche, a été convertie en masse fraîche à partir des coefficients déterminés par Ricciardi et Bourget (1998). La biomasse des suspensivores et des carnivores nécrophages a été séparée en deux fractions intertidale et subtidale. Les sources d'alimentation ont également été adaptées selon la distribution du groupe mais les paramètres ont été considérés homogènes entre le subtidal et l'intertidal.

Poissons et céphalopodes

La totalité de la biomasse des poissons et céphalopodes benthique échantillonnée dans le cadre du programme ResTroph en subtidal et en intertidal a été prise en compte pour cette boîte. La biomasse mesurée avec le chalut à perche ne représente cependant qu'une fraction de la biomasse absolue. Un facteur de correction x5 a été appliqué afin d'approcher la biomasse réelle (Le Pape, com. pers., Reiss *et al.*, 2006, Kuipers, 1975, Kaiser *et al.*, 1994). La biomasse des poissons échantillonnés dans les prés salés n'a pas été intégrée au modèle.

Oiseaux

Deux boîtes ont été définies pour les oiseaux marins : les anatidés herbivores et les oiseaux carnivores (Sturbois et Ponsero, 2018). Les anatidés herbivores sont représentés par la bernache cravant (*Branta bernicla*) et le canard siffleur (*Mareca penelope*). Les oiseaux carnivores sont représentés par le bécasseau variable (*Calidris alpina*), le bécasseau sanderling (*Calidris alba*), le bécasseau maubèche (*Calidris canutus*), le tadorne de Belon (*Tadorna tadorna*), la macreuse noire (*Melanitta nigra*), l'huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*), le courlis cendré (*Numenius arquata*), le pluvier argenté (*Pluvialis squatarola*) et la barge rousse (*Limosa lapponica*).

La biomasse a été calculée par le produit de l'effectif moyen annuel et de la masse moyenne d'un individu adulte. Elle a ensuite été ramenée à la surface totale du site d'étude. La consommation a été calculée à partir des besoins énergétiques individuel de chaque espèce (Ponsero, com. pers., Ponsero et Le Mao, 2011) et ramenée à la surface totale afin de déterminer le paramètre C/B. Il n'y a pas de pression de chasse significative au niveau du site d'étude donc aucun prélèvement n'est entré pour cette boîte (Sturbois, com. pers.).

Mytiliculture

Les prélèvements mytilicoles sur les moules en élevage (bouchots et cordes) ont été calculés à partir des données de productions annuelles déclarées par les mytiliculteurs.

Pêche professionnelle et amateur

Les captures pour les suspensivores intertidaux et subtidaux viennent de données sur la pêche professionnelle et amateur de coques et la pêche professionnelle de coquilles Saint-Jacques. Il y a un manque de données sur la pression de pêche amateur de coquille Saint-Jacques ainsi que sur la pêche pouvant exister pour d'autres espèces au niveau de la zone modélisée. De plus, les données de pêche entrées dans le modèle correspondent seulement aux captures et non aux rejets et autres mortalités provoquées par les engins de pêche.





A	Boîtes	Biomasse (t.km ⁻²)	$\frac{P}{B}$ (an ⁻¹)	$\frac{C}{B}$ (an ⁻¹)	$\frac{P}{C}$	Fraction non assimilée	Efficacité écotrophique	Niveau trophique
	Poissons Céphalopodes	0,600	1,130	8,500	0,133	0,200	0,000	3,215
	Anatidés herbivores	0,120	0,400	16,600	0,024	0,200	0,000	2,000
	Oiseaux carnivores	0,350	0,400	6,200	0,065	0,200	0,000	3,217
	Moules élevées_I	5,840	1,900	19,000	0,100	0,200	0,727	2,000
	Moules élevées_S	0,120	1,900	19,000	0,100	0,200	0,702	2,000
	Huîtres creuses	2,890	0,630	6,300	0,100	0,200	0,085	2,000
	Crépidules	35,320	0,300	4,500	0,067	0,200	0,072	2,000
	Carnivores Nécrophages_I	1,530	1,300	8,667	0,150	0,200	0,638	2,620
	Carnivores Nécrophages_S	8,790	1,300	8,667	0,150	0,200	0,112	2,610
	Dépósitosives	9,220	2,500	16,667	0,150	0,200	0,830	2,000
	Suspensivores_I	4,940	1,300	13,000	0,100	0,200	0,649	2,000
	Suspensivores_S	16,970	1,300	13,000	0,100	0,200	0,771	2,000
	Zooplankton	2,340	18,000	60,000	0,300	0,200	0,443	2,000
	Algues vertes	42,800	3,000				0,361	1,000
	Prés salés	5,800	1,500				0,014	1,000
	Microphytobenthos	16,000	27,000				0,289	1,000
	Phytoplankton	15,600	166,000				0,210	1,000

B	Boîtes	Biomasse (t.km ⁻²)	$\frac{P}{B}$ (an ⁻¹)	$\frac{C}{B}$ (an ⁻¹)	$\frac{P}{C}$	Fraction non assimilée	Efficacité écotrophique	Niveau trophique
	Anatidés herbivores	1,630	0,400	16,600	0,024	0,200	0,000	2,000
	Oiseaux carnivores	0,640	0,400	6,200	0,065	0,200	0,000	3,224
	Moules élevées	31,000	1,900	19,000	0,100	0,200	0,728	2,000
	Huîtres creuses_Y	0,170	0,630	6,300	0,100	0,200	0,000	2,000
	Huîtres creuses_M	5,040	0,630	6,300	0,100	0,200	0,155	2,000
	Carnivores Nécrophages_Y	5,950	1,300	8,667	0,150	0,200	0,161	2,615
	Carnivores Nécrophages_M	9,050	1,300	8,667	0,150	0,200	0,467	2,600
	Dépósitosives_Y	18,000	2,500	16,667	0,150	0,200	0,296	2,000
	Dépósitosives_M	23,200	2,500	16,667	0,150	0,200	0,277	2,000
	Suspensivores_Y	14,800	1,300	13,000	0,100	0,200	0,946	2,000
	Suspensivores_M	14,600	1,300	13,000	0,100	0,200	0,796	2,000
	Zooplankton	1,605	18,000	60,000	0,300	0,200	0,900	2,000
	Algues vertes	227,000	3,000				0,362	1,000
	Prés salés	30,800	1,500				0,014	1,000
	Microphytobenthos	16,000	27,000				0,151	1,000
	Phytoplankton	6,000	166,000				0,864	1,000

Tableau II : Paramètres après balancement du modèle. En noir les paramètres entrés dans le logiciel et en bleu les paramètres estimés par ECOPATH.

A : Modèle baie de Saint Brieuc, I = intertidal et S = subtidal. B : Modèle fond de baie, Y = anse d'Yffiniac et M = anse de Morieux.

Le carré statistique dans lequel la zone est intégrée (26E7) est trop étendu par rapport à la zone modélisée et ne permet donc pas d'avoir des données de captures de pêche pour les autres compartiments.

Ramassage d'algues vertes

Afin de lutter contre le phénomène de décomposition d'algues vertes sur les plages, un ramassage est mis en place avec pour objectif de nettoyer les sites touchés et essayer de limiter les impacts (Ménesguen, 2003). Le ramassage en baie de Saint-Brieuc a été fixé à 13 827 tonnes de masse fraîche par an dans le modèle, correspondant au tonnage exporté en 2019 (Source SBAA).

La matrice des régimes alimentaires (Annexe 1) a été définie à partir de la littérature (Arbach Leloup *et al.*, 2008, Stanford et Picther, 2004, Ponsero *et al.*, 2009, Rybarczyk *et al.*, 2003) et à dire d'expert (Sturbois com. pers., Le Pape com. pers.). Les paramètres finaux du modèle après équilibrage sont présentés dans le Tableau II A.

2.4 Présentation du sous-modèle fond de baie de Saint-Brieuc

2.4.1 Zone modélisée

Un sous-modèle du fond de baie a été réalisé, sur une zone d'environ 2 900 ha (voir II - 1.1) au sud d'une ligne reliant Plérin (Pointe du Roselier) à Planguenoual (Port-Morvan), comprenant les anses d'Yffiniac et de Morieux (Figure 5). Les productions et biomasses des sources et consommateurs utilisées dans ce sous-modèle ont donc été estimées à l'échelle du fond de baie et différenciées entre les deux anses lorsque nécessaire.

2.4.2 Boîtes trophiques et activités anthropiques

Ce modèle est très proche de celui construit à échelle plus large (Figure 6, Tableau II – B), il diffère juste par l'absence de poissons céphalopodes et des crépidules et par sa structuration spatiale.

Pour la production primaire, les mêmes boîtes ont été définies. La production du microphytobenthos provenant essentiellement de l'intertidal (Sturbois, com. pers.), la biomasse du modèle global a été recalculée par rapport à la surface du fond de baie (2 900 ha). Le même calcul a été effectué pour les algues vertes et les prés salés. La production de phytoplancton et du zooplancton ont été recalculées au prorata du volume d'eau présent dans le fond de baie à partir de la production totale du modèle global.

Les boîtes de la macrofaune benthique ont été définies de la même façon que pour le modèle global selon le régime alimentaire des espèces. La biomasse de l'huître creuse présente seulement en intertidal, a été estimée pour le fond de baie.

Le compartiment des poissons et céphalopodes subtidaux n'a pas été intégré au modèle en raison de leur faible mobilité vers l'intertidal, mais la pression de prédation exercée sur les compartiments du benthos intertidaux a été prise en compte et calculée à



partir du modèle global.

Seule la macreuse noire a été enlevée de la boîte des oiseaux carnivores en raison de sa distribution, mais la part de leur consommation de moules élevées a été prise en compte dans le sous-modèle.

Les captures de pêche ont été adaptées selon les stocks présents dans les deux anses et la mytiliculture sur bouchot a été conservée dans le modèle, étant située en baie de Morieux.

Les paramètres d'entrée P/B, C/B et P/C ont été conservés (Tableau II – B). La matrice des régimes alimentaires est la même que pour le modèle global excepté pour les oiseaux carnivores. En effet, l'alimentation des oiseaux est plus importante dans l'anse d'Yffiniac que dans l'anse de Morieux (Sturbois et Ponsero, 2019, Ponsero *et al.*, 2016). La prédation des oiseaux a donc été redistribuée en fonction du pourcentage de présence de chaque espèce dans les deux anses (Sturbois et Ponsero, 2018) (Annexe 2).





3

Résultats



3.1 Equilibrage et validation

3.1.1 Modèle global

Après avoir défini et renseigné les paramètres dans le logiciel, il est généralement nécessaire de passer par une étape d'équilibrage du modèle. En effet, un modèle ECOPATH non équilibré présentera des efficacités écotrophiques (EE) supérieures à 1 pour certaines boîtes, incompatible avec l'hypothèse d'équilibre (Christensen *et al.*, 2005, Darwall *et al.*, 2010). Afin d'équilibrer le modèle, il est conseillé de se concentrer sur les données comportant un indice de confiance plus faible (Christensen *et al.*, 2005).

Dans le cas du modèle de la baie de Saint-Brieuc présenté dans cette étude, les EE des dépositivores et des suspensivores étaient supérieures à 1. La pression de prédation exercée sur ces boîtes par les carnivores nécrophages était donc supérieure à leur production. La prédation a été redistribuée en ajoutant un peu de prédation sur le zooplancton et en incorporant une part de détritus dans leur régime alimentaire. L'ajout de prédation sur le zooplancton est cohérent avec la littérature relative à d'autres modèles ECOPATH (Stanford et Pitcher, 2004, Garcia, 2010). La part de détritus dans leur régime alimentaire se justifie par la proportion de nécrophages présents dans la boîte carnivores nécrophages (48% en subtidal et 40% en intertidal) et par la littérature (Arbach Leloup *et al.*, 2008, Rybarczyk *et al.*, 2003). L'adaptation du régime alimentaire des carnivores nécrophages a été suffisante pour équilibrer le modèle (Tableau II A). Toutes les EE étaient inférieures à 1 en conformité avec la première règle thermodynamique et écologique définie par Darwall *et al.* (2010) pour valider un modèle ECOPATH.

Les autres règles (Darwall *et al.*, 2010) comprenaient la vérification de certains paramètres des boîtes en sortie du modèle : P/C compris entre 0,05 et 0,3, efficacité de conversion nette (nourriture ingérée moins la part non assimilée) supérieure au P/C, le ratio respiration / assimilation inférieur à 1, le ratio respiration / biomasse positif et entre 1 et 10 an-1 pour les poissons, le ratio production / respiration < 1 (Annexe 3).

Les productions primaires et secondaires ont ensuite été comparées avec d'autres sites similaires pour vérifier que les valeurs de productions entrées sur ECOPATH étaient réalistes. Les productions primaires étaient comparables à celles trouvées dans des écosystèmes de la Manche (Arbach Leloup *et al.*, 2008, Migné *et al.*, 2009, Ni Longphuir *et al.*, 2007, Hily, 1991, Rybarczyk *et al.*, 2003, Raoux *et al.*, 2020, Cugier *et al.*, 2005) (Annexe 4). La production d'algues vertes, bien que variable selon les années et les sites (Ménesguen, 2003, Ballu, com. pers.), était comparable aux valeurs citées dans l'étude de Ménesguen (1998) et cohérente selon les dires d'expert (Ballu, com. pers.). Les productions secondaires étaient également comparables à celles d'autres sites (Chardy *et al.*, 1993, Arbach Leloup *et al.*, 2008, Dauvin, 2000, Raoux *et al.*, 2020, Garcia, 2010, Rybarczyk *et al.*, 2003) (Annexe 5).

Enfin, une analyse de sensibilité a été réalisée en modifiant par paliers de 10% la biomasse des groupes carnivores nécrophages de -30% à 30% et en modifiant le facteur de correction de la biomasse des poissons appliqué sur ce compartiment, d'un facteur 2 à un facteur 10 (voir 2.3.2, Le Pape, com. pers., Reiss *et al.*, 2006, Kuipers, 1975, Kaiser *et al.*, 1994). Le modèle était déséquilibré lorsque 30% de biomasse de carnivores nécrophages était ajoutée au modèle. Les autres modifications ne déséquilibraient pas le modèle (Annexe 6).



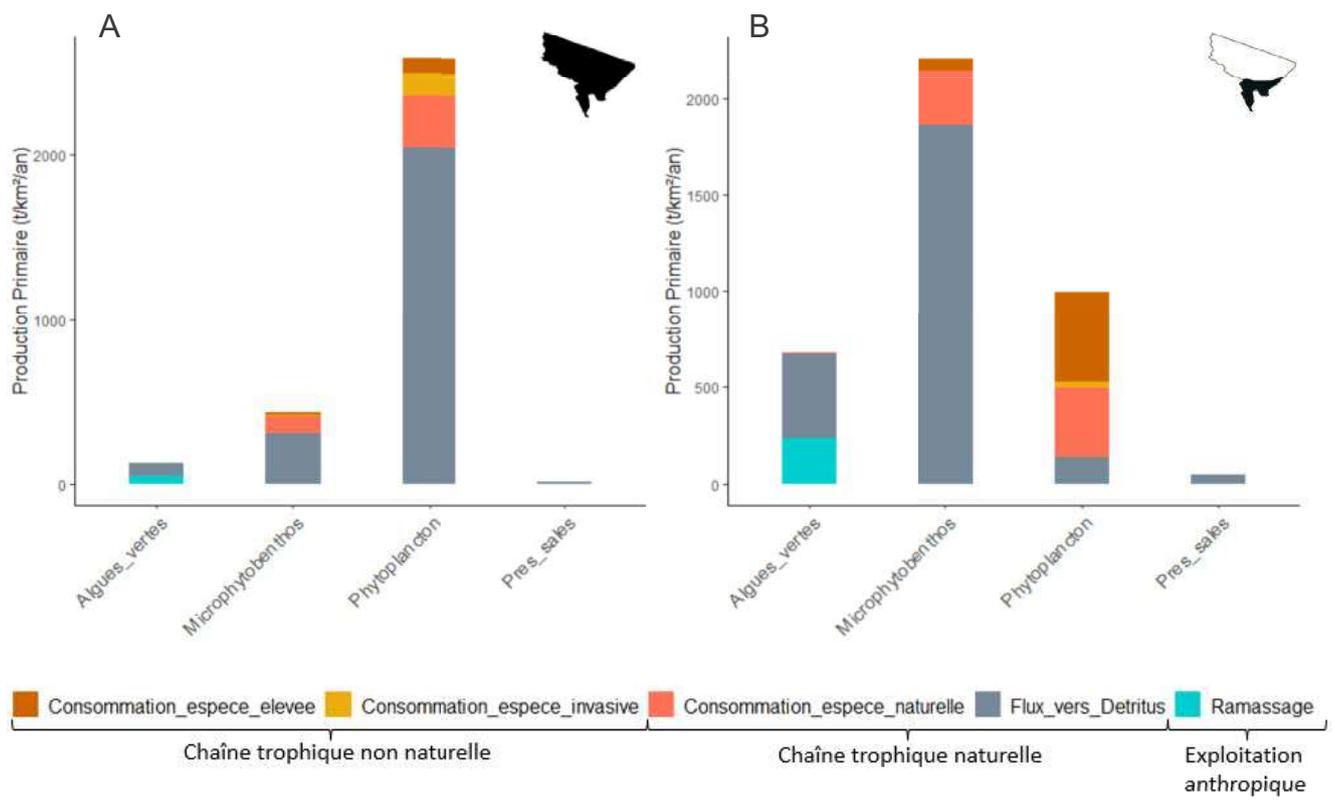


Fig. 7 : Mortalités des différentes sources de productions primaires.

A : Modèle baie de Saint Briec (15 390 ha),

B : Modèle fond de baie 2 900 ha.

3.1.2 Sous-modèle

Le sous-modèle du fond de baie s'est révélé déséquilibré, l'efficacité écotrophique du zooplancton étant supérieure à 1. Pour équilibrer le modèle, des changements trop importants devaient être fait dans la matrice des régimes alimentaires et dans les paramètres. Aucune donnée sur le zooplancton en baie de Saint-Brieuc, plus précise que l'estimation tirée d'une étude sur la baie du Mont Saint-Michel (Tableau I), n'était disponible. Il a été décidé de fixer l'efficacité écotrophique à 0,9 en cohérence avec Essington, (2007) et Heymans *et al.*, (2016) afin que le logiciel estime la biomasse et que le modèle puisse être équilibré (Tableau II B).

Les mêmes étapes de validation du modèle ont été effectuées (Darwall *et al.*, 2010, Heymans *et al.*, 2016) ainsi qu'une analyse de sensibilité (Annexe 7 et 8). Le compartiment le plus sensible était celui des dépositivores de Morieux qui déséquilibrait le modèle dès 10% de biomasse de carnivores nécrophages de Morieux en plus. La deuxième boîte sensible était le phytoplancton qui déséquilibrait le modèle dès 20% de sa biomasse en moins. Les autres compartiments ne présentaient pas de sensibilité particulière lorsque les biomasses des carnivores nécrophages et des oiseaux carnivores étaient modifiées. La sensibilité du modèle a également été testée par rapport au choix de l'efficacité écotrophique du zooplancton. Le modèle était équilibré pour une efficacité écotrophique allant de 0,3 à 0,9 et était déséquilibré en dessous de 0,2 (annexe 8).

3.2 Production primaire

3.2.1 Sources

A l'échelle de la baie, le phytoplancton est la source de production primaire la plus importante et largement dominante, avec une production annuelle de 2589,6 t.km².an⁻¹, soit 82% de la production primaire totale (Figure 7 A). A l'échelle du fond de baie, la production phytoplanctonique représente 26,5% (1079 t.km².an⁻¹) de la production primaire totale, complétée par le microphytobenthos (55,7%, 472,5 t.km².an⁻¹) et les algues vertes (16,7%, 681 t.km².an⁻¹) (Figure 7 B). Comparée à l'ensemble des sources, la production de la végétation des prés salés est faible, que ce soit à l'échelle de la baie entière ou du fond de baie (Figure 7).

3.2.2 Devenir

A l'échelle de la baie, bien que la production de phytoplancton soit importante, seule une faible part est consommée par les niveaux trophiques supérieurs : l'efficacité écotrophique (EE) est de 0,210. La consommation par les espèces naturelles est majoritaire (Figure 7 A, Tableau II A). En revanche, dans le fond de baie, la production phytoplanctonique est très fortement consommée par les niveaux trophiques supérieurs (EE de 0,864), particulièrement par les espèces élevées (Figure 7 B, Tableau II B). La production du microphytobenthos est faiblement consommée : efficacités écotrophiques de 0,289 à l'échelle de la baie et 0,151 à l'échelle du fond de baie, par les espèces naturelles essentiellement (Figure 7, Tableau II). La consommation des algues vertes par les anadidés herbivores est très faible par rapport à la production totale annuelle et le ramassage ne permet d'extraire environ qu'un tiers (Figure 7). L'efficacité écotrophique des algues est égale à 0,360 environ (Tableaux II) et à 0,015 sans le ramassage.



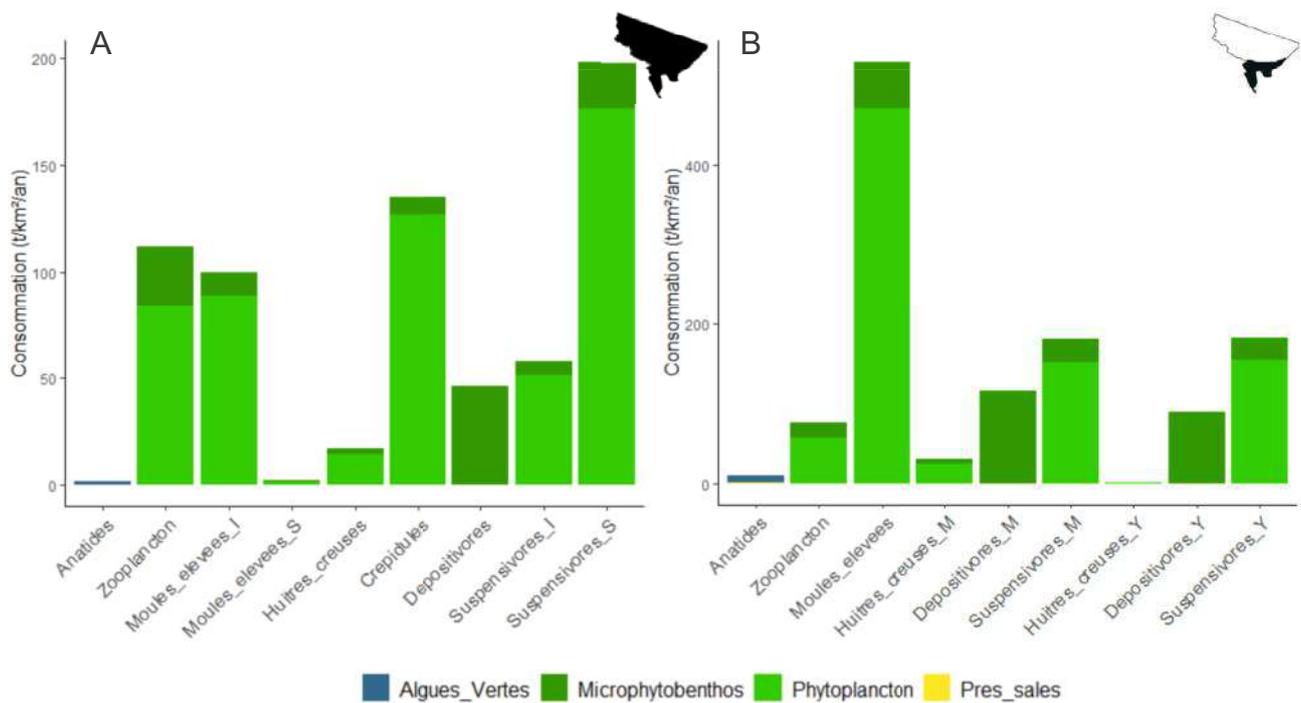


Fig. 8 : Consommation des différentes sources de productions primaires.
A : Modèle baie de Saint Brieuc (15 390 ha), I = Intertidal et S = Subtidal.
B : Modèle fond de baie (2 900 ha), Y = Yffiniac et M = Morieux.



A Compartiments	Consommation totale	Consommation intertidale	Consommation subtidale
Crépidules	20,2		37,9
Moules élevées	15,2	50	0,6
Huitres creuses	2,6	8,7	
Suspensivores_I	8,6	28,9	
Suspensivores_S	29,7		55,6
Depositivores	8,3	12,4	5,9



B Compartiments	Consommation totale	Consommation Morieux	Consommation Yffiniac
Moules élevées	46,9	61,9	
Huitres creuses	2,6	3,5	0,3
Suspensivores_Y	16,2		66,8
Suspensivores_M	15,9	21,1	
Depositivores_Y	10,4		32,9
Depositivores_M	8	13,5	

Tableau III :

A : Part des compartiments de la macrofaune benthique dans la consommation totale de la baie, dans l'intertidal (I) et dans le subtidal (S).

B : Part des compartiments de la macrofaune benthique dans la consommation totale du fond de baie, dans l'anse de Morieux (M) et dans l'anse d'Yffiniac (Y).

3.2.3 Consommation

Les suspensivores subtidaux naturels sont les consommateurs les plus importants ($198,56 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$) (Figure 8 A), représentant 29,7 % de la consommation totale de production primaire par le macrozoobenthos et 55,6% en subtidal (Tableau III A). Les crépidules consomment le plus de production primaire après les suspensivores subtidaux naturels ($135,15 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$) (Figure 8 A). Elles représentent 20,2 % de la consommation totale de production primaire par le macrozoobenthos soit 37,9% en subtidal (Tableau III A).

La consommation de production primaire par les compartiments naturels est de $286 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$ pour l'intertidal (calculée pour 4 450 ha) et de $309 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$ pour le subtidal (calculée pour 10 940 ha). En intégrant les espèces introduites et les moules élevées, la consommation totale de production primaire est de $691,2 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$ pour l'intertidal et de $502,2 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$ pour le subtidal (Figure 8 A).

A l'échelle du fond de baie, les moules élevées sur bouchot (Morieux) dominent largement la consommation de production primaire avec une valeur de $530,1 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (Figure 7 B, Figure 8 B). Elles représentent 46,9 % de la consommation totale de production primaire par le macrozoobenthos à l'échelle du fond de baie et 61,9 % de la consommation dans l'anse de Morieux (Tableau III B). L'efficacité écotrophique du phytoplancton, égale à 0,864 dans le sous modèle, est égale à 0,391 lorsqu'on supprime les moules du système. Sur l'ensemble des flux de consommation de production primaire par le macrozoobenthos dans le fond de baie, 73% concernent l'anse de Morieux (Tableau III B). En dehors des moules et de l'huître creuse, la consommation par les espèces naturelles est plutôt équilibrée entre les anses de Morieux et Yffiniac (Figure 8 B).

3.3 La production secondaire

3.3.1 Les compartiments faunistiques

Le zooplancton ($42,12 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$) représente la production la plus importante ($42,12 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$), soit 32,2% de la production secondaire totale de la baie, suivi par les suspensivores subtidaux ($22,1 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$, 16,9%) et les dépositives ($23,05 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$, 17,6%) (Figure 9 A). A l'échelle du fond de baie, les productions des suspensivores ($19,24 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$ pour Yffiniac et $18,98 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$ pour Morieux) et du zooplancton ($28,9 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$), sont moins importantes face aux productions des moules ($58,9 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$) et des dépositives de Morieux ($58,9 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$) et d'Yffiniac ($45 \text{ t.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$) qui représentent respectivement 23,4%, 23% et 17,9% de la production secondaire totale (Figure 9 B).

La biomasse du macrozoobenthos carnivore nécrophage représente 29,3% du benthos naturel en subtidal contre 56,5% pour les suspensivores et 14,2% pour les dépositives en subtidal. En intertidal, la biomasse du macrozoobenthos carnivore nécrophage représente 13,4%, les suspensivores 43,1% et les dépositives 43,5% (Figure 9 A et C, Tableau II A). Dans le fond de baie, les carnivores nécrophages représentent 15,3% dans l'anse d'Yffiniac et 19,3% dans l'anse de Morieux. La proportion de suspensivores est de 38,2% à Yffiniac et de 31,2% à Morieux et la proportion de dépositives est de 46,5% à Yffiniac et 49,5% à Morieux (Figure 9 B et D, Tableau II B).



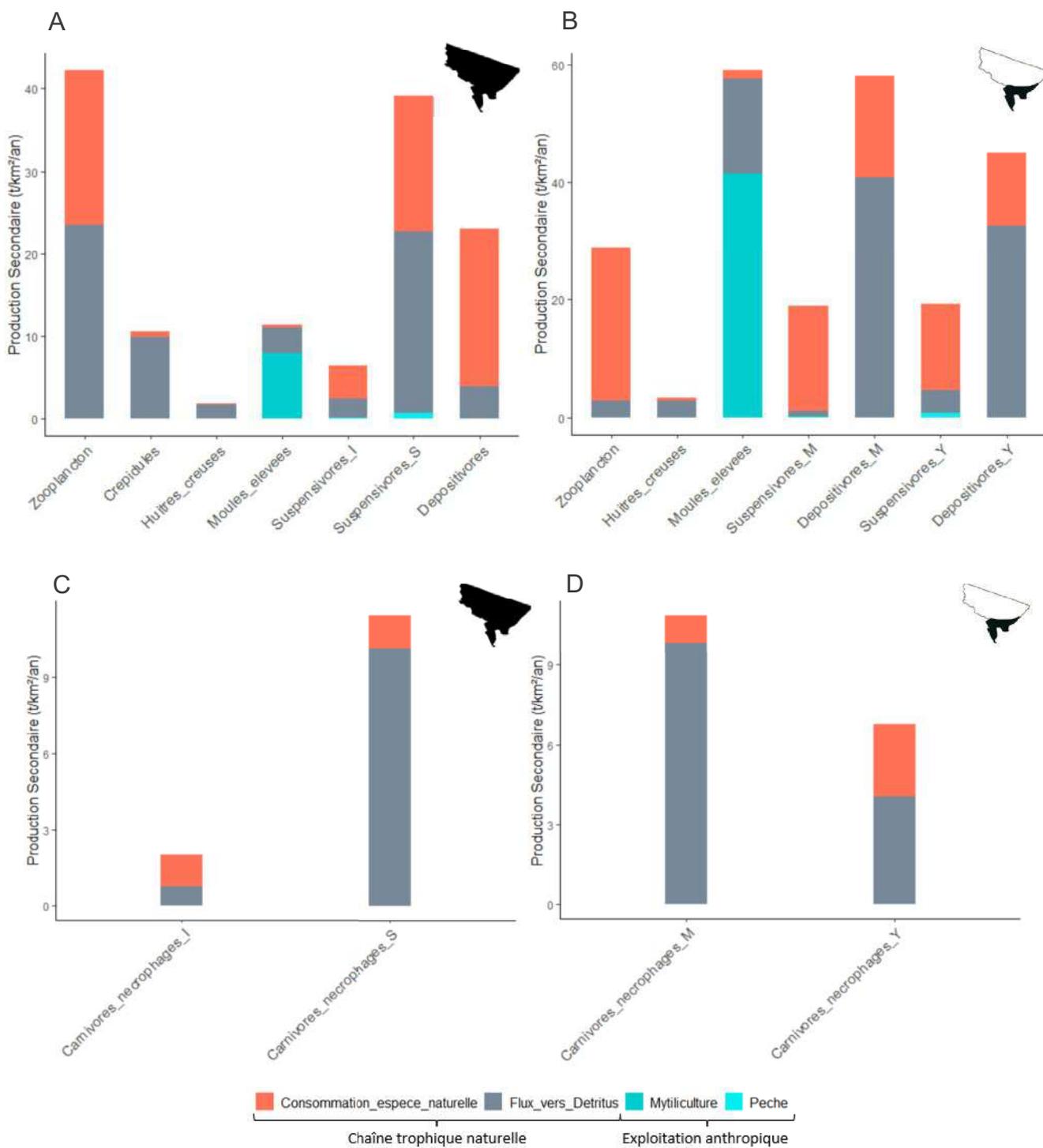


Fig. 9 : Mortalités des compartiments de la faune.
A : Niveau trophique (NT) 2 dans le modèle baie de Saint Brieuc,
B : NT 2 dans le modèle fond de baie,
C : NT > 2 dans le modèle baie de Saint Brieuc,
D : NT > 2 dans le modèle fond de baie.

3.3.2 Devenir

La production des compartiments naturels est en partie consommée par les niveaux trophiques supérieurs : les EE présentent une large gamme de valeurs en fonction des boîtes (Figure 9, Tableau II). A l'échelle de la baie, les boîtes les plus consommées sont les dépositives (EE à 0,830), les suspensives subtidales (EE à 0,771) et les suspensives intertidales (EE à 0,649) (Tableau II A). Dans le fond de baie, en dehors du zooplancton pour lequel l'EE a été fixée à 0,9, les boîtes les plus consommées sont les suspensives (0,946 pour Morieux et 0,796 pour Yffiniac). La pêche (données peu précises dans ce modèle, voir 2.3.2) ne représente qu'une faible part de la mortalité des compartiments du macrozoobenthos naturel. Les espèces introduites sont très peu consommées, que ce soit à l'échelle de la baie (EE à 0,072 pour les crépidules, 0,085 pour les huîtres creuses) ou à l'échelle du fond de baie (EE à 0,155 pour les huîtres creuses) (Figure 9 A et B, Tableau II A et B). De la même façon, les moules sont peu consommées par les niveaux trophiques supérieurs mais une part importante de leur production est utilisée dans la mytiliculture, ce qui explique leur EE de 0,727 (Figure 9 A et B, Tableau II A et B).

3.4 Consommation de l'avifaune

La consommation par les oiseaux carnivores en baie de Saint-Brieuc représente 333,35 tonnes de masse fraîche de macrozoobenthos par an, dont 20 tonnes par an en milieu subtidal qui sont consommées par la macreuse noire. La consommation est plus importante dans l'anse d'Yffiniac que dans l'anse de Morieux avec un total de 102,33 t.an⁻¹ à Morieux contre 211,01 t.an⁻¹ à Yffiniac. Les compartiments les plus consommés par les oiseaux sont les suspensives (99,65 t.an⁻¹ à Yffiniac et 38,1 t.an⁻¹ à Morieux) et les carnivores nécrophages (79,13 t.an⁻¹ à Yffiniac et 29,31 t.an⁻¹ à Morieux) (Tableau IV A). Les anatidés herbivores consomment environ 289,71 t.an⁻¹ d'algues vertes et 18,56 t.an⁻¹ de végétation des prés salés (Tableau IV B).

A Consommation des oiseaux carnivores en tonnes par an			
	Morieux	Yffiniac	Subtidal
Carnivores_nécrophages	29,31	79,13	
Dépositives	11,72	32,24	
Suspensives	38,10	99,65	20,01
Moules élevées	20,30		
Huîtres creuses	2,90		
Sous totaux	102,33	211,01	20,01
Total		333,35	

B Consommation des anatidés herbivores en tonnes par an	
Algues vertes	289,71
Prés salés	18,56
Total	308,27

Tableau IV : Détail de la consommation des oiseaux en baie de Saint-Brieuc.
A : Consommation des oiseaux carnivores. **B** : Consommation des anatidés herbivores.



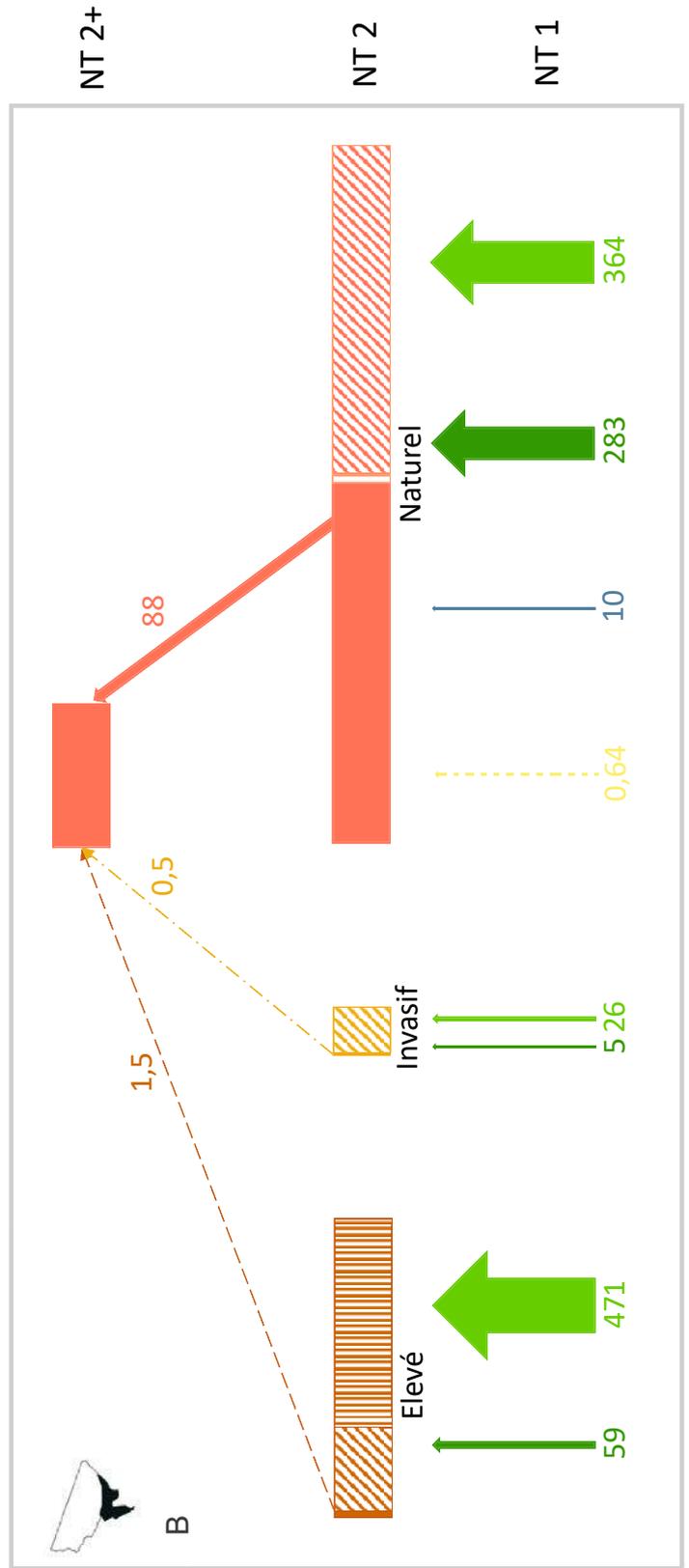
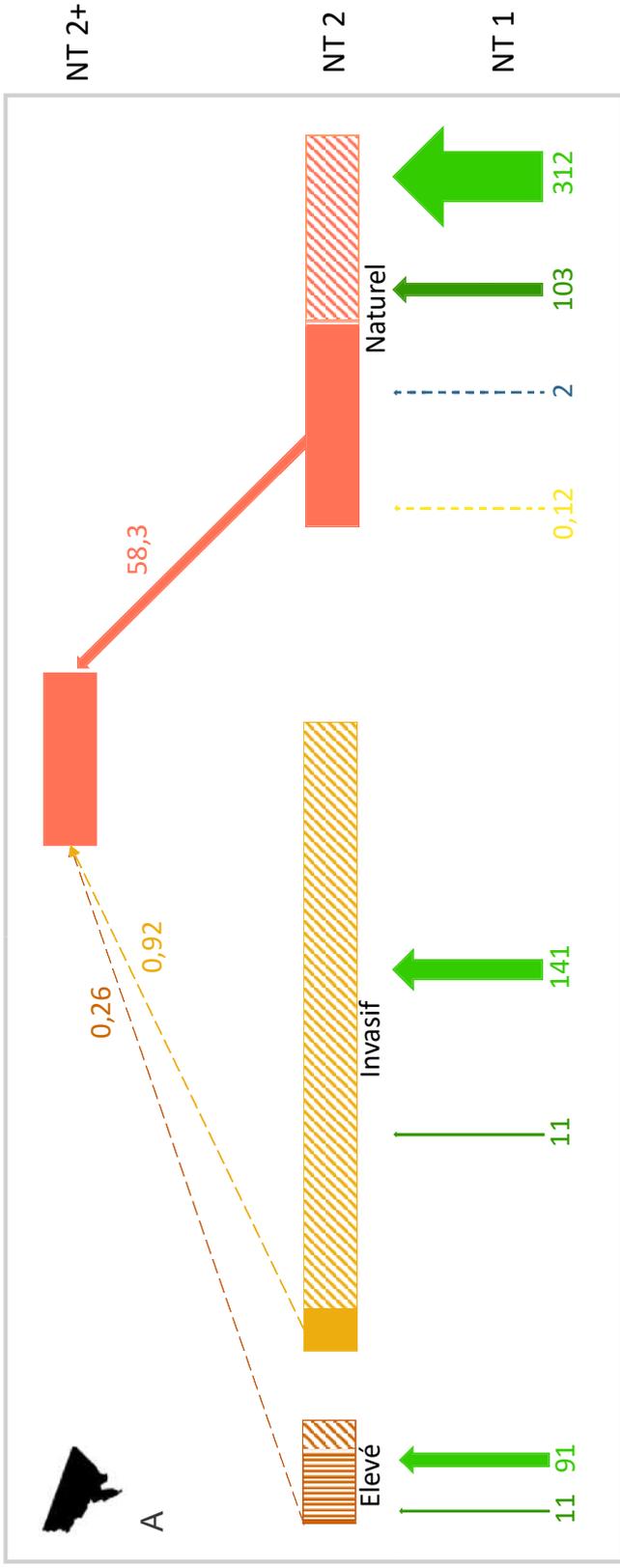


Fig. 10 : Bilans du réseau trophique de la baie de Saint-Brieuc. Les chiffres correspondent à la taille des flux de consommation (t/km²/an) et la taille des boîtes est proportionnelle à la biomasse que représente chaque niveau trophique dans la zone du modèle. NT = Niveau trophique. A : Réseau trophique à l'échelle de la baie (15 390 ha). B : Réseau trophique à l'échelle du fond de baie (2 900 ha).

3.5 Bilan du réseau trophique

Le réseau trophique de la baie de Saint Brieuc est caractérisé par plusieurs impasses trophiques. La première vient des algues vertes, qui sont très peu consommées par rapport à leur production totale, bien que cela représente environ 290 tonnes de masse fraîche consommées par la bernache cravant et le canard siffleur (Figure 7 et 10). La végétation des prés salés est également très peu consommée (Figure 10).

La deuxième impasse trophique est liée aux espèces introduites dans la baie, la crépidule en subtidal et l'huître creuse en intertidal. Ce compartiment d'espèces invasives a une biomasse très importante et consomme une part conséquente de production primaire (Figure 10 A). L'huître creuse, beaucoup moins présente que la crépidule, a un impact plus limité sur la consommation de production primaire (Figure 8). Ces deux espèces ne sont quasiment pas consommées par les niveaux trophiques supérieurs (Figure 9, Figure 10), ce qui représente un flux de matière très faible transféré dans le réseau trophique contrairement aux compartiments naturels.

Enfin la troisième impasse trophique provient des moules élevées. A l'échelle de la baie, la biomasse des moules est relativement peu importante par rapport aux espèces introduites et naturelles, et il en va de même de leur consommation (Figure 10 A). Cependant, à l'échelle du fond de baie, la biomasse des moules est plus importante et leur consommation est élevée (Figure 10 B). Ce compartiment est exporté par la mytiliculture et n'est donc pas transféré vers les niveaux trophiques supérieurs (Figure 10 B). Cependant, à l'échelle du fond de baie, la biomasse des moules est plus importante et leur consommation est élevée (Figure 10 B). Ce compartiment est exporté par la mytiliculture et n'est donc pas transféré vers les niveaux trophiques supérieurs (Figure 10 B).



4

Discussion





4.1 Les limites des modèles

4.1.1 Les limites de la conceptualisation ECOPATH

La construction du modèle dépend de l'objectif de l'étude (2.2.1, Christensen *et al.*, 2005, Heymans *et al.*, 2016), des connaissances disponibles, et de potentiels a priori de représentation de l'écosystème (Le Loc'h, 2004, Garcia, 2010). Ainsi, le nombre de boîtes et la façon dont elles sont détaillées peuvent différer selon les objectifs et les chercheurs et limiter les comparaisons inter-modèles (Heymans *et al.*, 2016). Un autre inconvénient de la conceptualisation du réseau trophique en boîtes est la généralisation des paramètres de production et de consommation à toutes les espèces du groupe (Christensen *et al.*, 2005, Heymans *et al.*, 2016). Cela permet d'avoir une idée globale du fonctionnement de l'écosystème mais ne renseigne pas sur les espèces et les communautés de chaque groupe trophique. Par exemple, la consommation de production primaire par les suspensivores entre l'anse de Morieux et d'Yffiniac est similaire mais l'espèce dominante du groupe des suspensivores (exclusifs ou partiels) est différente entre l'anse de Morieux (*Acrocnida spatulispina*, échinoderme) et l'anse d'Yffiniac (*Cerastoderma edule*, bivalve) (Le Loc'h, 2004).

La matrice des régimes alimentaires doit être généralisée à une boîte et correspond donc à une moyenne de ce qui est connu du régime alimentaire des espèces constituant ces boîtes (Heymans *et al.*, 2016). Cette matrice est généralement l'une des données les moins précises des modèles ECOPATH puisqu'elle est déterminée pour un groupe d'espèces et qu'elle est souvent construite à partir de dire d'expert et de la littérature (Christensen *et al.*, 2005), ce qui peut parfois donner des informations peu réalistes (Lobry *et al.*, 2022). De plus, le cannibalisme est possible mais peu recommandé sur ECOPATH. L'ajout du cannibalisme dans le régime alimentaire augmente les marges d'erreur sur l'estimation des paramètres manquants telles que les efficacités écotrophiques (Essington, 2007). Par exemple dans le modèle global présenté dans cette étude, il existe de la prédation au sein même de la boîte des carnivores nécrophages, du fait du regroupement de nombreuses espèces différentes dans une même boîte, qui n'est pas prise en compte. Néanmoins, la matrice des régimes alimentaire du modèle est tirée en grande partie d'études locales dans le cadre du projet ResTroph et d'études antérieures sur les oiseaux.

Enfin, un inconvénient important d'ECOPATH concerne la non prise en compte de la variabilité spatiale et saisonnière des données (e.g. blooms phytoplanctoniques) (Christensen et Walters, 2004) à l'exception de la structure spatiale définie en dupliquant les variables biologiques (Figure 3, Tableau I). Les modèles ECOPATH sont des représentations « moyennes » à l'état stable dans le temps (sur une année) des réseaux trophiques (Le Loc'h, 2004).

4.1.2 Les limites des données disponibles

La force du modèle baie de Saint-Brieuc réside dans l'origine locale d'une large partie des données qui le composent (pedigree = 0,554 ; Morissette *et al.*, 2007) : les données de biomasse utilisées dans ce modèle sont pour la plupart tirées d'échantillonnages et d'études locales ou conduites sur des sites similaires (Christensen et Walters, 2004). Seule la biomasse du zooplancton, tirée d'une étude sur le Mont Saint-Michel (Tableau I) n'a pas pu être utilisée dans le sous-modèle fond de baie. L'efficacité écotrophique a été fixée à 0,9 de manière arbitraire (Essington, 2007, Heymans *et al.*, 2016, Christensen et Walters,



2004). Il y a donc une incertitude autour de la biomasse estimée du zooplancton par ECOPATH et donc autour de la consommation de production primaire par le zooplancton dans le fond de baie. Cependant, le sous-modèle est relativement peu sensible au choix de cette efficacité écotrophique.

Bien que plus faibles pour le phytoplancton, les valeurs de productions primaires restent comparables à celles trouvées dans d'autres écosystèmes de Manche (Arbach Leloup *et al.*, 2008, Migné *et al.*, 2009, Ni Longphuir *et al.*, 2007, Hily, 1991, Rybarczyk *et al.*, 2003, Raoux *et al.*, 2020, Cugier *et al.*, 2005). La production annuelle de phytoplancton est moins élevée à l'échelle de la baie et à l'échelle du fond de baie. Le sous-modèle du fond de baie est en effet sensible aux modifications du phytoplancton, qui a une efficacité écotrophique élevée (0,864) et qui déséquilibre rapidement le modèle lorsque sa biomasse est diminuée. Cette incertitude autour de la biomasse peut provenir du calcul effectué pour l'obtenir. Il est probable qu'elle soit en réalité plus élevée car la productivité du phytoplancton est plus forte en milieu peu profond (Cloern, 1996). Ménesguen (1998) a démontré que la concentration en chlorophylle a était plus importante dans le fond de baie, où les eaux sont moins profondes et les apports en éléments nutritifs plus importants et moins dilués.

Les productions secondaires naturelles étaient très proches d'une autre étude en baie de Saint-Brieuc (Chardy *et al.*, 1993), et comparables aux valeurs trouvées en baie du Mont Saint-Michel (Arbach Leloup *et al.*, 2008). Elles se sont avérées légèrement plus faibles qu'en baie de Morlaix (Dauvin, 2000), et plus faibles qu'en baies de Seine (Raoux *et al.*, 2020, Garcia, 2010) et de Somme (Rybarczyk *et al.*, 2003).

4.2 Hétérogénéité spatiale des groupes trophiques

Les différences dans la répartition des groupes trophiques entre les domaines subtidal et intertidal peuvent être en partie expliquées par des activités de pêche, notamment de drague à la coquille Saint-Jacques, pratique importante en baie de Saint-Brieuc. Ces activités ont des impacts importants sur la structure sédimentaire en remettant en suspension de grandes quantités de matière organique (Newell *et al.*, 1998), elles homogénéisent les habitats et altèrent des communautés benthiques en modifiant les compositions (Bradshaw *et al.*, 2001). Cela peut expliquer la présence de prédateurs et de nécrophages plus importante en domaine subtidal (Sturbois *et al.*, 2021a).

La circulation de véhicule en zone intertidale est une autre explication potentielle des différences de proportions des groupes trophiques observées entre le domaine intertidal et le domaine subtidal. En milieu intertidal, le passage de véhicules est régulier dans certaines zones pour le ramassage des algues vertes et l'exploitation des moules sur bouchots. Si la différence entre les anses de Morieux et d'Yffiniac est moins marquée qu'entre les zones intertidale et subtidale, l'anse de Morieux se caractérise tout de même par des proportions plus faibles de suspensivores et plus élevées de carnivores nécrophages et de dépositivores que l'anse d'Yffiniac. Les véhicules modifient la couverture sédimentaire superficielle et les micro-habitats, ce qui entraîne des effets directs sur la composition des communautés en diminuant l'abondance et la diversité des individus (Bom et Colling, 2020, Davies *et al.*, 2016). Les organismes les plus sensibles à ce stress physique étaient les mollusques bivalves (Bom et Colling, 2020). Or à Morieux, les suspensivores sont présents en proportion moins importante (l'échinoderme *Acrocnida spatulispina* est l'espèce



dominante) alors que dans l'anse d'Yffiniac, l'espèce dominante appartient à la classe des bivalves (*Cerastoderma edule*). Cela est visible en effectuant une analyse de sensibilité sur le sous-modèle : les suspensivores à Morieux constituent le compartiment le plus sensible, probablement en lien avec la prédation et la destruction par passage de véhicules.

4.3 Une superposition d'impasses trophiques

4.3.1 Algues vertes : impasse trophique et compétition avec le phytoplancton

La sensibilité du sous modèle fond de baie liée au phytoplancton évoquée précédemment peut aussi être expliquée en partie par les algues vertes, qui prennent une place plus importante dans la production primaire totale à cette échelle. Ménesguen (1998) a montré que la biomasse macroalgale se développait de manière très importante aux mêmes endroits que le phytoplancton en fond de baie de Saint-Brieuc, où les éléments nutritifs sont les plus concentrés du fait des apports terrigènes. Les algues vertes et le phytoplancton utilisant les mêmes éléments nutritifs, le développement massif des ulves monopolise les ressources nutritives et diminue la productivité du phytoplancton (Cloern, 1996, Fong *et al.*, 1993). Les algues vertes sont de meilleures compétitrices que le phytoplancton au dépens duquel elles se développent pro parte (Ménesguen, 1998, Fong *et al.*, 1993). Bien que la production algale ne soit pas dominante comparée à la production primaire totale à l'échelle de la baie, il est très probable que les proliférations d'ulves influencent la production totale annuelle de phytoplancton qui est plus faible que dans d'autres sites non touchés par les phénomènes d'eutrophisation à algues vertes (e.g., en baie du Mont Saint-Michel, Arbach Le Loup *et al.*, 2008, ou en baie de Somme, Rybarczyk *et al.*, 2003).

Malgré leur biomasse importante, les algues vertes ne sont que très peu consommées par les niveaux trophiques supérieurs. La consommation hivernale par les anatidés herbivores ne représente qu'une faible part de la production annuelle des algues, ce qui ne permet pas de réguler le phénomène d'eutrophisation (Ponsero *et al.*, 2009). Même si elles permettent de soutenir une population d'anatidés herbivores hivernale, en particulier les bernaches cravants (Ponsero *et al.*, 2009), les algues vertes représentent une impasse trophique importante. Sur les 681 t.km².an⁻¹ de production d'algues vertes, seul 1,5% est transféré vers les niveaux trophiques supérieurs, le reste étant soit ramassé soit laissé sur place contribuant ainsi au pool détritique. La végétation des prés salés, peu consommée également, a une influence limitée dans la baie de Saint-Brieuc en raison de leur faible surface (125 ha) par rapport à d'autres sites tels que le Mont Saint-Michel (4 000 ha, Lefeuvre *et al.*, 2000).

Des études ont montré que certains sites touchés par la prolifération d'algues vertes étaient caractérisés par des réseaux trophiques moins complexes, avec une modification des régimes alimentaires de certaines espèces (Patrício *et al.*, 2004, Patrício et Marques, 2006, Quillien *et al.*, 2016). Sturbois *et al.* (2022) n'ont pas démontré de tels changements en baie de Saint-Brieuc à l'échelle des 30 dernières années. De plus, les épisodes hypoxiques et anoxiques, caractéristiques des phénomènes d'eutrophisation (Fong *et al.*, 1993, Rybarczyk *et al.*, 1996) sont très limités spatialement en raison du ramassage des algues et de l'hydrodynamisme en baie (Sturbois *et al.*, 2022). Des études ont montré que sur un gradient d'eutrophisation, les communautés les plus stables étaient celles des sites non touchés, suivies des communautés des sites fortement eutrophisés, les moins stables étant



celles des sites d'eutrophisation intermédiaire (Patrício et Marques, 2006, Patrício *et al.*, 2004). En fond de baie de Saint-Brieuc, l'impact des algues vertes consisterait surtout à des phénomènes de compétition avec les autres sources de production primaire pour l'utilisation de ressources nutritives et une impasse trophique importante.

4.3.2 Mytiliculture : impasse trophique et capacité de charge

Les moules élevées représentent une impasse pour le réseau trophique. Du fait de la mytiliculture, elles ont une efficacité écotrophique élevée, mais c'est une perte importante de matière qui n'est pas transférée dans le réseau trophique. Seule une faible part est consommée par les niveaux supérieurs, la plus grande partie de la production étant exportée. Il est tout de même important de noter que la prédation sur les moules élevées est certainement sous-estimée car les laridés et les dorades grise (*Spondyllosoma cantbarus*) et royale (*Sparus aurata*) n'ont pas été intégrés par manque de données locales sur les effectifs et les régimes alimentaires.

Bien que les moules élevées ne représentent qu'une part modérée de la consommation totale de production primaire à l'échelle de la baie, elles sont les consommatrices les plus importantes dans le fond de baie (plus de la moitié de la consommation de production primaire dans l'anse de Morieux). Lorsque les moules sont exclues du modèle, la production annuelle de phytoplancton dans le fond de la baie n'est consommée qu'à hauteur de 39%. La comparaison des consommations par km² dans les zones intertidale et subtidale du modèle global montre qu'elles sont assez proches (respectivement 286 et 309 t.km².an) quand seuls les compartiments associés aux espèces sauvages sont considérés. L'écart se creuse de façon importante lorsque les espèces élevées et introduites, en particulier les moules, sont intégrées dans le calcul (691,2 t.km².an⁻¹ et 502,2 t.km².an⁻¹).

Les moules n'ont pas d'effet direct, ou très peu, sur les espèces naturelles étant globalement isolées des autres espèces. Cependant, elles ont des impacts indirects à travers la compétition pour les ressources nutritives avec les espèces naturelles suspensivores (totales ou partielles) (Han *et al.*, 2017). Cugier *et al.* (2010) ont montré que lorsque les cultures de moules sont retirées du système, la concentration en chlorophylle a augmenté de manière importante localement.

Les moules peuvent aussi favoriser la production primaire par relargage de nutriments (Smaal, 1991). La remise à disponibilité de nutriments, en particulier le silicate (élément limitant la croissance des diatomées), leur permet de limiter les blooms toxiques, en favorisant le développement de diatomées par rapport aux dinoflagellés toxiques (Smaal, 1991). Les moules en élevage peuvent aussi limiter l'eutrophisation en ayant un effet de régulation du phytoplancton (Han *et al.*, 2017, Newell, 2004). Mais comme discuté précédemment, la baie de Saint-Brieuc est un site optimal pour la croissance et l'accumulation d'algues vertes (Ménesguen, 1998, Fong *et al.*, 1993). L'effet conjugué des moules et des algues mène donc à une production plus faible et une utilisation importante du phytoplancton.

La capacité de charge productive est définie comme la production de biomasse maximale en aquaculture que peut supporter un écosystème, en lien avec la capacité de charge écologique qui correspond à l'ampleur de l'activité d'aquaculture qui peut être soutenue sans qu'il n'y ait de changements majeurs dans les processus écologiques (MPO, 2015). La question de la capacité de charge productive peut être posée pour le fond de baie de



Saint-Brieuc. En effet, l'épuisement des ressources alimentaires peut être retenu comme indicateur pour évaluer la capacité de charge productive et écologique. De nombreuses études ont utilisé la modélisation ECOPATH pour estimer la capacité de charge (Jiang et Gibbs, 2005, Byron *et al.*, 2011). Le sous-modèle du fond de baie est déséquilibré lorsqu'on simule une augmentation de la biomasse des moules à 39 t.km² au lieu de 31 t.km². Les problèmes de croissance des moules d'élevage rencontrés en baie récemment (Sturbois com. pers.) semblent confirmer l'hypothèse d'un niveau actuel proche de la limite de capacité de charge.

Même s'il existe une incertitude autour de la biomasse du phytoplancton, la prise en compte des moules et des algues vertes suggère qu'il est possible que le système approche sa capacité de charge maximale. Des études supplémentaires seraient nécessaires pour consolider cette conclusion.

4.3.3 Espèces introduites : impasse trophique et compétition avec les suspensivores

L'huître creuse en baie de Saint-Brieuc ne semble pas avoir d'impact trophique important, quel que soit l'échelle considérée, contrairement à la crépidule, deuxième consommateur le plus important, après les suspensivores subtidiaux naturels. La crépidule est connue pour être une compétitrice majeure des espèces benthiques naturelles (Blanchard et Hamon, 2006, Dupouy et Latrouite, 1979). La compétition pour la ressource trophique entre la crépidule et les espèces naturelles n'a pas été démontrée systématiquement, comme en Rade de Brest, où l'impact de cette espèce invasive semble plutôt lié à la compétition pour l'espace (Thouzeau *et al.*, 2000, Ménesguen et Grégoris, 2018). Mais dans certains sites comme en baie du Mont Saint-Michel l'impact trophique des crépidules a été démontré : elles représentent 50% de la biomasse des organismes de niveau trophique 2 et 40% de la consommation de production primaire à l'échelle de la baie (Arbach *et al.*, 2008, Cugier *et al.*, 2010), ce qui est environ deux fois plus que la part consommée par les crépidules en baie de Saint-Brieuc.

En baie de Saint-Brieuc, l'impact trophique de la crépidule semble assez limité par rapport à des sites touchés comme la baie du Mont Saint-Michel, et sa présence est très localisée dans la zone d'étude (Blanchard et Hamon., 2006, Sturbois *et al.*, 2021a). L'impact majeur de la crépidule serait donc plutôt la compétition avec la coquille Saint-Jacques, au fort intérêt commercial dans la partie ouest de la zone d'étude, en baie de Saint-Brieuc. Elle représente également une impasse trophique, moins importante qu'en baie du Mont Saint-Michel (Arbach *et al.*, 2008), mais non négligeable puisqu'elle est peu prédatée (Blanchard et Hamon., 2006), tout comme l'huître creuse (Miossec, 2009).



4.4 Avifaune : Importance et stabilité de la consommation

La baie de Saint-Brieuc est un site de grande importance pour les limicoles et anatidés qui utilisent le fond de baie comme zone d'alimentation et de repos (Ponsero *et al.*, 2016). Comme discuté précédemment, la quantité d'algues vertes et de végétation des prés salés consommée par les anatidés herbivores s'élève à environ 308 tonnes au total. La quantité de macrofaune prélevée par les oiseaux carnivores s'élève à 333 tonnes de masse fraîche environ, ce qui est cohérent avec les résultats trouvés par Ponsero et Le Mao (2011) en baie de Saint Brieuc : 326 tonnes de masse fraîche de macrofaune benthique d'après une moyenne réalisée sur la période 1998-2008, sur les mêmes espèces que celles intégrées au modèle. La consommation des oiseaux carnivores depuis 2008 semble donc être constante, tout comme les effectifs moyens : 48 995 individus en moyenne par an pour la période 1998-2008 et 52 449 individus en 2019.

La consommation est plus forte en domaine intertidal dans le fond de baie, en particulier dans l'anse d'Yffiniac. Cela peut être expliqué par la fréquentation plus importante de l'anse de Morieux, avec les activités touristiques, et les activités de mytiliculture avec le passage de véhicules sur la baie (Ponsero *et al.*, 2016, Taylor et Bester, 1999). De plus, l'anse d'Yffiniac est caractérisée par une communauté dominée par la coque, un bivalve suspensivore. Or les bivalves sont parmi les proies les plus consommées par les oiseaux : par exemple l'huître pie (De Smet *et al.*, 2013, Ponsero *et al.*, 2016) ou encore le Bécasseau maubèche qui se nourrissent principalement de bivalves (Sturbois *et al.*, 2015) et sont parmi les effectifs les plus importants.





5

Conclusion



Le réseau trophique de la baie de Saint-Brieuc est soumis à différentes sources de pressions : (i) les algues vertes, qui constituent une impasse trophique et sont en compétition pour les ressources nutritives avec les autres sources de production primaire, (ii) la mytiliculture, elle non plus sans consommation significative dans le réseau trophique et en compétition avec le benthos naturel, et (iii) la crépidule, qui n'est également pas utilisée dans la chaîne alimentaire. Ainsi, le réseau trophique de la baie de Saint-Brieuc est caractérisé par trois impasses, liées à la faible consommation et la faible prédation sur ces trois compartiments. De plus, l'effet cumulé des algues vertes et des moules élevées semble avoir pour conséquence une capacité de charge écologique et productive proches de leur limite maximale dans le fond de baie.

Ces résultats démontrent l'importance de l'échelle d'étude : dans le cas de la baie de Saint-Brieuc, les conclusions ne sont pas les mêmes selon que l'on considère la baie entière ou le fond de baie. Le sous-modèle a montré un système approchant sa capacité de charge maximale contrairement au modèle global qui montre une consommation relativement faible de la production primaire et un impact plus nuancé des moules d'élevage et des algues vertes. D'autres études sur la capacité de charge du fond de baie permettraient de compléter cette première approche. Il serait également intéressant de pouvoir comparer le réseau trophique actuel à un réseau trophique initial, avant le début des proliférations d'algues vertes, de l'introduction de la crépidule et de l'installation de la mytiliculture, afin d'avoir une vision plus complète de l'impact de ces pressions sur le réseau trophique, et d'étudier son évolution dans le temps.

Remerciements

Je remercie tout d'abord mes encadrants de stage Nicolas Desroy (Ifremer), Olivier Le Pape (Agrocampus), Alain Ponsero et Anthony Sturbois (Réserve naturelle de la baie de Saint-Brieuc) pour leur aide, leur disponibilité et leur accompagnement tout le long de ce stage. Je remercie également toutes les personnes ayant participé à l'échantillonnage de terrain, en particulier Gaëtan Cormy pour le calcul des biomasses. Je remercie également Sylvain Ballu (CEVA) pour les informations sur la biomasse d'*Ulva* spp. de 2019 et les échanges sur leur dynamique, et Fabien Marocco (DDTM) pour les échanges autour de la mytiliculture en baie de Saint-Brieuc. Ce travail a été réalisé dans le cadre du master 2 Sciences de la mer et du littoral de l'IUEM et du programme ResTroph de la réserve naturelle de Saint-Brieuc.



6

Bibliographie



- Airoidi, L., D. Balata, et M.W. Beck. « The gray zone: relationships between habitat loss and marine diversity and their applications in conservation ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, Marine ecology: A tribute to the life and work of John S. Gray*, 366, no 1 (2008): 8-15. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.034>.
- Araújo, J. N., S. Mackinson, R. J. Stanford, et P. J. B. Hart. « Exploring fisheries strategies for the western english channel using an ecosystem model ». *Ecological Modelling* 210, no 4 (2008): 465-77. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.08.015>.
- Arbach Leloup, F., N. Desroy, P. Le Mao, D. Pauly, et O. Le Pape. « Interactions between a natural food web, shellfish farming and exotic species: the case of the bay of mont Saint-Michel (France) ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76, no 1 (2008): 111-20. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.06.011>.
- Blanchard, M. « Origine et état de la population de *Crepidula fornicata* (Gastropoda Prosobranchia) sur le littoral français ». *Haliotis* 24 (1995): 75-86.
- Blanchard, M. et D. Hamon. « Bilan du suivi de l'exploitation industrielle de la crépidule en Bretagne Nord (baies de Saint-Brieuc et du Mont Saint-Michel) 2002-2005 ». R.INT.DYNECO/EB/06-01 (2006). <https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/6301/>
- Bom, F. C., et L.A. Colling. « Impact of vehicles on benthic macrofauna on a subtropical sand beach ». *Marine Ecology* 41, no 4 (2020): e12595. <https://doi.org/10.1111/maec.12595>.
- Bouchard, V., et J-C. Lefeuve. « Primary production and macro-detritus dynamics in a european salt marsh: carbon and nitrogen budgets ». *Aquatic Botany* 67, no 1 (2000): 23-42. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(99\)00086-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00086-8).
- Bradshaw, C., L. O. Veale, A. S. Hill, et A. R. Brand. « The effect of scallop dredging on Irish Sea benthos: experiments using a closed area ». In *Coastal Shellfish — A Sustainable Resource*, édité par Gavin Burnell, 129-38. Dordrecht: Springer Netherlands (2001). https://doi.org/10.1007/978-94-010-0434-3_13.
- Byron, Carrie, J. Link, B. Costa-Pierce, et D. Bengtson. « Calculating ecological carrying capacity of shellfish aquaculture using mass-balance modeling: Narragansett Bay, Rhode Island ». *Ecological Modelling* 222, no 10 (2011): 1743-55. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.03.010>.
- Chardy, P., P. Gros, H. Mercier, et Y. Monbet. « Benthic carbon budget for the bay of Saint-Brieuc (Western Channel) - Application of Inverse Method ». *Oceanologica Acta* 16, no 5-6 (1993): 687-94.
- Charlier, R. H., P. Morand, C. W. Finkl, et A. Thys. « Green tides on the Brittany coasts ». In *2006 IEEE US/EU Baltic International Symposium*, 1-13 (2006). <https://doi.org/10.1109/BALTIC.2006.7266128>.
- Chauvaud, L., F. Jean, O. Ragueneau, et G. Thouzeau. « Long-term variation of the Bay of Brest ecosystem: benthic-pelagic coupling revisited ». *Marine Ecology Progress Series* 200 (2000): 35-48. <https://doi.org/10.3354/meps200035>.
- Christensen, V., C. Walters, et D. Pauly. « Ecopath with Ecosim: a user's guide ». *Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, Canada and ICLARM, Penang, Malaysia* 12 (2005).
- Christensen, V., et C. J. Walters. « Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations ». *Ecological Modelling, Placing fisheries in their ecosystem context*, 172, no 2 (2004): 109-39. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>.
- Christensen, V., et D. Pauly. « ECOPATH II — a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics ». *Ecological Modelling* 61, no 3 (1992): 169-85. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(92\)90016-8](https://doi.org/10.1016/0304-3800(92)90016-8).



- Christensen, V., et D. Pauly. Trophic models of aquatic ecosystems. *WorldFish*, 390 pages (1993).
- Claudet, J., et S. Fraschetti. « Human-driven impacts on marine habitats: a regional meta-analysis in the Mediterranean Sea ». *Biological Conservation* 143, no 9 (2010): 2195-2206.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.06.004>.
- Cloern, J. E. « Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: a review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California ». *Reviews of Geophysics* 34, no 2 (1996): 127-68. <https://doi.org/10.1029/96RG00986>.
- Cugier, P., A. Ménesguen, et J. F. Guillaud. « Three-Dimensional (3D) Ecological modelling of the Bay of Seine (English Channel, France) ». *Journal of Sea Research, Contrasting approaches to understanding eutrophication effects on phytoplankton*, 54, no 1 (2005): 104-24.
<https://doi.org/10.1016/j.seares.2005.02.009>.
- Cugier, P., C. Struski, M. Blanchard, J. Mazurié, S. Pouvreau, F. Olivier, J. R. Trigui, et E. Thiébaud. « Assessing the role of benthic filter feeders on phytoplankton production in a shellfish farming site: Mont Saint-Michel Bay, France ». *Journal of Marine Systems* 82, no 1 (2010): 21-34.
<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2010.02.013>.
- Darwall, W. R. T., E. H. Allison, G. F. Turner, et K. Irvine. « Lake of Flies, or Lake of Fish? A trophic model of Lake Malawi ». *Ecological Modelling* 221, no 4 (2010): 713-27.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.11.001>.
- Dauvin, J.-C. « The muddy fine sand *Abra alba*-*melinna palmata* community of the bay of Morlaix twenty years after the Amoco Cadiz oil spill ». *Marine Pollution Bulletin* 40, no 6 (1 juin 2000): 528-36.
[https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(99\)00242-8](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(99)00242-8).
- Davies, R., P. C. Speldewinde, et B. A. Stewart. « Low level offroad vehicle (ORV) traffic negatively impacts macroinvertebrate assemblages at sandy beaches in south-western Australia ». *Scientific Reports*, 24899 (2016). <https://doi.org/10.1038/srep24899>
- Davault, D., A. Migné, A. Créach, F. Gévaert, C. Hubas, N. Spilmont, et G. Boucher. « Spatio-temporal variability of intertidal benthic primary production and respiration in the western part of the Mont Saint-Michel Bay (Western English Channel, France) ». *Hydrobiologia* 620, no 1 (2009): 163-72. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9626-3>.
- De Smet, B., L. Godet, J. Fournier, N. Desroy, M. Jaffré, M. Vincx, et M. Rabaut. « Feeding grounds for waders in the Bay of the Mont Saint-Michel (France): the lanice conchilega reef serves as an oasis in the tidal flats ». *Marine Biology* 160, no 4 (1 avril 2013): 751-61. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2130-3>.
- Dupouy H. et D. Latrouite. « Le développement de la crépidule sur le gisement de coquilles Saint-Jacques de la baie de Saint-Brieuc ». *Science et Pêche* (1979), 292, 13-19.
<https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/7161/>
- Essington, T. E. « Evaluating the sensitivity of a trophic mass-balance model (Ecopath) to imprecise data inputs ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64, no 4 (2007): 628-37.
<https://doi.org/10.1139/f07-042>.
- Fifas, S., et N. Caroff. « Gisement de coquilles Saint Jacques de la baie de Saint Brieuc. Campagne 2014 d'évaluation directe (23/08 au 4/09/2014). Résultats et analyse. ». (2014)
<https://archimer.ifremer.fr/doc/00229/34019/>.
- Fong, P. R. Donohoe, et J. Zedler. « Competition with macroalgae and benthic cyanobacterial mats limits phytoplankton abundance in experimental microcosms ». *Marine Ecology Progress Series* 100 (1993): 97-102. <https://doi.org/10.3354/meps100097>.
- Gamfeldt, L., J. S. Lefcheck, J. E. K. Byrnes, B. J. Cardinale, J. E. Duffy, et J. N. Griffin. « Marine biodiversity and ecosystem functioning: what's known and what's next? ». *Oikos* 124, no 3 (2015): 252-65.
<https://doi.org/10.1111/oik.01549>.



- Garcia, C. « Approche fonctionnelle des communautés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord ». These de doctorat, Lille 1 (2010). <http://www.theses.fr/2010LIL10185>.
- Han, D., Y. Chen, C. Zhang, Y. Ren, Y. Xue, et R. Wan. « Evaluating impacts of intensive shellfish aquaculture on a semi-closed marine ecosystem ». *Ecological Modelling* 359 (2017): 193-200. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.05.024>.
- Heymans, J. J., M. Coll, J. S. Link, S. Mackinson, J. Steenbeek, C. Walters, et V. Christensen. « Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management ». *Ecological Modelling, Ecopath 30 years – Modelling ecosystem dynamics: beyond boundaries with EwE*, 331 (2016): 173-84. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.12.007>.
- Hily, C. « Is the activity of benthic suspension feeders a factor controlling water quality in the bay of Brest? » *Marine Ecology Progress Series* 69 (1991): 179-88. <https://doi.org/10.3354/meps069179>.
- Jiang, W., M. T. Gibbs. « Predicting the carrying capacity of bivalve shellfish culture using a steady, linear food web model ». *Aquaculture* 244 (2005), 171–185.
- Kaiser, M. J., S. I. Rogers, et D. T. McCandless. « Improving quantitative surveys of epibenthic communities using a modified 2 m beam trawl ». *Marine Ecology Progress Series* 106, no 1/2 (1994): 13-38.
- Kuipers, B. « On the efficiency of a two-metre beam trawl for juvenile plaice (*Pleuronectes Platessa*) ». *Netherlands Journal of Sea Research* 9, no 1 (1975): 69-85. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(75\)90023-X](https://doi.org/10.1016/0077-7579(75)90023-X).
- Le Loc'h, F. « Structure, fonctionnement, évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental nord Gascogne », These de doctorat, Université de Bretagne Occidentale (2004).
- Le Mao, P., L. Godet, J. Fournier, L. Cabioch, C. Retière, P. Chambers, et L. Pourinet. « Atlas de la faune marine invertébrée du golfe Normano-Breton ». Roscoff: Éditions de la Station biologique de Roscoff (2019).
- Le Pape, O., Y. Del Amo, A. Menesguen, A. Aminot, B. Quequiner, et P. Treguer. « Resistance of a coastal ecosystem to increasing eutrophic conditions: the Bay of Brest (France), a semi-enclosed zone of Western Europe ». *Continental Shelf Research* 16, no 15 (1996): 1885-1907. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(95\)00068-2](https://doi.org/10.1016/0278-4343(95)00068-2).
- Lefeuvre, J.-C., V. Bouchard, E. Feunteun, S. Grare, P. Laffaille, et A. Radureau. « European salt marshes diversity and functioning: the case study of the Mont Saint-Michel Bay, France ». *Wetlands Ecology and Management* 8, no 2 (2000): 147-61. <https://doi.org/10.1023/A:1008440401950>.
- Lindeman, R. L. « The trophic dynamic aspect of ecology ». *Ecology* 23, 399-418 (1942).
- Lobry, J., F. Mounier, M. Ballutaud, X. Chevillot, D. Gascuel, H. Budzinski, P. Labadie, et H. Drouineau. « ESCROpath, a bayesian mixing model to quantify diets and trophic flows in aquatic food webs ». *Methods in Ecology and Evolution* 13, no 4 (2022): 894-907. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13808>.
- Mayhew, P. W. « The daily energy intake of european wigeon in winter ». *Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology)* 19, no 3 (1988): 217-23. <https://doi.org/10.2307/3676562>.
- Menesguen A. « Détermination d'objectifs de qualité en nutriments dissous pour les rivières alimentant la marée verte des baies de Saint-Brieuc et Lannion. Lutte préventive et curative contre la prolifération des marées vertes en Baies de LANNION et de SAINT-BRIEUC. DEL/EC/RST/98/001 » (1998).
- Menesguen, A. « Les marées vertes en Bretagne, la responsabilité du nitrate » (2003).



<https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/143/>.

- Ménesguen, A., et T. Grégoris. « Modelling benthic invasion by the colonial gastropod *Crepidula Fornicata* and its competition with the bivalve *Pecten Maximus*. I. A new 0D model for population dynamics of colony-forming species ». *Ecological Modelling* 368 (2018): 277-87. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.12.005>.
- Migné, A., N. Spilmont, G. Boucher, L. Denis, C. Hubas, M. -A. Janquin, M. Rauch, et D. Davout. « Annual budget of benthic production in Mont Saint-Michel Bay considering cloudiness, microphytobenthos migration, and variability of respiration rates with tidal conditions ». *Continental Shelf Research* 29, no 19 (2009): 2280-85. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2009.09.004>.
- Miossec, L., R.M. Le Deuff, et P. Gouletquer. « Alien species alert: *Crassostrea Gigas* (Pacific Oyster) ». ICES Cooperative Research Report 299 (2009). <https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/6945/>.
- Morissette, L. « Complexity, cost and quality of ecosystem models and their impact on resilience: a comparative analysis, with emphasis on marine mammals and the Gulf of St. Lawrence ». University of British Columbia (2007). <https://doi.org/10.14288/1.0074903>.
- MPO. « Capacité de charge pour la conchyliculture par référence à la mytiliculture dans la baie Malpeque, à l'île-du-Prince-Édouard ». Secr. can. de consult. sci. du MPO, Avis sci. (2015).
- Newell, R. I. E. « Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: a review ». *Journal of Shellfish Research* 23, no 1 (2004): 51-62.
- Newell, R., L. Seiderer, et D. Hitchcock. « The impact of dredging works in coastal waters: a review of the sensitivity to disturbance and subsequent recovery of biological resources on the sea bed ». *Oceanography and marine biology* 36 (1998): 127-78.
- Ní Longphuirt, S., J. Clavier, J. Grall, L. Chauvaud, F. Le Loc'h, I. Le Berre, J. Flye-Sainte-Marie, J. Richard, et A. Leynaert. « Primary production and spatial distribution of subtidal microphytobenthos in a temperate coastal system, the Bay of Brest, France ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74, no 3 (2007): 367-80. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.04.025>.
- Odum, W.E. and E.J. Heald. « The detritus-based food web of an estuarine mangrove community ». In: L.E. Cronin (Editor), *Estuarine Research*, Vol. 1. Academic Press (1975), New York, pp. 265-286.
- Patrício, J., et J. C. Marques. « Mass balanced models of the food web in three areas along a gradient of eutrophication symptoms in the south arm of the Mondego Estuary (Portugal) ». *Ecological Modelling* 197, no 1 (2006): 21-34. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.008>.
- Patrício, J., R. Ulanowicz, M. Pardal, et J. Marques. « Ascendency as an ecological indicator: a case study of estuarine pulse eutrophication ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 60 (2004): 23-35. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2003.11.017>.
- Polovina, J. J. « Model of a coral reef ecosystem ». *Coral Reefs* 3, no 1 (1984): 1-11. <https://doi.org/10.1007/BF00306135>.
- Ponsero, A., A. Sturbois et C. Jamet. « Plan de gestion de la réserve naturelle de la baie de Saint-Brieuc - 2019- 2028 - Etat des lieux - vol.A ». Réserve Naturelle Nationale de la baie de Saint-Brieuc, 214 pages (2019a).
- Ponsero, A., A. Sturbois et C. Jamet. « Plan de gestion de la réserve naturelle de la baie de Saint-Brieuc - 2019- 2028 - Etat des lieux - vol.B ». Réserve Naturelle Nationale de la baie de Saint-Brieuc, 214 pages (2019b).
- Ponsero, A., A. Sturbois, C. Jamet et L. Dabouineau. « Evaluation spatiale des mollusques bivalves (*Scrobicularia plana*, *Limecola balthica*, *Macomangulus tenuis*, *Fabulina fabula*, *Cerastoderma edule*, *Donax vittatus*...) de la baie de Saint-Brieuc, 8ème édition ». Réserve Naturelle Baie de St-Brieuc, 58 pages (2021).



- Ponsero, A., A. Sturbois, N. Desroy, P. Le Mao, A. Jones, et J. Fournier. « How do macrobenthic resources concentrate foraging waders in large megatidal sandflats? » *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 178 (2016): 120-28. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.05.023>.
- Ponsero, A., et P. Le Mao. « Consommation de la macrofaune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en baie de Saint-Brieuc ». *Revue d'Ecol.* 66, 383 – 397 (2011).
- Ponsero, A., P. Le Mao, P. Yésou, J. Allain et J. Vidal. « Qualité des écosystèmes et conservation du patrimoine naturel : le cas de l'eutrophisation littorale et l'hivernage de la bernache cravant *Branta b. bernicla* en baie de Saint-Brieuc (France) ». *Revue d'Ecol.* 64 (2009).
- Quillien, N., M. C. Nordström, G. Schaal, E. Bonsdorff, et J. Grall. « Opportunistic basal resource simplifies food web structure and functioning of a highly dynamic marine environment ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 477 (2016): 92-102. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.01.010>.
- Ragueneau, O., L. Chauvaud, A. Leynaert, G. Thouzeau, Y.M. Paulet, S. Bonnet, A. Lorrain, et al. « Direct evidence of a biologically active coastal silicate Pump: ecological implications ». *Limnology and Oceanography* 47, no 6 (2002): 1849-54. <https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.6.1849>.
- Raoux, A., N. Baux, J.P. Pezy, P. Balay, S. Lesourd, et J.C. Dauvin. « Evaluating ecosystem functioning of a long-term dumping site in the Bay of Seine (English Channel) ». *Ecological Indicators* 115 (2020): 106381. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106381>.
- Reiss, H., I. Kröncke, et S. Ehrich. « Estimating the catching efficiency of a 2-m beam trawl for sampling epifauna by removal experiments ». *ICES Journal of Marine Science* 63, no 8 (2006): 1453-64. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.06.001>.
- Ricciardi, A., et E. Bourget. « Weight-to-weight conversion factors for marine benthic macroinvertebrates ». *Marine Ecology Progress Series* 163 (1998): 245-51. <https://doi.org/10.3354/meps171245>.
- Rybarczyk, H., B. Elkaim, Jg Wilson, et N. Loquet. « L'eutrophisation en Baie de Somme : mortalités des peuplements benthiques par anoxie ». *Oceanologica Acta* 19, no 2 (1996): 131-40.
- Rybarczyk, H., B. Elkaim, L. Ochs, et N. Loquet. « Analysis of the trophic network of a macrotidal Ecosystem: the Bay of Somme (Eastern Channel) ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58, no 3 (2003): 405-21. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00294-9](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00294-9).
- Simonin, A. « Etude de la colonisation de l'huître creuse *Crassostrea gigas*, espèce marine invasive des côtes bretonnes ». Rapport de stage Master 1, Université d'Angers (2012).
- Smaal, A. C. « The ecology and cultivation of mussels: new advances ». *Aquaculture, The biology and cultivation of mussels*, 94, no 2 (1991): 245-61. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(91\)90121-M](https://doi.org/10.1016/0044-8486(91)90121-M).
- Stanford, R., et T. Pitcher. « Ecosystem simulations of the English Channel : climate and trade-offs ». Fisheries Centre. University of British Columbia (2004). <https://doi.org/10.14288/1.0074799>.
- Sturbois, A. « Ecological trajectories : methods and applications. A case study on the conservation and taxonomic / functional / trophic dynamics of soft bottom benthic assemblages in the bay of Saint-Brieuc (Western English Channel, France) ». Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale (2021).
- Sturbois, A., A. Ponsero, A. Maire, A. Carpentier, J. Pétilion et P. Riera. « Evaluation des fonctions écologiques des prés salés de l'anse d'Yffiniac pour l'ichtyofaune ». Réserve Naturelle Nationale de la baie de Saint-Brieuc, 88 pages (2016).
- Sturbois, A., et A. Ponsero. « Evolution des populations de limicoles et d'anatidés en baie de Saint-Brieuc ». Réserve Naturelle Nationale de la baie de Saint-Brieuc, 6 pages (2019).
- Sturbois, A., et A. Ponsero. « Synthèse ornithologique : phénologie et évolution locale des effectifs,



3ème édition, 1970-2018 ». Réserve Naturelle Nationale de la baie de Saint-Brieuc, 106 pages (2018).

Sturbois, A., et F. Bioret. « Historique et évolutions récentes des végétations du marais maritime de l'anse d'Yffiniac - Baie de Saint-Brieuc - 1979-2012. Cartographie - Analyse diachronique - Inventaire phytocénotique, Conservation ». Réserve Naturelle Nationale de la baie de Saint-Brieuc, 52 pages (2018).

Sturbois, A., G. Cormy, A. Le Moal, G. Schaal, C. Broudin, E. Thiebaut, A. Ponsero, P. Le Mao, P. Riera, O. Gauthier et N. Desroy. « Trajectoires taxonomiques et fonctionnelles des communautés benthiques subtidales de substrat meuble en fond de baie de Saint-Brieuc (Manche Occidentale) ». Réserve Naturelle Nationale de la baie de Saint-Brieuc, 66 pages (2021a).

Sturbois, A., G. Cormy, G. Schaal, O. Gauthier, A. Ponsero, P. Le Mao, P. Riera, et N. Desroy. « Trajectoires taxonomiques et fonctionnelles des communautés benthiques intertidales du fond de baie de Saint-Brieuc (Manche Occidentale) ». Réserve Naturelle Nationale de la baie de Saint-Brieuc, 62 pages (2021b).

Sturbois, A., A. Ponsero, N. Desroy, P. Le Mao, et J. Fournier. « Exploitation of intertidal feeding resources by the red knot *Calidris canutus* under megatidal conditions (Bay of Saint-Brieuc, France) ». *Journal of Sea Research* 96 (2015): 23-30. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.11.001>.

Sturbois, A., P. Riera, N. Desroy, T. Brébant, A. Carpentier, A. Ponsero, et G. Schaal. « 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 (2022): 105572. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105572>.

Taylor, I.R., A. Bester. « The response of foraging waders to human recreation disturbance at Rhyll, Phillip Island, Victoria ». *Stilt* 35, 67 (1999).

Thouzeau, G., L. Chauvaud, J. Grall, et L. Guérin. « Rôle des interactions biotiques sur le devenir du pré-recrutement et la croissance de *Pecten maximus* (L.) en rade de Brest ». *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* 323, no 9 (2000): 815-25. [https://doi.org/10.1016/S0764-4469\(00\)01232-4](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(00)01232-4).

Valls, A., D. Gascuel, S. Guénette, et P. Francour. « Modeling trophic interactions to assess the effects of a marine protected area: case study in the NW Mediterranean Sea ». *Marine Ecology Progress Series* 456 (2012): 201-14. <https://doi.org/10.3354/meps09701>.

Ward, N. D., J. P. Megonigal, B. Bond-Lamberty, V. L. Bailey, D. Butman, E. A. Canuel, H. Diefenderfer, et al. « Representing the function and sensitivity of coastal interfaces in earth system models ». *Nature Communications* 11, no 1 (2020): 2458. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16236-2>.

Wickham H. « *ggplot2: Elegant graphics for data analysis* ». Springer-Verlag, New York (2016).

Worm, B., E.B. Barbier, N. Beaumont, J. Emmett Duffy, C. Folke, B. S. Halpern, J. B. C. Jackson, et al. « Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services ». *Science* 314, no 5800 (2006): 787-90. <https://doi.org/10.1126/science.1132294>.



Annexes

Annexe 1 : Matrice des régimes alimentaires renseignée sur ECOPATH pour le modèle global. I = intertidal et S = subtidal.

Annexe 2 : Matrice des régimes alimentaires renseignée sur ECOPATH pour le sous-modèle. M = Morieux et Y = Yffiniac.

Annexe 3 : Validation des règles écologiques et thermodynamiques de Darwall *et al.* (2010) pour le modèle global. En bleu : les estimations d'ECOPATH. I = Intertidal et S = Subtidal.

Annexe 4 : Tableaux de validation des niveaux de production primaire annuelle, en tonnes de carbone par km² par an. A : Microphytobenthos et B : Phytoplancton.

Annexe 5 : Tableaux de validation des niveaux de production secondaire annuelle. A : Productions secondaires en tonnes de matière fraîche, B : Productions secondaires en tonnes de matière sèche, C : Productions secondaires en tonnes de carbone, D : Productions secondaires intertidales en tonnes de carbone.

Annexe 6 : Analyses de sensibilité du modèle global de la baie de Saint-Brieuc, B = Biomasse. A : Simulation de différents facteurs de correction de la biomasse des poissons céphalopodes. B : Simulation de la diminution ou l'augmentation de la biomasse des carnivores nécrophages subtidaux. C : Simulation de la diminution ou l'augmentation de la biomasse des carnivores nécrophages intertidaux. D : Simulation de la diminution ou l'augmentation de la biomasse des suspensivores subtidaux.

Annexe 7 : Validation des règles écologiques et thermodynamiques de Darwall *et al.* (2010) pour le sous-modèle. En bleu : les estimations d'ECOPATH.

Annexe 8 : Analyses de sensibilité du sous-modèle du fond de baie, B = Biomasse. A : Simulation de la diminution ou l'augmentation de la biomasse des oiseaux carnivores. B : Simulation de la diminution ou l'augmentation de la biomasse des carnivores nécrophages de Morieux. C : Simulation de la diminution ou l'augmentation de la biomasse des carnivores nécrophages d'Yffiniac. D : Simulation de la diminution ou l'augmentation de la biomasse du phytoplancton. E : Simulation de la modification de l'efficacité écotrophique du zooplancton. M = Morieux et Y = Yffiniac.

	Oiseaux carnivores	Anatidés herbivores	Huîtres creuses M	Huîtres creuses Y	Moules élevées	Carnivores Nécrophages M	Carnivores Nécrophages Y	Dépositivores M	Dépositivores Y	Suspensivores M	Suspensivores Y	Zooplancton
Oiseaux carnivores												
Anatidés herbivores												
Huîtres creuses M	0,010					0,005						
Huîtres creuses Y												
Moules élevées						0,01						
Carnivores Nécrophages M	0,100											
Carnivores Nécrophages Y	0,270											
Dépositivores M	0,04					0,2						
Dépositivores Y	0,11								0,2			
Suspensivores M	0,13					0,2						
Suspensivores Y	0,34									0,2		
Zooplancton						0,2	0,2					
Algues vertes		0,94										
Prés salés		0,060										
Microphytobenthos			0,15	0,15	0,1			0,3	0,3	0,15	0,15	0,2
Phytoplancton			0,8	0,8	0,8					0,8	0,8	0,6
Detritus			0,05	0,05	0,1	0,385	0,4	0,7	0,7	0,05	0,05	0,2

Annexe 1 : Matrice des régimes alimentaires renseignée sur ECOPATH pour le modèle global. I = intertidal et S = subtidal.

	Oiseaux carnivores	Anatidés herbivores	Huîtres creuses M	Huîtres creuses Y	Moules élevées	Carnivores Nécrophages M	Carnivores Nécrophages Y	Dépositivores M	Dépositivores Y	Suspensivores M	Suspensivores Y	Zooplancton
Oiseaux carnivores												
Anatidés herbivores												
Huîtres creuses M	0,010					0,005						
Huîtres creuses Y												
Moules élevées						0,01						
Carnivores Nécrophages M	0,100											
Carnivores Nécrophages Y	0,270											
Dépositivores M	0,04					0,2						
Dépositivores Y	0,11								0,2			
Suspensivores M	0,13					0,2						
Suspensivores Y	0,34									0,2		
Zooplancton						0,2	0,2					
Algues vertes		0,94										
Prés salés		0,060										
Microphytobenthos			0,15	0,15	0,1			0,3	0,3	0,15	0,15	0,2
Phytoplancton			0,8	0,8	0,8					0,8	0,8	0,6
Detritus			0,05	0,05	0,1	0,385	0,4	0,7	0,7	0,05	0,05	0,2

Annexe 2 : Matrice des régimes alimentaires renseignée sur ECOPATH pour le sous-modèle. M = Morieux et Y = Yffiniac.

Boîtes	P/C	Efficacité nette	Respiration / Assimilation	Respiration / Biomasse	Production / Respiration
Poissons céphalopodes	0,133	0,166	0,834	5,67	0,199
Oiseaux_carnivores	0,06	0,08	0,92	4,56	0,09
Anatides_herbivores	0,03	0,03	0,97	12,88	0,03
Crépidules	0,07	0,08	0,92	3,30	0,09
Huitres_creuses	0,10	0,13	0,88	4,41	0,14
Moules_I	0,10	0,13	0,88	13,30	0,14
Moules_S	0,10	0,13	0,88	13,30	0,14
Carnivores_Necrophages_I	0,15	0,19	0,81	5,63	0,23
Carnivores_Necrophages_S	0,15	0,19	0,81	5,63	0,23
Depositivores	0,15	0,19	0,81	10,83	0,23
Suspensivores_I	0,10	0,13	0,88	9,10	0,14
Suspensivores_S	0,10	0,13	0,88	9,10	0,14
Zooplancton	0,30	0,38	0,63	30,00	0,60
Algues_vertes					
Pres_sales					
Microphytobenthos					
Phytoplancton					

Annexe 3 : Validation des règles écologiques et thermodynamiques de Darwall *et al.* (2010) pour le modèle global. En bleu : les estimations d'ECOPATH. I = Intertidal et S = Subtidal.

A

Production de Microphytobenthos en $tC.km^{-2}.an^{-1}$

Baie de Saint-Brieuc <i>Cette étude</i>	Mont Saint-Michel <i>Arbach Leloup et al., 2008</i>	Mont Saint-Michel <i>Migné et al., 2009</i>	Rade de Brest <i>Ni Longphuir et al., 2007</i>
43,20	43,20	45,86	30,66

B

Production de Phytoplancton en $tC.km^{-2}.an^{-1}$

Baie de Saint-Brieuc <i>Cette étude</i>	Mont Saint-Michel <i>Arbach Leloup et al., 2008</i>	Baie de Somme <i>Rybarczyk et al., 2003</i>	Baie de Seine <i>Raoux et al., 2020</i>	Rade de Brest <i>Hily, 1991</i>	Baie de Seine <i>Hoch 1998 dans Cugié et al., 2005</i>
258,96	399,31	312,56	500,00	280,00	200-350

Annexe 4 : Tableaux de validation des niveaux de production primaire annuelle, en tonnes de carbone par km^2 par an.

A : Microphytobenthos et B : Phytoplancton.

Productions secondaires en t.km⁻².an⁻¹

A	Boîtes	Baie de Saint-Brieuc <i>Cette étude</i>	Baie du Mont Saint-Michel <i>Arbach Leloup et al., 2008</i>
	Carnivores Nécrophages I + S	13.42	17.70
	Dépositivores	23.05	
	Suspensivores I	6.42	16.06
	Suspensivores S	22.06	8.39
	Zooplancton	42.12	44.28

Productions secondaires en tC.km⁻².an⁻¹

B	Boîtes	Baie de Saint-Brieuc <i>Cette étude</i>	Baie de Saint-Brieuc <i>Chardy et al., 1993</i>
	Carnivores Nécrophages I + S	1.14	1.02
	Dépositivores	1.50	2.22
	Suspensivores I + S	1.48	1.94

Productions secondaires intertidales en tC.km⁻².an⁻¹

C	Boîtes	Baie de Saint-Brieuc <i>Cette étude</i>	Baie de Somme <i>Rybarczyk et al., 2003</i>	Baie de Seine <i>Raoux et al., 2020 et Garcia 2010</i>
	Carnivores Nécrophages I	0.53	1.04	1.96
	Dépositivores	2.96	9.05	9.95
	Suspensivores I	0.77	7.08	5.35

Production secondaire en tMS.km⁻².an⁻¹

D	Boîte	Baie de Saint-Brieuc <i>Cette étude</i>	Baie de Morlaix <i>Dauvin, 2000</i>
	Macrobenthos total	9.64	13.60

A

Poissons céphalopodes	B	B*2	B*3	B*4	B*5	B*6	B*7	B*8	B*9	B*10
EE carnivores_nécrophages_I	0,433	0,484	0,536	0,587	0,638	0,690	0,741	0,792	0,843	0,895
EE carnivores_nécrophages_S	0,022	0,045	0,067	0,089	0,112	0,134	0,156	0,179	0,201	0,223
EE depositivores	0,794	0,803	0,812	0,821	0,830	0,839	0,847	0,856	0,865	0,874
EE suspensivores_I	0,586	0,601	0,617	0,633	0,649	0,665	0,681	0,697	0,713	0,728
EE suspensivores_S	0,734	0,744	0,753	0,762	0,771	0,781	0,790	0,799	0,808	0,818
EE zooplancton	0,428	0,432	0,436	0,439	0,443	0,446	0,450	0,454	0,457	0,461

B

Carnivores_nécrophages_S	B	B +10%	B +20%	B +30%	B -10%	B -20%	B -30%
EE depositivores	0,829	0,895	0,962	1,027	0,763	0,697	0,631
EE suspensivores_S	0,771	0,840	0,909	0,978	0,702	0,649	0,564
EE zooplancton	0,443	0,479	0,515	0,551	0,407	0,370	0,334
EE carnivores_nécrophages_S	0,112	0,101	0,093	0,086	0,124	0,140	0,159

C

Carnivores_nécrophages_I	B	B +10%	B +20%	B +30%	B -10%	B -20%	B -30%
EE depositivores	0,829	0,841	0,852	0,864	0,818	0,806	0,795
EE suspensivores_I	0,649	0,690	0,732	0,773	0,608	0,566	0,525
EE zooplancton	0,443	0,449	0,455	0,462	0,436	0,430	0,424
EE carnivores_nécrophages_I	0,638	0,580	0,532	0,491	0,709	0,798	0,912

D

Suspensivores_S	B	B +10%	B +20%	B +30%	B -10%	B -20%	B -30%
EE phytoplancton	0,210	0,217	0,224	0,231	0,203	0,197	0,190
EE microphytobenthos	0,289	0,294	0,299	0,304	0,283	0,278	0,273
EE suspensivores_S	0,771	0,701	0,643	0,593	0,857	0,964	1,101

Annexe 5 : Tableaux de validation des niveaux de production secondaire annuelle. A : Productions secondaires en tonnes de matière fraîche, B : Productions secondaires en tonnes de matière sèche, C : Productions secondaires en tonnes de carbone, D : Productions secondaires intertidales en tonnes de carbone

Annexe 6 : Analyses de sensibilité du modèle global de la baie de Saint-Brieuc, B = Biomasse. A : Simulation de différents facteurs de correction de la biomasse des poissons céphalopodes. B : Simulation de la diminution ou l'augmentation de la biomasse des carnivores nécrophages subtidaux. C : Simulation de la diminution ou l'augmentation de la biomasse des carnivores nécrophages intertidaux. D : Simulation de la diminution ou l'augmentation de la biomasse des suspensivores subtidaux.

	Boîtes	P/C	Efficacité nette	Respiration / Assimilation	Respiration / Biomasse	Production / Respiration
Morieux_Yffiniac	Oiseaux_carnivores	0,06	0,08	0,92	4,72	0,08
Morieux_Yffiniac	Anatides_herbivores	0,03	0,04	0,96	10,80	0,04
Morieux	Huitres_creuses_M	0,10	0,13	0,88	4,41	0,14
Yffiniac	Huitres_creuses_Y	0,10	0,13	0,88	4,41	0,14
Morieux	Moules	0,10	0,13	0,87	13,30	0,14
Morieux	Carnivores_Necrophages_M	0,15	0,19	0,81	5,63	0,23
Yffiniac	Carnivores_Necrophages_Y	0,15	0,19	0,81	5,63	0,23
Morieux	Depositivores_M	0,15	0,19	0,81	10,83	0,23
Yffiniac	Depositivores_Y	0,15	0,19	0,81	10,83	0,23
Morieux	Suspensivores_M	0,10	0,13	0,87	9,10	0,14
Yffiniac	Suspensivores_Y	0,10	0,13	0,88	9,10	0,14
Morieux_Yffiniac	Zooplancton	0,30	0,38	0,63	30,00	0,60
Morieux_Yffiniac	Algues_vertes					
Yffiniac	Pres_sales					
Morieux_Yffiniac	Microphytobenthos					
Morieux_Yffiniac	Phytoplancton					

Annexe 7 : Validation des règles écologiques et thermodynamiques de Darwall *et al.* (2010) pour le sous-modèle. En bleu : les estimations d'ECOPATH

A

Oiseaux carnivores	B	B +10%	B +20%	B +30%	B -10%	B -20%	B -30%
EE Carnivores_Necrophages_M	0,161	0,169	0,178	0,186	0,152	0,144	0,135
EE Carnivores_Necrophages_Y	0,467	0,502	0,537	0,572	0,431	0,396	0,361
EE Depositivores_M	0,296	0,296	0,297	0,298	0,295	0,294	0,294
EE Depositivores_Y	0,277	0,280	0,282	0,285	0,275	0,272	0,270
EE Suspensivores_M	0,946	0,953	0,960	0,967	0,939	0,932	0,926
EE Suspensivores_Y	0,796	0,814	0,832	0,849	0,778	0,760	0,742

B

Carnivores_Necrophages_M	B	B +10%	B +20%	B +30%	B -10%	B -20%	B -30%
EE Suspensivores_M	0,946	1,031	1,114	1,196	0,866	0,783	0,701
EE Depositivores_M	0,296	0,323	0,350	0,377	0,269	0,242	0,215

C

Phytoplancton	B	B +10%	B +20%	B +30%	B -10%	B -20%	B -30%
EE phytoplancton	0,864	0,786	0,72	0,665	0,997	1,128	1,297

D

Carnivores_Necrophages_Y	B	B +10%	B +20%	B +30%	B -10%	B -20%	B -30%
EE Suspensivores_Y	0,796	0,855	0,909	0,962	0,748	0,694	0,641
EE Depositivores_Y	0,277	0,301	0,324	0,347	0,255	0,232	0,209

E

EE Zooplancton	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4	0,3	0,2
EE Phytoplancton	0,864	0,872	0,881	0,893	0,911	0,937	0,980	1,067
EE Microphytobenthos	0,151	0,152	0,153	0,155	0,158	0,161	0,168	0,180

Annexe 8 : Analyses de sensibilité du sous-modèle du fond de baie, B = Biomasse. A : Simulation de la diminution ou l'augmentation de la biomasse des oiseaux carnivores. B : Simulation de la diminution ou l'augmentation de la biomasse des carnivores nécrophages de Morieux. C : Simulation de la diminution ou l'augmentation de la biomasse des carnivores nécrophages d'Yffiniac. D : Simulation de la diminution ou l'augmentation de la biomasse du phytoplancton. E : Simulation de la modification de l'efficacité écotrophique du zooplancton. M = Morieux et Y = Yffiniac.



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.reservebaiedesaintbrieuc.com

Référence :

Solsona N., 2022, Importance de l'échelle d'étude dans la caractérisation du réseau trophique, l'évaluation des impacts anthropiques et l'estimation de la capacité de charge. Apports de la modélisation ECOPATH (Baie de Saint-Brieuc, Manche occidentale). Réserve naturelle nationale de la baie de Saint-Brieuc, 62 pages.



Coordonné par :



Financé et soutenu par:



Les milieux marins et côtiers sont le siège de nombreux processus biologiques et écologiques mais le manque de connaissance sur leur fonctionnement constitue un frein à leur préservation et à la quantification des effets des différents facteurs de menaces impactant leur conservation. Le programme ResTroph a été initié en 2018 dans le but d'étudier l'évolution et le fonctionnement des habitats benthiques de substrat meuble de la baie de Saint-Brieuc. Cette étude s'inscrit dans le quatrième axe de ce programme dont l'objectif est de caractériser le réseau trophique de la baie. Cette étude vise donc à réaliser une évaluation quantitative du réseau trophique grâce à la modélisation ECOPATH, largement utilisé dans le domaine de l'écologie trophique marine pour construire une représentation simple et la plus complète possible des réseaux trophiques. Un modèle global et un sous-modèle ont été construits pour répondre aux questions adressées par les gestionnaires de la réserve naturelle concernant l'avifaune, l'impact des proliférations d'algues vertes, de la mytiliculture et des espèces à caractère invasif. Les résultats obtenus ont démontré l'importance de l'échelle spatiale à laquelle les analyses sont faites. Le modèle global a montré un impact limité de la compétition trophique des espèces invasives mais qui constitue une impasse trophique non négligeable. Le sous-modèle a montré l'importance des algues vertes dans la production primaire au détriment des autres sources, et la dominance des moules d'élevage dans la consommation de la production primaire, ces deux compartiments étant également des impasses trophiques. La baie de Saint-Brieuc est donc caractérisée par trois impasses trophiques, et un fond de baie approchant probablement sa capacité de charge productive.



Saint-Brieuc Agglomération

5 rue du 71^{ème} 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