

Réserve Naturelle BAIE DE SAINT-BRIEUC



*Patrons spatial et saisonnier du réseau trophique benthique
intertidal de la baie de Saint-Brieuc*



Sommaire

1- Introduction	5
2- Matériels et Méthodes	11
21- Zone d'étude et plan échantillonnage	13
22- Echantillonnage et analyses en laboratoire	13
23- Mesure des compositions en isotopes stables	15
24- Analyses des données	15
3. Résultats	19
3.1- Sources de matière organique	21
3.1.1- Echelle de la baie	21
3.1.2- Variabilité temporelle	23
3.2- Consommateurs	25
3.1.1- Echelle de la baie	21
3.1.2- Echelles des assemblages	27
4- Discussion	31
4.1- Utilisation des patrons spatio-temporels : alternative potentielle pour mettre en évidence les liens trophiques	33
4.2- Influence des prés salés sur le réseau trophique des assemblages	33
4.3- Sources soutenant le réseau trophique : influence limitée des efflorescences saisonnières d' <i>Ulva</i> spp.	35
4.4- Patrons spatiaux du couplage benthique-pélagique	36
4.5- Variabilité à petite échelle spatiale de la structure du réseau trophique	38
4.6- Implications de la dynamique du réseau trophique pour les stratégies d'échantillonnage	38
4.7- Etude des réseaux trophiques : une base de référence pour les processus de conservation	39
5- Conclusion	43
6- Bibliographie	47
Annexes	55



1

Introduction





Introduction

Les zones côtières font partie des systèmes marins les plus productifs au monde, soutenant de nombreux processus écologiques et services écosystémiques (Costanza *et al.*, 1997). La production des baies et des estuaires est assurée par une grande diversité de producteurs primaires, notamment le phytoplancton, les herbiers, les mangroves, les plantes des prés-salés, les macroalgues et les diatomées benthiques (Bouillon *et al.*, 2011). L'ensemble de ces producteurs primaires contribuent à un important pool de matière organique détritique, qui joue un rôle majeur dans la biogéochimie et l'écologie des écosystèmes des baies et des estuaires. En raison de cette diversité, la compréhension du devenir de la production primaire au sein des écosystèmes côtiers, et en particulier au sein des réseaux trophiques, est une question importante (Mann, 1982). La contribution de ces différents producteurs aux réseaux trophiques locaux varie au sein des systèmes côtiers et entre eux (Chanton et Lewis, 2002 ; Deegan et Garritt, 1997 ; Domingos et Lana, 2017), ce qui entraîne l'absence d'un paradigme communément accepté pour le fonctionnement des réseaux trophiques à des échelles spatiales et temporelles variables.

Les réseaux trophiques côtiers dépendant de sources alimentaires primaires qui peuvent être sessiles ou mobiles, il est crucial d'évaluer la connectivité trophique verticale (le couplage benthique-pélagique) et horizontale (les flux de matière organique entre les habitats/écosystèmes) entre les habitats adjacents (Kang *et al.*, 2015 ; Schaal *et al.*, 2008). La connectivité trophique varie selon les systèmes, allant d'un isolement quasi total à un fort mélange. Le mouvement de l'eau facilite le déplacement du carbone sous forme dissoute ou particulaire dans les écosystèmes aquatiques (Guimond et Tamborski, 2021 ; Polis *et al.*, 1997).

L'hydrodynamique influence la productivité côtière à travers une variété de mécanismes (Largier, 1993). Dans les systèmes tidaux, le mouvement périodique de la marée est responsable de la redistribution de la matière organique, améliorant la connectivité trophique entre les différents habitats et assemblages (Polis *et al.*, 1997). L'importance de cette redistribution dépend de l'amplitude de la marée dans les systèmes méso, macro et méga-tidaux (Domingos et Lana, 2017 ; Ziegler *et al.*, 2019). L'hydrodynamisme qui en résulte peut conduire à l'accumulation et/ou à la dispersion des constituants de la colonne d'eau, notamment les sédiments, le phytoplancton et les débris particuliers (Young *et al.*, 2021), et influencer potentiellement les voies de production et la structure du réseau trophique. Un mouvement d'eau plus important augmente le transport des matériaux (par exemple, la remise en suspension du microphytobenthos) entre les compartiments benthiques et pélagiques (Ubertini *et al.*, 2012), qui peut être amplifié par des facteurs biologiques, tels que la bioturbation (Rakotomalala *et al.*, 2015).

Les baies et les estuaires sont influencés par la variabilité saisonnière et interannuelle des apports marins et d'eau douce. Cette variabilité affecte l'abondance et la distribution des ressources et des consommateurs et peut influencer la dynamique du réseau trophique (Bouillon *et al.*, 2011). La considération de la dynamique trophique est par conséquent cruciale pour prendre en compte la variabilité spatio-temporelle des sources de nourriture en termes de composition et de disponibilité.



Dans les baies peu profondes sous influences mégatidales, la bathymétrie influence le temps de submersion/émersion des habitats intertidaux, affectant le temps disponible pour l'alimentation. Les conditions de marée couplées aux caractéristiques des sédiments ont également un effet prononcé sur la distribution des espèces de macrofaune benthique limitant par exemple la distribution des espèces nécessitant des conditions stables vers des parties abritées (Blanchet *et al.*, 2014 ; França *et al.*, 2009). Ces patrons de distribution des espèces benthiques peuvent être stable dans le temps, conduisant à la persistance d'assemblages benthiques contrastés le long des gradients côtier/offshore et abrité/exposé dans les habitats de fonds meubles intertidaux (Sturbois *et al.*, 2021a).

Les apports de matière organique (par exemple, plantes ou algues détritiques) provenant de systèmes végétalisés peuvent diversifier la structure des réseaux trophiques et des voies de transferts (Hyndes et Lavery, 2005 ; Nordström *et al.*, 2015 ; Quillien *et al.*, 2016 ; Schaal *et al.*, 2008). Ces ressources trophiques additionnelles peuvent provenir d'habitats productifs proches tels que les marais salants (Nordström *et al.*, 2014). Elles peuvent également résulter d'une eutrophisation saisonnière avec la prolifération d'algues vertes, ce qui peut avoir des conséquences importantes sur la structure des réseaux trophiques benthiques (Quillien *et al.* 2016) et des assemblages de poissons (Jones *et al.*, 2020).

Depuis des décennies, l'analyse des isotopes stables est largement utilisée dans les études d'écologie trophique pour comprendre le comportement alimentaire, la relation trophique et le flux de matière organique dans et à travers les réseaux alimentaires marins (Fry, 2008 ; Peterson, B.J., 1999). Le carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) et l'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) sont les isotopes stables les plus couramment utilisés dans les études trophiques. Le rapport isotopique du carbone, exprimé en $\delta^{13}\text{C}$, est particulièrement pertinent pour déterminer l'origine de la matière organique soutenant les consommateurs (par exemple, benthique vs pélagique ou eau douce vs marine), tandis que le rapport isotopique de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) permet d'estimer les positions trophiques (Fry, 2008). Plus récemment, le développement de nombreuses métriques isotopiques a permis de mieux évaluer les compositions en isotopes stables à l'échelle de la communauté, fournissant des informations pertinentes sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Cucherousset et Villéger, 2015 ; Layman *et al.*, 2012, 2007 ; Rigolet *et al.*, 2015).

Cette étude se concentre sur la structure et les sources dominantes qui soutiennent le réseau trophique de l'espace sablo-vaseux intertidal du fond de baie de Saint-Brieuc influencé par des conditions mégatidales et caractérisé par une diversité de producteurs primaires. Nous avons particulièrement exploré les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des sources aux invertébrés benthiques consommateurs aux échelles de l'ensemble de la zone intertidale et des différents assemblages benthiques constituant la mosaïque d'habitats. Des analyses classiques (valeurs brutes $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^{15}\text{N}$, inférence graphique, indices de structure) ont été couplées à des métriques basées sur la distance et la direction via le nouveau cadre d'analyse des trajectoires en écologie trophique [Stable Isotope Trajectory Analysis framework (SITA), Sturbois *et al.*, 2021b]. Cette nouvelle méthode permet d'évaluer les dynamiques des compositions en isotopes stables à différentes échelles biologiques, des individus aux écosystèmes, pour en déduire des trajectoires structurelles et fonctionnelles. Nous avons émis l'hypothèse que : (1) en raison des caractéristiques susmentionnées de la baie, les gradients spatiaux et la variabilité temporelle influence les sources soutenant le réseau trophique, (2) la variabilité induit une différence spatiale et temporelle dans la structure du réseau trophique entre les habitats. Les implications en matière de stratégie d'échantillonnage et de processus de conservation sont finalement discutées.





2

Matériels et Méthodes



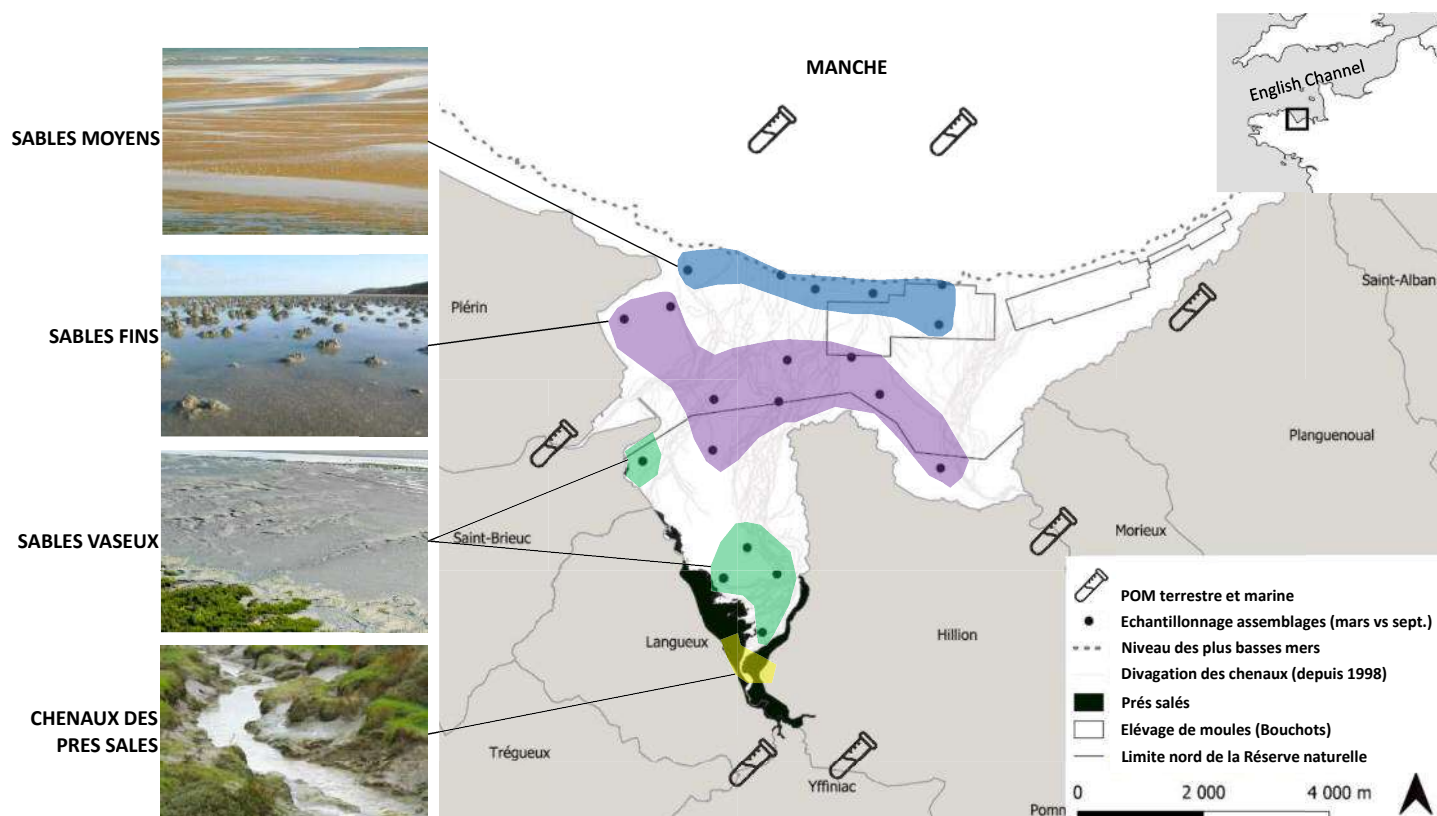


Fig. 1- Localisation de la zone d'étude et des stations d'échantillonnage. Les points correspondent aux stations échantillonnées dans les différents habitats. Les couleurs des polygones correspondent aux quatre assemblages (i.e. habitats) échantillonnés : criques de pré salés (jaune), sables vaseux (vert), sables fins (violet) et sables moyens (bleu).

2.1 Zone d'étude et plan échantillonnage

La zone d'étude se situe en fond de baie de Saint-Brieuc (Figure 1, Manche occidentale, France), une zone intertidale de 2900 ha divisée en deux anses (anses d'Yffiniac et de Morieux). La zone est principalement dominée par des sables fins à moyens, tandis que les parties les plus abritées sont caractérisées par des sables vaseux. La baie est sous l'influence d'un régime mégatidal semi-diurne. Le marnage varie entre 4 m aux mortes-eaux et près de 13 m aux vives-eaux, générant de forts courants de marée s'élevant entre 0,3 et 0,5 m/s dans cette partie de la baie.

La réserve naturelle nationale de Saint-Brieuc a été créée en 1998 pour la protection des oiseaux de rivage. Les limicoles hivernants et migrateurs se nourrissant de macrofaune (Ponsero *et al.*, 2016 ; Ponsero et Le Mao, 2011 ; Sturbois *et al.*, 2015), leur protection nécessitait la conservation des habitats marins et des ressources benthiques.

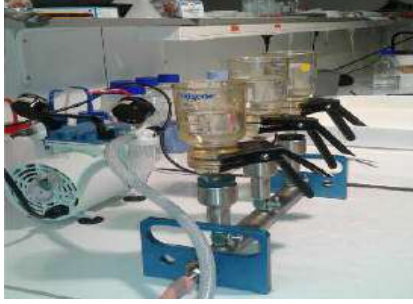
Le haut d'estran est dominé par des prés-salés (125 ha) caractérisés par une dynamique actuelle d'extension et un bon état de conservation (Sturbois et Bioret, 2019). La baie souffre d'eutrophisation, entraînant une forte prolifération de macroalgues vertes et des épisodes cycliques de marées vertes [Charlier *et al.*, 2007 ; Gravier, 2012 ; Annexe A].

La bathymétrie et l'hydrodynamisme influencent fortement la structure des assemblages benthiques sur la zone d'étude depuis l'assemblage de sables vaseux de haut d'estran, aux sables moyens de bas d'estran. Suivant les principaux assemblages benthiques caractérisés par Sturbois *et al.* (2021a), l'échantillonnage de la macrofaune a été réalisé sur quatre habitats de fonds meubles de la baie de Saint-Brieuc, du haut vers le bas du plateau : les criques vaseuses des prés-salés (2 stations), et les sables vaseux (5 stations), fins (9 stations) et moyens (6 stations, Figure 1). Le gradient bathymétrique entre les habitats entraîne des différences dans la durée moyenne quotidienne de submersion : marais salé (2:07 heures par 24h), sables vaseux (4:59 ± 3:09), sables fins (12:21 ± 6:05) et sables moyens (20:35 ± 3:31).

2.2 Echantillonnage et analyses en laboratoire

Sources - Les échantillons ont été collectés au début du mois de mars et en septembre 2019. La matière organique sédimentaire (SOM) a été collectée à chaque station en grattant le 1 cm supérieur du sédiment à marée basse. Pour chaque station, un sous-échantillon a été acidifié (10% HCl) et re-séché à 60°C, tandis que l'autre sous-échantillon est resté non traité. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des sous-échantillons acidifiés ont été combinées avec celles de $\delta^{15}\text{N}$ des sous-échantillons non traités pour calculer les valeurs isotopiques de la SOM non perturbée par les résidus de carbonate de calcium ($\delta^{13}\text{C}$) et par l'acidification ($\delta^{15}\text{N}$) (Androuin *et al.*, 2019). Les diatomées benthiques (Microphytobenthos, MPB), abondantes dans les sédiments vaseux/sableux de la zone à la fin du printemps/début de l'été, ont été collectées en juin 2019 et juillet 2020 par grattage de la surface du sédiment et extraites selon une méthode de Couch (1989), modifiée par Riera *et al.* (1999). Les diatomées ont été collectées sur des filtres en fibre de verre préalablement brûlés, brièvement lavés avec du HCl 10% et rincés avec de l'eau Milli-Q et conservés congelés (-20°C) jusqu'à l'analyse. Les compositions en isotopes stables de 2019 et 2020 ont été moyennées.





Les échantillons marins et d'eau douce collectés pour la matière organique particulaire (POM) en suspension ont été pré-filtrés à travers une maille de 90 μm pour éliminer les gros débris, puis filtrés sur des filtres Whatman GF/F préalablement brûlés (500°C, 5h). Les POM collectés dans les bassins fluviaux (POM_TER, 5 stations), et au large (POM_SEA, 2 stations) ont été différenciés dans les analyses ultérieures.

Les feuilles et les rameaux des plantes vasculaires les plus représentatives colonisant les prés-salés (Sturbois et Bioret, 2019) ont été échantillonnés à la main à marée basse, ainsi que les algues fraîches échouées (*Ulva* spp.) chaque fois qu'elles étaient présentes sur l'estran (habitats de sable fin et moyen). Les échantillons ont été rincés au laboratoire pour être débarrassés des épibiontes, séchés à 60°C pendant 48h, et broyés en une poudre fine à l'aide d'un mortier en marbre.



Consommateurs - La macrofaune benthique a été échantillonnée en mars et septembre 2019 dans les quatre assemblages à l'aide d'un carottier manuel de 1/32m² (diamètre : 20 cm), à une profondeur de 25 cm (Annexe B). L'échantillonnage a été couplé à une prospection à la bêche pour la mégafaune sur-dispersée, ou pour les espèces typiquement difficiles à échantillonner à l'aide d'un carottier à main (par exemple, pour l'annelide *Arenicola marina*). Le contenu des carottes a été délicatement tamisé à travers un tamis à maille carrée de 1 mm. La macrofaune a ensuite été triée sur le terrain et conservée dans des flacons en plastique. L'amphipode *Orchestia gammarellus* a été capturée à la main dans la végétation bordant les criques des marais salés. Au laboratoire, les animaux ont été identifiés au niveau taxonomique le plus bas possible, rincés et conservés à -20°C jusqu'à un traitement ultérieur. Les échantillons étaient constitués de tissus musculaires pour les individus de grandes espèces (bivalves, annélides, échinodermes) ou, lorsque cela était nécessaire pour les petites espèces, de petits groupes d'individus (pour le gastéropode *Peringia ulvae*) et d'individus entiers (pour les espèces d'amphipodes). Les espèces contenant des carbonates de calcium (par exemple, l'Ophiure *Acrocnida spatulispina* ou la *Crepidula fornicata*) ont été divisées en deux sous-échantillons acidifiés et non acidifiés. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des sous-échantillons acidifiés et de $\delta^{15}\text{N}$ des sous-échantillons non traités ont été combinées. Tous les échantillons ont été rincés, séchés à 60°C pendant 48 h, et broyés en poudre fine à l'aide d'un mortier en marbre.

Au moins trois répliqués ont été analysés par espèce lorsque cela était possible, mais pour plusieurs taxons, moins de répliqués étaient disponibles (Annexe B). Dans la mesure du possible, les différents répliqués ont été choisis parmi les échantillons disponibles afin de couvrir la plus grande partie de chaque assemblage.



2.3 Mesure des compositions en isotopes stables

Les poudres d'échantillons ont été conditionnés dans des capsules en étain ultra-propres de 5 x 8 mm et analysés à l'aide d'un analyseur élémentaire (EA Flash 2000 de ThermoFisher Scientific) couplé à un spectromètre de masse à rapport isotopique (Delta V Plus de ThermoFisher Scientific) sur la plateforme d'isotopes stables du Pôle Spectrométrie Océan de l'Université de Bretagne Occidentale (Brest, France). Les rapports d'isotopes stables ont été rapportés dans la notation standard δ en unités de parties par milliers (‰) par rapport à l'étalon de référence international :

$$\delta X = [(R_{\text{Sample}}/R_{\text{Standard}}) - 1] * 103$$

où X est ^{13}C et ^{15}N et R est le rapport correspondant de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. L'étalon de référence utilisé était la bélemnite Vienna-Pee Dee pour le ^{13}C et le N_2 atmosphérique pour le ^{15}N (précision : 0,1).

2.4 Analyses des données

Les jeux de données ont été étudiés pour analyser les patrons spatiaux et la variabilité temporelle du réseau trophique benthique intertidal entre mars et septembre. Les analyses ont été menées en termes de composition et de structure à l'échelle de la baie (c'est-à-dire de la communauté entière), et à l'échelle plus fine des différents assemblages benthiques. Chaque espèce a été assignée à un groupe trophique : carnivores, dépositivore, dépositivores-suspensivores, suspensivores, brouteurs, omnivores. Cette assignation a été réalisée en tenant compte de la littérature sur des taxons spécifiques, des connaissances d'experts et de trois bases de données accessibles au public :

- Polytraits (<http://polytraits.lifewatchgreece.eu>),
- World Register of Marine Species (WoRMS Editorial Board, 2020),
- Biological Trait Information Catalogue (BIOTIC, <http://www.marlin.ac.uk/biotic/>).

L'analyse des trajectoires a été réalisée pour quantifier et caractériser l'ampleur (distance) et la nature (direction) de la dynamique temporelle dans l'espace $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$ pour les groupes trophiques. Toutes les analyses ont été effectuées sous R.

Les différences spatiales en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ont été testées avec une ANOVA avec le facteur 'Assemblages'. La structure du réseau alimentaire a été analysée par le biais de métriques calculées à l'échelle des communautés (Layman *et al.*, 2007) :

- *Gamme de $\delta^{13}\text{C}$ (CR)* : Distance entre les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ les plus élevées et les plus basses de la communauté (c'est-à-dire, $\delta^{13}\text{C}$ maximum - $\delta^{13}\text{C}$ minimum). CR est une représentation de la diversité des sources basales au sein d'un réseau trophique ;

- *Gamme de $\delta^{15}\text{N}$ (NR)* : Distance entre les valeurs $\delta^{15}\text{N}$ les plus élevées et les plus basses de la communauté (c'est-à-dire, $\delta^{15}\text{N}$ maximum - $\delta^{15}\text{N}$ minimum). NR est une représentation de la longueur totale (c'est-à-dire le nombre total de niveaux trophiques) au sein d'un réseau trophique ;

- *Surface totale (TA)* : Zone de l'enveloppe convexe englobée par toutes les espèces dans l'espace $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ 2D δ . Cela représente une mesure de la quantité totale d'espace de niche trophique occupé, et donc un proxy pour l'étendue totale de la diversité trophique au sein d'un réseau trophique ;

- *Distance moyenne au centroïde (CD)* : Distance euclidienne moyenne de chaque espèce au centroïde $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$, où le centroïde est la valeur moyenne de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ pour toutes



les espèces du réseau trophique. Cette métrique fournit une mesure du degré moyen de diversité trophique au sein d'un réseau trophique ;

- *Distance moyenne des plus proches voisins* (NND) : Moyenne des distances euclidiennes au plus proche voisin de chaque espèce dans l'espace bi-place, et donc une mesure de la densité globale des individus au sein de l'espace ou d'une niche trophique.

Trois autres indices de Cucherousset et Villéger (2015) ont également été calculés pour analyser la similarité entre mars et septembre et entre assemblages :

- *La similarité isotopique* (ISim) : Chevauchement des niches isotopiques totales comme le rapport entre les niches isotopiques de l'intersection et de l'union des deux groupes considérés. Il varie de 0 lorsqu'il n'y a pas de chevauchement isotopique à 1 lorsque le groupe ayant la plus faible richesse isotopique remplit un sous-ensemble de l'espace isotopique rempli par le groupe ayant la plus grande richesse isotopique ;

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

- *Régularité isotopique* (IEve) : Régularité de la distribution des organismes le long de l'arbre le plus court qui relie tous les points. L'IEve tend vers 0 lorsque la plupart des organismes sont regroupés dans une petite région de l'espace isotopique, tandis que quelques autres sont éloignés de ce groupe. IEve tend vers 1 lorsque les organismes sont uniformément répartis dans l'espace isotopique.

Le nouveau cadre d'analyse des trajectoires en écologie isotopique (SITA) a été utilisé pour mesurer la dynamique des valeurs en isotopes stables pour les sources et les groupes trophiques (Sturbois *et al.*, 2021b). L'analyse quantitative de la dynamique des isotopes stables en réponse aux changements écologiques et environnementaux a été explorée dans le passé par le biais de l'analyse comparative des trajectoires temporelles dans un espace isotopique bidimensionnel (l'espace δ , généralement $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$). Par exemple, Schmidt *et al.* (2007) et Wantzen *et al.* (2002) ont quantifié la direction et l'ampleur des changements temporels dans la structure du réseau alimentaire en se basant sur les propriétés géométriques des trajectoires au sein de l'espace δ . Schmidt *et al.* (2007) ont utilisé des statistiques et des graphiques spécifiquement circulaires pour représenter et tester les changements de direction au sein de δ . Turner *et al.* (2010) ont caractérisé les attributs des trajectoires (taille, direction et forme) sur des ensembles de données contenant plus de deux échantillons temporels pour fournir une description quantitative et ont testé les changements dans les compositions d'isotopes stables en réponse aux gradients spatiaux et temporels. S'appuyant sur ces travaux antérieurs et sur le récent cadre d'analyse des trajectoires en écologie des communautés (De Cáceres *et al.*, 2019 ; Sturbois *et al.*, 2021c), le cadre d'analyse SITA va plus loin dans la description quantitative, l'analyse, et la représentation de l'amplitude et de la nature des dynamiques en écologie isotopique.

Des métriques SITA basées sur la longueur et la direction ont été calculées. Le changement net (distance euclidienne entre mars et septembre pour un groupe donné) et l'angle α (direction 0-360° dans l'espace δ en considérant l'axe Y, $\delta^{15}\text{N}$, comme le Nord, c'est-à-dire 0°) ont été calculés pour évaluer respectivement l'amplitude et la nature du changement dans l'espace $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$. Les changements nets et l'angle α ont été représentés au



sein de diagrammes et de roses de trajectoire (Sturbois *et al.*, 2021b) et les différences temporelles dans les valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ pour les sources et les groupes trophiques ont été représentées par des diagrammes en barres et testées avec des tests t de Student par permutation (package 'RVAAMemoire', fonction 'perm.t.test', 999 permutations).

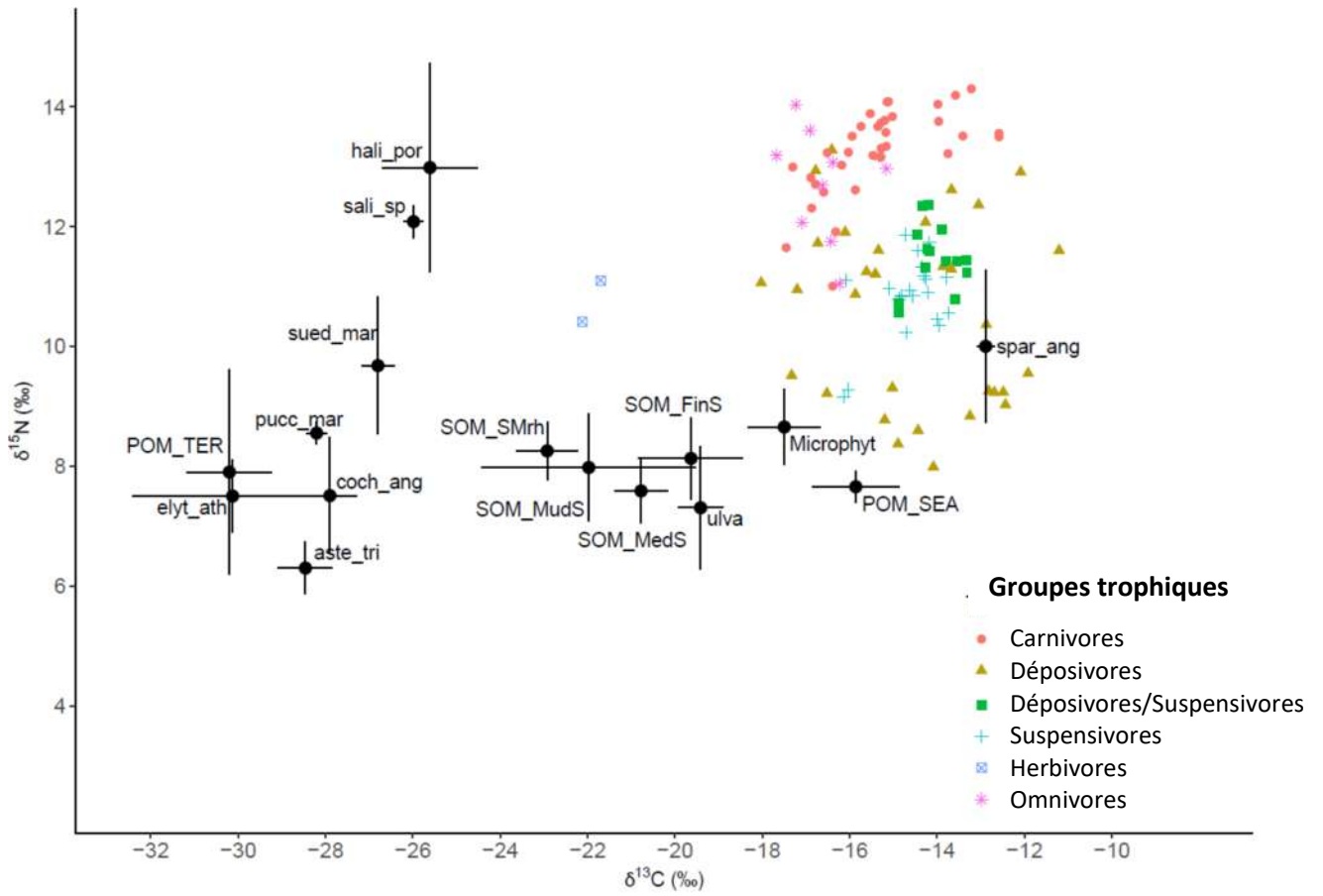


3

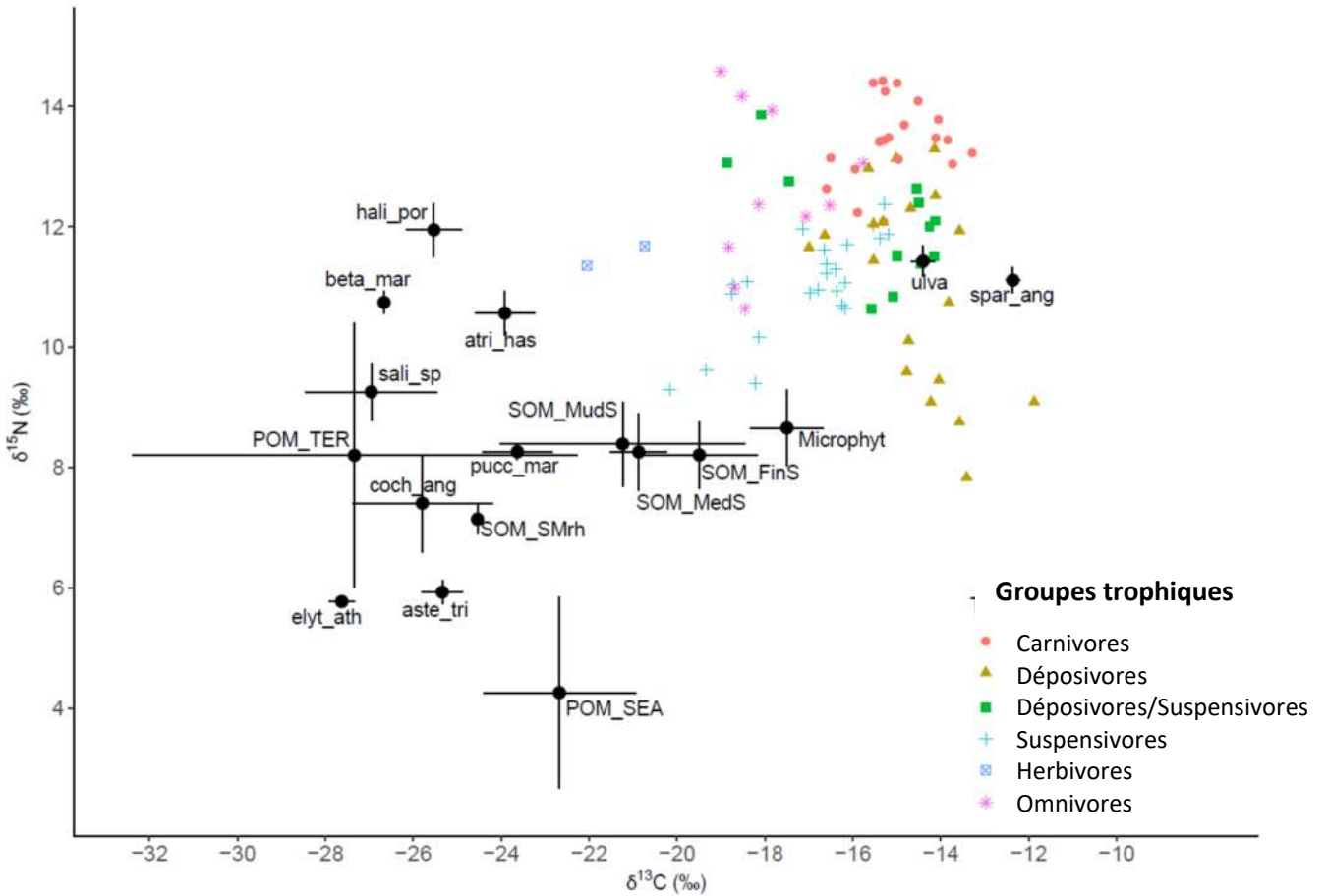
Résultats



A. Mars



B. Septembre



3.1 Sources de matière organique

3.1.1 Echelle de la baie

Des contrastes ont été observés dans les compositions en isotopes stables des producteurs primaires (Figure 2, Tableau I). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ étaient plus faibles pour les POM terrestres ($-30,13 \pm 0,98 \text{ ‰}$). Les plantes des marais salants présentaient des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ parmi les plus faibles, à l'exception de la spartine commune *Spartina anglica* caractérisée par le $\delta^{13}\text{C}$ le plus élevé ($-12,89 \pm 0,20 \text{ ‰}$) typique des plantes C4 (Currin *et al.*, 1995). Des valeurs plus élevées de $\delta^{15}\text{N}$ ont été observées pour le pourpier de mer *Halimione portulacoides* en mars ($12,98 \pm 1,74 \text{ ‰}$), et en septembre ($11,94 \pm 0,44 \text{ ‰}$).

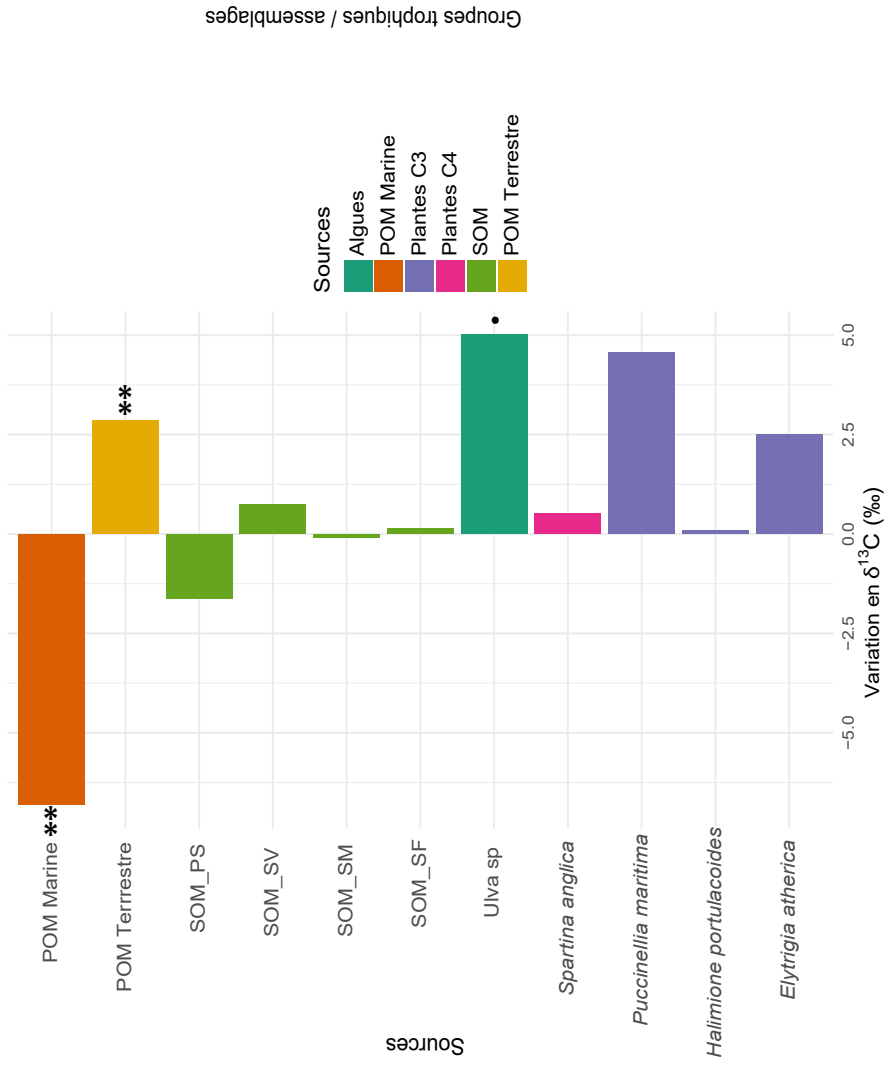
Sources	Types	Mars			Septembre		
		n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
<i>Atriplex hastata</i>	Plante C3				3	-23.92 ± 0.68	10.56 ± 0.36
<i>Beta maritima</i>	Plante C3				3	-26.66 ± 0.11	10.74 ± 0.19
<i>Elytrigia atherica</i>	Plante C3	3	-30.13 ± 2.28	7.50 ± 0.62	3	-27.63 ± 0.29	5.77 ± 0.08
<i>Cochlearia anglica</i>	Plante C3	3	-27.90 ± 0.60	7.51 ± 0.97	3	-25.80 ± 1.59	7.40 ± 0.86
<i>Halimione portulacoides</i>	Plante C3	3	-25.61 ± 1.08	12.98 ± 1.74	3	-25.53 ± 0.63	11.94 ± 0.44
<i>Puccinellia maritima</i>	Plante C3	3	-28.20 ± 0.23	8.55 ± 0.19	3	-23.63 ± 0.79	8.26 ± 0.14
<i>Salicornia sp.</i>	Plante C3	3	-25.98 ± 0.23	12.08 ± 0.27	3	-26.96 ± 1.50	9.25 ± 0.47
<i>Sueda maritima</i>	Plante C3	3	-26.80 ± 0.37	9.67 ± 1.15			
<i>Spartina anglica</i>	Plante C4	3	-12.89 ± 0.20	$10,00 \pm 1.28$	3	-12.36 ± 0.16	11.11 ± 0.21
<i>Ulva spp.</i>	Algue	3	-19.41 ± 0.52	7.30 ± 1.03	3	-14.40 ± 0.27	11.42 ± 0.26
POM_TER	POM terrestre	15	-30.20 ± 0.98	7.90 ± 1.71	15	-27.34 ± 5.06	8.20 ± 2.20
POM_SEA	POM marine	6	-15.86 ± 0.99	7.65 ± 0.27	5	-22.68 ± 1.73	4.26 ± 1.59
SOM_INTER_FinS	SOM	10	-19.64 ± 1.19	8.13 ± 0.68	10	-19.49 ± 1.31	8.20 ± 0.56
SOM_INTER_MedS	SOM	4	-20.78 ± 0.61	7.58 ± 0.54	6	-20.87 ± 0.64	8.25 ± 0.64
SOM_INTER_MudS	SOM	5	-21.97 ± 2.44	7.97 ± 0.90	7	-21.24 ± 2.79	8.39 ± 0.70
SOM_SMrh	SOM	2	-22.93 ± 0.69	8.25 ± 0.49	3	-24.54 ± 0.12	7.14 ± 0.25
Microphytobenthos	MPB (moy. Juin 2019 and Juillet 2020)	5	-17.50 ± 0.83	8.65 ± 0.63	5	-17.50 ± 0.83	8.65 ± 0.63

Tableau I: Valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (moyenne \pm sd) des différentes sources trophiques collectées en mars et septembre 2019. n : nombre d'échantillons. Matière organique particulaire marine et terrestre (POM_SEA, POM_TER). Matière organique sédimentaire dans les différents assemblages, des marais salés aux sables fins et moyens en passant par les sables vaseux (SOM_SMrh, SOM_MudS, SOM_FinS, SOM_MedS).

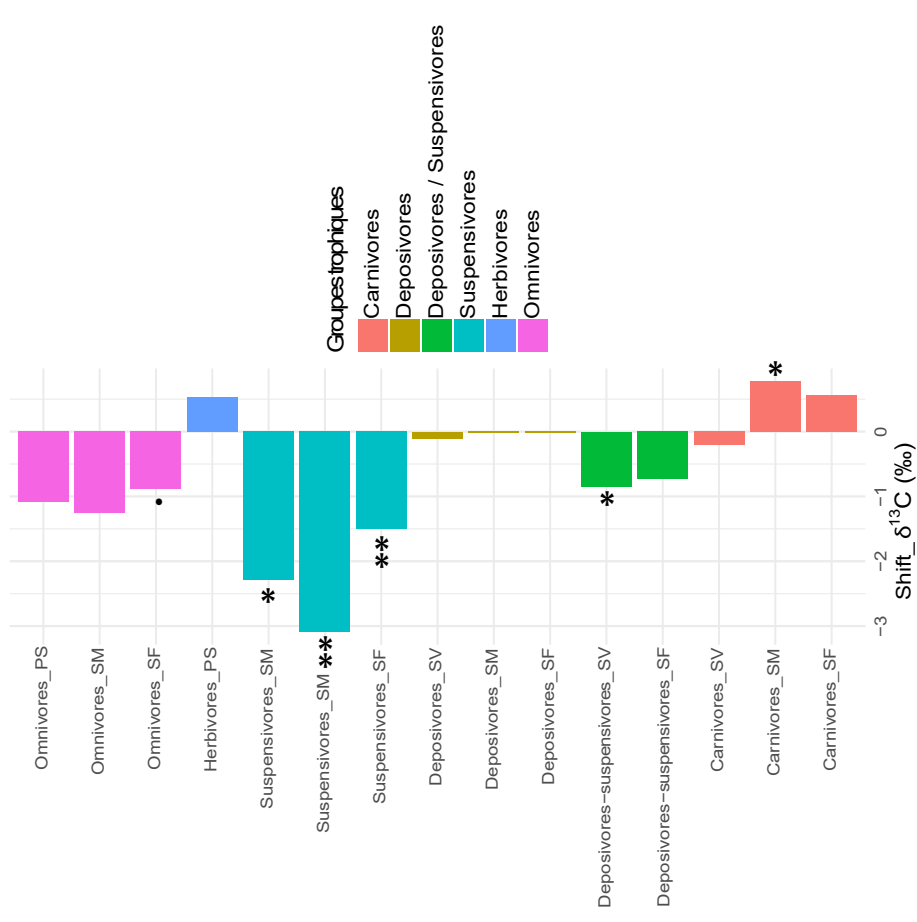
Fig. 2- Composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des consommateurs et des sources trophiques potentielles de matière organique en mars (A) et en septembre (B) des sédiments meubles intertidaux du fond de la baie de Saint-Brieuc. Les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sont représentées pour chaque consommateur individuel. Les couleurs et les formes représentent les groupes trophiques. Les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ moyennes des sources alimentaires potentielles sont représentées par des points noirs avec des barres d'erreur (taille proportionnelle aux valeurs de sd). Matière organique particulaire marine et terrestre (POM_SEA, POM_TER). Matière organique sédimentaire dans les différents habitats, des prés salés aux sables fins et moyens en passant par les vases sableuses (SOM_SMrh, SOM_MudS, SOM_FinS, SOM_MedS). Microphytobenthos (Microphyt). Plantes C3 : *Halimione portulacoides* (hali_por), *Beta maritima* (beta_mar), *Atriplex hastata* (atri_has), *Salicornia sp.* (salic), *Puccinellia maritima* (pucc_mar), *Cochlearia anglica* (coch_ang), *Elytrigia atherica* (Elyt_ath), *Aster tripolium* (aste_tri). Plante C4 : *Spartina anglica* (spar_ang). Algues : *Ulva sp.* (ulva).



A.



B.



3.1.2 Variabilité temporelle

Les échantillons de SOM de tous les assemblages étaient caractérisés par la plus faible variabilité des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (Figure 3, Tableau 1). La composition en isotopes stables d'*Ulva* spp. était caractérisée par une augmentation des deux isotopes en septembre (angle α : $50,57^\circ$, longueur de la trajectoire : 6,49), bien que cette variation ne soit pas significative pour $\delta^{13}\text{C}$ ($p=0,094$, matériel supplémentaire, annexe C). Les POM ont suivi une évolution inverse ($243,49^\circ$, 7,41). Des changements significatifs de $\delta^{13}\text{C}$ entre mars et septembre ont été observés, avec une diminution pour la POM_SEA ($p=0,004$), et une augmentation pour la POM terrestre ($p=0,032$).

Fig. 3- Variation temporelle du $\delta^{13}\text{C}$ entre mars et septembre. Sources (A) : les principales sources trophiques sont représentées par des couleurs : POM marine, POM terrestre, SOM pour les quatre assemblages (chenaux du pré salé (SOM_SMrh), et sables vaseux (SOM_MudS), fins (SOM_FinS), et moyens (SOM_MedS)), *Ulva* sp, et les quatre principales plantes de marais salants C3 (*Puccinellia maritima*, *Halimione portulacoides*, *Elytrigia atherica*) et C4 (*Spartina anglica*). **Consommateurs (B) :** les consommateurs sont représentés par des couleurs et la dynamique temporelle des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ est fourni pour chaque habitat. Les différences significatives moyennes testées avec les tests t de Student par permutation sont résumées par *** ($P<0,001$), ** ($P<0,01$), * ($P<0,05$). Les différences de moyenne proches du niveau significatif sont également représentées (., $P<0,1$).



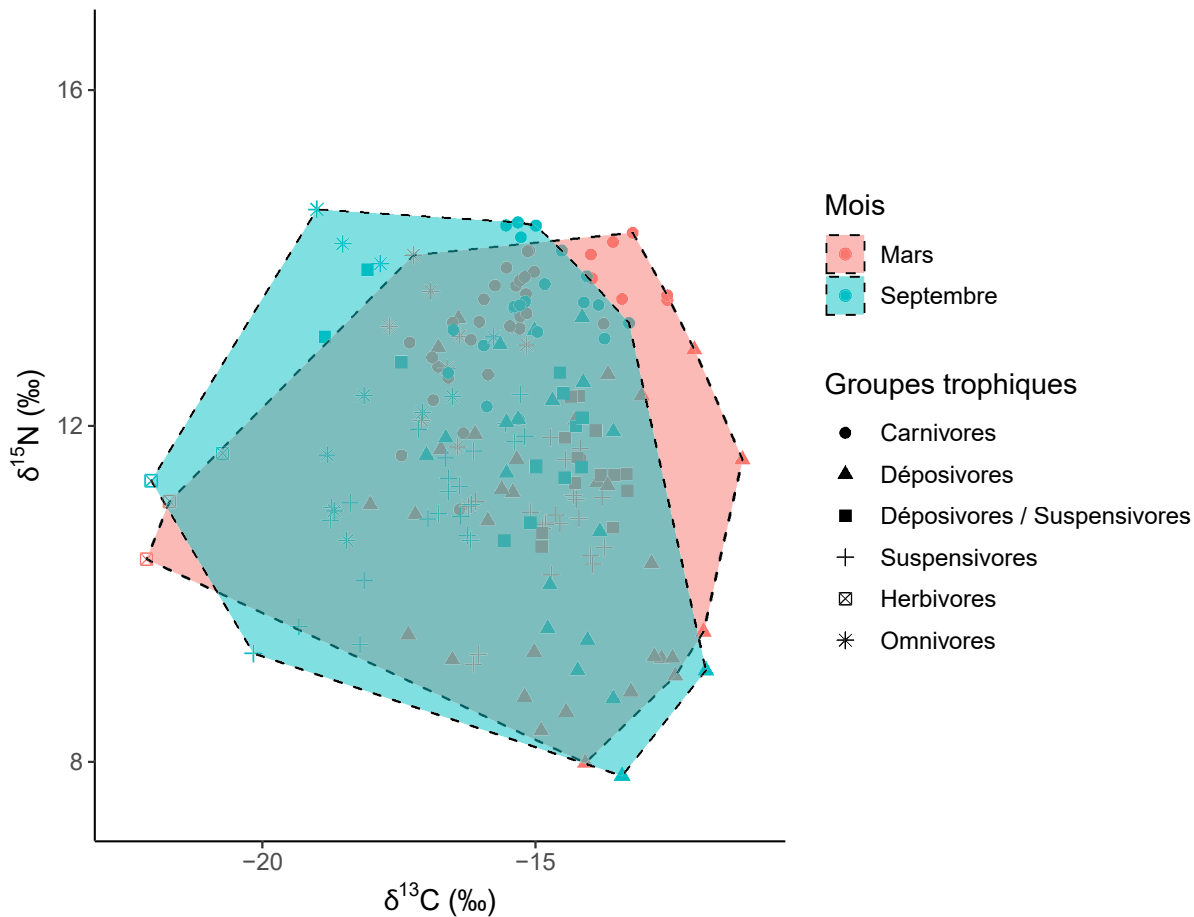


Fig. 4- $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des espèces échantillonnées en mars (rouge) et septembre (vert) dans les sédiments intertidaux de fond mou de la baie de Saint-Brieuc. Les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sont tracées pour chaque consommateur individuel. Les formes représentent les groupes trophiques. La niche isotopique (surface totale) est représentée par des polygones à coque convexe pour mars (vert) et septembre (rouge).

Espèces	Groupes trophiques	n	Mars		n	Septembre	
			$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
<i>Euspira catena</i>	Carnivores	2	-16.50 ± 0.15	11.79 ± 1.11			
<i>Nephtys hombergii</i>	Carnivores	17	-14.68 ± 1.40	13.39 ± 0.68	10	-14.71 ± 0.92	13.19 ± 0.65
<i>Sigalion mathildae</i>	Carnivores	9	-15.56 ± 0.76	13.46 ± 0.73	9	-15.09 ± 0.50	13.81 ± 0.53
<i>Tritia reticulata</i>	Carnivores	6	-16.40 ± 0.65	13.08 ± 0.17	2	-16.56 ± 0.07	12.88 ± 0.36
<i>Arenicola marina</i>	Dépositivores	4	-13.91 ± 1.38	11.88 ± 0.78	4	-14.50 ± 0.44	12.81 ± 0.48
<i>Bathyporeia sarsi</i>	Dépositivores	7	-13.41 ± 1.03	8.81 ± 0.50			
<i>Bathyporeia pilosa</i>	Dépositivores				1	-11.88	9.09
<i>Corophium arenarium</i>	Dépositivores	5	-15.39 ± 1.70	9.43 ± 0.59	3	-13.60 ± 0.21	9.11 ± 1.49
<i>Maldanidae sp.</i>	Dépositivores				1	-14.74	10.10
<i>Peringia ulvae</i>	Dépositivores	2	-12.58 ± 0.94	9.19 ± 0.50	3	-14.35 ± 0.38	9.37 ± 0.26
<i>Scoloplos armiger</i>	Dépositivores	9	-16.46 ± 0.84	11.73 ± 0.86	6	-15.95 ± 0.70	12.00 ± 0.53
<i>Urothoe poseidonis</i>	Dépositivores	4	-12.90 ± 1.17	11.96 ± 0.62	1	-13.57	11.93
<i>Limicola balthica</i>	Dépositivores / Suspensivores	7	-13.91 ± 0.46	11.79 ± 0.46	4	-14.36 ± 0.20	12.28 ± 0.29
<i>Macomangulus tenuis</i>	Dépositivores / Suspensivores	4	-14.05 ± 0.62	11.13 ± 0.44	5	-14.84 ± 0.55	11.31 ± 0.38
<i>Scrobicularia plana</i>	Dépositivores / Suspensivores	3	-14.46 ± 0.36	11.17 ± 0.55	4	-17.37 ± 1.62	12.63 ± 1.28
<i>Cerastoderma edule</i>	Suspensivores	19	-14.50 ± 0.54	10.98 ± 0.44	16	-16.23 ± 0.60	11.40 ± 0.52
<i>Pecten maximus</i>	Suspensivores	2	-16.09 ± 0.07	9.27 ± 0.08	2	-18.77 ± 0.79	9.50 ± 0.15
<i>Donax vittatus</i>	Suspensivores				1	-18.14	10.16
<i>Macrta stultorum</i>	Suspensivores				3	-18.63 ± 0.20	10.99 ± 0.11
<i>Crepidula fornicata</i>	Suspensivores				1	-20.17	9.29
<i>Orchestia gammarellus</i>	Herbivores	2	-21.92 ± 0.30	10.76 ± 0.49	2	-21.39 ± 0.93	11.51 ± 0.23
<i>Hediste diversicolor</i>	Omnivores	3	-16.05 ± 1.41	13.10 ± 0.12	2	-18.77 ± 0.34	14.37 ± 0.29
<i>Acrocnida spatulispina</i>	Omnivores	7	-16.70 ± 0.38	12.60 ± 1.06	8	-17.66 ± 1.10	12.14 ± 1.07

Tableau II: Valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (moyenne ± sd) des consommateurs en mars et septembre. n : nombre d'échantillons.

3.2 Consommateurs

3.2.1 Echelle de la baie

Les consommateurs benthiques étaient caractérisés par une large gamme de compositions en isotopes stables pour les deux mois (Tableau II). En mars, les valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ variaient de $-21,90 \pm 0,30$ ‰ pour le brouteur *O. gammarellus* à $-12,58 \pm 0,94$ ‰ pour le dépositivore *P. ulvae* (Figure 2, A.). Les valeurs moyennes de $\delta^{15}\text{N}$ variaient de $8,81 \pm 0,50$ ‰ pour le dépositivore *Bathyporeia sarsi* à $13,46 \pm 0,73$ ‰ pour le carnivore *Sigalion mathildae*. En septembre, les valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ variaient de $-21,39 \pm 0,93$ ‰ toujours pour *O. gammarellus*, à $-11,88 \pm 0,94$ ‰ chez le gîte *Bathyporeia pilosa* (Figure 2, B.). Les valeurs moyennes de $\delta^{15}\text{N}$ variaient de $9,08 \pm 0,50$ ‰ chez le dépositivore *Bathyporeia pilosa*, $14,37 \pm 0,29$ ‰ chez l'omnivore *Hediste diversicolor*. Les omnivores et les carnivores présentaient des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ parmi les plus élevées, tandis que les dépositivores et les suspensivores étaient caractérisés par des valeurs parmi les plus basses avec une variabilité importante (Figure 2).

Groupes trophiques	Assemblages	n	Mars		Septembre		Métriques de trajectoires		
			$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	N. changes	Angle α
Herbivores	Pré salé	2	-21.92 ± 0.30	10.75 ± 0.49	2	-21.39 ± 0.93	11.51 ± 0.23	0.92	35.13
Omnivores	Pré salé	1	-17.68	13.18	2	-18.77 ± 0.34	14.37 ± 0.29	1.61	317.46
Carnivores	Sable vaseux	6	-13.88 ± 0.77	13.82 ± 0.42	2	-14.09 ± 0.04	13.62 ± 0.22	0.28	225.93
Dépositivores	Sable vaseux	16	-13.67 ± 1.44	10.16 ± 1.53	9	-13.78 ± 0.81	10.04 ± 1.81	0.16	221.11
Dépositivores / Suspensivores	Sable vaseux	12	-14.15 ± 0.50	11.53 ± 0.56	8	-15.00 ± 1.06	11.97 ± 0.65	0.95	297.24
Suspensivores	Sable vaseux	6	-14.16 ± 0.26	11.13 ± 0.53	3	-16.44 ± 0.82	11.87 ± 0.22	2.40	287.95
Carnivores	Sable fin	19	-15.25 ± 1.18	13.40 ± 0.67	10	-14.69 ± 0.80	13.74 ± 0.50	0.66	58.44
Dépositivores	Sable fin	11	-14.99 ± 1.76	10.81 ± 1.34	8	-15.01 ± 0.69	12.00 ± 0.94	1.19	359.18
Dépositivores / Suspensivores	Sable fin	2	-13.57 ± 0.02	11.10 ± 0.44	2	-14.31 ± 0.21	11.44 ± 0.09	0.81	294.95
Suspensivores	Sable fin	11	-14.61 ± 0.61	10.98 ± 0.37	12	-16.11 ± 0.53	11.32 ± 0.52	1.54	283.07
Omnivores	Sable fin	5	-16.55 ± 0.33	12.12 ± 0.79	6	-17.44 ± 1.17	11.92 ± 0.92	0.91	257.49
Carnivores	Sable moyen	9	-16.43 ± 0.69	12.60 ± 0.60	9	-15.66 ± 0.61	13.04 ± 0.69	0.90	60.48
Dépositivores	Sable moyen	3	-16.80 ± 0.40	12.38 ± 1.26	2	-16.82 ± 0.25	11.75 ± 0.14	0.63	181.99
Suspensivores	Sable moyen	4	-15.50 ± 0.70	9.91 ± 0.85	8	-18.59 ± 0.93	10.29 ± 0.77	3.12	277.06
Omnivores	Sable moyen	2	-17.08 ± 0.23	13.81 ± 0.30	2	-18.33 ± 0.69	12.79 ± 1.61	1.62	230.79

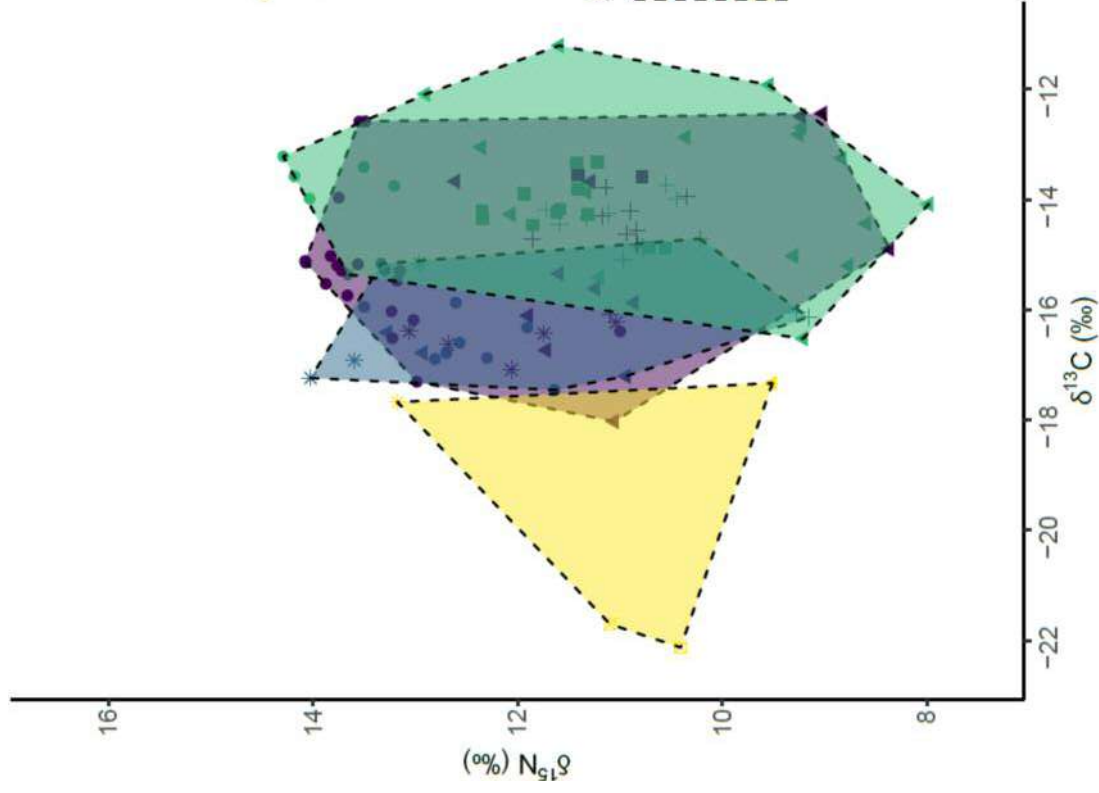
Tableau III: Propriétés de la structure du réseau alimentaire à l'échelle du site (baie entière) et de l'assemblage en mars et septembre. $\delta^{13}\text{C}_{\text{rg}}$ et $\delta^{15}\text{N}_{\text{rg}}$: gamme des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (‰). $\delta^{13}\text{C}_{\text{ctr}}$ et $\delta^{15}\text{N}_{\text{ctr}}$: Valeurs des centroïdes $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (‰). CD : Distance moyenne au centroïde. NND : Moyenne des distances euclidiennes de chaque espèce aux centroïdes $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$. SDNND : Écart-type de la distance du plus proche voisin. TA : Surface totale. IDiv : Divergence isotopique. IEve : Isotopic Evenness (régularité isotopique)

Les changements de composition en isotopes stables des sources ont été utilisés pour identifier les sources alimentaires potentielles qui supportent les différents consommateurs. La POM_SEA était caractérisée par un appauvrissement important des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ entre mars et septembre, comme observé chez les suspensivores (Figure 2). Les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ de la SOM étaient assez similaires entre les assemblages en mars, alors qu'un appauvrissement en ^{13}C a été observé dans la SOM mesurée dans les chenaux vaseux des prés salés. La SOM recueillie dans les sables fins et moyens était également susceptible de supporter des dépositivores dans ces assemblages (Figure 2).

Les valeurs de TA étaient similaires en mars ($43,46 \text{ ‰}^2$) et en septembre ($46,64 \text{ ‰}^2$) (Tableau III, Figure 4). Le centroïde du réseau trophique était caractérisé par une diminution du $\delta^{13}\text{C}$ ($-0,95\text{‰}$) mais les réseaux trophiques se chevauchaient encore fortement entre mars et septembre (similitude isotopique = 0,728). Le CD est resté stable dans le temps (1,99 vs 2,02) révélant la stabilité de la diversité trophique. En septembre, les espèces étaient distribuées plus uniformément, diminuant la redondance trophique comme le montre l'augmentation du NND (0,28 vs 0,36), SDNND (0,24 vs 0,31), et IEve (0,61 vs 0,80).



A. Mars



B. Septembre

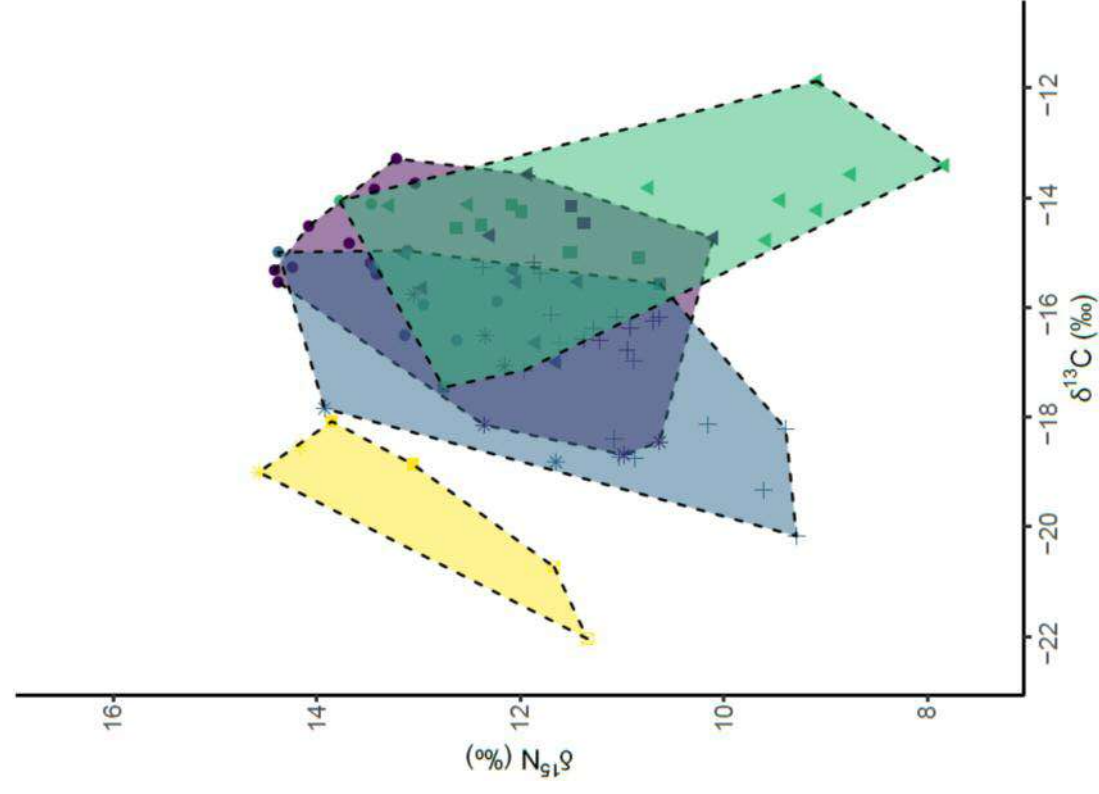


Fig. 5- : Composition en isotopes stables $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des espèces échantillonnées en mars (A) et en septembre (B) dans les quatre assemblages. $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sont tracés pour chaque individu des consommateurs. Les formes représentent les groupes trophiques. La niche isotopique (surface totale) est représentée par des polygones à coque convexe pour chaque habitat : criques de marais salés (jaune), sables boueux (vert), sables fins (violet) et sables moyens (bleu).

3.2.2 Echelles des assemblages

3.2.2.1 Stable isotope composition

Les espèces échantillonnées dans le pré salé étaient caractérisées par les plus faibles valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ en mars et septembre et ont été exclues du reste des analyses afin de satisfaire à l'hypothèse de normalité et d'effectuer une ANOVA intégrant les trois assemblages de sables. Prés salés exclus, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ ont montré une variabilité spatio-temporelle significative caractérisée par un gradient d'appauvrissement $\delta^{13}\text{C}$ des sables vaseux aux sables moyens (F : 54,38, p-value < 0.0001) qui était stable dans le temps (Annexe D), et suivait le gradient de temps d'émersion mentionné précédemment. Le CR a augmenté entre mars et septembre (2,74 vs 5,20) dans les sables moyens et est resté stable dans les autres assemblages (Tableau III). Les $\delta^{15}\text{N}$ étaient significativement différents entre les assemblages (F : 5.16, p-value < 0.01).

Certains patrons spatiaux de composition isotopiques ont également été identifiés à l'échelle des groupes trophiques et corrélés avec le temps d'émersion. Les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ des déposivores-suspensivores étaient négativement corrélées avec le temps d'émersion en mars (-0.674, $p < 0.01$, Pearson), alors que les suspensivores (0.720, $p < 0.001$), les déposivores (0.635, $p < 0.01$), et les carnivores (0.588, $p < 0.01$) étaient caractérisés par une corrélation positive en septembre.

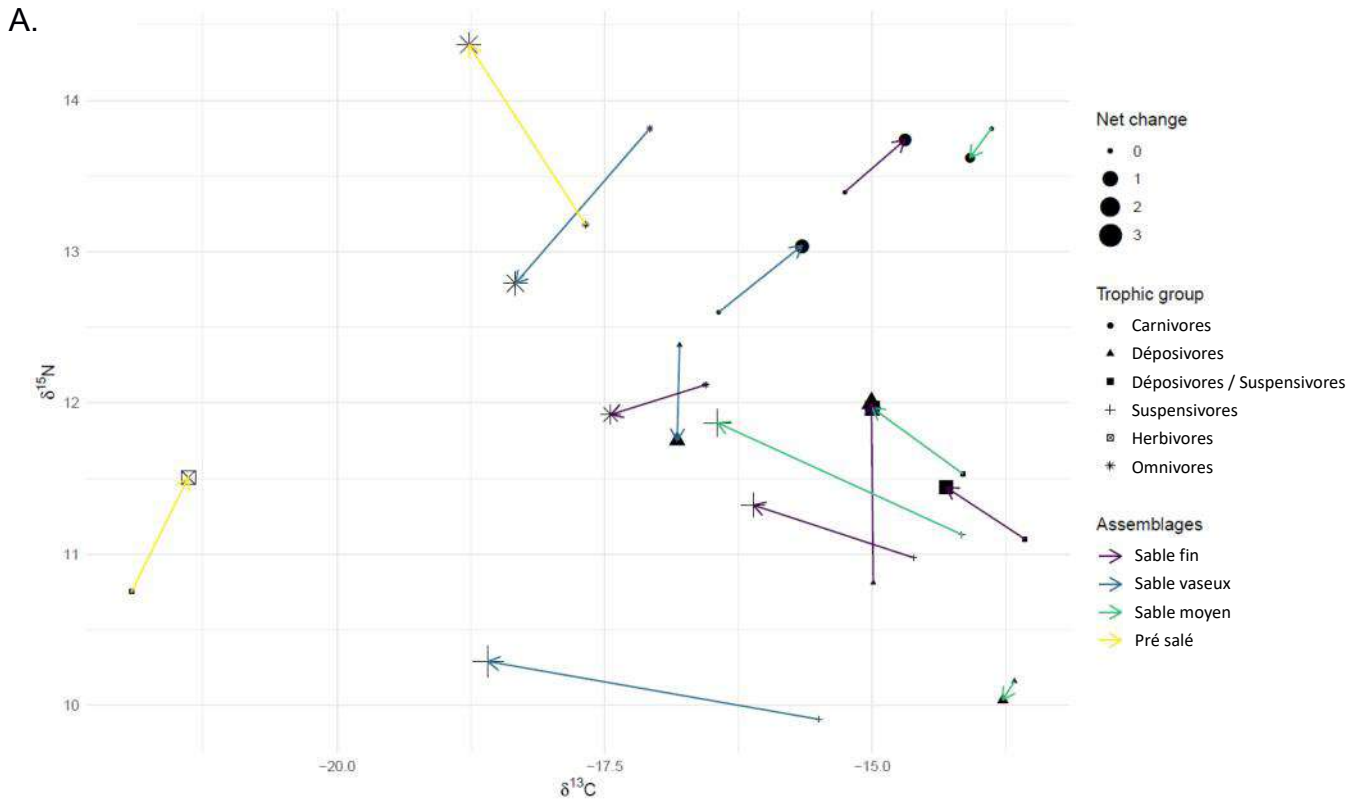
3.2.2.2 Structure

La valeur de TA était plus élevée en mars pour les sables vaseux (21,92 ‰²) et les sables fins (23,16 ‰²) par rapport aux sables moyens (9,12 ‰²) et au pré salé (9,59 ‰) (Tableau III, Figure 5). En septembre, les TA des différents assemblages de sable étaient équivalentes, suite à une diminution des sables vaseux et fins et une augmentation des sables moyens.

Un faible chevauchement des niches a été observé entre le pré salé et les autres assemblages. Un gradient $\delta^{13}\text{C}$ globalement décroissant des assemblages de sables vaseux (centroïdes $\delta^{13}\text{C}$ en mars : -13,93 ‰, septembre : -14,46 ‰), aux sables fins (-15,01 ‰, -15,08 ‰) et moyens (-16,41 ‰, -17,34 ‰) a conduit à un chevauchement partiel des niches des différents assemblages. La plus faible similarité isotopique entre les assemblages de sable a été observée entre les sables vaseux et moyens au cours des deux mois (mars : 0,139, septembre : 0,149). En mars, les sables fins étaient plus similaires aux sables vaseux (0,607) qu'aux sables moyens (0,351). En septembre, le chevauchement est devenu plus équilibré (0,401 vs 0,441, respectivement), révélant une plus grande similarité de la niche isotopique entre les assemblages. Plus spécifiquement, la dissimilarité aux niveaux inférieurs du réseau alimentaire a augmenté en septembre entre les sables vaseux et les sables moyens, indiquant quelques différences dans les valeurs des isotopes stables impliquant principalement des suspensivores (Figure 5B).

Dans les assemblages de sable, le CD variait de 1,40 à 1,76 en mars, et de 1,50 à 1,91 en septembre. Les espèces échantillonnées dans les sables vaseux et moyens étaient réparties plus uniformément dans l'espace δ en septembre, comme le montre l'augmentation des valeurs NND, SDNND, IDiv et IEve (Tableau III).





B.

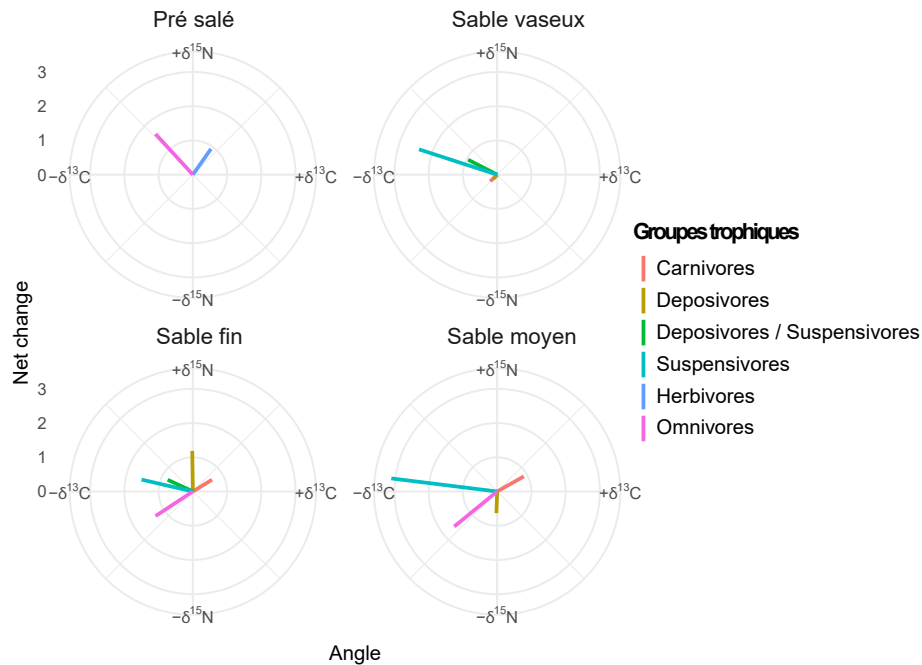


Fig. 6- Trajectoires temporelles des groupes trophiques entre mars et septembre. Diagramme de la trajectoire trophiques des groupes (A) : Les flèches représentent la trajectoire trophique dans l'espace $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$ entre mars et septembre pour chaque groupe trophique dans chaque assemblage (couleur). La longueur des flèches et la taille des points correspondent au changement net (distance euclidienne) et renseignent sur l'amplitude du changement. Les différents symboles correspondent aux groupes trophiques (B) : Les angles α et les changements nets sont représentés dans des roses de trajectoire trophique pour chaque groupe trophique (couleur) dans chaque habitat (panneau). Les valeurs d'angle α ($0-360^\circ$) représentent la nature du changement dans l'espace δ ($0-90^\circ$: $+\delta^{13}\text{C}$ et $+\delta^{15}\text{N}$; $90-180^\circ$: $+\delta^{13}\text{C}$ et $-\delta^{15}\text{N}$; $180-270^\circ$: $-\delta^{13}\text{C}$ et $-\delta^{15}\text{N}$; $270^\circ-360^\circ$: $-\delta^{13}\text{C}$ et $+\delta^{15}\text{N}$).

3.2.2.3 Trajectoires des groupes trophiques

Des diminutions significatives de la valeur en $\delta^{13}\text{C}$ entre mars et septembre ont été observées dans les sables vaseux chez les suspensivores ($p=0,012$, Annexe C) et les déposivores-suspensivores ($p=0,020$), et pour les suspensivores des sables fins ($p=0,002$) et moyens ($p=0,002$) (Figure 3 et 6, A & B). Une augmentation modérée de la valeur $\delta^{13}\text{C}$ a été observée chez les carnivores des sables moyens ($p=0,022$). Des contrastes de compositions isotopiques des groupes trophiques ont été observés entre les assemblages entre mars et septembre. Les suspensivores des sables moyens présentaient la trajectoire de plus grande amplitude (distance euclidienne = 3,12), tandis que les déposivores des sables vaseux se caractérisaient par une dynamique plus faible (0,16) (Tableau IV, Figure 6, A & B). Les compositions en isotopes stables des consommateurs des groupes trophiques sont restées contrastées entre les assemblages mais les décalages temporels de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ étaient similaires pour certains groupes trophiques entre les assemblages. Les suspensivores présentant des directions très similaires ($283,90 \pm 3,70^\circ$) et parmi les changements les plus élevés ($2,27 \pm 0,68$, distance euclidienne), étaient caractérisés par un appauvrissement en ^{13}C et une augmentation modérée en $\delta^{15}\text{N}$. Des patrons temporels similaires entre les assemblages ont également été observés chez les déposivores/suspensivores des sables vaseux ($0,95$; $297,24^\circ$) et fins ($0,81$; $294,95^\circ$), et chez les omnivores et carnivores des sables fins et moyens. Inversement, les déposivores présentaient des trajectoires contrastées au sein des sables vaseux ($0,16$; $221,10^\circ$), fins ($1,19$; $359,20^\circ$) et moyens ($0,63$; $182,00^\circ$) principalement influencées par des changements en $\delta^{15}\text{N}$. Dans les chenaux de marais salés, les trajectoires des omnivores et des brouteurs étaient singulières.

Groupes trophiques	Assemblages	Mars			Septembre			Métriques de trajectoires	
		n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	N. changes	Angle α
Herbivores	Pré salé	2	-21.92 ± 0.30	10.75 ± 0.49	2	-21.39 ± 0.93	11.51 ± 0.23	0.92	35.13
Omnivores	Pré salé	1	-17.68	13.18	2	-18.77 ± 0.34	14.37 ± 0.29	1.61	317.46
Carnivores	Sable vaseux	6	-13.88 ± 0.77	13.82 ± 0.42	2	-14.09 ± 0.04	13.62 ± 0.22	0.28	225.93
Déposivores	Sable vaseux	16	-13.67 ± 1.44	10.16 ± 1.53	9	-13.78 ± 0.81	10.04 ± 1.81	0.16	221.11
Déposivores / Suspensivores	Sable vaseux	12	-14.15 ± 0.50	11.53 ± 0.56	8	-15.00 ± 1.06	11.97 ± 0.65	0.95	297.24
Suspensivores	Sable vaseux	6	-14.16 ± 0.26	11.13 ± 0.53	3	-16.44 ± 0.82	11.87 ± 0.22	2.40	287.95
Carnivores	Sable fin	19	-15.25 ± 1.18	13.40 ± 0.67	10	-14.69 ± 0.80	13.74 ± 0.50	0.66	58.44
Déposivores	Sable fin	11	-14.99 ± 1.76	10.81 ± 1.34	8	-15.01 ± 0.69	12.00 ± 0.94	1.19	359.18
Déposivores / Suspensivores	Sable fin	2	-13.57 ± 0.02	11.10 ± 0.44	2	-14.31 ± 0.21	11.44 ± 0.09	0.81	294.95
Suspensivores	Sable fin	11	-14.61 ± 0.61	10.98 ± 0.37	12	-16.11 ± 0.53	11.32 ± 0.52	1.54	283.07
Omnivores	Sable fin	5	-16.55 ± 0.33	12.12 ± 0.79	6	-17.44 ± 1.17	11.92 ± 0.92	0.91	257.49
Carnivores	Sable moyen	9	-16.43 ± 0.69	12.60 ± 0.60	9	-15.66 ± 0.61	13.04 ± 0.69	0.90	60.48
Déposivores	Sable moyen	3	-16.80 ± 0.40	12.38 ± 1.26	2	-16.82 ± 0.25	11.75 ± 0.14	0.63	181.99
Suspensivores	Sable moyen	4	-15.50 ± 0.70	9.91 ± 0.85	8	-18.59 ± 0.93	10.29 ± 0.77	3.12	277.06
Omnivores	Sable moyen	2	-17.08 ± 0.23	13.81 ± 0.30	2	-18.33 ± 0.69	12.79 ± 1.61	1.62	230.79

Tableau IV: $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (moyenne \pm sd) des groupes trophiques en mars et septembre. n : nombre d'échantillons.



4

Discussion





4.1 Utilisation des patrons spatio-temporels : alternative potentielle pour mettre en évidence les liens trophiques

Les compositions isotopiques des consommateurs et de leurs sources trophiques sont couramment utilisées pour déterminer la composition des régimes alimentaires. L'utilisation de modèles de mélange isotopique est un moyen de convertir les données isotopiques en estimations des contributions des sources alimentaires des différents composants du régime d'un consommateur (Phillips *et al.*, 2014). L'utilisation de pools de sources caractérisés par des valeurs isotopiques distinctes permet d'exploiter pleinement l'analyse par modèle de mélange. Inversement, une multiplicité de sources ou une forte similarité dans leur composition en isotopes stables peut diminuer la pertinence des modèles de mélange et leur capacité à démêler les relations trophiques (Fry, 2013 ; Layman *et al.*, 2012). Lorsque les modèles de mélange ne sont pas correctement appliqués ou lorsque les ensembles de données ne permettent pas de les appliquer correctement (Fry, 2013 ; Phillips *et al.*, 2014), les conclusions peuvent conduire à une image incomplète. Cela peut induire des erreurs de description du fonctionnement et de la dynamique avec un potentiel risque de surestimation des effets des pratiques de conservation, ou la proposition des actions de conservation non-adaptés.

Les pools de sources de matière organique décrits dans cette étude étaient très diversifiés, caractérisés par un fort chevauchement et une dynamique élevée, limitant potentiellement la pertinence des modèles de mélange et imposant l'utilisation d'une approche alternative. La présente étude s'est donc concentrée sur les trajectoires des isotopes stables des sources et des consommateurs pour déduire les relations trophiques. La co-variation spatiale et temporelle de la composition en isotopes stables entre les sources et les consommateurs a déjà été utilisée pour identifier les sources à la base des réseaux trophiques (Leclerc *et al.*, 2013 ; Melville et Connolly, 2003 ; Vanderklift et Wernberg, 2010).

4.2 Influence des prés salés sur le réseau trophique des assemblages

La productivité des prés salés est élevée en été, atteignant 30 tonnes de matière sèche par ha et par an (Lefeuvre *et al.*, 2000). Selon l'hypothèse d'outwelling, les marais salés exportent de la matière organique, du carbone dissous et des nutriments vers les habitats adjacents, des chenaux de marée aux estuaires et aux habitats côtiers (Odum, 1968 ; Teal, 1962). L'influence de la végétation des prés salés sur les réseaux alimentaires est très variable, de très limitée (Christianen *et al.*, 2017), à très importante, et reflétée dans la composition en isotopes stables des consommateurs habitant les marais (Nordström *et al.*, 2014 ; Riera *et al.*, 1999), ou des assemblages d'habitats adjacents (Conway-Cranos *et al.*, 2015).

Dans la zone d'étude, les prés salés sont caractérisés par un bon état de conservation mais ne couvrent qu'une surface limitée [125 ha, Sturbois et Bioret (2019)], par rapport à d'autres baies côtières comparables de la côte atlantique française, comme la baie du Mont-Saint-Michel [4000 ha, Lafage *et al.*, (2021)], la baie de Seine [1200 ha, Lafage *et al.*, 2021], ou la baie de l'Aiguillon [1100 ha, Joyeux *et al.*, (2017)]. La connectivité trophique



repose sur la proportion relative des ressources allochtones et autochtones plutôt que sur la seule asymétrie de la production entre les habitats, notamment lorsque la valeur nutritionnelle des sources allochtones (i.e. les détritiques des prés salés) est inférieure à celle des sources locales et fraîches (Mann, 1982). Les différences dans la proportion des ressources résultent de l'interaction entre la productivité, la perméabilité et les vecteurs de transport qui conduisent à de nombreux états de connectivité trophique (Domingos et Lana, 2017).

L'influence des plantes C3 était limitée au brouteur *O. gammarellus*, à l'omnivore *H. diversicolor* et au dépositivore-suspensivore *Scrobicularia plana* habitant les criques vaseuses des marais salés. *O. gammarellus* est connu comme consommateur de détritiques issus des prés salés [*H. portulacoides* en particulier (Joyeux *et al.*, 2017 ; Laffaille *et al.*, 2001)]. *H. diversicolor* est un omnivore très généraliste capable de : se nourrir de sédiments, de microphytobenthos, de macroalgues, de détritiques et de matériel végétal ; prédater les petits invertébrés ; se nourrir en suspension en secrétant et en utilisant un sac à mucus comme filtre pour aspirer les particules dans son terrier ; et 'jardiner' en faisant germer des graines (Durou *et al.*, 2007 ; Scaps, 2002 ; Zhu *et al.*, 2016).

Seules quelques exemples ont été rapportés dans l'utilisation de la végétation des prés salés au sein de la zone d'étude : il a été prouvé que les juvéniles de *Dicentrarchus labrax* se nourrissent de proies appauvries en ^{13}C habitant les marais salants (Sturbois *et al.*, 2016), ou *Branta bernicla*, sur *Puccinellia maritima* (Ponsero *et al.*, 2009b). Comme aucune espèce benthique ne présentait un tel appauvrissement en ^{13}C , ce qui serait cohérent avec l'assimilation importante de ces sources plus loin sur l'estran, les résultats montrent que les plantes des prés salés ne soutiennent pas les réseaux trophiques benthiques dans les habitats sableux et non végétalisés adjacents. L'influence de la plante C4 *S. anglica* a également été écartée d'après ses valeurs enrichies en ^{13}C . La capacité des plantes des prés salés à alimenter les habitats benthiques intertidaux semble donc limitée, surtout pour les espèces de macrofaune qui présentent une mobilité limitée sur ce grand estran caractérisé par des conditions mégatidales et dispersives.

Par conséquent, nous pensons que la matière organique des prés salés est soit transférée dans les réseaux alimentaires côtiers par des consommateurs très mobiles (poissons, oiseaux de rivage), excluant ainsi le réseau alimentaire benthique intertidal, soit exportée sur des échelles spatiales qui dépassent la baie, contribuant au pool détritique global. Il en résulte une forte dilution et l'impossibilité d'évaluer son influence par les isotopes stables. Dans des études ultérieures, l'analyse des acides gras pourrait être utile à cet égard.

Les chenaux vaseux des marais salés sont caractérisés par une grande production de diatomées benthiques. Les mulets (*Chelon* spp.) se nourrissant du biofilm et de la méiofaune associée contribuent à la voie d'exportation du biofilm (Carpentier *et al.*, 2014). Régulièrement atteints par la mer à marée haute, les prés salés sont submergés lorsque la hauteur d'eau dépasse 10,70 m, ce qui représente 45% des cycles de marée (76% pour les chenaux associées) (Sturbois *et al.*, 2016). Les conditions mégatidales associées à de forts courants peuvent également contribuer à la remise en suspension effective des sédiments et du microphytobenthos (observation personnelle), exportant les diatomées benthiques dans la colonne d'eau et plus loin dans la baie. L'importance du microphytobenthos remis en suspension comme source alimentaire pour le macrobenthos dans les environnements de vasières est un mécanisme connu depuis longtemps (De Jonge et Van Beuselom, 1992 ; Riera et Richard, 1996).



4.3 Sources soutenant le réseau trophique : influence limitée des efflorescences saisonnières d'*Ulva* spp.

L'année 2019 a été caractérisée par une importante biomasse d'*Ulva* spp. qui s'est progressivement accumulée pendant l'été (Annexe A). Dans la baie de Douarnenez, Quillien *et al.* (2016) ont trouvé des preuves d'une consommation directe de fragments d'*Ulva* spp. par quelques espèces (*Owenia fusiformis*, *Acrocnida spatulispina*), et d'une influence indirecte sur l'ensemble du réseau trophique par la modification isotopique de SOM et POM due à la présence d'*Ulva* spp. Sur la côte ouest de la Corée, Park *et al.* (2016) ont montré que les macroalgues vertes en efflorescence soutiennent un réseau trophique macrobenthique intertidal avec une certaine variabilité dépendant à la fois des stratégies alimentaires des consommateurs et de la disponibilité des ressources. À partir d'expériences de terrain avec une épaisseur variable du tapis de macroalgues (0,5, 1,5 et 4 cm) sur huit semaines, Green et Fong (2016) ont quantifié les effets sur la macrofaune d'une vasière lagunaire californienne. Ils ont constaté que le mécanisme prédominant déclenchant des effets négatifs sur la macrofaune pour les biomasses de macroalgues les plus élevées était le développement de conditions anoxiques. L'accumulation de sulfure pour le traitement de 4 cm a réduit le fonctionnement de l'écosystème, favorisant l'alimentation des dépositivores de subsurface tels que les capitellidés.

Ulva spp. était enrichie en ^{13}C et ^{15}N en septembre par rapport à mars, ce qui a permis d'étudier le rôle potentiel d'*Ulva* spp. dans le réseau trophique. Nos résultats révèlent que l'influence d'*Ulva* spp. sur l'ensemble du réseau trophique peut être considérée comme faible, compte tenu de la surface limitée concernée par les *Ulva* spp. échouées en février (12 ha), et de l'absence d'un tel enrichissement isotopique à l'échelle de la communauté en septembre. Par exemple, les *A. spatulispina* échantillonnés en septembre étaient appauvris en ^{13}C , suggérant l'absence d'influence d'*Ulva* spp. et contrastant avec les résultats de Quillien *et al.* (2016). L'enrichissement modéré en ^{13}C et ^{15}N observé pour les carnivores peut révéler une ingestion accidentelle de fragments d'*Ulva* lors de la chasse et de l'ingestion des proies, mais la faible ampleur de la trajectoire trophique suggère une influence très limitée. Une si faible influence d'*Ulva* spp. dans le régime alimentaire et la composition en isotopes stables des crustacés marins a également été démontrée en contexte expérimental (Karez *et al.*, 2000 ; Salathé et Riera, 2012) et *in situ* (Adin et Riera, 2003). Le contraste avec les résultats obtenus par Quillien *et al.* (2016), Park *et al.* (2016) et Green et Fong (2016), peut s'expliquer par les conditions de mégatidales de la zone d'étude. Dans la baie de Saint-Brieuc, les marées constituent un facteur moteur important. La remise en suspension et la redistribution quotidiennes des tapis d'algues et leur accumulation statique limitée restreint les épisodes anoxiques potentiels sont limités à des zones très localisées (c'est-à-dire les plages du haut d'estran), où les *Ulva* sont d'autant plus collectés par les autorités locales dans le cadre de mesures sanitaires (par exemple, 12 682 tonnes ont été collectées en 2021). Ce phénomène limite potentiellement l'intégration d'*Ulva* spp. dans le réseau trophique. Par ailleurs, la baie de Saint-Brieuc abrite des producteurs benthiques sur des habitats de vase et de sable vaseux, ce qui contraste avec les plages de sable situées en baie de Douarnenez.

La POM marine et le MPB ont montré des compositions en isotopes stables les plus susceptibles de supporter le réseau trophique dans les différents habitats, en ce qui concerne les plages $\delta^{13}\text{C}$ affichées par les communautés benthiques. La POM marine était la seule source présentant un appauvrissement significatif en ^{13}C entre mars et septembre, ce qui a également été observé pour les suspensivores de tous les habitats, ainsi que par



les suspensivores mixtes et certains omnivores. En revanche, le faible changement des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des dépositives entre mars et septembre suggère une faible variabilité temporelle de la composition des producteurs benthiques. Ceci est également en accord avec le faible changement observé pour les valeurs de SOM, notamment dans les sables fins et moyens. Les dépositives sont souvent assez, voire très, sélectifs vis-à-vis de la SOM totale (Levinton, 1989), source composite par définition, ils n'en utilisent donc qu'une partie, et les diatomées benthiques représentent une source particulièrement facile à utiliser et de haute qualité alimentaire au sein de la SOM.

Christianen *et al.* (2017) ont rapporté que l'énergie dans l'écosystème de la mer des Wadden est principalement fournie par la matière organique produite localement et dans une moindre mesure par les producteurs pélagiques. Cette contribution du MPB a également été mise en évidence, à des échelles géographiques plus faibles chez les consommateurs des prés salés de la baie du Mont Saint-Michel (Créach *et al.*, 1997), et pour les coques de la baie de Marennes-Oléron (Kang *et al.*, 1999). D'autres études intertidales ont également révélé l'alimentation des niveaux trophiques supérieurs par le MPB et la production primaire pélagique (van Oevelen *et al.*, 2006). Dans la baie de Saint-Brieuc, où les habitats vaseux sont limités (64 ha), nos résultats suggèrent que le réseau trophique est principalement alimenté par les producteurs pélagiques et, dans une moindre mesure, par les producteurs benthiques. Cependant, les chenaux vaseux des prés salés pourraient également supporter une partie de la production du MPB, en plus des sables vaseux. Une telle hypothèse nécessiterait des investigations complémentaires pour être quantifiée avec précision (Méléder *et al.*, 2020 ; Morelle *et al.*, 2020).

Ces considérations et hypothèses globales n'excluent pas les contributions d'autres sources alimentaires à des échelles locales plus fines dans ce système hautement dynamique, comme déjà observé en baie de Morlaix (Ouisse *et al.*, 2011), dans la mer des Wadden (Christianen *et al.*, 2017), ou dans cette étude pour la macrofaune habitant les criques de marais salés.

4.4 Patrons spatiaux du couplage benthique-pélagique

Une hétérogénéité spatiale à grande échelle dans la composition en isotopes stables du carbone des consommateurs a été observée par Christianen *et al.* (2017) dans la mer des Wadden pour les espèces qui se nourrissent soit de sources benthiques, soit de sources pélagiques. Dans une grande partie de la mer des Wadden, une utilisation dominante des sources trophiques pélagiques a été observée pour la coque commune *Cerastoderma edule* (suspensivore), tandis que l'utilisation des producteurs benthiques a été suggérée pour certaines zones spatialement limitées. Inversement, pour la Telline de la Baltique *Limecola balthica*, qui est un dépositivore/suspensivore, $\delta^{13}\text{C}$ a indiqué une contribution benthique élevée à son régime alimentaire sur la plupart de l'estran, contrastant avec une contribution pélagique dominante dans certaines zones limitées.

Dans notre étude, des patrons spatiaux ont été révélés à l'échelle des groupes trophiques, avec des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus élevées pour les suspensivores, les dépositives-suspensivores et les carnivores dans les sables vaseux et fins par rapport aux sables moyens. Elles se sont maintenues entre mars et septembre et ont été confirmées par la corrélation entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et le temps d'émersion pour certains groupes trophiques. De plus, certaines trajectoires trophiques temporelles contrastées entre les



habitats ont été mises en évidence. Les métriques de trajectoire (changements nets et angle α) ont révélé un changement négatif cohérent entre les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ de la POM marine et des suspensivores entre mars et septembre. Cependant, alors que la direction dans l'espace δ était similaire pour les suspensivores à l'échelle de l'assemblage, des différences ont été observées entre les valeurs de changements nets. Ce contraste suggère une influence décroissante des sources pélagiques dans le régime alimentaire des suspensivores des habitats vaseux et sableux par rapport aux sables moyens. Les déposivores/suspensivores ont montré une direction similaire mais des changements nets plus faibles que les mangeurs de suspension, confirmant à la fois leur plus grande dépendance aux producteurs primaires benthiques et leur capacité à se nourrir de producteurs pélagiques. La faible variabilité des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des déposivores est en accord avec la stabilité temporelle observée pour la matière organique sédimentaire dans les sables moyens et suggère une faible variabilité temporelle dans la composition isotopique du MPB.

Les changements nets plus faibles exprimés par les suspensivores dans les habitats vaseux et de sable fin suggèrent une remise en suspension importante du MPB dans la colonne d'eau, comme cela a déjà été montré dans différentes zones intertidales (De Jonge et Van Beuselom, 1992 ; Liénart *et al.*, 2017 ; Riera et Richard, 1996 ; Sauriau et Kang, 2000 ; Underwood et Chapman, 1998). La matière organique particulaire en suspension correspond à un mélange dynamique d'algues pélagiques et benthiques dû à la remise en suspension des MPB. La croissance du microphytobenthos est favorisée dans les habitats de vase et de sables vaseux (Morelle *et al.*, 2020), et sa distribution spatio-temporelle est déterminée par des facteurs physiques et biologiques très variables (Méléder *et al.*, 2020). La remise en suspension du MPB est connue pour être favorisée par l'hydrodynamisme et les activités de bioturbation de certaines espèces de macrofaune comme *C. edule* (Rakotomalala *et al.*, 2015). La baie de Saint-Brieuc est caractérisée par des conditions mégatidales et une forte densité de *C. edule*, atteignant 2000 ind.m² dans les sables vaseux. Le MPB peut être facilement remis en suspension à des vitesses de courant relativement faibles (~ 10 cm s⁻¹) sur des sédiments vaseux (Blanchard *et al.*, 1997 ; Kang *et al.*, 2015 ; Ubertini *et al.*, 2015). La remise en suspension est favorisée par la couverture et la dynamique importante des chenaux de marée (Sturbois *et al.*, 2021a), ce qui peut contribuer aux flux de matière organique. Le temps d'émersion régule la disponibilité trophique du MPB pour certains consommateurs (suspensivores et déposivores). L'hydrodynamisme et les marées favorisent la connectivité trophique entre les habitats de sable vaseux et de sable fin situés à des niveaux inférieurs par l'exportation de microphytobenthos dans la colonne d'eau. Cependant, l'exportation du MPB remis en suspension par les marées semble limitée aux habitats de sable fin et suggère un contraste spatial dans le couplage benthique-pélagique. De Jonge et Van Beuselom (1992) et Riera et Richard (1996) ont trouvé des résultats similaires, démontrant que l'influence du MPB exporté dans la colonne d'eau est limitée aux habitats proches.



4.5 Variabilité à petite échelle spatiale de la structure du réseau trophique.

Malgré une légère augmentation de l'IEve en relation avec l'appauvrissement en ^{13}C des consommateurs de suspension et de dépôt-suspension, la stabilité des propriétés structurales et le fort chevauchement observé à l'échelle du site entre mars et septembre soulignent la stabilité temporelle du système. La dissimilarité entre les assemblages a été fortement influencée par le gradient décroissant de $\delta^{13}\text{C}$ des consommateurs depuis les assemblages de vase vers les sables fins et moyens, alors qu'aucun patron de ce type n'a été observé pour le $\delta^{15}\text{N}$. Ce gradient illustre la variabilité spatiale du couplage pélagique benthique, avec une plus grande influence du MPB dans le niveau supérieur par rapport aux habitats du littoral inférieur. La diminution de la similarité entre les niveaux bas des sables vaseux et moyens observée entre mars et septembre (en lien avec la trajectoire trophique des suspensivores dans les sables moyens) met en évidence les deux principales voies énergétiques soutenues par les producteurs pélagiques et benthiques.

Quillien *et al.* (2016) ont montré une simplification globale de la structure et du fonctionnement du réseau trophique à l'échelle de la communauté dans une plage de sable impactées par des marées vertes. Ils ont notamment mis en évidence une évolution significative du $\delta^{13}\text{C}$ à l'échelle de la communauté au cours du temps impactant le réseau trophique. Une disposition linéaire des composants du réseau trophique indiquait une seule voie de carbone là où les tapis d'*Ulva* spp. étaient présents sur le rivage. Aucune simplification de ce type n'a été observée à l'échelle du site ou des assemblages en baie de Saint-Brieuc. Inversement, les indices sélectionnés de la structure et du fonctionnement trophiques étaient stables ou ont augmenté au cours de l'année. Les assemblages se chevauchaient toujours dans le temps et aucun enrichissement global en ^{13}C des consommateurs n'a été observé en accord avec la composition en $\delta^{13}\text{C}$ d'*Ulva*. Globalement, la stabilité temporelle observée dans la structure du réseau trophique dans les différents habitats confirme que le bloom estival d'*Ulva* n'a pas joué un rôle majeur dans le fonctionnement trophique intertidal de la baie de Saint-Brieuc.

4.6 Implications de la dynamique du réseau trophique pour les stratégies d'échantillonnage

Les trajectoires des groupes trophiques peuvent s'exprimer, notamment : 1) si un changement se produit dans les compositions en isotopes stables des sources consommées ; 2) s'ils modifient leur régime alimentaire (c'est-à-dire s'ils utilisent différentes sources en fonction de leur disponibilité ou les mêmes sources dans des proportions différentes) ; 3) si, au sein des groupes, les espèces dominantes varient et que les espèces au sein des groupes ont des régimes alimentaires différents, cela conduit inévitablement à une déviation isotopique moyenne du groupe (dans ce cas, certaines espèces peuvent avoir des taux de croissance plus rapides et un renouvellement des tissus différent et donc un impact sur la moyenne du groupe trophique) ; et 4) des variations isotopiques dues à des variations ontogénétiques au sein d'une espèce.

Dans la mer des Wadden, Christianen *et al.* (2017) ont suggéré que différents facteurs sont potentiellement impliqués dans l'hétérogénéité spatiale des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ du réseau trophique : la variabilité spatiale de la production benthique ; la consommation différen-



tielle des producteurs benthiques et pélagiques ; et/ou la contribution différentielle des producteurs primaires benthiques remis en suspension pour les consommateurs se nourrissant entièrement de producteurs pélagiques. Les variations à petite échelle de l'environnement local peuvent également influencer les propriétés du réseau alimentaire (Ouisse *et al.*, 2011). Notre étude met en évidence ces variations spatio-temporelles dans les compositions en isotopes stables des sources et des consommateurs. Les différents degrés de connectivité trophique avec une faible influence des prés-salés et les variations du couplage benthique-pélagique en relation avec la distribution et la remise en suspension du MPB confirment l'importance d'échantillonner les réseaux trophiques à de grandes échelles spatiales et temporelles pour une meilleure intégration des dynamiques.

De même, les différences dans l'influence d'*Ulva* spp. sur les propriétés du réseau trophique benthique entre la baie de Saint-Brieuc et les plages de sable de Douarnenez indiquent que les effets sur les écosystèmes ne sont pas systématiques à l'échelle régionale, et plaident pour l'intégration des facteurs physiques et biologiques locaux.

4.7 Etude des réseaux trophiques : une base de référence pour les processus de conservation

En tant que première tentative de caractérisation des réseaux trophiques benthiques intertidaux de la baie de Saint-Brieuc, cette étude fournit des informations précieuses pour les gestionnaires sur le fonctionnement et les voies énergétiques soutenant les communautés benthiques. Tout d'abord, l'influence des plantes des prés-salés sur la macrofaune benthique est limitée. Ce résultat reste fondamental pour la prise en compte du fonctionnement trophique à plus grande échelle dans la baie, mais ne remet pas en cause la valeur du pré salé déjà démontrée pour les juvéniles de certaines espèces de poissons (Carpentier *et al.*, 2014 ; Joyeux *et al.*, 2017 ; Lafage *et al.*, 2021 ; Sturbois *et al.*, 2016) ou les oiseaux (Ponsero *et al.*, 2009b, 2019). Deuxièmement, l'augmentation saisonnière de la biomasse d'*Ulva* spp. n'influence pas le fonctionnement des réseaux trophiques benthiques locaux. Ce résultat était inattendu étant donné que deux espèces d'oiseaux locaux, *Mareca penelope* et *Branta bernicla*, se nourrissent de cette algue (Ponsero *et al.*, 2009b). Ces résultats indiquent que les marées vertes peuvent représenter un cul-de-sac trophique pour la macrofaune benthique de la baie de Saint-Brieuc.

Les usagers et les acteurs ne prennent pas en compte les habitats vaseux et demandent régulièrement des aménagements au sein de ces habitats (dépôts de sables, gestion portuaire ou dragage). Comme le montrent nos résultats, il est désormais important de considérer que le MPB soutient partiellement le réseau trophique dans les sables vaseux, et que le MPB remis en suspension est exporté vers les habitats des sables fins situés plus bas sur l'estran. Ce processus peut également être soutenu par les producteurs benthiques des chenaux vaseux des prés salés.

Bien que tous les habitats soient utilisés par les oiseaux, les assemblages de sable fin et vaseux sont les plus disponibles en raison du faible temps d'émersion des sables moyens (Ponsero *et al.*, 2016 ; Sturbois *et al.*, 2015). Notre étude met en évidence que la ressource trophique des limicoles (c'est-à-dire les invertébrés benthiques) est soutenue par des producteurs pélagiques et benthiques avec un gradient inshore/offshore décrois-



sant de l'influence du MPB. La baie de Saint-Brieuc est caractérisée par des zones de pêche de *C. edule* exploitées par des pêcheurs professionnels et récréatifs et les habitats vaseux, où les jeunes coques peuvent se nourrir de MPB (Sauriau et Kang, 2000), sont connus pour être des zones favorables à leur développement (Ponsero *et al.*, 2009a).

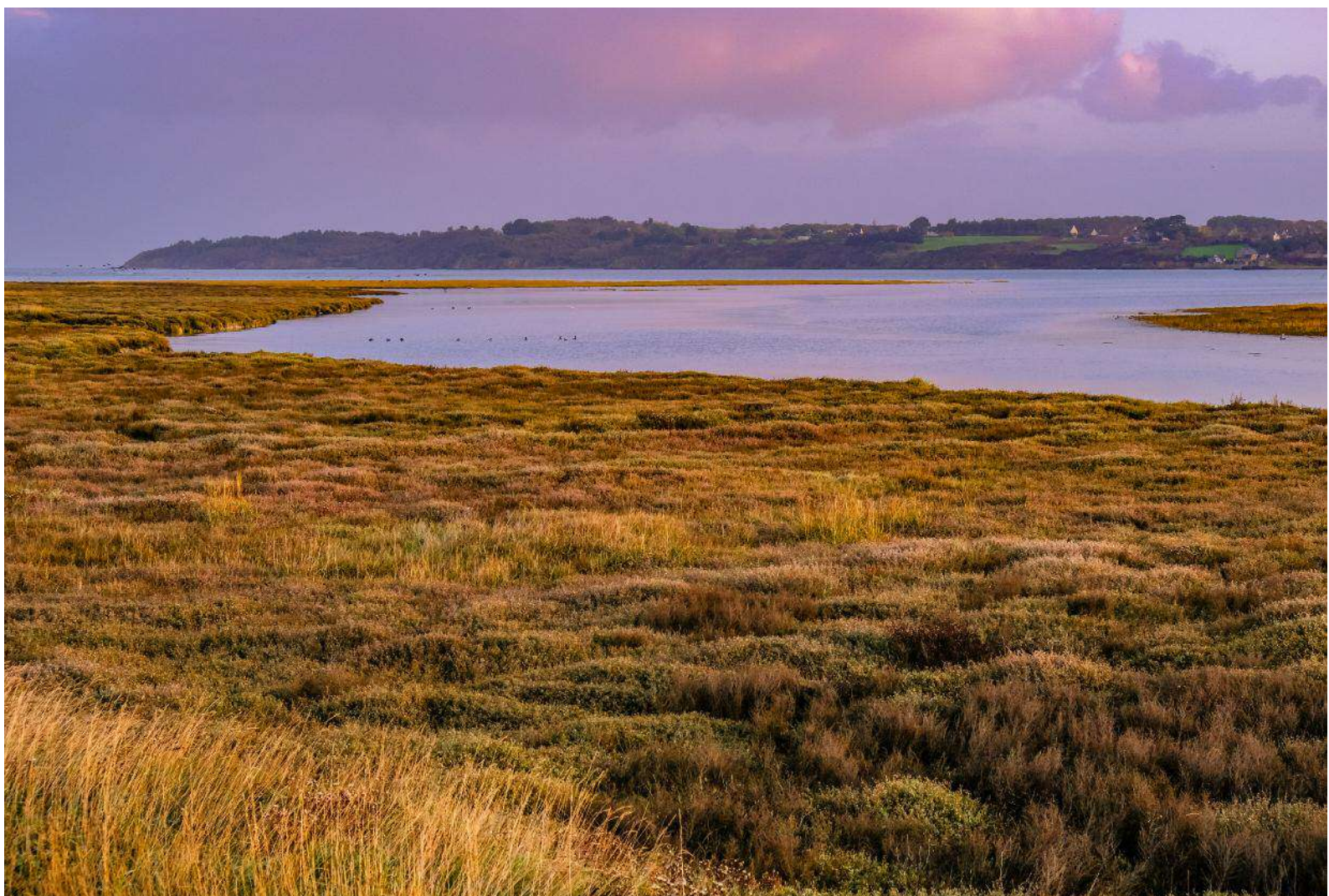
Dans ce contexte, les processus de gouvernance de la baie de Saint-Brieuc doivent intégrer la conservation des habitats vaseux pour informer et sensibiliser les acteurs de la gouvernance, les utilisateurs et les gestionnaires sur l'importance des habitats vaseux pour les populations de limicoles et les activités de pêche, et pour éviter les effets en cascade plus haut dans les réseaux trophiques menant à des conséquences écologiques et économiques potentielles.





5

Conclusion



Les résultats ont mis en évidence que le réseau trophique benthique est, très probablement, supporté par le phytoplancton, le microphytobenthos et la SOM. La connectivité trophique entre le prés-salés et les habitats benthiques dans la baie était limitée à quelques espèces de macrofaune habitant les chenaux vaseux dans le prés-salés. De manière inattendue, l'influence d'*Ulva* spp. dans le fonctionnement trophique des différents assemblages est apparue assez limitée. Les patrons spatiaux illustrent la constance de la variabilité spatiale dans le couplage pélagique benthique, avec une plus grande influence du microphytobenthos dans le niveau supérieur par rapport aux assemblages du littoral inférieur. Cette première tentative de caractérisation du réseau alimentaire benthique intertidal constitue une base de référence pertinente pour la conservation de la baie de Saint-Brieuc où une réserve naturelle nationale a été créée en 1998 pour la conservation des oiseaux hivernants. Les patrons spatio-temporels du réseau alimentaire benthique confirment également l'importance de prendre en compte la variabilité du réseau alimentaire à des échelles spatiales et temporelles, depuis les plans d'échantillonnage jusqu'à l'analyse des données. La capacité du cadre d'analyse des trajectoires des isotopes stables à mettre en évidence les patrons spatio-temporels a également été démontrée.

Remerciements

Nous remercions toutes les personnes ayant participé à l'échantillonnage de terrain, en particulier Gaëtan Cormy. Nous remercions également Sylvain BALLU (CEVA) pour les informations sur la surface couverte par *Ulva* spp. en 2019. Ce travail a été soutenu par l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne (subvention numéro 180212501), la Région Bretagne (OSIRIS PFEA621219CR0530023), l'Europe pour le fonds européen pour la mer et la pêche (subvention numéro FEAMP 621-B) et le Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire (subvention numéro EJ N°2102930123) qui financent le programme de recherche ResTroph Baie de Saint-Brieuc. Ce travail a été réalisé dans le cadre de la thèse de doctorat de A. Sturbois pour l'Université de Bretagne Occidentale et est issu de l'article suivant publié dans *Marine Environmental Research* :

Sturbois, A., Riera, P., Desroy, N., Bréban T., Ponsero, A., Le Mao, P., Gauthier, S., 2022. Spatio-temporal patterns in stable isotope composition of a benthic intertidal food web reveal limited influence from salt marsh vegetation and green tide. *Marine Environmental Research*, 175, 105572.

<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105572>



6

Bibliographie



- Adin, R., Riera, P., 2003. Preferential food source utilization among stranded macroalgae by *Talitrus saltator* (Amphipod, Talitridae): a stable isotopes study in the northern coast of Brittany (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56, 91–98. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00124-5](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00124-5)
- Androuin, T., Dubois, S.F., Decottignies, P., Pelleter, E., Carlier, A., 2019. The dark side of soft tissues: Unexpected inorganic carbonate in the invasive slipper limpet *Crepidula fornicata* and its implications for stable isotope interpretations. *Rapid Commun Mass Spectrom* 33, 107–115. <https://doi.org/10.1002/rcm.8322>
- Blanchard, G., Sauriau, P., Cariou-Le Gall, V., Gouleau, D., Garet, M., Olivier, F., 1997. Kinetics of tidal resuspension of microbiota: testing the effects of sediment cohesiveness and bioturbation using flume experiments. *Marine Ecology Progress Series* 151, 17–25. <https://doi.org/10.3354/meps151017>
- Blanchet, H., Gouillieux, B., Alizier, S., Amouroux, J.M., Bachelet, G., Barillé, A.L., Dauvin, J.C., De Montaudouin, X., Derolez, V., Desroy, N., 2014. Multiscale patterns in the diversity and organization of benthic intertidal fauna among French Atlantic estuaries. *Journal of Sea Research*.
- Bouillon, S., Connolly, R.M., Gillikin, D.P., 2011. Use of stable isotopes to understand food webs and ecosystem functioning in estuaries, in: *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. Elsevier, pp. 143–173. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374711-2.00711-7>
- Carpentier, A., Como, S., Dupuy, C., Lefrançois, C., Feunteun, E., 2014. Feeding ecology of *Liza* spp. in a tidal flat: Evidence of the importance of primary production (biofilm) and associated meiofauna. *Journal of Sea Research* 92, pp.86-91. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.10.007>
- Chanton, J., Lewis, F.G., 2002. Examination of coupling between primary and secondary production in a river-dominated estuary: Apalachicola Bay, Florida, U.S.A. *Limnology and Oceanography* 47, 683–697. <https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.3.0683>
- Charlier, R.H., Morand, P., Finkl, C.W., Thys, A., 2007. Green tides on the Brittany coasts. *Environmental Research, Engineering and Management* 3, 52–59.
- Christianen, M.J.A., Middelburg, J.J., Holthuijsen, S.J., Jouta, J., Compton, T.J., van der Heide, T., Piersma, T., Sinninghe Damsté, J.S., van der Veer, H.W., Schouten, S., Olf, H., 2017. Benthic primary producers are key to sustain the Wadden Sea food web: stable carbon isotope analysis at landscape scale. *Ecology* 98, 1498–1512. <https://doi.org/10.1002/ecy.1837>
- Conway-Cranos, L., Kiffney, P., Banas, N., Plummer, M., Naman, S., MacCready, P., Bucci, J., Ruckelshaus, M., 2015. Stable isotopes and oceanographic modeling reveal spatial and trophic connectivity among terrestrial, estuarine, and marine environments. *Marine Ecology Progress Series* 533, 15–28. <https://doi.org/10.3354/meps11318>
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260.
- Couch, C.A., 1989. Carbon and nitrogen stable isotopes of meiobenthos and their food resources. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 28, 433–441. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(89\)90090-5](https://doi.org/10.1016/0272-7714(89)90090-5)
- Créach, V., Schricke, M.T., Bertru, G., Mariotti, A., 1997. Stable isotopes and gut analyses to determine feeding relationships in saltmarsh macroconsumers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44, 599–611. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0147>
- Cucherousset, J., Villéger, S., 2015. Quantifying the multiple facets of isotopic diversity: New metrics for stable isotope ecology. *Ecological Indicators* 56, 152–160. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.03.032>
- Currin, C., Newell, S., Paerl, H., 1995. The role of standing dead *Spartina alterniflora* and benthic microalgae in salt marsh food webs: considerations based on multiple stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series* 121, 99–116. <https://doi.org/10.3354/meps121099>
- De Cáceres, M., Coll, L., Legendre, P., Allen, R.B., Wisser, S.K., Fortin, M., Condit, R., Hubbell, S., 2019a. Trajectory analysis in community ecology. *Ecological Monographs*. 89, e01350. <https://doi.org/10.1002/ecm.1350>



- De Jonge, V.N., Van Beuselom, J.E.E., 1992. Contribution of resuspended microphytobenthos to total phytoplankton in the EMS estuary and its possible role for grazers. *Netherlands Journal of Sea Research* 30, 91–105. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(92\)90049-K](https://doi.org/10.1016/0077-7579(92)90049-K)
- Deegan, L., Garritt, R., 1997. Evidence for spatial variability in estuarine food webs. *Marine Ecology Progress Series* 147, 31–47. <https://doi.org/10.3354/meps147031>
- Domingos, A.M., Lana, P. da C., 2017. Detecting multiple states of trophic connectivity between mangroves and salt marshes. *Ecosystems* 20, 1179–1189. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0101-0>
- Durou, C., Smith, B.D., Roméo, M., Rainbow, P.S., Mouneyrac, C., Mouloud, M., Gnassia-Barelli, M., Gillet, P., Deutsch, B., Amiard-Triquet, C., 2007. From biomarkers to population responses in *Nereis diversicolor*: Assessment of stress in estuarine ecosystems. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 66, 402–411. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2006.02.016>
- França, S., Vinagre, C., Pardal, M.A., Cabral, H.N., 2009. Spatial and temporal patterns of benthic invertebrates in the Tagus estuary, Portugal: comparison between subtidal and an intertidal mudflat. *Scientia Marina* 73, 307–318. <https://doi.org/10.3989/scimar.2009.73n2307>
- Fry, B., 2013. Minmax solutions for underdetermined isotope mixing problems: Reply to Semmens *et al.* (2013). *Marine Ecology Progress Series* 490, 291–294. <https://doi.org/10.3354/meps10536>
- Fry, B., 2008. *Stable isotope ecology*, Corrected as of 3rd printing, ed, Environmental science. Springer, New York.
- Gravier, D., 2012. Monitoring of green tides on the Brittany coasts (France). *Primary Producers of the Sea Bio* 458, 9.
- Green, L., Fong, P., 2016. The good, the bad and the Ulva: the density dependent role of macroalgal subsidies in influencing diversity and trophic structure of an estuarine community. *Oikos* 125, 988–1000. <https://doi.org/10.1111/oik.02860>
- Guimond, J., Tamborski, J., 2021. Salt Marsh Hydrogeology: A Review. *Water* 13, 543. <https://doi.org/10.3390/w13040543>
- Hyndes, G.A., Lavery, P.S., 2005. Does transported seagrass provide an important trophic link in unvegetated, nearshore areas? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63, 633–643. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.01.008>
- Jones, A.G., Quillien, N., Fabvre, A., Grall, J., Schaal, G., Le Bris, H., 2020. Green macroalgae blooms (*Ulva* spp.) influence trophic ecology of juvenile flatfish differently in sandy beach nurseries. *Marine Environmental Research* 154, 104843. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104843>
- Joyeux, E., Carpentier, A., Corre, F., Haie, S., Pétillon, J., 2017. Impact of salt-marsh management on fish nursery function in the bay of Aiguillon (French Atlantic coast), with a focus on European sea bass diet. *Journal of Coastal Conservation* 21, 435–444. <https://doi.org/10.1007/s11852-017-0501-0>
- Kang, C.-K., Park, H.J., Choy, E.J., Choi, K.-S., Hwang, K., Kim, J.-B., 2015. Linking Intertidal and Subtidal Food Webs: Consumer-Mediated Transport of Intertidal Benthic Microalgal Carbon. *PLoS ONE* 10, e0139802. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0139802>
- Kang, C.K., Sauriau, P.G., Richard, P., Blanchard, G.F., 1999. Food sources of the infaunal suspension-feeding bivalve *Cerastoderma edule* in a muddy sandflat of Marennes-Oléron Bay, as determined by analyses of carbon and nitrogen stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* 187, 147–158.
- Karez, R., Engelbert, S., Sommer, U., 2000. Co-consumption and protective coating: two new proposed effects of epiphytes on their macroalgal hosts in mesograzer-epiphyte-host interactions. *Marine Ecology Progress Series* 205, 85–93. <https://doi.org/10.3354/meps205085>
- Lafage, D., Carpentier, A., Duhamel, S., Dupuy, C., Feunteun, E., Lesourd, S., Pétillon, J., 2021. Site characteristics more than vegetation type influence food web structure of intertidal salt marshes. *Frontiers in Marine Science* 8, 669759. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.669759>



- Laffaille, P., Lefeuvre, J.C., Schricke, M.T., Feunteun, E., 2001. Feeding ecology of o-group sea bass, *Dicentrarchus labrax*, in salt marshes of Mont Saint Michel Bay (France). *Estuaries and Coasts* 24, 116–125.
- Largier, J.L., 1993. Estuarine fronts: How important are they? *Estuaries* 16, 1. <https://doi.org/10.2307/1352760>
- Layman, C.A., Araujo, M.S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C.M., Harrison, E., Jud, Z.R., Matich, P., Rosenblatt, A.E., Vaudo, J.J., Yeager, L.A., Post, D.M., Bearhop, S., 2012. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews* 87, 545–562. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x>
- Layman, C.A., Arrington, D.A., Montaña, C.G., Post, D.M., 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88, 42–48. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:CSIRPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2)
- Leclerc, J.-C., Riera, P., Leroux, C., Lévêque, L., Laurans, M., Schaal, G., Davoult, D., 2013. Trophic significance of kelps in kelp communities in Brittany (France) inferred from isotopic comparisons. *Marine Biology* 160, 3249–3258. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2306-5>
- Lefeuvre, J.C., Bouchard, V., Feunteun, E., Frare, S., Laffaille, P., Radureau, A., 2000. European salt marshes diversity and functioning: The case study of the Mont Saint-Michel bay, France. *Wetlands Ecology and Management* 8, 147–161.
- Levinton J.S., 1989. Deposit Feeding and Coastal Oceanography in : Ecology of marine deposit feeders. Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies book series, COASTAL, 31, 1-23.
- Liéart, C., Savoye, N., Bozec, Y., Breton, E., Conan, P., David, V., Feunteun, E., Grangeré, K., Kerhervé, P., Lebreton, B., Lefeuvre, S., L'Helguen, S., Mousseau, L., Raimbault, P., Richard, P., Riera, P., Sauriau, P.-G., Schaal, G., Aubert, F., Aubin, S., Bichon, S., Boinet, C., Bourasseau, L., Bréret, M., Caparros, J., Cariou, T., Charlier, K., Claquin, P., Cornille, V., Corre, A.-M., Costes, L., Crispi, O., Crouvoisier, M., Czamanski, M., Del Amo, Y., Derriennic, H., Dindinaud, F., Durozier, M., Hanquiez, V., Nowaczyk, A., Devesa, J., Ferreira, S., Fournier, M., Garcia, F., Garcia, N., Geslin, S., Grossteffan, E., Gueux, A., Guillaudeau, J., Guillou, G., Joly, O., Lachaussée, N., Lafont, M., Lamoureux, J., Lecuyer, E., Lehodey, J.-P., Lemeille, D., Leroux, C., Macé, E., Maria, E., Pineau, P., Petit, F., Pujo-Pay, M., Rimelin-Maury, P., Sultan, E., 2017. Dynamics of particulate organic matter composition in coastal systems: A spatio-temporal study at multi-systems scale. *Progress in Oceanography* 156, 221–239. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.03.001>
- Mann, K.H., 1982. Ecology of coastal waters; a system approach. Blackwell Science, Oxford.
- Méléder, V., Savelli, R., Barnett, A., Polsenaere, P., Gernez, P., Cugier, P., Lerouxel, A., Le Bris, A., Dupuy, C., Le Fouest, V., Lavaud, J., 2020. Mapping the intertidal microphytobenthos gross primary production Part I: Coupling multispectral remote sensing and physical modeling. *Frontiers in Marine Science* 7, 520. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00520>
- Melville, A.J., Connolly, R.M., 2003. Spatial analysis of stable isotope data to determine primary sources of nutrition for fish. *Oecologia* 136, 499–507. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1302-8>
- Morelle, J., Claquin, P., Orvain, F., 2020. Evidence for better microphytobenthos dynamics in mixed sand/mud zones than in pure sand or mud intertidal flats (Seine estuary, Normandy, France). *PLoS ONE* 15, e0237211. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237211>
- Nordström, M., Currin, C., Talley, T., Whitcraft, C., Levin, L., 2014. Benthic food-web succession in a developing salt marsh. *Marine Ecology Progress Series* 500, 43–55. <https://doi.org/10.3354/meps10686>
- Nordström, M.C., Demopoulos, A.W.J., Whitcraft, C.R., Rismondo, A., McMillan, P., Gonzalez, J.P., Levin, L.A., 2015. Food web heterogeneity and succession in created saltmarshes. *Journal of Applied Ecology* 52, 1343–1354. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12473>
- Odum, E.P., 1968. A research challenge: evaluating the productivity of coastal and estuarine water, in: Island, U. of R. (Ed.), pp. 63–64.



- Ouisse, V., Riera, P., Migné, A., Leroux, C., Davoult, D., 2011. Freshwater seepages and ephemeral macroalgae proliferation in an intertidal bay: I Effect on benthic community structure and food web. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 91, 272–281.
- Park, H.J., Han, E., Lee, Y.-J., Kang, C.-K., 2016. Trophic linkage of a temperate intertidal macrobenthic food web under opportunistic macroalgal blooms: A stable isotope approach. *Marine Pollution Bulletin* 111, 86–94. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.07.026>
- Phillips, D.L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., Moore, J.W., Parnell, A.C., Semmens, B.X., Ward, E.J., 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology* 92, 823–835. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0127>
- Polis, G.A., Anderson, W.B., Holt, R.D., 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: The dynamics of spatially subsidized food webs. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 28, 289–316. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.289>
- Ponsero, A., Dabouineau, L., Allain, J., 2009a. Modelling of the Cockle (*Cerastoderma edule* L.) fishing grounds in a purpose of sustainable management of traditional harvesting. *Fisheries Science* 75, 839–850.
- Ponsero, A., Le Mao, P., 2011. Consommation de la macro-faune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en baie de Saint-Brieuc. *Revue d'Ecologie* 66, 383–397.
- Ponsero, A., Le Mao, P., Yesou, P., Allain, J., Vidal, J., 2009b. Eutrophisation littorale et conservation de l'avifaune aquatique : le cas de la Bernache cravant (*Branta bernicla bernicla*) hivernant en baie de Saint-Brieuc. *Revue d'Ecologie* 2, 157–170.
- Ponsero, A., Sturbois, A., Desroy, N., Le Mao, P., Jones, A., Fournier, J., 2016. How do macrobenthic resources concentrate foraging waders in large megatidal sandflats? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 178, 120–128.
- Ponsero, A., Sturbois, A., Jamet, C., 2019. Plan de gestion de la réserve naturelle de la baie de Saint-Brieuc - 2019-Etat des lieux. Réserve Naturelle de la baie de Saint-Brieuc.
- Quillien, N., Nordström, M.C., Schaal, G., Bonsdorff, E., Grall, J., 2016. Opportunistic basal resource simplifies food web structure and functioning of a highly dynamic marine environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 477, 92–102.
- Rakotomalala, Christiane, Grangeré, K., Ubertini, M., Forêt, M., Orvain, F., 2015. Modelling the effect of *Cerastoderma edule* bioturbation on microphytobenthos resuspension towards the planktonic food web of estuarine ecosystem. *Ecological Modelling* 316, 155–167. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.08.010>
- Riera, P., Richard, P., 1996. Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine bay of Marennes-Oléron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 42, 347–360.
- Riera, P., Stal, L.J., Nieuwenhuize, J., Richard, P., Blanchard, G., Gentil, F., 1999. Determination of food sources for benthic invertebrates in a salt marsh (Aiguillon Bay, France) by carbon and nitrogen stable isotopes: importance of locally produced sources. *Marine Ecology Progress Series* 187, 301–307.
- Rigolet, C., Thiébaud, E., Brind'Amour, A., Dubois, S.F., 2015. Investigating isotopic functional indices to reveal changes in the structure and functioning of benthic communities. *Functional Ecology* 29, 1350–1360. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12444>
- Salathé, R., Riera, P., 2012. The role of *Talitrus saltator* in the decomposition of seaweed wrack on sandy beaches in northern Brittany: An experimental mesocosm approach. *Cahiers de Biologie Marine* 53, 517–524.
- Sauriau, P.-G., Kang, C.-K., 2000. Stable isotope evidence of benthic microalgae-based growth and secondary production in the suspension feeder *Cerastoderma edule* (Mollusca, Bivalvia) in the Marennes-Oléron Bay. *Hydrobiologia* 440, 317–329. <https://doi.org/10.1023/A:1004156102278>
- Scaps, P., 2002. A review of the biology, ecology and potential use of the common ragworm *Hediste diversicolor* (O.F. Müller) (Annelida: Polychaeta). *Hydrobiologia* 470, 203–218. <https://doi.org/10.1023/A:1015681605656>



- Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., 2008. Trophic coupling between two adjacent benthic food webs within a man-made intertidal area: a stable isotopes evidence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 77, 523–534.
- Schmidt, S.N., Olden, J.D., Solomon, C.T., Zanden, M.J.V., 2007. Quantitative approaches to the analysis of stable isotope food web data. *Ecology* 88, 2793–2802. <https://doi.org/10.1890/07-0121.1>
- Sturbois, A., Bioret, F., 2019. Le pré-salé de l'anse d'Yffiniac : historique, dynamique et conservation. *Penn Ar Bed* 3–18.
- Sturbois, A., Cormy, G., Schaal, G., Gauthier, O., Ponsero, A., Le Mao, P., Riera, P., Desroy, N., 2021a. Characterizing spatio-temporal changes in benthic communities: Taxonomic and functional trajectories of intertidal assemblages in the bay of Saint-Brieuc (English Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 262, 107603. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107603>
- Sturbois, A., Cucherousset, J., De Cáceres, M., Desroy, N., Riera, P., Carpentier, A., Quillien, N., Grall, J., Espinasse, B., Cherel, Y., Schaal, G., 2021b. Stable Isotope Trajectory Analysis (SITA): A new approach to quantify and visualize dynamics in stable isotope studies. *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.1002/ecm.1501>
- Sturbois, A., De Cáceres, M., Sánchez-Pinillos, M., Schaal, G., Gauthier, O., Le Mao, P., Ponsero, A., Desroy, N., 2021c. Extending community trajectory analysis: new metrics and representation. *Ecological Modelling* 440, 109400. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109400>
- Sturbois, A., Ponsero, A., Desroy, N., Fournier, J., 2015. Exploitation of intertidal feeding resources by the Red Knot *Calidris canutus* under megatidal conditions. *Journal of Sea Research* 96, 23–30.
- Sturbois, A., Ponsero, A., Maire, A., Carpentier, A., Petillon, J., Riera, P., 2016. Evaluation des fonctions écologiques des prés-salés de l'anse d'Yffiniac pour l'ichtyofaune. Réserve Naturelle Baie de Saint-Brieuc.
- Teal, J.M., 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* 43, 614–624.
- Turner, T.F., Collyer, M.L., Krabbenhoft, T.J., 2010. A general hypothesis-testing framework for stable isotope ratios in ecological studies. *Ecology* 91, 2227–2233. <https://doi.org/10.1890/09-1454.1>
- Ubertini, M., Lefebvre, S., Gangnery, A., Grangeré, K., Le Gendre, R., Orvain, F., 2012. Spatial Variability of Benthic-Pelagic Coupling in an Estuary Ecosystem: Consequences for Microphytobenthos Resuspension Phenomenon. *PLoS ONE* 7, e44155. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044155>
- Ubertini, M., Lefebvre, S., Rakotomalala, C., Orvain, F., 2015. Impact of sediment grain-size and biofilm age on epipellic microphytobenthos resuspension. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 467, 52–64. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.02.007>
- Underwood, A.J., Chapman, M.G., 1998. A method for analysing spatial scales of variation in composition of assemblages. *Oecologia* 117, 570–578.
- van Oevelen, D., Soetaert, K., Middelburg, J.J., Herman, P.M.J., Moodley, L., Hamels, I., Moens, T., Heip, C.H.R., 2006. Carbon flows through a benthic food web: Integrating biomass, isotope and tracer data. *Journal of Marine Research* 64, 453–482. <https://doi.org/10.1357/002224006778189581>
- Vanderklift, M., Wernberg, T., 2010. Stable isotopes reveal a consistent consumer–diet relationship across hundreds of kilometres. *Marine Ecology Progress Series* 403, 53–61. <https://doi.org/10.3354/meps08484>
- Wantzen, K.M., de Arruda Machado, F., Voss, M., Boriss, H., Junk, W.J., 2002. Seasonal isotopic shifts in fish of the Pantanal wetland, Brazil. *Aquat. Sci.* 64, 239–251. <https://doi.org/10.1007/PL00013196>
- Young, M.J., Feyrer, F., Stumpner, P.R., Larwood, V., Patton, O., Brown, L.R., 2021. Hydrodynamics drive pelagic communities and food web structure in a tidal environment. *International Review of Hydrobiology* 106, 69–85. <https://doi.org/10.1002/iroh.202002063>



- Zhu, Z., Belzen, J., Hong, T., Kunihiro, T., Ysebaert, T., Herman, P.M., Bouma, T.J., 2016. Sprouting as a gardening strategy to obtain superior supplementary food: evidence from a seed-caching marine worm. *Ecology* 97, 3278–3284.
- Ziegler, S.L., Able, K.W., Fodrie, F.J., 2019. Dietary shifts across biogeographic scales alter spatial subsidy dynamics. *Ecosphere* 10. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2980>



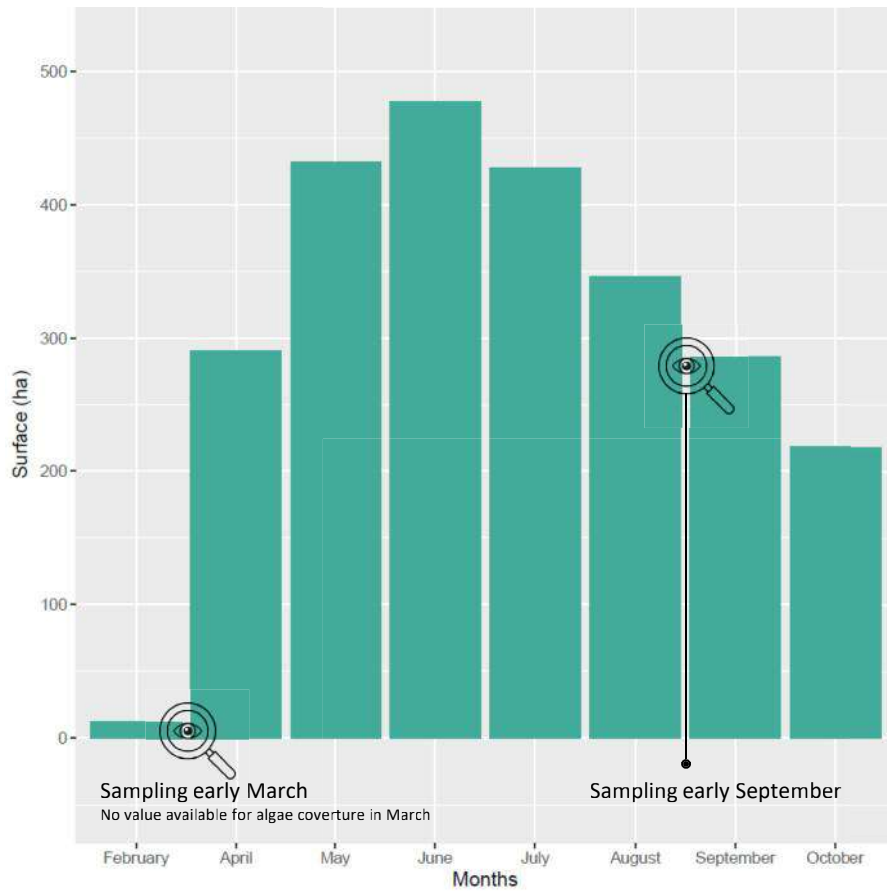
Annexes

Annexe A : Couverture d'*Ulva* entre février et octobre

Annexe B : Liste des espèces échantillonnées dans les différents assemblages.

Annexe C : Test t de Student de permutation pour les compositions en isotopes stables entre mars et septembre.

Annexe D : Distribution de fréquence de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de tous les organismes échantillonnés en mars et septembre dans les quatre assemblages.



Annexe A : Couverture d'*Ulva* entre février et octobre

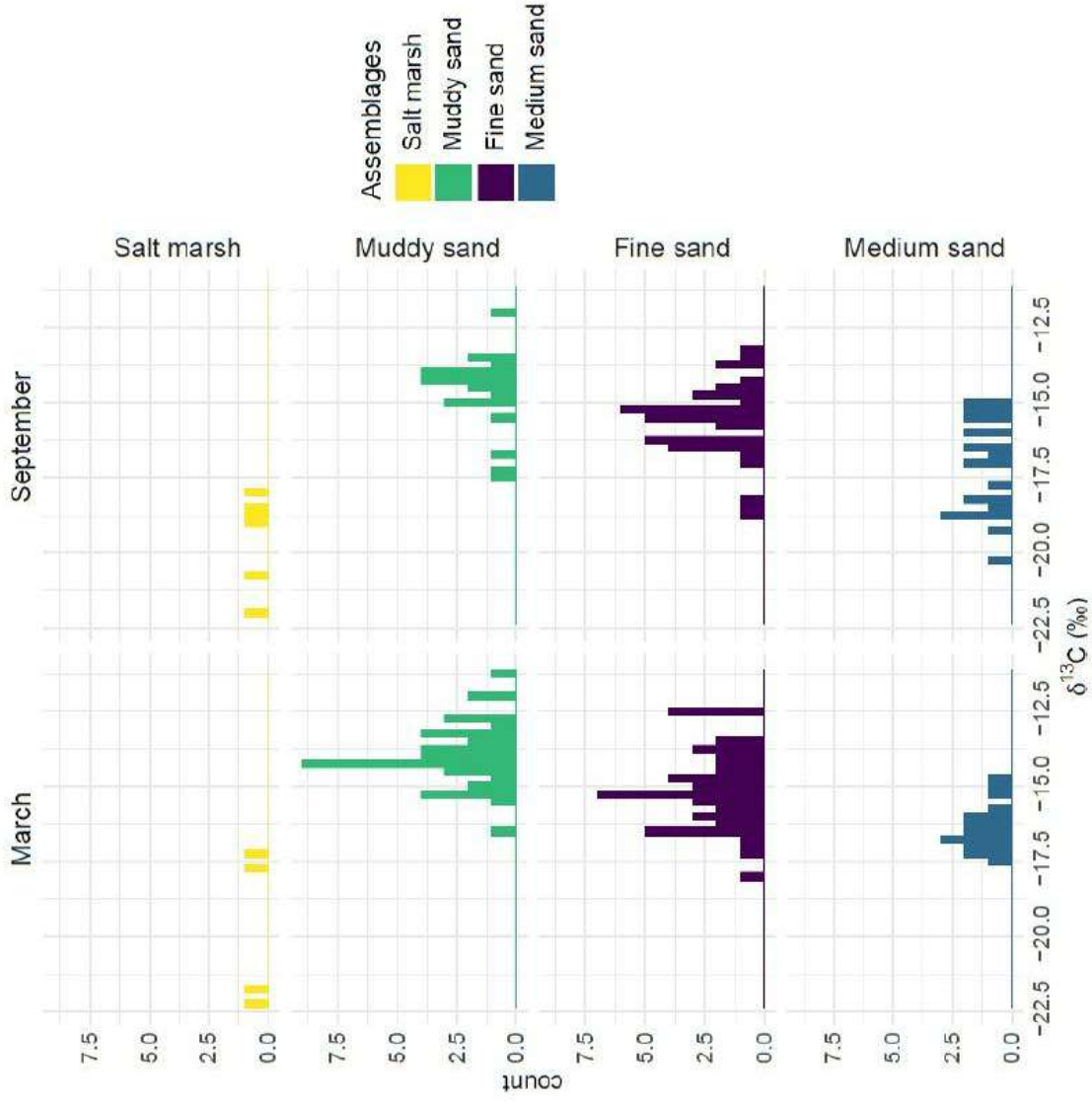
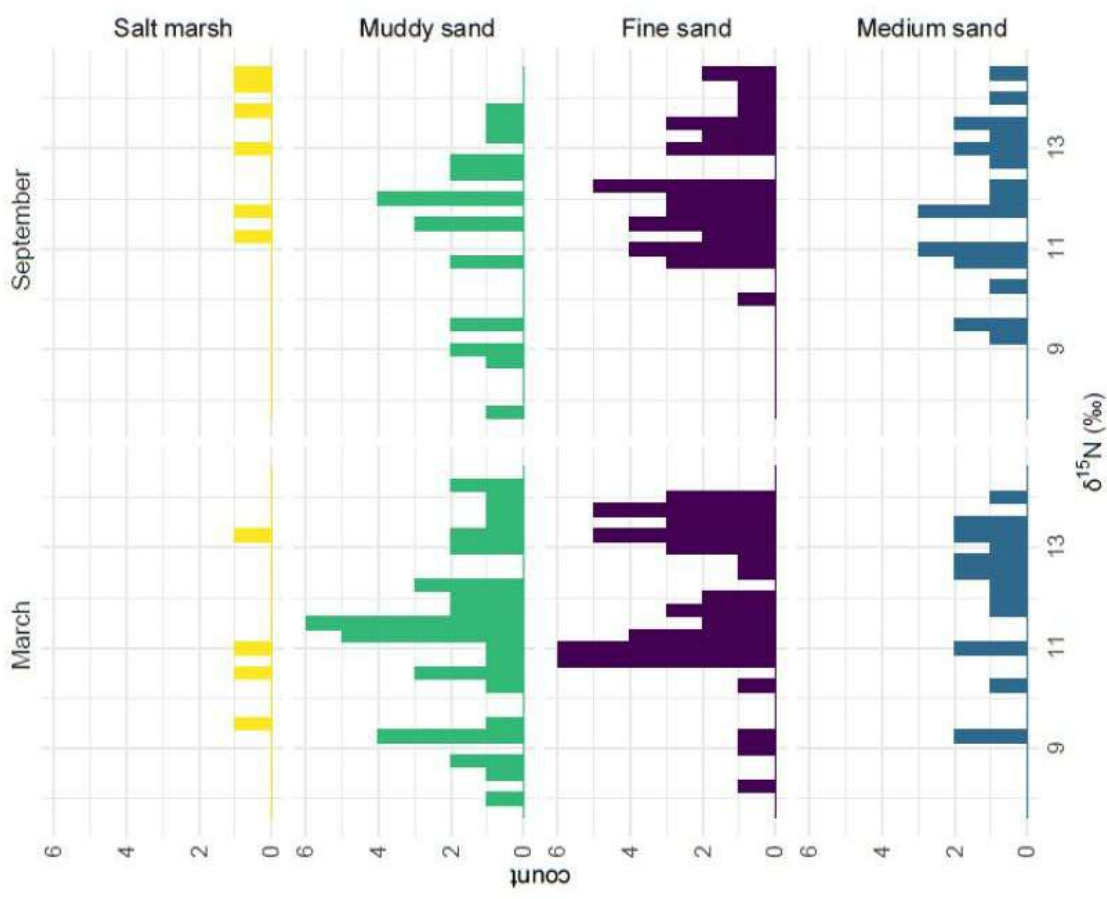
Annexe B : Liste des espèces échantillonnées dans les différents assemblages.

Species of consumers	Nb replicates	Assemblages	Month
<i>Corophium arenarium</i>	1	Salt marsh	March
<i>Hediste diversicolor</i>	1	Salt marsh	March
<i>Orchestia gammarellus</i>	2	Salt marsh	March
<i>Arenicola marina</i>	4	Muddy sand	March
<i>Bathyporeia sarsi</i>	4	Muddy sand	March
<i>Cerastoderma edule</i>	6	Muddy sand	March
<i>Corophium arenarium</i>	4	Muddy sand	March
<i>Hediste diversicolor</i>	2	Muddy sand	March
<i>Limecola balthica</i>	7	Muddy sand	March
<i>Macomangulus tenuis</i>	2	Muddy sand	March
<i>Nephtys hombergii</i>	6	Muddy sand	March
<i>Peringia ulvae</i>	2	Muddy sand	March
<i>Scrobicularia plana</i>	3	Muddy sand	March
<i>Urothoe poseidonis</i>	2	Muddy sand	March
<i>Bathyporeia sarsi</i>	3	Fine sand	March
<i>Cerastoderma edule</i>	11	Fine sand	March
<i>Euspira catena</i>	1	Fine sand	March
<i>Macomangulus tenuis</i>	2	Fine sand	March
<i>Nephtys hombergii</i>	6	Fine sand	March
<i>Acrocnida spatulispina</i>	5	Fine sand	March
<i>Scoloplos armiger</i>	6	Fine sand	March
<i>Sigalion mathildae</i>	7	Fine sand	March
<i>Tritia reticulata</i>	5	Fine sand	March
<i>Urothoe poseidonis</i>	2	Fine sand	March
<i>Cerastoderma edule</i>	2	Medium sand	March
<i>Euspira catena</i>	1	Medium sand	March
<i>Nephtys hombergii</i>	5	Medium sand	March
<i>Acrocnida spatulispina</i>	2	Medium sand	March
<i>Pecten maximus</i>	2	Medium sand	March
<i>Scoloplos armiger</i>	3	Medium sand	March
<i>Sigalion mathildae</i>	2	Medium sand	March
<i>Tritia reticulata</i>	1	Medium sand	March
<i>Hediste diversicolor</i>	2	Salt-marsh	September
<i>Orchestia gammarellus</i>	2	Salt-marsh	September
<i>Scrobicularia plana</i>	2	Salt-marsh	September
<i>Arenicola marina</i>	2	Muddy sand	September
<i>Bathyporeia pilosa</i>	1	Muddy sand	September
<i>Cerastoderma edule</i>	3	Muddy sand	September
<i>Corophium arenarium</i>	3	Muddy sand	September
<i>Limecola balthica</i>	4	Muddy sand	September
<i>Macomangulus tenuis</i>	2	Muddy sand	September
<i>Nephtys hombergii</i>	2	Muddy sand	September
<i>Peringia ulvae</i>	3	Muddy sand	September
<i>Scrobicularia plana</i>	2	Muddy sand	September
<i>Arenicola marina</i>	2	Fine sand	September
<i>Cerastoderma edule</i>	12	Fine sand	September
<i>Macomangulus tenuis</i>	2	Fine sand	September
<i>Maldanidae sp.</i>	1	Fine sand	September
<i>Nephtys hombergii</i>	4	Fine sand	September
<i>Acrocnida spatulispina</i>	6	Fine sand	September
<i>Scoloplos armiger</i>	4	Fine sand	September
<i>Sigalion mathildae</i>	6	Fine sand	September
<i>Urothoe poseidonis</i>	1	Fine sand	September
<i>Cerastoderma edule</i>	1	Medium sand	September
<i>Crepidula fornicata</i>	1	Medium sand	September
<i>Donax vittatus</i>	1	Medium sand	September
<i>Macomangulus tenuis</i>	1	Medium sand	September
<i>Mactra stultorum</i>	3	Medium sand	September
<i>Nephtys hombergii</i>	4	Medium sand	September
<i>Acrocnida spatulispina</i>	2	Medium sand	September
<i>Pecten maximus</i>	2	Medium sand	September
<i>Scoloplos armiger</i>	2	Medium sand	September
<i>Sigalion mathildae</i>	3	Medium sand	September
<i>Tritia reticulata</i>	2	Medium sand	September

Sources	Types	d13C			d15N			SITA metrics		
		mairs	mean	sd	mairs	mean	sd	Length	Angle α	perm.t.test
<i>Elytrigia atherica</i>	Plant C3	-30.12633	2.2825092	0.2920817	5.767489	0.07746274	7.498031	0.61506728	3.0391571	124.70946
<i>Halimione portulacoides</i>	Plant C3	-25.60932	1.0807082	0.6327706	11.940493	0.44202023	12.980134	1.74276824	1.0425255	175.73696
<i>Puccinellia maritima</i>	Plant C3	-28.20274	0.2325418	0.7918095	8.256562	0.13740300	8.548362	0.18737299	4.5799068	93.65296
<i>Spartina anglica</i>	Plant C4	-12.88924	0.2036641	0.1641650	11.105743	0.21302370	9.996749	1.27941745	1.2275304	25.38666
<i>Ulva spp</i>	Algae	-19.41423	0.5190334	0.2700771	11.422529	0.26076417	7.302656	1.03215878	6.4870793	50.57341
POM_TER	POM	-30.19925	0.9751092	5.0622601	8.197101	2.19777825	7.898867	1.71290842	2.8746647	84.04509
POM_SEA	POM	-15.86288	0.9935848	5.6851886	4.781413	1.91810169	7.653494	0.26807591	5.4055293	237.90512
SOM_FinS	SOM	-19.63601	1.1947649	1.3126058	8.202892	0.56092291	8.126451	0.68005218	0.1623400	61.90948
SOM_Meds	SOM	-20.77682	0.6135263	0.6422370	8.251035	0.640082568	7.583457	0.53688320	0.6743332	351.88308
SOM_Muds	SOM	-21.97421	2.4415710	2.7920772	8.386134	0.70138307	7.974510	0.89523694	0.8423980	60.74920
SOM_SMrh	SOM	-23.89466	0.9535852	0.1241474	7.136260	0.25257826	7.582534	0.68203330	0.7848016	235.34415

Trophic group	Habitat	d13C			d15N			SITA metrics		
		mairs	mean	sd	mairs	mean	sd	Length	Angle α	perm.t.test
Grazers	Salt marsh	-21.91680	0.29840048	0.92510780	10.753681	0.48675438	11.505783	0.23096896	0.9195729	35.12672
Omnivores	Salt marsh	-17.67630	NA	0.33668536	13.178536	NA	14.367987	0.28908239	1.6143753	317.45843
Carnivores	Muddy sand	-13.88425	0.76903995	0.04121655	13.816320	0.42358535	13.621525	0.21847138	0.2800539	225.92777
Deposit-feeders	Muddy sand	-13.67046	1.43804781	0.81496734	10.158973	1.53112149	10.035523	1.80592243	0.1638316	221.10394
Deposit/Suspension-feeders	Muddy sand	-14.15003	0.50206854	1.05666724	11.529671	0.55502393	11.966081	0.64722601	0.9535200	297.23769
Suspension-feeders	Muddy sand	-14.16017	0.25822690	0.82170266	11.127844	0.53073580	11.867455	0.22228047	2.4002399	287.94702
Carnivores	Fine sand	-15.25428	1.17712699	0.80491811	13.394201	0.66943738	13.739127	0.50305482	0.6589610	58.43672
Deposit-feeders	Fine sand	-14.98865	1.76222198	0.68524503	10.809547	1.34233995	11.996579	0.94273569	1.1871537	359.17947
Deposit/Suspension-feeders	Fine sand	-13.57207	0.07359898	-14.30818	11.098535	0.44329258	11.440957	0.09163423	0.8118518	294.94695
Suspension-feeders	Fine sand	-14.61171	0.61159197	-16.11070	10.975727	0.36900033	11.323807	0.52404095	1.5388685	283.07298
Omnivores	Fine sand	-16.35308	0.57260226	-17.44108	12.638550	1.45606526	11.922483	0.92118583	1.3024995	236.64921
Carnivores	Medium sand	-16.43439	0.68709831	-15.65527	12.597965	0.60145459	13.039119	0.69478380	0.8953532	60.48081
Deposit-feeders	Medium sand	-16.79893	0.39639426	-16.82087	12.382096	1.25827136	11.749444	0.14475464	0.6330325	181.98666
Suspension-feeders	Medium sand	-15.76203	0.83123794	-18.59045	9.756095	0.70757304	10.289719	0.77060684	2.8783161	280.68413
Omnivores	Medium sand	-17.07730	0.22760353	-18.33172	13.813423	0.30356470	12.789869	1.60867434	1.6190204	230.78699

Annexe C : Test t de Student de permutation pour les compositions en isotopes stables entre mars et septembre.



Annexe D : Distribution de fréquence de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de tous les organismes échantillonnés en mars et septembre dans les quatre assemblages.



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 :

A. Sturbois, P. Riera, N. Desroy, Bréhant T., Carpentier A., A. Ponsoero, G. Schaal, 2022, Patrons spatial et saisonnier du réseau trophique benthique intertidal de la baie de Saint-Brieuc. Réserve naturelle nationale de la baie de Saint-Brieuc, 60 pages.



Coordonné par :



Financé et soutenu par :



L'évaluation des flux de matière et d'énergie dans les réseaux trophiques benthiques est indispensable pour comprendre le fonctionnement écologique des baies et des estuaires, où la productivité est favorisée par une grande diversité de producteurs primaires. La variabilité temporelle (mars vs septembre 2019) de la composition en isotopes stables du carbone et de l'azote des sources de matière organiques et des consommateurs d'invertébrés benthiques a été étudiée sur l'espace intertidal de la baie de Saint-Brieuc (Manche occidentale, France). La zone d'étude est influencée par des conditions mégatidales et caractérisée par des prés salés dans sa partie abritée, et des proliférations saisonnières d'*Ulva* spp. La variabilité spatio-temporelle de la structure du réseau trophique benthique a été analysée à l'échelle globale de la zone intertidale et des différents assemblages qui constituent la mosaïque d'habitats. L'identification des sources potentielles alimentant le réseau trophique a été mise en évidence par les patrons spatiale et saisonnier révélés par co-variation et analyses de trajectoires des compositions en isotopes stables du carbone et de l'azote des sources et des consommateurs. Les résultats ont mis en évidence que le phytoplancton, le microphytobenthos et la SOM étaient les principales sources de nourriture. La connectivité trophique entre le marais salé et les habitats benthiques de la baie était limitée à quelques espèces de macrofaune présentes dans les chenaux vaseux du pré salé. De manière inattendue, l'influence des proliférations d'*Ulva* spp. semblait également limitée. La stabilité saisonnière du patron spatial illustre la constance du couplage pélagique benthique, avec une plus grande influence du microphytobenthos dans les assemblages haut d'estran par rapport à ceux de bas d'estran. Cette première caractérisation du réseau trophique benthique intertidal constitue une base de référence pertinente pour la conservation de la baie de Saint-Brieuc où une réserve naturelle nationale a été créée en 1998 pour la conservation des oiseaux hivernants. Les caractéristiques spatiales et temporelles du réseau trophique benthique observées dans cette étude (1) confirment l'importance de prendre en compte la variabilité du réseau alimentaire à des échelles spatiales et temporelles depuis les plans d'échantillonnage jusqu'à l'analyse des données, et (2) démontrent la capacité du Stable Isotope Trajectory Analysis Framework à mettre en évidence la dynamique du réseau alimentaire.



Saint-Brieuc Agglomération

5 rue du 71ème 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