



HAL
open science

Relations trophiques entre producteurs primaires et quatre consommateurs primaires benthiques dans un écosystème côtier tempéré

Violette Marchais

► **To cite this version:**

Violette Marchais. Relations trophiques entre producteurs primaires et quatre consommateurs primaires benthiques dans un écosystème côtier tempéré. *Ecologie, Environnement*. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2014. Français. NNT : 2014BRES0111 . tel-01193015v2

HAL Id: tel-01193015

<https://theses.hal.science/tel-01193015v2>

Submitted on 17 Apr 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE/UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

sous le sceau de l'université européenne de Bretagne

pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

Mention : Biologie Marine

École Doctorale des Sciences de la Mer

présentée par

Violette Marchais

Préparée à l'Unité Mixte de Recherche LEMAR
UMR 6539 CNRS / IRD / UBO
Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin

**Relations trophiques entre
producteurs primaires et quatre
consommateurs primaires
benthiques dans un écosystème
côtier tempéré**

Directeur de thèse : Jacques Clavier

Encadrants scientifiques : Laurent Chauvaud, Jacques Grall et
Aurélie Jolivet

Thèse soutenue le 5 décembre 2014

devant le jury composé de :

James E. Cloern

Senior Research Scientist, USGS, Menlo Park, Californie /
rapporteur

Réjean Tremblay

Professeur, UQAR ISMER, Université du Québec, Rimouski /
rapporteur

Yves-Marie Paulet

Professeur, IUEM, Université de Bretagne Occidentale, Brest /
examineur

Pascal Riera

Maître de conférence, Station Biologique de Roscoff, Roscoff /
examineur

Laurent Chauvaud

Directeur de recherche, IUEM, LEMAR, Brest /
encadrant scientifique

Jacques Grall

Ingénieur de recherche, IUEM, Observatoire marin, Brest /
encadrant scientifique

sulfateuse »), Jacques Grall qui m'a fait confiance et m'a encadrée sur mes stages de Master 1 et 2 (merci pour ta disponibilité lorsque j'avais des questions, notamment sur l'interprétation des résultats) et Aurélie Jolivet pour ton aide technique (et pour m'avoir « sauvée » mon expérience en laboratoire sur la mise en suspension du microphytobenthos par les mouvements de valves des coquilles Saint-Jacques du chapitre V en m'aidant sur la technique de l'acoustique), et ton aide pour toutes les corrections.

Je remercie très chaleureusement Joëlle Richard qui a réalisé l'expérience en laboratoire (avant ma thèse) sur l'origine des sources de carbone dans les carbonates de *Pecten maximus* (chapitre III). Un très grand merci pour tout le temps passé à la correction de la publication du chapitre III, les plongées pour récolter certains de mes échantillons, les discussions sur mes résultats et surtout le soutien dans les moments difficiles et plus particulièrement pour m'avoir redonné confiance une semaine avant la soutenance de thèse.

Merci à Frédéric Olivier et Benoit Lebreton pour avoir acceptés de participer à mon comité de thèse. Vos commentaires m'ont permis d'avancer sur la construction de mon manuscrit de thèse.

Une thèse en écologie marine ne pourrait pas exister sans les plongeurs scientifiques. Merci à Erwan Amice (pour l'organisation de toutes ces sorties en rade de Brest), Isabelle Bihannic (pour les super gateaux et rouleaux de printemps !), Thierry Le Bec (pour tes bonnes blagues et batailles d'algues !) et Axel Haurie. Le transport de tout ce beau petit monde à Lanvéoc a été réalisé sur le bateau Albert Lucas et grâce à deux marins Daniel Morigeon et Franck Quéré (merci pour votre gentillesse, votre bonne humeur et votre disponibilité pour toutes ces sorties). Je remercie également François Le Ven pour avoir assuré mes sorties lors de l'absence d'un des marins.

Mes remerciements vont également à l'université de Standford (USA) pour l'analyse isotopique des carbonates de coquilles Saint-Jacques, l'université UC Davis (USA) pour l'analyse des échantillons enrichis en isotope lourd, le Dr. Bernd Schöne (université du Mainz, Allemagne) pour avoir accepté d'analyser les échantillons de carbonates des ormeaux, l'université de Bruxelles pour l'analyse isotopique du carbone inorganique dissous et l'université de La Rochelle, notamment Pierre Richard et Benoit Lebreton pour toutes les mesures isotopiques des tissus mous et de la matière organique particulière.

Les données dans cette thèse ont été en partie acquises grâce aux soutiens des plateformes techniques : merci à Eric Duvieilbourg et à la plateforme PLATIM (groupe d'instrumentation mobile technique et scientifique de l'Observatoire des Sciences et de l'Univers de l'UDEM UMS3113) pour le prêt de sondes YSI, à la plateforme PACHIDERM pour m'avoir permis de faire les analyses de chlorophylle a, au réseau SOMLIT « Service d'Observation en Milieu Littoral, INSU-CNRS, Brest » pour la mise à disposition de données environnementales et au réseau ECOFLUX, plus particulièrement Marie Czamanski, pour la mise à disposition des concentrations et des flux de nutriment dans l'Aulne et les discussions autour des données. Je remercie également Sébastien Petton pour m'avoir fourni les vitesses de courant dans la colonne d'eau à Lanvéoc, grâce aux sorties du modèle MARS 3D.

Les expériences dans cette thèse ont été réalisées avec le concours de nombreuses personnes que je remercie très chaleureusement : le personnel de la station biologique d'Argenton (Ifremer), l'équipe de France Haliotis et plus particulièrement Sylvain Huchette (toujours prêt à répondre à mes demandes), Sabine Roussel, Céline Coulombet et Claire Caralp pour la récolte des algues, le nourrissage et la récolte des ormeaux,

Je remercie l'entreprise Brest Meca (technopôle Brest-Iroise) pour la conception et la réalisation de l'échantillonneur d'eau de mer à partir d'une idée de Laurent Chauvaud.

*Enfin pour terminer la partie technique, je souhaite dire un grand merci à toutes les personnes qui ont pu m'apporter une aide technique, que ce soit des techniciens ou des ingénieurs : Alain Le Mercier (attention à vos ordis !!) pour sa disponibilité à résoudre les problèmes informatiques et son côté « bon vivant », Alain Marhic et Jean Raffray pour leur science du « bidouillage » et pour leur aide et outils généreusement apportés, Jean-Marie Munaron pour m'avoir appris à « gratter » (comme si j'étais un dentiste) les coquilles de *Pecten maximus* et pour le prêt de matériel (désolé pour la pointe cassée !), Anne Donval pour avoir tenté d'analyser des pigments dans des carbonates.*

Mes remerciements vont également aux secrétaires qui m'ont aidée dans cette si complexe « administration française » : la souriante et lumineuse Gene Cohat (bravo pour tes belles photos pleines de couleurs), Anne-Sophie Podeur, Patricia Merny et Yves Larssonneur.

Des chercheurs, qui n'étaient pas dans mon encadrement de thèse, m'ont beaucoup aidée d'une façon ou d'une autre et je les remercie vivement : Joëlle Richard (remerciée plus haut mais tu m'as tellement aidée que je ne sais comment te le dire), Gauthier Schaal pour les conseils scientifiques (ou les « à-côtés ») et les corrections d'anglais (sans rancune pour t'être moqué de moi sur ma première publi au niveau de la langue, tu m'as grandement aidée !), Aude Leynaert pour toutes ces sorties bateaux avec toujours de la bonne humeur, les aides sur le microphytobenthos et la relecture du premier chapitre de thèse, Beatriz Becker pour l'aide sur l'identification du phytoplancton et du microphytobenthos et l'utilisation du microscope inversé, Olivier Gauthier pour l'aide en biostatistique du chapitre I et merci de m'avoir amenée à faire des percussions africaines (gardes toujours cette bonne humeur et ce rire tellement communicatif !), Julien Thébaud pour m'avoir envoyée les publications que je cherchais depuis un moment peu de temps avant de rendre le manuscrit et pour le prêt de matériel, Jonathan Flye-Sainte-Marie pour les conseils et pour m'avoir fait confiance sur l'enseignement de biodiversité animale.

Merci également à Sébastien Hervé pour l'aide sur la mise en forme du diaporama de la soutenance et les petits conseils pour les schémas de la thèse, ainsi que l'aide apportée sur l'étude de la couleur des coquilles d'ormeau.

Je remercie Marianne Alunno-Bruscia, Erwan Ar Gall, Maud Bernard, Adeline Bidault, Eric Dabas, Caroline Fabioux, Aurélie Godrant, Hélène Hégaret, Frédéric Jean, Cécile Klein, Edouard Kraffe, Christophe Lambert, Manon Le Goff, Nelly Le Goïc, Anne Lorrain, Christine Paillard, Fabrice Pernet, Frédéric Planchon, Hélène Planquette, Philippe Pondaven, Géraldine Sarthou, Philippe Soudant pour l'aide (petite ou grande) que vous

avez pu m'apporter, même à travers quelques discussions parfois anodines mais qui ont pue me redonner de la motivation et m'orienter dans mon projet de thèse.

Je n'oublierai pas mes stagiaires Pauline, Lucie et Alizée qui m'ont bien aidé dans ce travail de thèse, notamment pour les échantillonnages en mer et le travail fastidieux d'encapsulation des échantillons pour les analyses isotopiques (les fameuses « boulettes » !).

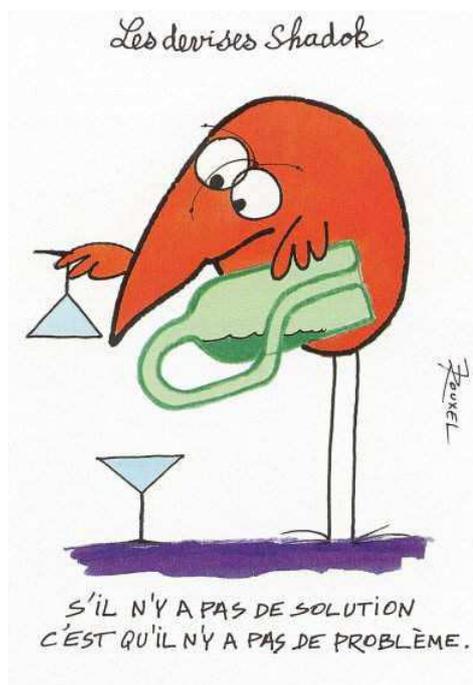
Une thèse ne pourrait pas aller au bout sans le soutien des copains doctorants ou ex-doctorants. Je remercie tout particulièrement le fameux bureau « A159 » pour tous ces longs moments passés ensemble, les bières (« les petits coups ») du vendredi soir et toutes ces discussions : Thomas, Fabien, Nathalie, Julia, Marie et Morgane. Merci également à Gaspard, Nolwen L., JP, Tony, Romain, Sébastien, Joonas, Morgana, Cédric, Marco, Camille, Malwenn, Myrina, Laura, Nolwenn Q., Vincent, Mathilde, Clémence, Jill et Caro.

Pour sortir de l'environnement de la thèse, il n'y a rien de mieux qu'une équipe de basket ! Merci pour tous ces bons moments passés à sillonner la Bretagne, à bien se marrer sur le nom de la coquille Saint-Jacques « Maximus pecten », « Pectus maximus » ... Et merci à la capitaine Patricia Silliau pour être venue à ma soutenance orale.

Pour terminer, je remercie ma famille pour le soutien pendant toutes ces longues années d'étude et m'avoir réconfortée dans les moments délicats.

Désolé pour tous ceux que j'ai pu oublier mais que je remercie également.

Proverbe Shadokéen qui peut s'appliquer durant la thèse :



Sommaire

Introduction générale	1
1. Contexte général et problématiques de la thèse.....	3
2. Les espèces étudiées de consommateurs primaires benthiques.....	10
3. Un système côtier tempéré particulier : la rade de Brest.....	16
4. Les techniques pour l'analyse des relations trophiques	19
5. Plan du manuscrit de thèse	23
Partie I : Relations trophiques au cours d'un cycle saisonnier	27
Chapitre I. Etude de la dynamique temporelle et de la distribution bathymétrique des producteurs primaires, en relation avec les paramètres environnementaux	29
1. Introduction	31
2. Matériel et méthodes	33
3. Résultats.....	41
4. Discussion.....	55
5. Conclusion	61
Chapitre II. Relations trophiques entre les producteurs primaires et deux filtreurs benthiques (le pétoncle noir et la moule) : utilisation des isotopes stables en carbone et azote	63
1. Introduction	65
2. Matériel et méthodes	67
3. Résultats.....	75
4. Discussion.....	87
5. Conclusion	101
Partie II: Utilisation des structures calcifiées pour retracer l'origine des sources de nourriture	105
Chapitre III. Contribution relative des sources de carbone dans les carbonates de la coquille Saint-Jacques.....	107
1. Résumé	109
2. Publication	112

Chapitre IV. Relation entre le régime alimentaire de l'ormeau *Haliotis tuberculata* (L.) et la couleur des coquilles..... 125

1. Introduction	127
2. Matériel et méthodes	129
3. Résultats.....	138
4. Discussion.....	148
5. Conclusion	153

Partie III : Bioresuspension de la production primaire benthique..155

Chapitre V. Bioresuspension active et ingestion du microphytobenthos et phytoplancton par *Pecten maximus*..... 157

1. Introduction	159
2. Matériel et méthodes	161
3. Résultats.....	167
4. Discussion.....	177
5. Conclusion	183

Conclusion générale et perspectives..... 185

Bibliographie 197

Annexes..... 257

Introduction générale



1. Contexte général et problématiques de la thèse

1.1. Les écosystèmes côtiers

La zone côtière correspond à l'interface entre la terre et l'océan ouvert, comprenant les milieux peu profonds (maximum de 200 m de profondeur) subtidaux (constamment immergées) et intertidaux (zones de balancement des marées) du plateau continental (Mann 1982; Alongi 1998; Burke et al. 2001). La vie marine s'est développée à la fois dans l'espace pélagique (colonne d'eau) et benthique (sur ou près du fond) même si les organismes chlorophylliens, qui assurent l'essentiel de la production primaire, sont limités à la zone euphotique. Les écosystèmes côtiers ne représentent que 8 % de la surface de l'hydrosphère (Wollast 1991) et 0,5 % du volume des océans (Alongi 1998) ; ils font néanmoins partie des systèmes les plus productifs de la planète (Mann 1982). Un tiers de la production annuelle de carbone organique marin provient de ces zones (Wollast 1991). Ces milieux peu profonds sont soumis à diverses influences : terrestres, atmosphériques, estuariennes et marines. La production primaire y est très importante, principalement dans les écosystèmes côtiers tempérés (Fig. 1) car ce sont parmi les milieux marins les plus intensément fertilisés par les nutriments (phosphates, nitrates et silicates principalement ; Nixon et Buckley 2002) de par leur proximité du continent et le recyclage de la matière par les microhétérotrophes pélagiques et benthiques (Nixon et al. 1986). Les activités anthropiques impactent négativement de plus en plus ces écosystèmes, notamment par un accroissement des apports de nutriments provenant de l'agriculture, de l'industrie et des rejets urbains. Cette pression est en effet importante puisque plus d'un tiers de la population mondiale vit près des zones côtières (maximum à 100 km de la côte ou à 50 m au-dessus du niveau de la mer) et la densité de la population augmente exponentiellement (Barbier et al. 2008). L'eutrophisation des écosystèmes côtiers est la résultante de ces apports conséquents de sels nutritifs, ayant des effets directs et indirects sur de nombreux compartiments de la zone côtière (Cloern 2001).

Dans ce contexte, l'étude des écosystèmes côtiers doit permettre de mieux appréhender les mécanismes qui les contrôlent afin de comprendre les effets induits par ces changements et de mettre en place une gestion pérenne de l'environnement.

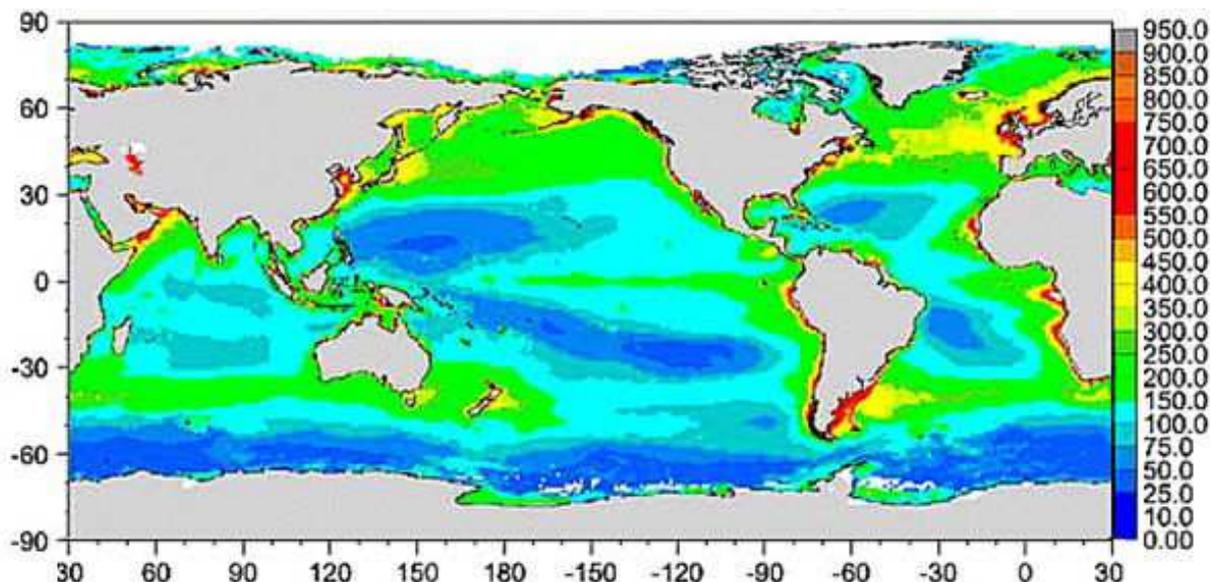


Fig. 1 : Production primaire annuelle du milieu marin (1997 - milieu 2002) en $g\ C\ m^{-2}\ an^{-1}$, projet SeaWiFS. D'après Gregg et al. 2003.

1.2. Le couplage benthopélagique

En raison de leur faible profondeur, le couplage benthopélagique prend une place non négligeable dans le fonctionnement des écosystèmes côtiers. Le couplage benthopélagique désigne la relation étroite entre les processus pélagiques et les processus benthiques à l'interface eau-sédiment (Graf 1992; Raffaelli et al. 2003; Smith et al. 2006). Lorsque les processus pélagiques exercent un contrôle sur le benthos, on parle de couplage « downward » ; à l'inverse, on parle de couplage « upward » (Smith et al. 2006). Dans les écosystèmes côtiers, le couplage « upward » joue un rôle majeur sur la production et la structure biologique des écosystèmes (Marcus et Boero 1998). Il peut être abordé du point de vue des flux de matière organique et de nutriments (Graf 1992), du cycle de vie de certains organismes (Marcus et Boero 1998; Raffaelli et al. 2003) ou des réseaux trophiques (modèle de réseau trophique incluant le couplage benthos-pélagos : Leguerrier et al. 2003).

Les productions primaires benthique et pélagique sont liées. En effet, les forçages physiques (vent, courant de marée) et biotiques (bioturbation et bioresuspension) induisent une remise en suspension de microalgues et des fragments de macroalgues dans la colonne d'eau. La remise en suspension de certains stades de vie en dormance sur le sédiment (œufs, kystes ...) permet de stabiliser les peuplements pélagiques (Raffaelli et al. 2003). La sédimentation du phytoplancton stimule la régénération des nutriments qui pourront être disponibles pour le phytobenthos (Grenz et al. 2000). Le phytoplancton peut également avoir un impact négatif sur le développement du microphytobenthos. En effet, dans les systèmes peu profonds, la biomasse du phytoplancton atténue la lumière dans l'eau (Lorenzen 1972); la quantité de lumière arrivant sur le sédiment

devient donc moins importante lors des efflorescences du phytoplancton. Les productions primaires benthique et pélagique sont toutefois difficiles à étudier du fait de la taille parfois microscopique et de l'accessibilité des producteurs primaires benthiques. De plus, la plupart des études temporelles ou spatiales se focalise uniquement sur un compartiment pélagique ou benthique.

1.3. Les producteurs primaires pélagiques

Les producteurs primaires pélagiques photosynthétiques se développent librement dans la colonne d'eau et forment principalement le phytoplancton. Celui-ci est composé de différents types taxonomiques de microalgues tels que les diatomées, les dinoflagellés, les haptophycées, les cryptophycées, les chlorophycées, les euglénophycées et les cyanobactéries. La production primaire pélagique dans les écosystèmes estuariens et côtiers est en moyenne de $254 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, mais elle est très variable selon les zones géographiques (Cloern et al. 2013) et la période de l'année (Cloern et Jassby 2010). Par exemple, en rade de Brest, les diatomées de petite taille dominant en hiver, puis les diatomées de plus grande taille apparaissent au début du printemps et enfin les dinoflagellés se développent dans le phytoplancton après les blooms de diatomées en été (Quéguiner 1982). Les blooms phytoplanctoniques sont pour la plupart déclenchés par une arrivée de nutriments qui peut être due au brassage des masses d'eau par le vent, une augmentation du débit des rivières, et par une arrivée d'une masse d'eau chaude induisant une stratification thermique (Cloern et Jassby 2010). Les facteurs physiques (l'hydrodynamisme ou la lumière par exemple) ont un rôle important sur les producteurs primaires en contrôlant la production et la biomasse phytoplanctonique (Ragueneau 1994; Underwood et Kromkamp 1999; Cloern et al. 2013). Les facteurs biotiques comme la microphytophagie par les consommateurs benthiques et pélagiques, contrôlent également la biomasse des producteurs primaires pélagiques (Cloern 1982; Alpine et Cloern 1992; Del Amo et al. 1997). Cependant, les observations de l'influence des ces facteurs sur le développement des producteurs primaires pélagiques sont difficiles à réaliser dans un système côtier, notamment avec une fréquence d'échantillonnage régulière et élevée et un enregistrement régulier des paramètres environnementaux. L'instrumentation des systèmes peut s'avérer coûteuse aussi bien en termes de matériel que de temps d'étude.

1.4. Les producteurs primaires benthiques

Dans les écosystèmes côtiers peu profonds (zone euphotique), les producteurs primaires peuvent se développer au niveau du sédiment. Les microalgues benthiques sont regroupées sous la dénomination de microphytobenthos. Le microphytobenthos est constitué de microalgues photosynthétiques eucaryotes (majoritairement des diatomées pennées ; Cahoon 1999) et de cyanobactéries se développant sur des supports divers (macroalgues, vasières, sédiment intertidal et infralittoral, rochers ; MacIntyre et al. 1996). Des espèces sont capables de se déplacer sur le sédiment (espèces épipéliques) alors que d'autres sont étroitement fixées aux particules

sédimentaires ou à un substrat dur (espèces épipsammiques). La distinction entre le phytoplancton et le microphytobenthos ne se fait pas au niveau de la composition spécifique mais au niveau de leur morphologie et de leur type d'habitat (MacIntyre et al. 1996). Ces deux types de producteurs primaires ne sont pas toujours aisés à différencier puisque certaines microalgues pélagiques possèdent des stades dormants benthiques (Marcus et Boero 1998; McQuoid et Godhe 2004). L'estimation de la production primaire du microphytobenthos, qui est capable de migrer dans le sédiment, est souvent plus complexe que celle du phytoplancton (Underwood et Kromkamp 1999; Ni Longphuir et al. 2006). La production primaire du microphytobenthos dans les zones intertidales et subtidales peu profondes est d'environ $100 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (entre 20 et $300 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$; Charpy-Roubaud et Sournia 1990). En rade de Brest, la production du microphytobenthos représente 12 à 20 % de la production primaire totale annuelle (Ni Longphuir et al. 2007). Le microphytobenthos n'est donc pas à négliger dans les recherches sur les écosystèmes côtiers mais son étude, conjointement à celle des producteurs primaires pélagiques, reste néanmoins peu développée (Chatterjee et al. 2013).

La production du microphytobenthos, comme celle de la production primaire pélagique, est saisonnière. La lumière disponible pour les microalgues benthiques et le type de sédiment sont les principaux facteurs impactant la biomasse et la production du microphytobenthos (MacIntyre et al. 1996; Underwood et Kromkamp 1999). L'hydrodynamisme lié à la marée et aux vents modifie également les conditions de développement du microphytobenthos par des phénomènes de remise en suspension de microalgues benthiques (espèces appelées tychopélagiques; Cahoon 1999) qui se retrouvent ponctuellement dans le phytoplancton (De Jonge et Van Beusekom 1992; De Jonge et Van Beusekom 1995). Le broutage réduit la biomasse du microphytobenthos, particulièrement pendant les périodes productives (Underwood et Kromkamp 1999). L'activité biotique, comme la bioturbation ou la bioresuspension, modifie positivement ou négativement la biomasse du microphytobenthos (Graf et Rosenberg 1997; Ubertini 2012). Les facteurs hydrodynamiques sont primordiaux pour permettre de rendre disponible le microphytobenthos pour les filtreurs benthiques.

La production primaire benthique est aussi assurée en partie par du macrophytobenthos : macroalgues (principalement sur fond rocheux) et halophytes (principalement sur fond meuble). La production de macrophytobenthos est importante dans les écosystèmes côtiers puisqu'elle est en moyenne de $750 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ en surface pour la zone de 0 à 50 m et entre 500 et $2000 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour les zones intertidales et subtidales (Charpy-Roubaud et Sournia 1990). La biomasse de macrophytobenthos peut être broutée directement par les herbivores, être arrachée par des tempêtes ou se fragmenter lors de la sénescence des plantes et devenir une source d'alimentation pour le réseau trophique benthique sous forme de matière particulaire ou dissoute. Son impact dans le régime alimentaire des filtreurs est encore mal connu.

1.5. Les consommateurs primaires

Les consommateurs primaires benthiques sont des acteurs du couplage benthopélagique dans les écosystèmes côtiers (Cloern 1982; Chauvaud et al. 2000; Coma et al. 2000). Leur influence est multiple et complexe (Dame et Olenin 2005). Les suspensivores contribuent par exemple à stabiliser la qualité de l'eau en limitant la biomasse phytoplanctonique par leur filtration importante et rapide (Cloern 1982; Le Pape et al. 1996; Dame et Olenin 2005; Cloern et al. 2013). De manière générale, la présence des herbivores marins réduit de 68 % l'abondance des producteurs primaires benthiques (Poore et al. 2012). Cependant, cet impact diffère en fonction des taxons, de l'habitat (rocheux, vaseux, herbiers, marées salants), de la latitude ou de la quantité de nourriture (Poore et al. 2012).

La contribution des sources benthiques au régime alimentaire des suspensivores benthiques a été majoritairement étudiée en zone intertidale du fait de la meilleure accessibilité par rapport au milieu subtidal (e.g. Riera et Richard 1996; Page et Lastra 2003; Marin-Leal et al. 2008; Dang et al. 2009). Les conclusions varient suivant la zone étudiée et selon les auteurs. Marin-Leal et al. (2008), Antonio et al. (2009) et Lefebvre et al. (2009b) ont indiqué que la contribution des différentes sources de matière organique particulaire variait en fonction du temps et de l'espace. Sur la presqu'île du Cotentin (Normandie), le phytoplancton contribue majoritairement au régime alimentaire des suspensivores dans l'écosystème marin ouvert (50 à 80 % ; Marin-Leal et al. 2008) alors que le microphytobenthos, les détritiques de macroalgues et la matière organique particulaire (MOP) terrestre sont des sources alternatives dans l'écosystème estuarien (le phytoplancton contribue seulement de 20 à 60 % ; Marin-Leal et al. 2008; Lefebvre et al. 2009b). Choy et al. (2009) indiquent que dans le système estuarien de la rivière du Nakdong (Corée du Sud), la MOP marine (contenant majoritairement du phytoplancton) est une source majoritaire contrairement au microphytobenthos dont la contribution varie de 0 à 42 %.

L'assimilation de microphytobenthos et de détritiques de macroalgues par les suspensivores intertidaux est également liée au développement phytoplanctonique. Ce dernier a tendance à dominer les sources de nourriture qu'ils assimilent lors des périodes de forte abondance (blooms) (Page et Lastra 2003; Marin-Leal et al. 2008). Le changement des sources assimilées peut également être dû à la sélection des particules par certaines espèces de suspensivores benthiques, sélectionnant de la nourriture de meilleure qualité, telle que les diatomées, lorsqu'elle est disponible dans la MOP en suspension (Barillé et al. 1997; Cognie et al. 2003; Ward et Shumway 2004; Dubois et Colombo 2014). Cependant, cette sélection peut aussi dépendre de la quantité de particules (Pastoureaud et al. 1996; Ward et Shumway 2004), de la taille de celles-ci (Shumway et al. 1985 ; Strohmeier et al. 2012) ou de la morphologie des organes de filtration (Dubois et Colombo 2014).

Au niveau des systèmes rocheux intertidaux, le microphytobenthos semble contribuer

significativement à l'alimentation des suspensivores (Riera et Richard 1996; Schaal et al. 2010; Marchais et al. 2013) dans la mesure où il peut être remis en suspension par l'hydrodynamisme (Takai et al. 2004). L'effet des herbivores sur l'abondance des producteurs primaires benthiques est maximal au niveau de ces systèmes (Poore et al. 2012).

En zones subtidale, Evrard et al. (2012) indiquent que le microphytobenthos et les phytodétritus jouent un rôle central dans le réseau trophique benthique de la baie de Gdansk (mer Baltique), notamment pour les juvéniles de *Mytilus* sp. et *Mya arenaria* (suspensivores benthiques). Dans la baie de Banyuls-sur-Mer en zone subtidale, la consommation primaire benthique repose principalement sur la matière organique sédimentaire de surface (Carlier et al. 2007). A certaines périodes de l'année, les blooms importants de certaines espèces phytoplanctoniques (*Cerataulina pelagica*, *Rhizosolenia delicatula*, *Chaetoceros sociale* et *Gymnodinium cf. nagasakiense*) ne semblent pas être consommés par le bivalve *Pecten maximus* car Chauvaud et al. (1998) et Lorrain et al. (2000) ont montré que la coquille de ce bivalve présentait des arrêts de croissance lors des efflorescences de ces espèces. Les réseaux trophiques de la zone subtidale sont aussi, voire plus, complexes que ceux de la zone intertidale et pourtant moins étudiés.

La contribution des différentes sources de producteurs primaires au régime alimentaire des consommateurs primaires benthiques peut également varier sur de fines échelles (quelques centimètres) dans les zones intertidales et subtidales (Schaal et al. 2011). La position dans le substrat des consommateurs primaires benthiques au niveau d'un banc de maërl en rade de Brest induit une assimilation différentielle des sources de production primaire, à savoir une préférence pour le microphytobenthos et la matière organique sédimentaire en décomposition pour les suspensivores endogés et une préférence pour la MOP pélagique pour les suspensivores dressés sur le banc de maërl (Grall et al. 2006). Richard (2005) a également mis en évidence une forte variabilité du $\delta^{13}\text{C}$ des tissus de crépidules *Crepidula fornicata* (reflet de leur régime alimentaire) en fonction de leur positionnement sur la chaîne dont ils font partie. Ces variations seraient imputables à la présence des sources de producteurs différentes suivant la hauteur dans la colonne d'eau.

1.6. La problématique de la thèse

La relation trophique entre les différents producteurs primaires et les consommateurs primaires benthiques reste toutefois mal élucidée et des questionnements ont pu être soulevés lors des précédentes études, tels que :

- Comment évoluent conjointement les producteurs primaires pélagiques et benthiques au sein du peuplement microalgal sur un cycle saisonnier et notamment au niveau de l'interface eau-sédiment ?

- Quelles sont les sources trophiques des consommateurs primaires benthiques dans les écosystèmes côtiers tempérés en fonction des variabilités spatio-temporelles des sources potentielles de nourriture ?

La distinction entre les sources benthiques et les sources pélagiques présente aujourd'hui encore un défi majeur dans ce type d'étude. Or, la compréhension des variations de l'impact des consommateurs par rapport à la disponibilité en ressource est l'un des premiers objectifs en écologie (Gruner et al. 2008; Poore et al. 2012).

Ces problématiques seront abordées à la fois au niveau des producteurs primaires et des consommateurs primaires benthiques (filtreurs et brouteurs) en utilisant des techniques classiques mais avec des approches originales. Le choix des espèces de consommateurs primaires benthiques étudiées s'est fait selon plusieurs critères, en fonction :

- de leur abondance et leur distribution dans le milieu étudié ;
- de la connaissance préalable de certains aspects de leur biologie ;
- de l'aspect novateur dans leur utilisation ;
- de leur robustesse face aux manipulations expérimentales ;
- de leur intérêt commercial (les résultats pouvant éventuellement apporter des connaissances pour les professionnels de l'aquaculture).

Nous avons ainsi sélectionné trois espèces de mollusques suspensivores benthiques (la coquille Saint-Jacques, le pétoncle noir et la moule) et une espèce de gastéropode brouteur (l'ormeau). Les suspensivores benthiques étudiés sont des organismes se déplaçant très peu qui vont donc s'alimenter sur leur environnement immédiat. L'ormeau doit permettre de considérer une espèce vagile donc susceptible de choisir plus facilement ses sources de nourriture.

Les études ont été réalisées dans un écosystème particulier, la rade de Brest, puisque c'est un site instrumenté en continu (suivi hydrologique SOMLIT et MAREL-Iroise par exemple) et étudié historiquement au sein du laboratoire des sciences de l'environnement marin (LEMAR UMR 6539).

2. Les espèces étudiées de consommateurs primaires benthiques

2.1. Les suspensivores benthiques

La coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* (L.), Fig. 2A)

La coquille Saint-Jacques fait partie de la famille des Pectinidés. C'est un suspensivore subtidal épigé (Brand 2006) d'interface (enfouissant la valve droite dans le sédiment), vivant sur des fonds de type graviers fins, maërl ou débris coquilliers. C'est une espèce emblématique de la rade de Brest car elle constitue une ressource marine intensément exploitée depuis la fin des années 40, malgré une biomasse actuellement faible. La biologie de la coquille Saint-Jacques en rade de Brest a été étudiée depuis 45 ans sous différents aspects, que ce soit en milieu naturel ou en milieu contrôlé (e.g. Chauvaud 1998; Utting et Millican 1998; Saout et al. 1999; Lorrain 2002; Paulet et al. 2006). La présence d'une coquille formant des stries journalières lors des périodes de croissance (Chauvaud et al. 1998), facilement détectables sous loupe binoculaire, est un atout supplémentaire afin d'essayer de comprendre l'origine des sources alimentaires tout au long de la vie de *Pecten maximus*. L'utilisation de la coquille de *P. maximus* a permis notamment de déterminer son taux de croissance (Chauvaud et al. 2012), la température de l'eau ambiante grâce au $\delta^{18}\text{O}$ des carbonates (Lorrain 2002; Chauvaud et al. 2005) ou la qualité des blooms phytoplanctoniques par le rapport Li/Ca dans les carbonates (Thébault et Chauvaud 2013). L'analyse du $\delta^{13}\text{C}$ dans ces coquilles a mis en lumière la possibilité de reconstruire le métabolisme de *P. maximus* (Lorrain et al. 2004) et de potentiellement retracer le régime alimentaire de ces filtreurs (Chauvaud et al. 2011). Cependant, dans ces études, il n'a pas été possible de discriminer clairement la part du carbone alimentaire dans la composition de la coquille.

L'analyse des tissus mous de la coquille Saint-Jacques a permis de comprendre le métabolisme de cet organisme, notamment au niveau de l'allocation d'énergie à différentes périodes de l'année (Lorrain et al. 2002; Paulet et al. 2006). L'alimentation intervient dans la distribution énergétique de mars à novembre environ (Lorrain et al. 2002). Cette énergie alimentaire est allouée prioritairement à la reproduction de mi-mars à juin, puis à la croissance somatique de juin à mi-octobre (Paulet et al. 2006). D'après Chauvaud (1998), la coquille Saint-Jacques consomme majoritairement du phytoplancton. Une simulation de Dynamic Energy Budget (DEB) sur cet organisme a également montré qu'il y avait une sélection positive du phytoplancton frais par rapport aux autres cellules de la matière organique particulaire (MOP) (Lavaud et al. 2013). Cependant, le bloom de certaines espèces phytoplanctoniques (*Rhizosolenia delicatula*, *Chaetoceros* sp., *Cerataulina pelagica* et *Gymnodinium cf. nagasakiense*) peut induire des ralentissements importants de croissance du bivalve par toxicité ou par obstruction des branchies (Chauvaud et al. 1998; Lorrain et al. 2000). L'alimentation de la coquille Saint-Jacques pourrait également être basée sur un mélange de nourriture avec une minorité de phytoplancton et une

majorité de microphytobenthos (Lorrain et al. 2002). Le régime alimentaire de *P. maximus* ne semble donc pas basé sur une seule source de nourriture. En effet, l'ajout d'une deuxième source (la MOP) avec le phytoplancton dans le modèle DEB donne de meilleures simulations. Ainsi, la MOP pourrait être une source supplémentaire pour compenser les limitations en phytoplancton entre les blooms (Lavaud et al. 2013). D'après ces études, le régime alimentaire de *P. maximus* n'a pu être défini précisément en utilisant les isotopes stables dans les tissus mous ou en réalisant une simulation DEB qui est sous la contrainte du choix judicieux d'un marqueur de nourriture. L'origine des sources trophiques des coquilles Saint-Jacques a été majoritairement étudiée en condition expérimentale et peu dans le milieu naturel.

La coquille Saint-Jacques est capable de se déplacer sur une petite distance par claquements des valves et rejet d'eau lors d'un stress (prédateur par exemple ; Baird 1958; Wilkens 2006). Le mouvement des valves de cet organisme peut lui permettre de s'enfouir dans le sédiment, d'évacuer des particules de la cavité du manteau ou de s'orienter pour maximiser le flux de particules alimentaires (Hartnoll 1967; Robson et al. 2012). La fréquence de claquement et de mouvement des valves de juvéniles de *P. maximus* est corrélée positivement à la concentration en matière particulaire en suspension (Szostek et al. 2013). A notre connaissance, aucune étude ne permet de définir si : i) ce comportement peut avoir une incidence sur la remise en suspension des producteurs primaires benthiques ; ii) ces particules remises en suspension peuvent entrer dans l'alimentation de ces filtreurs ; iii) ce comportement est indépendant des sources présentes sur le sédiment et dans la colonne d'eau.

Le pétoncle noir (*Mimachlamys varia* (L.), Fig. 2B)

Le pétoncle noir fait également partie de la famille des Pectinidés. C'est un suspensivore intertidal (bas de l'estran) et subtidal se fixant à un substrat dur à l'aide d'un byssus, même s'il peut aussi se déplacer par claquement des valves. Cet organisme peut être abondant dans certaines zones infralittorales de la rade de Brest. Quelques études sur sa biologie ont été réalisées sur ce site (Shafee et Lucas 1980; Shafee 1981). Sa résistance à différentes manipulations (obs. pers.) en fait un bon candidat pour suivre son régime alimentaire au cours d'une année et dans des conditions expérimentales *in situ* (placé au milieu de la colonne d'eau). C'est également une espèce d'intérêt commercial, pêchée sur la façade atlantique de l'Europe de l'ouest, notamment en rade de Brest. Très peu d'études se sont penchées sur le régime alimentaire de *Mimachlamys varia* dans les conditions naturelles. Le pétoncle noir semble être un organisme généraliste en matière de régime alimentaire, avec une ingestion majoritaire de diatomées et de dinoflagellés (Maloy et al. 2009). D'après Grall et al. (2006), une part non négligeable du carbone alimentaire du pétoncle noir proviendrait du microphytobenthos.

La moule (*Mytilus* sp., Fig. 2C)

La moule est un mollusque bivalve suspensivore essentiellement intertidal et subtidal. Elle vit fixée sur un substrat dur à l'aide d'un byssus. Deux espèces (*Mytilus edulis* et *Mytilus galloprovincialis*) ainsi que leur hybride cohabitent en Europe de l'ouest (Gosling 1992). La distinction morphologique de ces espèces est pratiquement impossible. La moule est un organisme très répandu, notamment dans la rade de Brest. Elle est abondamment consommée en France.

Les études sur son régime alimentaire sont assez nombreuses à travers le monde du fait de sa grande distribution géographique. Plusieurs indiquent l'importance du phytoplancton contenu dans la matière organique particulaire (e.g. Riera 2007; Xu et Yang 2007; Lefebvre et al. 2009b). Cette contribution est dépendante du site (Lefebvre et al. 2009b) et de la saison, notamment avec une contribution plus importante du phytoplancton lors des efflorescences des diatomées pélagiques (Page et Lastra 2003; Lefebvre et al. 2009b; Pernet et al. 2012; Dubois et Colombo 2014). Cependant, des auteurs ont mis également en évidence une assimilation de sources benthiques telles que le microphytobenthos (Page et Lastra 2003; Lefebvre et al. 2009b) ou la matière organique sédimentaire (Dubois et Colombo 2014) mais également de détritits (Hill et al. 2006). Riera (2007) a toutefois indiqué que les détritits organiques provenant des phanérogames ont une contribution faible dans le régime alimentaire des moules. Les juvéniles de *Mytilus* sp. en milieu naturel ont une alimentation à base de matière particulaire en suspension (de 0 à 80 %) notamment de diatomées (0 à 40 %) et d'autres microalgues appartenant au microphytobenthos (20 à 75 %) (Evrard et al. 2012). A notre connaissance, aucune étude ne s'est intéressée aux variations du régime alimentaire des moules suivant leur positionnement dans la colonne d'eau.



Fig. 2 : Photographies des suspensivores benthiques étudiés dans cette thèse. A- la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*), B- le pétoncle noir (*Mimachlamys varia*) et C- la moule (*Mytilus* sp.). Source : Erwan Amice.

2.2. Le mécanisme de filtration et d'assimilation des suspensivores benthiques étudiés

Les suspensivores benthiques étudiés sont capables de sélectionner des particules. Cette sélection peut se faire tout d'abord en fonction de la taille : la plupart des bivalves retiennent 100 % des particules supérieures à 4 μm alors qu'ils conservent seulement 50 % des particules de 1 μm (Shumway et al. 1985) mais ces valeurs peuvent varier selon les espèces. L'efficacité de rétention de *Mytilus edulis* augmente des petites aux grosses particules avec une efficacité maximale pour des tailles comprises entre 30 et 35 μm (Strohmeier et al. 2012). Les espèces du phytoplancton présentes dans le milieu, la distribution de taille des particules (variation saisonnière), la taille des branchies et des palpes labiaux sont également des causes de variation de la capacité de sélection des particules par les bivalves (Ward et Shumway 2004; Compton et al. 2008; Strohmeier et al. 2012). *Mytilus edulis* sélectionne la matière organique enrichie et rejette préférentiellement la matière inorganique dans les pseudofécès (Hawkins et al. 1998). La moule utilise ses palpes labiaux pour réaliser cette sélection lors de la pré-ingestion (Beninger et al. 1995). La sélection des particules par le pédoncle *Mimachlamys varia* dépend de la vitesse du courant plutôt que du mécanisme de filtration et du transport des particules par les cils, du fait de la structuration des branchies (Owen et McCrae 1976). La sélection des particules par les organismes permet de cibler les sources alimentaires optimales (de meilleure qualité ; Ward et Shumway 2004) pour leur métabolisme.

Les mécanismes de filtration et de sélection des particules ne sont pas identiques chez les moules et les Pectinidés. Chez ces derniers, l'eau de mer entre au niveau de l'ouverture du manteau sur le bord ventral et antérieur de la coquille (Bricelj et Shumway 1991). *Mytilus* sp. possède, en revanche, un siphon inhalant (sur l'ensemble du bord ventral) et un siphon exhalant (juste à côté du siphon inhalant et sur le bord postérieur ; Bayne et al. 1976). L'eau circule ensuite au niveau des branchies qui ont un rôle capital dans la nutrition (Martoja 1995). La moule possède des cirres latérofrontaux au niveau des branchies (Fig. 3) qui ne sont pas présents chez les Pectinidés (Riisgård et Larsen 2010). Par ailleurs, les Pectinidés ont des cils prolatérofrontaux (une seule ligne de cils ; Owen et McCrae 1976) qui sont moins efficaces dans la rétention des particules de petites tailles (Beninger et Le Pennec 1991; Riisgård et Larsen 2010). Les particules, incluses dans un mucus, sont dirigées vers les palpes labiaux grâce aux mouvements des cils des branchies. Les palpes labiaux sont présents de part et d'autre de la bouche (Martoja 1995) et effectuent un premier tri des particules. Les particules les plus grossières sont rejetées dans les pseudofécès (rôle essentiel des palpes labiaux dans la sélection de la nourriture ; Ward et Shumway 2004). De manière générale, la quantité de pseudofécès produite par les Pectinidés est moins importante que celle produite par les moules (Bricelj et Shumway 1991). Les particules retenues entrent ensuite dans la bouche et sont amenées jusqu'à l'estomac par le mouvement de cils. Un deuxième tri est effectué dans l'estomac avant assimilation des particules (Martoja 1995). Ces filtreurs possèdent un stylet cristallin tournant dans le sens des aiguilles d'une montre ; il permet de mélanger le contenu stomacal et de libérer des enzymes pour la digestion (Beninger et Le Pennec 1991; Martoja 1995). La digestion se poursuit ensuite dans la glande digestive (Beninger et Le Pennec 1991).

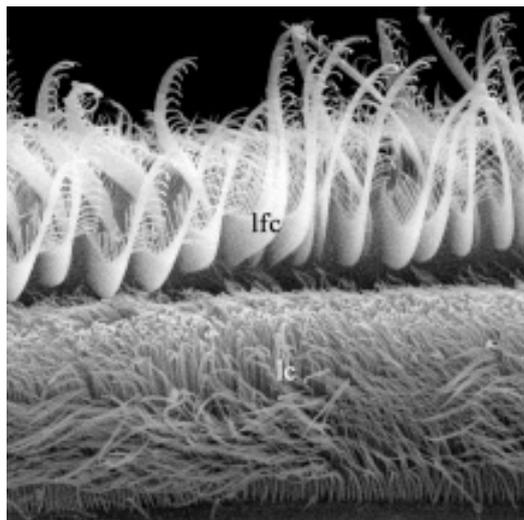


Fig. 3 : Photographie au microscope électronique à balayage d'un filament branchial de *Mytilus edulis* comportant les cils latéraux pompant l'eau (lc) et les cirres latérofrontaux capturant les particules (lfc). Photographie de Peter Funch, d'après Riisgård et Larsen (2010).

2.3. Le brouteur benthique

L'ormeau (*Haliotis tuberculata* (L.), Fig. 4)

L'ormeau est un brouteur intertidal et infralittoral qui se cache sous les rochers ou dans les failles (Clavier et Chardy 1989). Son régime alimentaire n'est pas constant au cours de son développement ontogénique : il se nourrit sur du microphytobenthos présent notamment sur les algues Corallinacées encroûtantes qu'il peut également consommer au stade post-larvaire et juvénile, puis sur des macroalgues vivantes et détritiques au stade adulte (Nash 1991; Wood et Buxton 1996; Takami et Kawamura 2003; Won et al. 2010). Ce changement de régime alimentaire peut se distinguer au niveau de la coloration de la coquille. Des études ont en effet montré que pour certaines espèces d'ormeau, la coloration de la coquille était influencée par la nourriture (Liu et al. 2009). La structure calcifiée des ormeaux paraît donc très intéressante pour tenter de retracer leur régime alimentaire dans le milieu naturel au cours de leur vie. Ceci pourrait également apporter des connaissances sur les préférences alimentaires de l'ormeau européen *Haliotis tuberculata* dans l'objectif d'améliorer ses conditions d'élevage. L'ormeau est un mollusque à forte valeur commerciale, très recherché dans de nombreux pays. L'aquaculture de cet organisme est peu développée en France mais cette activité va probablement s'accroître dans le futur en raison d'une forte demande. Des études sur la biologie et l'écologie d'*Haliotis tuberculata* en Bretagne ont déjà été réalisées apportant des connaissances préalables sur cet organisme (e.g. Clavier et Richard 1986; Clavier et Chardy 1989; Roussel et al. 2011).

L'étude du régime alimentaire d'*Haliotis tuberculata* se fait principalement en conditions

expérimentales, soit uniquement avec des algues naturelles (e.g. Mercer et al. 1993; Viera et al. 2005) ou des aliments artificiels afin d'obtenir le meilleur rendement pour l'aquaculture de cette espèce (e. g. Mai et al. 1995; Lopez et al. 1998). Les meilleures performances sont obtenues avec *Palmaria palmata* et un mélange d'algues, et les moins bonnes avec *Saccharina* sp. et *Chondrus crispus*. *Haliotis tuberculata* pourrait manger d'autres algues comme *Laminaria* spp., *Ulva* spp. ou *Delesseria* spp. (Mgaya 1995). Dans le milieu naturel, l'observation directe de son régime alimentaire est délicate car c'est un organisme discret et qui s'alimente la nuit. Des nouvelles techniques doivent donc être développées pour connaître ses sources trophiques par rapport à son environnement.

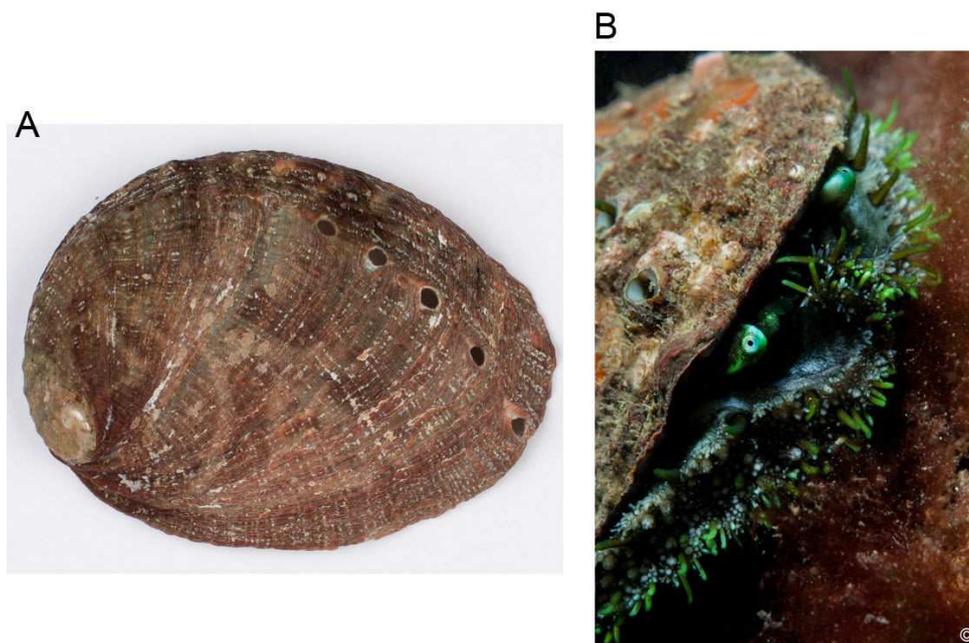


Fig. 4 : Photographies de l'ormeau *Haliotis tuberculata*. Sources : A-Sébastien Hervé, B-Erwan Amice.

2.4. Le mécanisme de broutage par les espèces du genre *Haliotis* sp.

Le broutage des ormeaux adultes se fait principalement durant la nuit et préférentiellement sur des macroalgues dérivantes (Mgaya 1995). Une puissante radula permet à cet animal de découper les morceaux de macroalgues pour les adultes, et de gratter les microalgues benthiques pour les juvéniles (Mgaya 1995). La radula d'*Haliotis tuberculata* est de type rhipidoglosse, c'est-à-dire qu'elle possède de nombreuses dents disposées en éventail (Martoja 1995). Le changement de régime alimentaire des ormeaux lors de leur développement ontogénique est en relation avec le changement de l'activité enzymatique digestive et de la morphologie de la radula (Takami et Kawamura 2003; Onitsuka et al. 2004). L'activité enzymatique digestive augmente graduellement du stade post-larve au stade adulte pour assimiler d'abord les diatomées, puis dans la seconde partie de la vie, des morceaux de macroalgues contenant des polysaccharides plus difficiles à digérer (Takami et Kawamura 2003). Les dents centrales de la radula très incurvées pour les jeunes

post-larves s'inclinent ensuite lors de la croissance de l'ormeau (Fig. 5), permettant d'arracher le microphytobenthos au lieu de glisser sur le substrat au stade jeune post-larve (observation faite pour *Haliotis discus hannai* et pour *Haliotis diversicolor aquatilis* ; Takami et Kawamura 2003; Onitsuka et al. 2004). Le nombre de dents latérales augmente également avec la croissance de l'organisme passant de deux paires de dents à cinq paires de dents par rangée (Fig. 5 ; Takami et Kawamura 2003; Onitsuka et al. 2004).

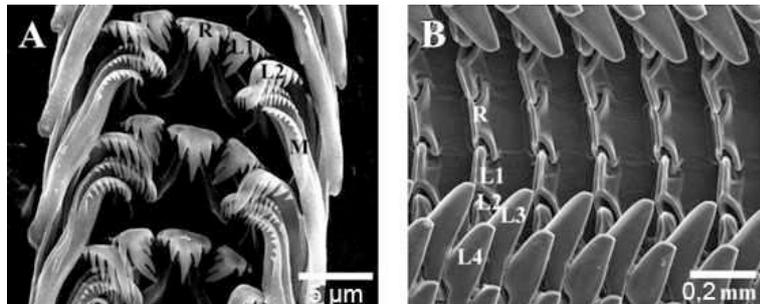


Fig. 5 : Photographies au microscope électronique à balayage du changement ontogénique de la radula d'un ormeau (*Haliotis discus hannai*). A : post-larve (0,47 mm) avec des dents centrales très inclinées et peu de dents latérales. B : juvénile (29,9 mm) avec des dents centrales aplaties et plus de dents latérales. R : dents centrales. L1, L2, L3, L4 : dents latérales. M : dents marginales. D'après Takami et Kawamura (2003).

3. Un système côtier tempéré particulier : la rade de Brest

La grande majorité des travaux effectués lors de ce travail de thèse ont eu lieu en rade de Brest (48°10' – 48°25' N ; 4°10' – 4°35' O) ou sur des animaux prélevés dans cet écosystème situé à la pointe du Finistère (Bretagne, France ; Fig. 6). La rade de Brest est un espace semi-fermé de 180 km² dont plus de 50 % de la superficie a une profondeur inférieure à 5 m et 15 % de la surface a une profondeur supérieure à 20 m. Elle est à la fois connectée aux eaux marines provenant de la mer d'Iroise, entrant par un goulet profond et étroit (1,8 km de large et 40 m de profondeur), et aux eaux douces provenant de deux principales rivières (Aulne dans le bassin sud et Elorn dans le bassin nord) drainant un bassin versant de 2800 km² (Le Pape et al. 1996). Le brassage des masses d'eau est le résultat de forts courants de marée semi-diurne (marnage moyen de 4,2 m, courant de marée de 5 nœuds dans le goulet et 2,5 nœuds dans la rade). A chaque marée descendante (deux fois par jour), 30 % du volume de la rade sont évacués mais la quasi-totalité de ce volume est réintroduit durant le flot (Salomon et Breton 1991). Environ 3 à 4 % du volume de la rade sont échangés avec la mer d'Iroise lors de la pleine mer (Delmas 1981). Le temps de résidence des eaux dans la rade est de l'ordre de 26 jours (Karleskind 2004). La rade de Brest présente un caractère fortement marin au niveau physique, chimique et biologique (Delmas 1981; Quéguiner 1982; Chauvaud 1998; Grall 2002; Lorrain 2002; Mortillaro et al. 2014) avec un fort brassage interne mais des échanges modérés avec la mer d'Iroise. Trois entités peuvent être distinguées d'après les caractéristiques des masses d'eaux : le centre Rade, le bassin Nord et

le bassin Sud (Fig. 6). Au niveau du goulet, la température de l'eau varie en moyenne entre 8 à 18 °C et la salinité en surface varie entre 33 et 35 avec des dessalures ponctuelles lors des forts débits des rivières (station SOMLIT : « Service d'Observation en Milieu Littoral, INSU-CNRS, Brest », <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/>). La production phytoplanctonique moyenne y est de 148 g C m⁻² an⁻¹ (Del Amo 1996) et représente 43 % (en période estivale) à 62 % (en période hivernale) de la production primaire globale en rade de Brest (Ni Longphuir 2006). La production microphytobenthique représente entre 12 % (en période estivale) et 20 % (en période hivernale) de la production primaire totale annuelle en rade de Brest (Ni Longphuir 2006). La majorité des filtreurs benthiques en rade de Brest pourrait être indépendante de la dynamique des producteurs primaires pélagiques et pourrait s'alimenter sur la production benthique (Chauvaud 2005). Le schéma conceptuel du fonctionnement des systèmes côtiers peu profonds au niveau des premiers niveaux trophiques, basé sur l'importance de la production primaire pélagique dans l'alimentation des filtreurs, doit être révisé. Chauvaud (2005) a proposé un nouveau schéma pour la rade de Brest mais il doit être confirmé par des échantillonnages pertinents, notamment au niveau de l'interface eau-sédiment.

La rade de Brest est un site expérimental privilégié car il est instrumenté en continu depuis plusieurs années. Des suivis hydrologiques hebdomadaires (SOMLIT) ont lieu au niveau du goulet sur les paramètres suivants : ammonium, azote organique particulaire, carbone organique particulaire, chlorophylle *a*, $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de la matière organique particulaire, matière en suspension, nitrates, nitrites, oxygène dissous, pH, phosphates, silicates, salinité et température. Une bouée automatisée (MAREL) située à 50 m du suivi SOMLIT mesure toutes les 20 minutes les paramètres suivants : conductivité, fluorescence, oxygène dissous, pH, température, turbidité et CO₂ dissous (toutes les heures). Un réseau participatif (ECOFLUX) a été monté afin de suivre à l'échelle hebdomadaire la qualité des eaux des rivières (concentrations en nitrates, phosphates et silicates) se déversant en outre dans la rade de Brest. D'autres dispositifs d'observation à long terme existent dans la rade de Brest, comme les réseaux REBENT (observations de la biocénose benthique), REMI (évaluations de la qualité microbiologique), REPHY (surveillance du phytoplancton et des phycotoxines) ou les séries de l'observatoire marin de l'Institut Universitaire Européen de la Mer (IUEM).

L'écosystème de la rade de Brest est sous contraintes anthropiques, notamment en raison des apports conséquents de nutriments par les fleuves. L'Aulne et l'Elorn contribuent respectivement à 70 et 15 % des apports annuels cumulés en eaux douces (Trodec et Le Goff 1997). La nature des bassins versants de ces deux fleuves est différente, à savoir de type agricole pour l'Aulne et de type industriel pour l'Elorn. De ce fait, les apports en éléments nutritifs sont dissemblables ; l'Aulne contribue à 66 % de l'arrivée totale d'azote dans la rade (principalement en hiver) et l'Elorn rejette 70 % des apports totaux de phosphore (tout au long de l'année) (Pompey et al. 1979).

De 1970 à 2000, la concentration moyenne en nitrates dans la rade a augmenté de 17 mg l⁻¹ en 1979 à 28 mg l⁻¹ (Guérin 2004). Dans l'Aulne et l'Elorn, la concentration en nitrate est 50 à

70 fois plus forte que la moyenne mondiale des rivières non perturbées, estimée par Meybeck (1982). Le rapport Si/N a diminué d'un facteur 10 de 1975 à 1993 (Le Pape et al. 1996). Cependant, depuis la fin des années 90, le rapport Si/N estival augmente, correspondant probablement à une régénération de plus en plus efficace de la silice biogénique par l'activité trophique des suspensivores benthiques (Chauvaud et al. 2000; Ragueneau et al. 2002).

La rade de Brest semble montrer une certaine résistance face aux perturbations anthropiques, en partie grâce à son fort hydrodynamisme et à l'activité des suspensivores benthiques. La concentration en chlorophylle *a* intégrée sur la période de production (du 15 février au 3 novembre) montre une certaine stabilité de 1977 à 2000 (Guérin 2004). De plus, aucune forte sous-saturation en oxygène n'a été observée dans les eaux de surface et de fond de la rade de Brest (Delmas 1981; Ragueneau 1994; Del Amo 1996). Toutefois, l'amplitude du premier bloom printanier de phytoplancton a tendance à diminuer depuis 1981 (Chauvaud et al. 2000). Des efflorescences de microalgues non siliceuses, pour certaines toxiques, apparaissent de plus en plus régulièrement depuis les années 90 (Guérin 2004). De plus, les suspensivores de petite taille et à cycle de vie court dominant de plus en plus la biomasse moyenne des suspensivores qui a également tendance à augmenter (Grall 2002).

Les suspensivores benthiques de la rade de Brest filtrent le volume d'eau de la rade en 3 à 6 jours, soit environ 30 % du volume total par jour (Hily 1991) et ils impactent le cycle des nutriments (Dame et Olenin 2005). Les mollusques suspensivores vont faciliter le flux de la matière organique vers le sédiment à travers le dépôt de fécès et pseudofécès qui va ensuite entrer dans la boucle microbienne. La matière organique pourra ainsi être recyclée en matière inorganique qui sera de nouveau biodisponible, stimulant la croissance algale (Prins et al. 1997). Dans la rade de Brest, l'arrivée massive de la crépidule *Crepidula fornicata* (suspensivore benthique) à partir des années 80 a permis de maintenir la silice biogénique à l'interface eau-sédiment au lieu d'être évacuée directement dans la zone océanique. La régénération et la remise en solution de la silice supportent le développement des diatomées en période estivale limitant ainsi les efflorescences toxiques et l'eutrophisation de la rade (Chauvaud et al. 2000; Ragueneau et al. 2002; Laruelle et al. 2009). Cependant, la biomasse de ce filtreur a fortement diminué en rade de Brest à ce jour (biomasse divisée par 100 : Chauvaud, Grall et Carlier, com. pers. ; campagnes REBENT-RADE et EVOCREP), avec des conséquences qui restent à préciser. D'autres espèces de suspensivores benthiques prennent une part de plus en plus importante dans l'écologie de la rade de Brest, telles que l'ophiure *Ophiocomina nigra* (Blanchet et al. 2012) ou l'ascidie *Phallusia mamillata* (Grall, com. pers.). Ces espèces pourraient avoir le même impact que la crépidule dans le couplage benthopélagique. Ainsi, le benthos influence significativement l'apport de nutriments pour la production primaire par son alimentation (Grall et Chauvaud 2002).

Les autres sites où les expériences ont été réalisées se situent en zone marine dans le Finistère nord (Fig. 6). La température de l'eau est à peu près identique à celle de la rade de Brest, entre 9 et 17 °C. La salinité y est peu variable, entre 34,8 et 35,6 (<http://www.previmer.org/>).

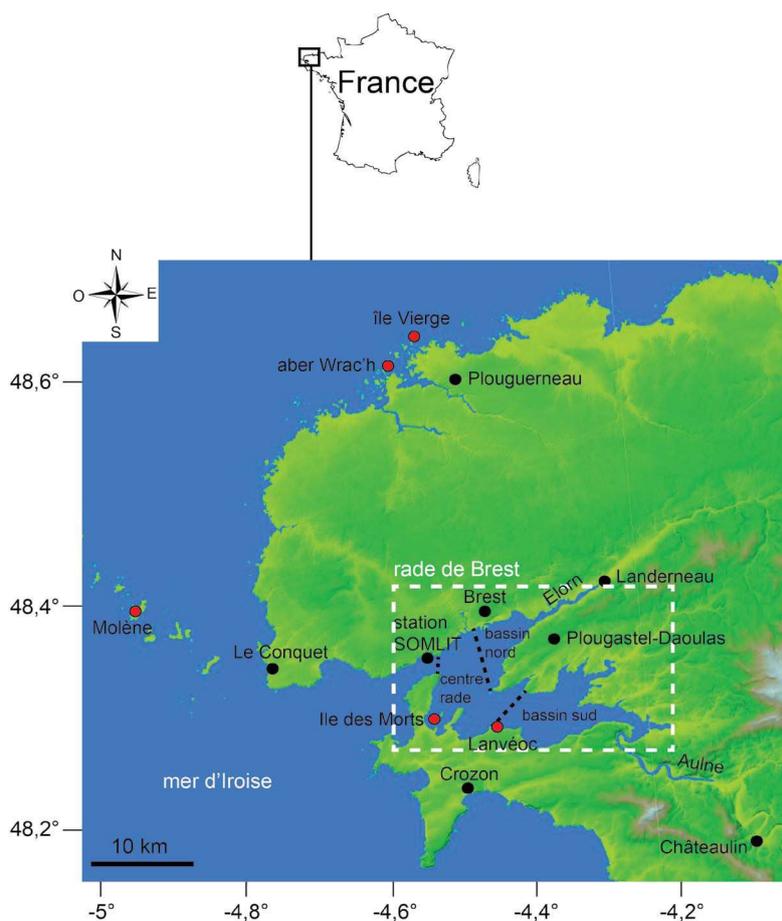


Fig. 6 : Carte du Finistère nord (Bretagne, France). Les points en rouge indiquent les sites expérimentaux ou d'échantillonnage. Les trois zones de la rade de Brest sont délimitées par des traits pointillés noirs.

4. Les techniques pour l'analyse des relations trophiques

4.1. Les isotopes stables

Les isotopes stables du carbone et de l'azote ont été majoritairement utilisés dans cette thèse. Les isotopes sont des atomes d'un même élément chimique comportant le même nombre de protons mais un nombre de neutrons différent. Ils ont donc une masse différente. L'isotope léger est largement majoritaire dans la nature. Par exemple pour le carbone et l'azote, le carbone 12 (^{12}C) est présent à 98,89 % et l'azote 14 (^{14}N) à 99,63 %. Ils sont dits « stables » car ils ne se modifient pas dans le temps, à l'inverse des isotopes radioactifs qui se désintègrent en un autre élément chimique. L'abondance de ces isotopes stables dans la nature est exprimée à l'aide d'un rapport (R) entre l'isotope lourd sur l'isotope léger. Les variations absolues des isotopes étant faibles, les rapports isotopiques, notés δ (en ‰), sont formulés en valeur relative par rapport à

un standard universel tel que :

$$\delta = (R_{\text{échantillon}} / R_{\text{standard}}) - 1$$

Les standards utilisés sont le Vienna Pee Dee Belemnite (V-PDB) pour le carbone et l'azote atmosphérique pour l'azote. L'étude des isotopes stables peut se faire à la fois dans les tissus mous des organismes, dans les tissus durs (dans les carbonates des coquilles par exemple), dans un milieu aqueux ou dans un substrat solide (le sédiment par exemple).

Analyse dans les tissus mous

L'analyse des isotopes stables dans les tissus mous (principalement le carbone et l'azote, constituants majoritaires de la matière nutritive) est couramment appliquée en écologie trophique (voir la revue de Boecklen et al. 2011; Middelburg 2014). La signature isotopique d'un consommateur est le reflet des signatures isotopiques des sources de nourriture, plus quelques pour mille (DeNiro et Epstein 1976). Cet écart correspond au fractionnement isotopique qui se produit lors des processus biologiques, physiques et chimiques. Lors de ces réactions, l'isotope léger réagit plus rapidement et l'isotope lourd a tendance à se concentrer dans les zones où les liaisons chimiques sont fortes (Fry 2006). Le fractionnement isotopique entre les sources et le consommateur est faible pour le carbone, environ 1 ‰ en prenant en compte différents types d'organismes (DeNiro et Epstein 1978; Post 2002; Yokoyama et al. 2005). Le rapport isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) est donc couramment utilisé pour étudier l'origine des sources. Pour l'azote, le fractionnement est plus important, d'environ 3-4 ‰ (DeNiro et Epstein 1981; Minagawa et Wada 1984). Le rapport isotopique de l'azote est plutôt utilisé pour connaître le niveau trophique des consommateurs et les influences anthropiques (Costanzo et al. 2001; Post 2002).

Le fractionnement isotopique se traduit également au niveau des producteurs primaires. La valeur de fractionnement diffère suivant le métabolisme des plantes lié à la photosynthèse pour le carbone (plante en C3 ou en C4 ; Peterson et Fry 1987). La matière inorganique assimilée par les producteurs primaires, présente un fractionnement isotopique variable en fonction des étapes de leur cycle (évaporation, précipitation, dissolution, nitrification, dénitrification ...). Ainsi les rapports isotopiques en carbone et azote de la matière inorganique et *in fine* des producteurs primaires diffèrent suivant leur origine (terrestre, eau douce, eau marine, atmosphère ... ; Peterson et Fry 1987). Ces signatures différentes sont très utiles pour discriminer les sources de nourriture dans le régime alimentaire d'un consommateur et pour essayer de comprendre le fonctionnement d'un écosystème côtier benthique (e.g. Riera et Richard 1996; Herman et al. 2000; Evrard 2007; Nerot 2011; Marchais et al. 2013). Par exemple, il est couramment admis que les microalgues benthiques sont plus enrichies en ^{13}C que les microalgues pélagiques (France 1995).

La signature isotopique des consommateurs est néanmoins soumise à de nombreuses sources de variations biotiques (comme le métabolisme) et abiotiques (voir la revue de Boecklen et al. 2011 pour la liste des différentes sources de variations). Les valeurs de fractionnement pour le carbone et l'azote, indiquées précédemment, peuvent varier suivant les espèces, leur mode d'alimentation, la quantité de nourriture, la masse de l'organisme ... (Vander Zanden et Rasmussen 2001; Vanderklift et Ponsard 2003; Caut et al. 2009; Emmery et al. 2011). Des expérimentations en milieu contrôlé ont permis de mieux comprendre ces sources de variations (Yokoyama et al. 2005; Paulet et al. 2006; Dubois et al. 2007a; Yokoyama et al. 2008; Poulain et al. 2010) et il est aujourd'hui possible de les considérer dans les études en milieu naturel.

La quantification des différentes sources de nourriture dans le régime alimentaire d'un consommateur s'effectue habituellement à l'aide d'un modèle de mélange d'isotopes stables tel que IsoSource (Phillips et Gregg 2003) ou SIAR (Parnell et al. 2010). Ces modèles requièrent une connaissance des valeurs de fractionnement entre la source et le consommateur et plus particulièrement la valeur isotopique de toutes les sources possibles du consommateur. L'oubli d'une source dans un modèle de mélange aboutit à un résultat imparfait faussant l'interprétation (Fry 2013). Le nombre de sources utilisées et la valeur de fractionnement estimée ont un effet significatif sur les résultats des modèles (Boecklen et al. 2011; Fry 2013). Lors de cette thèse, les modèles de mélange n'ont pas été utilisés car il est très difficile de récolter séparément toutes les sources de nourriture d'un filtreur benthique et d'en obtenir un rapport isotopique distinct. En effet, les filtreurs benthiques s'alimentent sur un pool de matière en suspension. Les échantillonnages dans cette thèse n'ont eu lieu que sur la matière organique en suspension, non considérée comme une source pure de nourriture. Les résultats de modèle de mélange ne seraient donc pas pertinents.

L'analyse des isotopes stables dans les tissus mous a été utilisée dans cette thèse afin de pouvoir comparer nos résultats à d'autres espèces et études dans des écosystèmes similaires. Cependant, cette technique pose certains problèmes au niveau de l'analyse des résultats, notamment par rapport à la valeur de fractionnement, à la quantification des sources assimilées et à la fréquence des prélèvements. D'autres méthodes d'utilisation des isotopes stables doivent donc être développées sur d'autres supports afin de s'affranchir de ces problèmes.

Analyse dans les exosquelettes des mollusques

Les espèces sélectionnées sont des mollusques présentant un exosquelette dont l'utilisation pour retracer les relations trophiques peut apporter une vision novatrice comparée aux études classiques centrées sur l'analyse des tissus mous (muscle et glande digestive). La biominéralisation de l'exosquelette a lieu dans le fluide extrapalléal, fine couche de liquide entre l'épithélium du manteau et la surface de la coquille. La coquille des mollusques est formée de plusieurs couches de carbonate de calcium cristallisé sous forme de calcite ou d'aragonite. La proportion des deux types de minéraux dans le squelette calcifié varie suivant les espèces.

Les composés chimiques intégrés lors de l'élaboration de la coquille des mollusques proviennent en grande partie du milieu environnant. Les mollusques archivent donc les variations des caractéristiques de leur environnement immédiat. L'exosquelette grandit tout au long de la vie de l'animal, permettant de retracer les variabilités environnementales sur des périodes plus ou moins longues (suivant la longévité de l'organisme). Cette caractéristique permet de s'affranchir des prélèvements réguliers coûteux en temps et en argent. La coquille peut ainsi servir à la paléoreconstruction environnementale, en témoignant de facteurs tels que la température (Chauvaud et al. 2005; Wanamaker et al. 2007), la dynamique phytoplanctonique (Thébault et al. 2009; Thébault et Chauvaud 2013) ou la pollution (Gillikin et al. 2005b). Les marques de croissance bien visibles sur certains exosquelettes de mollusques (*Pecten maximus* par exemple) permettent de dater les enregistrements des variations environnementales (Chauvaud et al. 1998). Le carbone présent dans le carbonate de calcium de la coquille est issu de deux sources : le carbone inorganique dissous dans l'eau de mer et le carbone provenant de la respiration de la matière organique assimilée par l'organisme (Wilbur et Saleuddin 1983; McConnaughey et Gillikin 2008). Les analyses isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) dans la coquille sont difficiles à interpréter car les variations du $\delta^{13}\text{C}$ sont liées aux processus physiologiques de l'organisme et non uniquement aux variations environnementales (McConnaughey et Gillikin 2008). La part de ces deux sources de carbone dans les carbonates est complexe à étudier et varie en fonction des espèces. Tanaka et al. (1986a) et McConnaughey et al. (1997) ont établi des formules afin de calculer la part du carbone métabolique (provenant du carbone alimentaire) dans les carbonates de mollusques aquatiques ou terrestres. L'étude des signatures isotopiques des coquilles des mollusques ciblés sera effectuée afin i) de discriminer le pourcentage de carbone provenant de l'environnement par rapport à celui provenant de la nourriture ; ii) d'étudier l'origine des sources de nourriture de l'organisme tout au long de sa vie.

4.2. Les pigments

Les producteurs primaires photosynthétiques possèdent des pigments de trois types : les chlorophylles, les caroténoïdes et les phycobilines. Ces pigments leur servent à transformer l'énergie lumineuse en énergie chimique permettant de fabriquer de la matière organique à partir de matière minérale. Chaque groupe algal possède une composition pigmentaire différente (Bianchi et al. 1997; Roy et al. 2011). La distinction entre les algues benthiques et les algues pélagiques à travers l'analyse pigmentaire est cependant complexe car elle est basée sur des variations plus ou moins fortes des rapports entre les pigments (Buchaca et Catalan 2008; Skov et al. 2010). De plus, les pigments se dégradent plus ou moins rapidement lors de leur passage dans le tractus digestif des mollusques (Pastoureaud et al. 1996).

Les pigments peuvent être analysés au niveau de la structure calcifiée des mollusques. En effet, la coquille des mollusques présente des colorations, avec des patrons différents suivant les espèces (Barnard et De Waal 2006). Les pigments contenus dans la coquille sont principalement

des polyènes et des caroténoïdes, souvent complexés à d'autres molécules (Barnard et De Waal 2006; Hedegaard et al. 2006). La coloration des coquilles est dépendante de plusieurs facteurs, à savoir la génétique (Wolff et Garrido 1991; Liu et al. 2009), la turbidité, l'hydrodynamisme (Hillis et Patton 1982) et également l'alimentation (Underwood et Creese 1976; Liu et al. 2009). L'effet de ce dernier facteur a été observé sur les coquilles des espèces du genre *Haliotis* (Ino 1953; Leighton 1961; Olsen 1968a) mais ces auteurs n'ont pas tenté de retracer le régime alimentaire à partir de ces pigments. L'extraction des pigments contenus dans la coquille est difficile car ils sont souvent complexés à d'autres molécules (Barnard et De Waal 2006; Hedegaard et al. 2006) et elle demande une grande quantité de carbonate de calcium. Les protocoles d'extraction des pigments sur des tissus mous ne fonctionnent pas au niveau des squelettes carbonatés (obs. pers.).

5. Plan du manuscrit de thèse

Les études entreprises au cours de cette thèse visent à contribuer à une meilleure compréhension du couplage benthopélagique au niveau du premier niveau de la chaîne trophique dans les écosystèmes côtiers tempérés. Après avoir fait émerger précédemment les problèmes sur cette thématique, deux grandes questions majeures ont pu être dégagées auxquelles les différentes études de la thèse ont tenté de répondre :

- Comment évoluent conjointement les producteurs primaires pélagiques et benthiques au niveau du peuplement microalgal sur un cycle saisonnier et notamment au niveau de l'interface eau-sédiment ?

- Quelles sont les sources trophiques majeures des consommateurs primaires benthiques dans les écosystèmes côtiers tempérés en fonction des variabilités spatio-temporelles des sources potentielles de nourriture ?

Le manuscrit est organisé en trois parties subdivisées en chapitres :

• **Première partie** : elle porte sur la relation trophique au cours d'un cycle saisonnier.

► Chapitre I : il s'intéresse à la composition de la matière organique particulaire en suspension disponible pour les filtreurs benthiques à différentes profondeurs (gradient de quelques centimètres au-dessus du sédiment jusqu'au milieu de la colonne d'eau) au cours d'un cycle saisonnier en relation avec les processus physiques (Fig. 7). Est-ce que la matière organique benthique peut-être mise en suspension dans la colonne d'eau, de manière homogène ou graduelle près de l'interface eau-sédiment ? Comment évolue conjointement l'abondance des producteurs primaires benthiques et pélagiques dans la matière organique particulaire en suspension (MOPS) au cours d'un cycle saisonnier et le long d'un gradient bathymétrique ? Quelle est l'influence des paramètres environnementaux sur la composition de la MOPS ?

► Chapitre II : il concerne l'étude du régime alimentaire des pétoncles noirs et des moules (dans les tissus mous) à différentes hauteurs dans la colonne d'eau pour essayer de déterminer l'influence des producteurs primaires benthiques dans leur alimentation. Ces relations trophiques sont également étudiées au cours d'un cycle saisonnier et suivant une orientation nord ou sud sur un substrat dur (Fig. 7). La signature isotopique de la MOPS évolue-t-elle au cours d'un cycle saisonnier et en fonction d'un gradient bathymétrique, en relation avec sa composition décrite dans le chapitre I ? Les signatures isotopiques (en carbone et azote) des tissus mous des pétoncles noirs et des moules sont-elles identiques en fonction de différentes périodes dans l'année et suivant un gradient bathymétrique ? Sont-elles différentes entre les pétoncles noirs et les moules ? Peut-on en déduire l'origine des sources trophiques assimilées par ces organismes ?

• **Deuxième partie** : elle s'intéresse à l'utilisation des structures calcifiées (les coquilles) pour retracer l'origine des sources de nourriture au cours de la vie du mollusque.

► Chapitre III : il se focalise sur l'origine du carbone intégré dans les carbonates de la coquille Saint-Jacques (Fig. 7). Peut-on estimer la part du carbone issu de l'alimentation intégrée dans l'exosquelette à partir du rapport isotopique en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) de la calcite ? Le pourcentage de carbone métabolique dans les carbonates évolue-t-il au cours de la saison ? La température, la quantité de nourriture ou la croissance des coquilles influencent-elles ce pourcentage et ainsi le $\delta^{13}\text{C}$ de la coquille ? Connaissant ce pourcentage, la coquille peut-elle être utilisée pour retracer le régime alimentaire du bivalve ?

► Chapitre IV : il s'intéresse également à la structure calcifiée d'un mollusque (l'ormeau) afin de développer l'utilisation de cette structure pérenne pour retracer l'origine de ses sources alimentaires. L'intérêt dans ce chapitre est d'utiliser une approche originale : étudier les changements de couleur de la coquille (Fig. 7). Peut-on caractériser la couleur des coquilles d'ormeau en fonction de la macroalgue mise à leur disposition en condition contrôlée ? Si cette propriété est vérifiée, peut-on analyser la couleur des coquilles afin de retracer l'origine des algues assimilées par l'organisme dans le milieu naturel ? Peut-on déterminer le changement de régime alimentaire de l'ormeau au cours de son ontogénie (du microphytobenthos aux macroalgues) grâce à la coloration de sa coquille ?

• **Troisième partie** : elle est consacrée à la suspension de la production primaire benthique non directement accessible pour les filtreurs. Cette suspension a été étudiée uniquement d'un point de vue biologique.

► Chapitre V : il porte sur la bioresuspension par les mouvements de valves des coquilles Saint-Jacques en présence de différentes sources de nourriture (phytoplancton et/ou microphytobenthos) et en condition contrôlée. L'ingestion de ces deux sources a également été étudiée (Fig. 7). Le mouvement des valves de la coquille Saint-Jacques permet-il une suspension de la production benthique ? Ces mouvements de valves sont-ils différents d'un point de vue qualitatif et quantitatif en fonction des sources (phytoplancton ou microphytobenthos) présentes dans le milieu ? Les sources mises en suspension sont-elles préférentiellement ingérées ?

Le manuscrit s'achève sur un chapitre de conclusions générales des principaux résultats des différents travaux effectués. Des perspectives y sont également formulées afin de compléter ce travail de thèse.

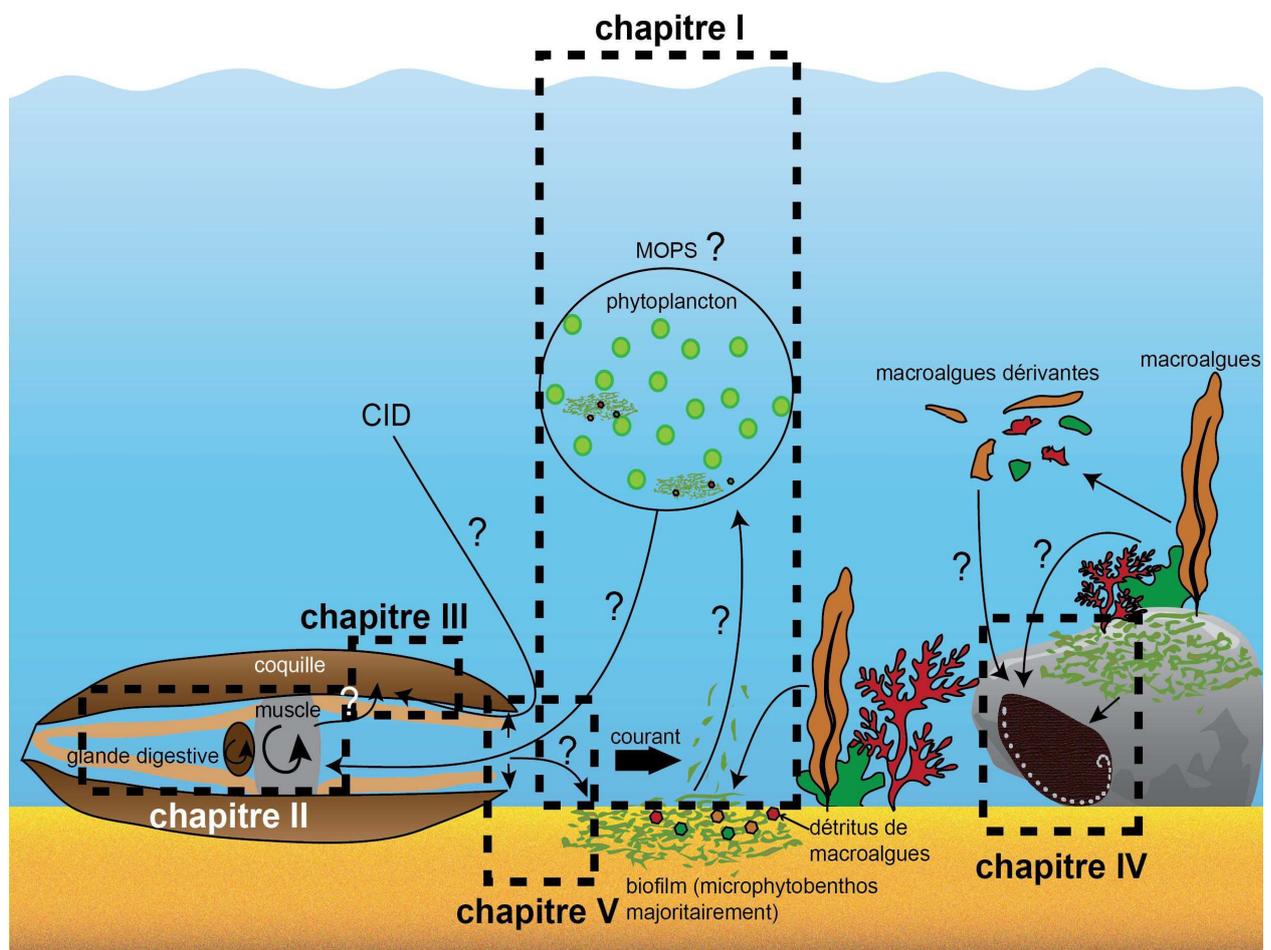
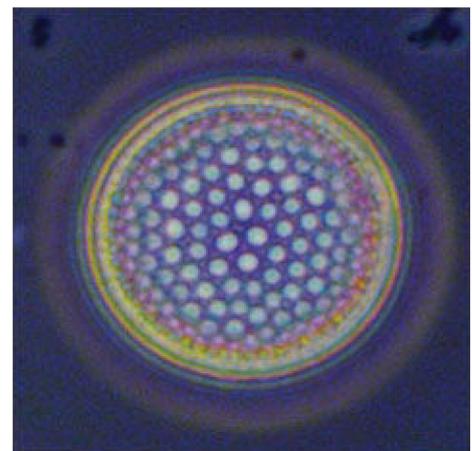
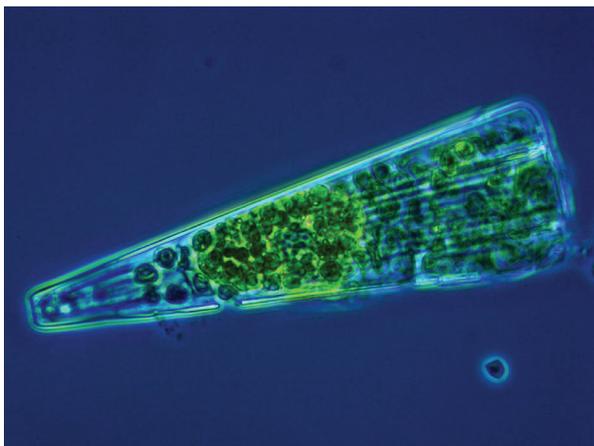
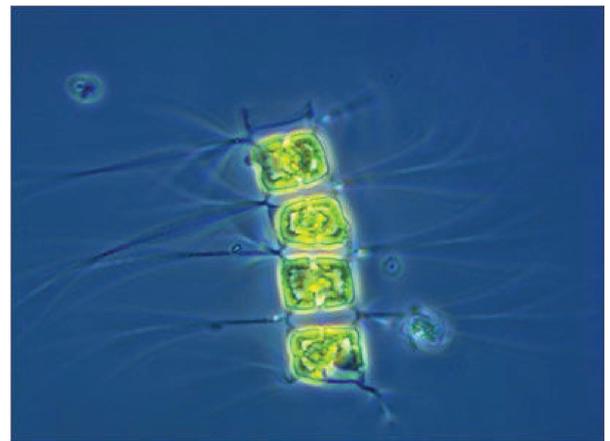
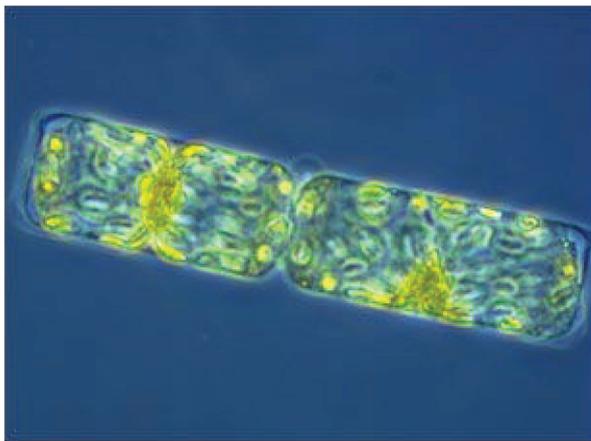


Fig. 7 : Schéma illustrant les différentes parties de la thèse. Les points d'interrogation indiquent les hypothèses de ce travail de thèse. MOPS : matière organique particulaire en suspension. CID : carbone inorganique dissous.

Partie I : Relations trophiques au cours d'un cycle saisonnier



Chapitre I. Etude de la dynamique temporelle et de la distribution bathymétrique des producteurs primaires, en relation avec les paramètres environnementaux



1. Introduction

Les régions côtières peu profondes sont des écosystèmes très productifs où le lien entre les systèmes benthiques et pélagiques est fort (Cloern et Jassby 2010). La dynamique du phytoplancton, qui peut représenter plus de 90 % de la production primaire (Charpy-Roubaud et Sournia 1990), est importante à connaître. Dans les écosystèmes peu profonds, la dynamique du microphytobenthos doit également être étudiée car elle fournit une grande part du carbone organique (MacIntyre et al. 1996) ; ce carbone d'origine benthique peut ainsi représenter 12 à 20 % de la production primaire totale en rade de Brest (Ni Longphurt et al. 2007). De plus, par des processus de resuspension, les microalgues benthiques peuvent contribuer à la composition phytoplanctonique (contribution moyenne de 20 % dans la baie de Marennes-Oléron, Guarini et al. 2004). Les diatomées constituent une part importante de ces producteurs primaires en région côtière, principalement lors des blooms (McQuoid et Godhe 2004).

Les microalgues benthiques constituent une source d'alimentation pour les filtreurs benthiques, qui sont pour la plupart sessiles et filtrent donc l'eau de mer depuis l'interface eau-sédiment jusqu'à quelques centimètres au-dessus du sédiment. La morphologie et l'état physiologique des microalgues influencent leur alimentation de manière qualitative et quantitative (Chauvaud et al. 2001). Les microalgues benthiques mises en suspension peuvent constituer une part importante de leur régime alimentaire (Kang et al. 2003), évaluée jusqu'à 50 % dans l'estuaire de l'Ems (Pays-Bas et Allemagne ; De Jonge et Van Beusekom 1992).

Le régime alimentaire des suspensivores benthiques peut varier en fonction de la composition du pool nutritif dans la colonne d'eau. Par exemple, des débris de macroalgues peuvent être consommés lorsque l'abondance du phytoplancton est faible (Marin-Leal et al. 2008; Grippo et al. 2010). Les algues microphytobenthiques peuvent aussi être présentes dans le plancton lors des blooms (McQuoid et Godhe 2004). Ainsi, lorsque l'on souhaite étudier les sources de nourriture de ces filtreurs benthiques, il paraît nécessaire d'étudier la composition et les variations temporelles de l'ensemble des producteurs primaires dans l'écosystème.

Les systèmes côtiers tempérés se différencient des systèmes océaniques par la dynamique saisonnière de leurs producteurs primaires. Les variations d'abondance des producteurs primaires sont souvent la conséquence directe des effets physico-chimiques et du broutage exercé sur ces producteurs primaires (Alpine et Cloern 1992; Cloern 1996; Del Amo 1996; MacIntyre et al. 1996). Les écosystèmes côtiers sont caractérisés par une forte variabilité de ces facteurs, notamment au niveau des nutriments et de la quantité de radiations lumineuses arrivant dans la colonne d'eau, influençant la communauté phytoplanctonique sur de courtes échelles de temps (de quelques heures à quelques jours, Pannard et al. 2008). L'influence de la marée est également sensible sur le développement des microalgues puisque les marées de mortes-eaux correspondent souvent au

déclenchement des blooms printaniers (Cloern 1996). Ces variations sont importantes dans les écosystèmes côtiers où elles affectent à la fois la qualité de l'eau, les cycles biogéochimiques et l'alimentation des organismes qui consomment les microalgues (Cloern et Jassby 2010).

L'abondance des producteurs primaires peut également varier avec la profondeur, notamment dans les quelques centimètres au-dessus du sédiment. Elle peut évoluer de manière exponentielle sur environ 50 centimètres au-dessus d'un banc de moule, indirectement due à la filtration de ces consommateurs benthiques et aux processus physiques (Fréchette et al. 1989). Les particules inorganiques se situent plutôt près du fond alors que le seston organique est plus abondant à environ 5 cm du sédiment (Muschenheim 1987). L'étude des producteurs primaires présents à quelques centimètres au-dessus du sédiment semble donc primordiale pour comprendre le régime alimentaire des filtreurs benthiques. Kamermans (1994) a montré que le pourcentage de microalgues benthiques contenu dans les estomacs des bivalves filtreurs était corrélé significativement et positivement avec l'abondance de cellules algales contenues dans l'eau de mer du fond et non avec celle relevée à la surface du sédiment. Des microalgues benthiques peuvent être présentes dans cette couche d'eau lors de leur mise en suspension. Celle-ci dépend de nombreux facteurs comme le type de sédiment, sa stabilité, la hauteur de la marée, la force du courant, la hauteur des vagues, l'abondance et l'activité de la macrofaune (MacIntyre et al. 1996). Le vent est également un facteur important, surtout dans les écosystèmes peu profonds (Cloern 1996). Par exemple, si la vitesse du vent dépasse 12 m s^{-1} dans l'estuaire de l'Ems (Pays-Bas et Allemagne), plus de 50 % de la biomasse du microphytobenthos présente sur le sédiment se retrouvent dans la colonne d'eau (De Jonge et Van Beusekom 1995).

La présente étude consiste à analyser les variations temporelles et les variations dans la colonne d'eau de l'abondance des producteurs primaires sur un échantillonnage mensuel de 15 mois dans la rade de Brest (de juillet 2012 à septembre 2013). Elle s'intéresse également à la mise en suspension des diatomées benthiques à ces différentes échelles temporelles et bathymétriques. Les facteurs abiotiques (température, radiations photosynthétiquement actives (PAR), salinité, vent, précipitations, marée, courant, nutriments) sont pris en compte pour essayer d'expliquer ces différentes variations. La composition algale est étudiée en différenciant les diatomées pélagiques et benthiques, les flagellés et ciliés et les débris de macroalgues. Ces derniers sont à prendre en compte car ils peuvent potentiellement entrer dans le régime alimentaire des filtreurs benthiques à certaines périodes de l'année (Marin-Leal et al. 2008). Les variations avec la profondeur sont examinées suivant un gradient très fin (de quelques centimètres) au-dessus du sédiment, dans la couche d'eau où les filtreurs benthiques peuvent s'alimenter, et sont comparées avec le milieu de la colonne d'eau. A notre connaissance, très peu d'études se sont intéressées à la composition algale de la matière organique particulière sur un fin gradient au niveau de l'interface eau-sédiment. Elles se sont plutôt focalisées sur la différence de composition et de dynamique algale entre le sédiment et la surface (e.g. Chatterjee et al. 2013) ou uniquement à quelques centimètres du sédiment (e. g. Fegley et al. 1992). D'autres études ont observé la mise en suspension de microalgues benthiques, uniquement en sub-surface (e. g. Guarini et al. 2004).

2. Matériel et méthodes

2.1. Site d'étude

La rade de Brest (Finistère, France, Fig. 8) est un écosystème côtier tempéré (alternance de quatre saisons bien distinctes), semi-fermé, d'une surface de 180 km². Sa profondeur moyenne est de 8 m, mais plus de 50 % de sa superficie totale a une profondeur inférieure à 5 m et seulement 13 % est supérieure à 20 m (Del Amo et al. 1997; Chatterjee et al. 2013). Elle est influencée par l'arrivée d'eau de la mer d'Iroise à travers un profond et étroit goulet (40 m de profondeur et 1,8 km de large). Deux principaux fleuves (l'Aulne dans la partie sud et l'Elorn dans la partie nord) assurent l'essentiel des apports d'eau douce. La rade de Brest est sous l'influence d'importants courants de marée (vitesse maximale : 2,6 m s⁻¹ dans le goulet), qui assurent en moyenne le renouvellement de 40 % de l'eau de la rade à chaque cycle de marée (Le Pape et al. 1996; Chauvaud et al. 2000). La périodicité de la marée est de 12 h 15 min et son amplitude maximale est de 7,5 m.

Le site d'étude est localisé à Lanvéoc (48°17'39" N, 4°27'13" O, Fig. 8) dans la partie sud de la rade de Brest, en zone subtidale à une profondeur moyenne de 10 m. Ce site a été choisi car les paramètres physiques, chimiques et biologiques y ont été suivis à haute fréquence au cours de l'année 2011 (ANR CHIVAS « CHimie des VALves de la coquille Saint-jacques européenne », Chatterjee et al. 2013). De plus, les courants de marée à ce site sont moins importants qu'au niveau du goulet permettant de mettre en place de l'instrumentation.

En moyenne, 12 % de l'irradiance PAR mesurée à la surface atteint le sédiment (Chatterjee et al. 2013). Les concentrations en nutriments (azote inorganique dissous NID, phosphore inorganique dissous PID et silice inorganique dissoute SID) sont sensiblement identiques dans l'eau de surface, du milieu et du fond. Le microphytobenthos est le plus abondant en avril, puis l'abondance du phytoplancton y devient dominante de mai à octobre (Chatterjee et al. 2013). Le microphytobenthos représente 1/3 de la biomasse des producteurs primaires sur ce site (Chatterjee et al. 2013). Le sédiment du site d'étude est de type hétérogène (graviers, sable, restes de coquilles de mollusques, maërl mort).

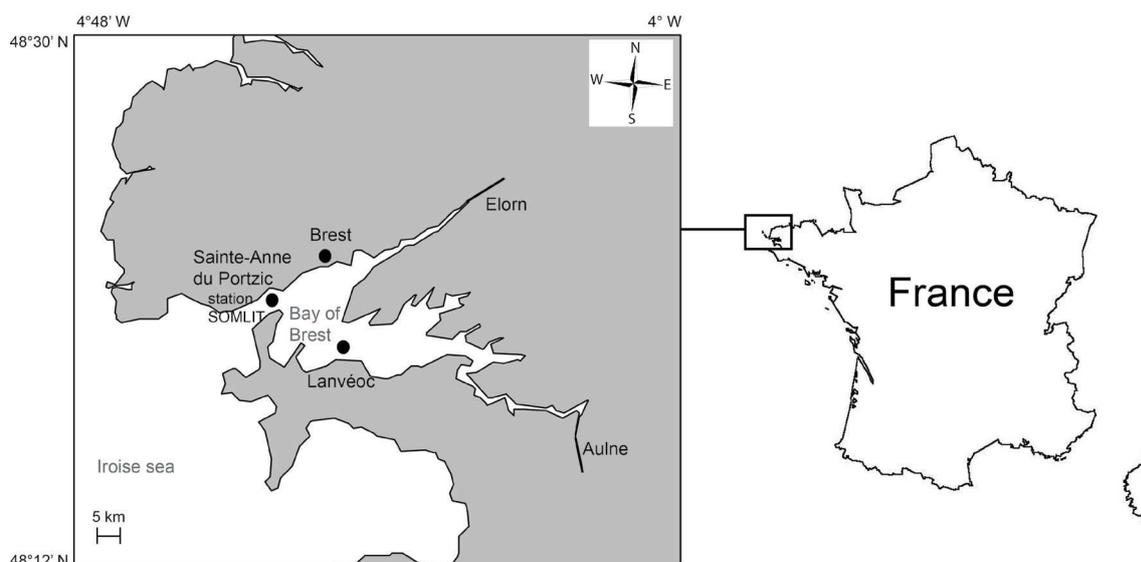


Fig. 8 : Localisation de la rade de Brest (Finistère, France), du site d'échantillonnage à Lanvéoc ($48^{\circ}17'39''$ N, $4^{\circ}27'13''$ O), et du site de la station SOMLIT (Service d'Observation en Milieu Littoral) à Sainte-Anne du Portzic ($48^{\circ}21'32''$ N, $4^{\circ}33'07''$ O) fournissant des données sur la concentration des nutriments et de PAR.

2.2. Protocole d'échantillonnage

L'échantillonnage a été effectué du 28 juin 2012 au 11 septembre 2013, avec un prélèvement tous les mois (sauf pour les deux premiers échantillons et les échantillons du 20 novembre 2012 et du 4 décembre 2012 qui ont été prélevés avec un intervalle de deux semaines). Il a été mené à différentes périodes de la marée à cause de contraintes techniques (Fig. 9) ; la période de la marée et le coefficient ont ensuite été pris en compte dans l'analyse des résultats. L'eau a été échantillonnée selon un gradient de profondeurs : à l'interface eau-sédiment, 1 cm, 3 cm, 6 cm, 10 cm et 5 m au-dessus du sédiment correspondant à mi-hauteur dans la colonne d'eau lors de la marée haute. Les échantillons proches du sédiment (0, 1, 3, 6 et 10 cm) ont été prélevés en plongée à l'aide de cinq seringues de 450 ml fixées sur un support et connectées à cinq tuyaux fins (diamètre interne 2 mm), eux-mêmes fixés à une tige métallique aux différentes profondeurs voulues (voir le schéma de l'échantillonneur d'eau de mer Fig. 10). La rotation d'un volant permet de tirer en même temps les pistons des cinq seringues et donc de les remplir simultanément. Le pas de vis de la tige reliant le volant aux pistons (Fig. 10) étant resserré, les seringues se remplissent très lentement permettant d'éviter de créer une dépression près de l'interface eau-sédiment et donc de mettre en suspension le biofilm. Les plongeurs ont placé ce préleveur à contre-courant afin que les particules mises en suspension par leurs mouvements ne contaminent pas les échantillons d'eau (Fig. 10). A 5 m du sédiment, l'eau de mer a été prélevée grâce à une bouteille Niskin de 5 L à partir d'un bateau. Au laboratoire, un volume de 30 ml de chaque échantillon d'eau de mer, auquel a été ajoutée une solution de Lugol (1 % de la concentration finale), a été conservé dans des bouteilles

opaques. Ces bouteilles ont été gardées à 4 °C jusqu'à l'analyse. Le reste du volume d'eau de mer a été utilisé pour l'étude sur les isotopes stables dans la matière organique particulaire (Chapitre II).

Dans le même temps, les paramètres physiques (température en °C, salinité en PSU et PAR en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ont été mesurés à l'aide d'une sonde CTD (Conductivity Temperature Depth, Sea-Bird SBE 19plus V2) combinée à un capteur de la radiation photosynthétiquement active (PAR). Des profils de PAR, effectués par le « Service d'Observation en Milieu Littoral (SOMLIT), INSU-CNRS, station de Sainte-Anne du Portzic » (Fig. 8), viennent compléter certaines données manquantes (le 7 août 2012, le 6 septembre 2012, le 6 août 2013 et le 11 septembre 2013).

Par ailleurs, les caractéristiques de la marée (hauteur dynamique) et son coefficient ont été fournis pour chaque période échantillonnée par le « Service Hydrographique et Océanographique de la Marine (SHOM) » (<http://maree.info/82>). La vitesse du courant (m s^{-1}) de la surface jusqu'au fond a été calculée par le modèle MARS 3D (Model for Applications at Regional Scales, MARS V9.06, <http://www.previmer.org/>), développé par l'IFREMER (Sébastien Petton, com. pers.). C'est un modèle dit « sigma », c'est-à-dire que chaque maille du modèle (50 m par 50 m) est divisée en 20 couches dont l'épaisseur varie suivant la hauteur d'eau. Le modèle calcule les vitesses du courant pour la période du 28 juin 2012 au 11 septembre 2013 avec un pas de temps de 15 minutes. Dans la suite des analyses, la vitesse du courant utilisée correspond à une moyenne des valeurs comprises une demi-heure avant et une demi-heure après le prélèvement d'eau de mer, pour chaque profondeur et pour chaque date d'échantillonnage. Le débit de l'Aulne (en $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) pendant la durée de l'échantillonnage est donné par la base de données HYDRO (www.hydro.eaufrance.fr/selection.php), pour la station « Châteauneuf-du-Faou » (code J3811810). La pression atmosphérique (indicateur des conditions climatiques, hPa), la vitesse moyenne du vent (km h^{-1}) et la vitesse maximale de vent sur trois cycles de marée (km h^{-1}), la direction du vent et la quantité de précipitation maximale sur trois cycles de marée (mm h^{-1}) proviennent de l'association Météo-Bretagne (www.meteo-bretagne.fr/archive-observation.php?ica0=07109). La concentration en silicates au point d'échantillonnage a été fournie par Aude Leynaert (com. pers.), les concentrations des silicates, phosphates et nitrates ainsi que les flux de ces trois nutriments dans l'Aulne sont issus du réseau Ecoflux (<http://www-iuem.univ-brest.fr/ecoflux>). Les concentrations en phosphate et nitrates n'ont pas été mesurées à Lanvéoc ; les données utilisées sont celles qui ont été relevées à la station SOMLIT (Service d'Observation en Milieu Littoral, INSU-CNRS, station de Sainte-Anne du Portzic, Fig. 8). Ces données sont supposées identiques à celles de Lanvéoc (non mesurées) car les données de concentration en silicates à la station SOMLIT sont similaires à celles mesurées à Lanvéoc (obs. pers.).

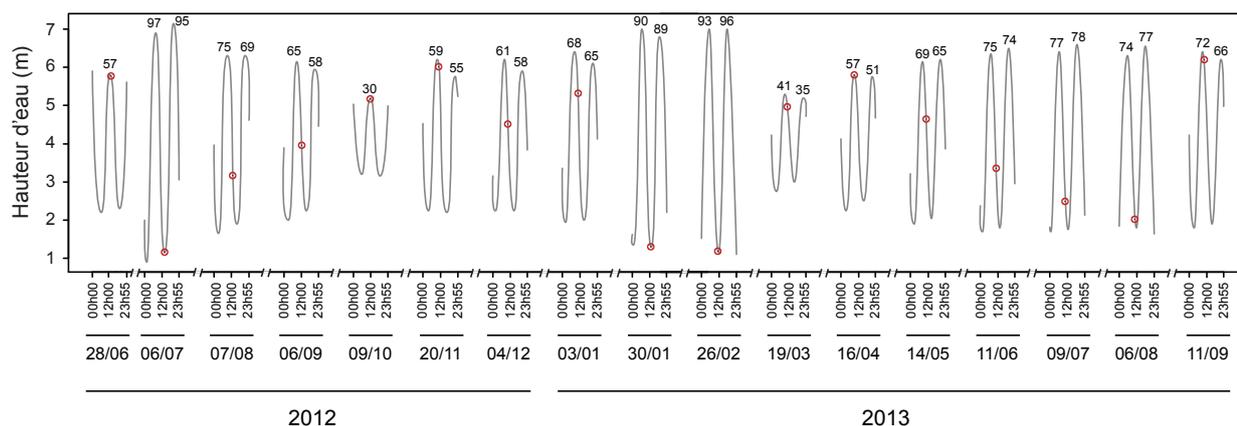


Fig. 9 : Cycle journalier de la hauteur d'eau à chaque date de prélèvement. Les points rouges indiquent l'heure de prélèvement. Les chiffres à la marée haute indiquent le coefficient de marée (données du SHOM : <http://maree.info/82>).

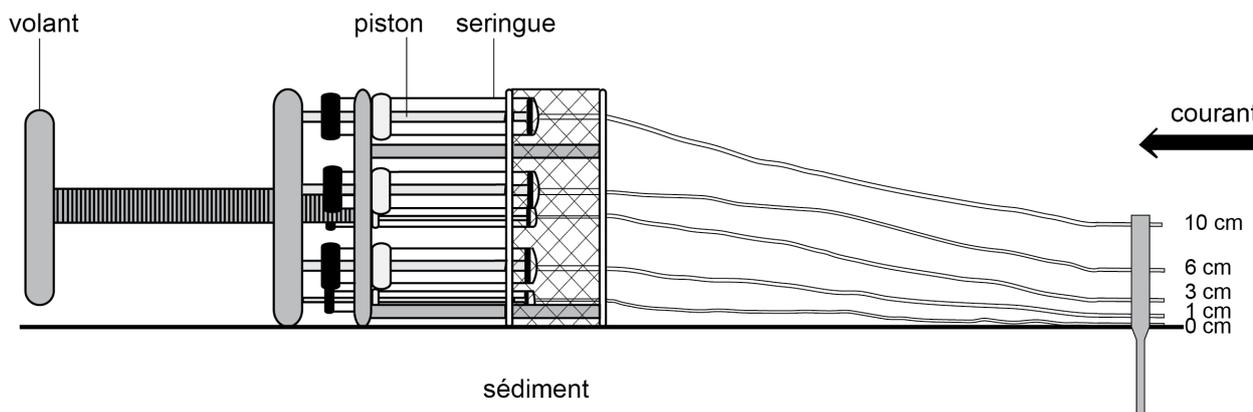


Fig. 10 : Échantillonneur d'eau de mer pour réaliser des prélèvements à 0, 1, 3, 6 et 10 cm du sédiment. Le volant permet de tirer les cinq pistons en même temps pour remplir simultanément les seringues.

2.3. Comptage et identification des microalgues

Les microalgues contenues dans les échantillons d'eau de mer ont été identifiées et comptées en utilisant un microscope optique inversé (Zeiss Axio Observer A.1) et la méthode d'Utermöhl (1958). Le volume d'eau observé dépendait de la concentration en particules (entre 10 ml et 30 ml). Un premier comptage a été effectué au grossissement x 100 en regardant une moitié de lame ou une lame entière (suivant la quantité de microalgues). Puis un deuxième comptage a eu lieu au grossissement x 400 en regardant une ou plusieurs diagonales de la plaque (avec un minimum de 100 cellules pour l'espèce la plus abondante). Les microalgues ont été identifiées jusqu'au niveau genre (ou au niveau espèce si possible) pour les diatomées. De plus, une distinction entre les diatomées benthiques/tychopélagiques et les diatomées pélagiques a été effectuée selon leur

mode de vie décrit par Ricard (1987) et Guilloux et al. (2013). Les microalgues pélagiques vivent uniquement dans la colonne d'eau tandis que les diatomées benthiques vivent sur un substrat, fixées ou facilement mises en suspension (diatomées tychopélagiques). Les flagellés et ciliés ont été regroupés (car difficilement reconnaissables), excepté pour le genre *Prorocentrum* sp. facilement identifiable par microscopie optique (voir Tableau 1 pour les microalgues identifiées). Les débris de macroalgues ont également été comptés en même temps que les microalgues. Les données d'abondance des algues (les microalgues et les débris de macroalgues) sont exprimées en nombre de cellules par litre.

2.4. Analyse de données

Les analyses statistiques et les figures ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Core Team 2012). Le seuil des tests statistiques sont de 0,05.

L'effet du temps ou de la profondeur sur l'abondance des diatomées, des flagellés et ciliés, des débris de macroalgues, des diatomées pélagiques et des diatomées benthiques a été testé avec le test de Kruskal-Wallis en raison de la non normalité des données (test de Shapiro-Wilk : $p < 0,05$).

Les données d'abondance des algues ont été transformées en utilisant la transformation d'Hellinger (les valeurs d'abondance sont divisées par l'abondance totale à chaque site, puis les résultats subissent une transformation racine carrée). Ceci permet de donner moins de poids à des espèces rares (qui génèrent beaucoup de zéro dans la matrice d'abondance) (Legendre et Gallagher 2001; Borcard et al. 2011). Ces données transformées ont été utilisées pour toutes les analyses statistiques suivantes.

Une classification hiérarchique par la méthode de Ward a été effectuée sur les données d'abondance des algues, afin de déterminer si les échantillons se regroupent en fonction du temps ou en fonction de la profondeur (Borcard et al. 2011). La significativité des groupes obtenus a été testée par une analyse de similarité (ANOSIM) avec des distances euclidiennes. Les espèces indicatrices de chaque groupe reconnu ont été données par la méthode « IndVal » (package « indispecies » v1.6.7 dans le logiciel R, nombre de permutations=9999), décrit par De Cáceres et Legendre (2009). Cette méthode a également été appliquée pour établir les espèces indicatrices de chaque profondeur.

Tableau 1 : Groupes de microalgues identifiés (diatomées, flagellés et ciliés) par microscopie optique inversée dans les échantillons d'eau de mer prélevés à Lanvéoc et leur pourcentage d'abondance totale sur l'ensemble des échantillons. Le type des diatomées (benthique/tychopélagique ou pélagique) a été établi d'après Ricard (1987) (a) et Guilloux et al. (2013) (b).

Espèces	Type	Pourcentage de l'abondance totale (%)
Diatomées		
<i>Achnanthes</i> sp.	benthique (a)	0,08
<i>Amphora</i> sp.	benthique (a)	0,08
<i>Asterionellopsis</i> sp.	pélagique (b)	0,06
<i>Bacillaria</i> sp.	benthique (b)	0,02
<i>Cerataulina pelagica</i> (Cleve) Hendey	pélagique (a)	0,34
<i>Chaetoceros</i> sp.	pélagique (a)	53,23
<i>Cocconeis</i> sp.	benthique (a)	0,83
<i>Corethron</i> sp.	pélagique (b)	0,03
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reiman & Lewin / <i>Nitzschia longissima</i> (Brébisson) Ralfs	benthique (b)	0,80
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i> (Bergon) Hasle	pélagique (a)	7,12
<i>Diploneis</i> sp.	benthique (a)	0,09
<i>Ditylum brightwellii</i> (West) Grunow	pélagique (a)	0,07
<i>Entomoneis</i> sp.	benthique (a)	0,10
<i>Fragilaria</i> sp.	benthique (a)	0,33
<i>Grammatophora</i> sp.	benthique (a)	0,11
<i>Guinardia delicatula</i> (Cleve) Hasle	pélagique (b)	2,35
<i>Guinardia striata</i> (Stolterfoth) Hasle	pélagique (b)	0,08
<i>Lauderia</i> sp.	pélagique (b)	0,04
<i>Leptocylindrus</i> sp.	pélagique (a)	2,36
<i>Licmophora</i> sp.	benthique (a)	0,03
<i>Navicula</i> sp.	benthique (a)	0,51
<i>Nitzschia</i> sp.	benthique (b)	0,44
<i>Paralia sulcata</i> (Ehrenberg) Cleve	benthique (a)	0,21
<i>Plagiotropis</i> sp.	benthique (b)	0,01
<i>Pleurosigma</i> sp. / <i>Gyrosigma</i> sp.	benthique (b)	0,03
<i>Pseudonitzschia</i> sp.	pélagique (b)	0,90
<i>Rhizosolenia</i> sp.	pélagique (a)	0,54
<i>Skeletonema</i> sp.	pélagique (a)	6,66
<i>Thalassionema</i> sp.	pélagique (b)	0,41
<i>Thalassiosira</i> sp.	pélagique (a)	2,02
Autres groupes		
<i>Prorocentrum</i> sp.		9,37
Autres flagellés et ciliés		10,75

Les effets du temps, de la profondeur et de l'interaction temps-profondeur sans réplication des données d'abondance, ont été testés par la méthode de Legendre et al. (2010) (package « STI » dans le logiciel R, Legendre et al. 2012b). Les échantillons n'ont pas été répliqués pour chaque prélèvement à cause du faible volume d'eau recueilli par le préleveur. Le degré de liberté de l'interaction temps-profondeur est donc trop faible pour appliquer les tests classiques d'analyse de variance multivariée (MANOVA). Cette méthode utilise un modèle d'analyse de variance (ANOVA) à deux facteurs en codant séparément le temps et la profondeur par les contrastes d'Helmert. L'interaction temps-profondeur a été codée par les coordonnées principales de matrices de voisinage (Principal Coordinates of Neighbour Matrices PCNM). C'est le modèle 5 du package « STI » qui a été appliqué selon les recommandations de Legendre et al. (2010) (nombre de permutations=9999, profondeur=6 données, temps=16 données). Ce test nécessite d'avoir des données équilibrées. Cette condition n'est pas respectée dans cette étude puisqu'il manque un échantillon à 10 cm le 4 décembre 2012. Afin d'avoir des données équilibrées, tous les échantillons du 4 décembre 2012 ont été retirés de l'analyse. Pour terminer, cette méthode a été répétée trois fois : la première en incluant les échantillons de toutes les profondeurs, la seconde avec uniquement les profondeurs proches du sédiment (0, 1, 3, 6 et 10 cm) et la troisième avec les profondeurs 0 cm, 10 cm et 5 m.

La profondeur, le temps et les paramètres environnementaux (les paramètres physiques et les éléments nutritifs) peuvent expliquer la distribution de l'abondance des algues. Le temps et la profondeur peuvent également structurer les paramètres environnementaux. Une analyse de partition de la variance a été effectuée afin de connaître la variance qui peut être attribuée à la profondeur seule, au temps uniquement et à l'environnement seul, et de connaître la fraction commune à la profondeur et à l'environnement, la fraction commune au temps et à l'environnement, et la fraction commune au temps et à la profondeur (Legendre et Legendre 1998). Cette analyse a été réalisée à l'aide de la fonction « varpart » du package « vegan (Community Ecology Package) » dans le logiciel R (Oksanen et al. 2013). Les variances partitionnées ont été testées statistiquement avec une analyse de la variance (ANOVA) sur les résultats d'une analyse de redondance partielle (RDA). Pour les paramètres environnementaux, les valeurs enregistrées par la CTD donnaient des résultats tous les 25 cm. Donc, pour cette analyse de partition de la variance, les données de comptage et des paramètres environnementaux ont été moyennées sur les profondeurs 0, 1, 3, 6 et 10 cm. Ces valeurs ainsi que les données des échantillons et des paramètres environnementaux à 5 m ont été utilisées dans cette analyse. De plus, les paramètres environnementaux dont les valeurs n'étaient pas disponibles pour les deux profondeurs (fond et 5 m) ont été enlevés de l'analyse (les caractéristiques de la marée, le coefficient de marée, la pression atmosphérique, la vitesse et l'orientation du vent, les précipitations et les concentrations en nutriments) car ils induisaient un problème de colinéarité. Quatre paramètres environnementaux ont donc été conservés : la température, la salinité, la vitesse du courant et le PAR. Ils ont été centrés-réduits car les unités ne sont pas homogènes. Le temps et la profondeur sont des variables qualitatives et ont donc été transformés avec les contrastes d'Helmert pour les utiliser dans les modèles RDA. Ces contrastes codent avec des valeurs qualitatives factices le deuxième facteur en fonction du premier, le troisième avec la moyenne des deux premiers, etc ... Il permet notamment de coder l'interaction entre les variables.

Pour prendre en compte plus précisément les variations temporelles et ressortir des tendances générales à plus ou moins grande échelle, une analyse dbMEM (distanced-based Moran's eigenvector mapping) a été entreprise (Legendre et Gauthier 2014). Elle décompose les variations temporelles en sinusoïde (Annexe A) comme dans la décomposition de Fourier, mais contrairement à cette dernière, l'analyse dbMEM modélise une plus grande gamme de signal et peut être utilisée avec un pas de temps irrégulier (ce qui est le cas dans cette étude) (Borcard et Legendre 2002). Les variations temporelles se décomposent en vecteurs propres (orthogonaux entre eux). Les données d'abondance (à toutes les dates) aux profondeurs 0, 1, 3, 6 et 10 cm ont été moyennées et les données d'abondance à 5 m ont été conservées sans modification. Le but de cette partie est d'étudier les variations temporelles et non les variations avec la profondeur. La profondeur 5 m a tout de même été conservée puisque certains paramètres environnementaux variaient de manière importante entre le fond et 5 m du sédiment (principalement le PAR).

Les vecteurs temporels dbMEM ont été construits sur une série temporelle (pour une profondeur) à l'aide de la fonction « PCNM » (package « PCNM » du logiciel R, Legendre et al. 2012a) puis les vecteurs propres, qui ont un I de Moran positif (variation générale et non brutale ; Annexe A), ont été répliqués pour l'autre profondeur. Une sélection progressive (fonction « forward.sel » du package « packfor » qui permet d'analyser des variables exploratoires dans une analyse de redondance, nombre de permutations=9999, Dray et al. 2011) a été réalisée dans le but de réduire le nombre de vecteurs propres ayant un I de Moran positif. Une analyse de redondance (RDA) sur les données transformées d'abondance des algues, contrainte par les dbMEM, a ensuite été effectuée et une analyse de variance (ANOVA) a permis de tester la significativité et la puissance d'explication de la variance du modèle. De plus, une ANOVA sur chaque axe de la RDA a été réalisée afin de ressortir les axes canoniques significatifs et ensuite de représenter les scores des échantillons sur chacun des axes significatifs de la RDA en fonction du temps.

Afin d'apporter une explication aux variations temporelles sur les axes significatifs de la RDA par les paramètres environnementaux, des régressions linéaires multiples pour chaque axe ont été réalisées avec tous les paramètres environnementaux. Les paramètres environnementaux qualitatifs (moment de la marée et origine du vent) ont été transformés en valeurs quantitatives sans unité (voir en Annexe A pour cette transformation et Fig. 12A, G et H). Les variables environnementales sont nombreuses, des régressions « pas à pas » ont donc été effectuées (basées sur le critère d'information d'Akaike AIC et dans les deux sens de direction, fonction « step » dans le logiciel R). Les variables environnementales, qui ressortent dans les modèles sélectionnés et qui ont un coefficient significatif ($p < 0,05$), ont été regroupées dans trois catégories différentes : les nutriments, le vent et les paramètres physiques. Le vent a été séparé des paramètres physiques car, à lui seul, il peut avoir un impact important sur la mise en suspension des particules et plusieurs variables décrivent le vent. Par la suite, des partitions de la variance (comme expliquées dans le paragraphe précédent) ont été effectuées sur les variations temporelles des dbMEM pour chaque axe significatif de la RDA avec les différentes catégories contenant les paramètres environnementaux sélectionnés (d'après Legendre et Gauthier 2014 : appendices 2).

3. Résultats

3.1. Les paramètres environnementaux

La température mesurée est homogène sur toute la colonne d'eau quelles que soient les dates de prélèvement (Fig. 11A). Par ailleurs, elle varie saisonnièrement de manière importante (écart de 10 °C entre février et août). Les températures minimales se situent pendant la période hivernale (avec un minimum de 8,5 °C le 26 février 2012) et les températures maximales au mois d'août (avec un maximum de 18,9 °C le 6 août 2013). La température de l'eau varie rapidement pendant l'automne (octobre et novembre) et pendant le printemps (avril, mai et juin) (Fig. 11A).

La salinité de l'eau de mer est moins homogène sur toute la colonne d'eau et au cours du suivi. Des zones de dessalure en surface sont observées en janvier 2013 (Fig. 11B). Cependant, la différence de salinité pendant cette période est faible (salinité de 31,2 en surface à 33 au fond) et elle reste proche de celle d'une eau marine. Les variations saisonnières de la salinité sont moins marquées que celles de la température (différence maximale de 4, Fig. 11B). La salinité est maximale entre les mois d'août et septembre 2012 et 2013 (maximum de 35,3 le 11 septembre 2013) et minimale pendant l'hiver (minimum de 32,3 au fond le 3 janvier 2013 et de 31,6 en surface le 30 janvier 2013).

Les radiations photosynthétiquement actives (PAR) qui arrivent à la surface (moyenne de 1113 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) diminuent exponentiellement avec la profondeur et atteignent, en moyenne, 199 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ à 5 m et 58 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ au fond (Fig. 11C). Le PAR évolue également très largement avec le temps avec des valeurs minimales en hiver et maximales en été (Fig. 11C). Le maximum du PAR dans l'eau est le 9 juillet 2013 (3961 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en surface) ; des valeurs anormalement faibles ont été relevées le 16 avril 2013 et des valeurs fortes le 19 mars 2013.

La vitesse du courant (liée principalement à la marée) diminue de la surface au fond (moyenne au fond de 0,11 m s^{-1} et moyenne à 5 m de 0,19 m s^{-1}). Elle n'est pas stable tout au long de l'année, les valeurs sont élevées le 6 juillet 2012, pendant la période hivernale et le début du printemps 2013 et le 11 septembre 2013 (Fig. 11D).

Le débit de l'Aulne est maximal en période hivernale et minimal en période estivale (Fig. 12D). La pression atmosphérique est comprise entre 998 hPa et 1039 hPa (Fig. 12B). Les précipitations pendant trois cycles de marée avant l'échantillonnage sont faibles, excepté en octobre 2012 (Fig. 12C). La vitesse moyenne du vent est restée relativement faible lors des échantillonnages avec un maximum de 33,3 km h^{-1} (Fig. 12E), mais le vent peut atteindre 80 km h^{-1} sur trois cycles de marée

avant l'échantillonnage (Fig. 12F). Les vents proviennent majoritairement de l'ouest sur l'axe est-ouest (valeurs négatives, Fig. 12G), et équitablement du nord et du sud sur l'axe nord-sud (valeurs négatives pour le sud et positives pour le nord, Fig. 12H).

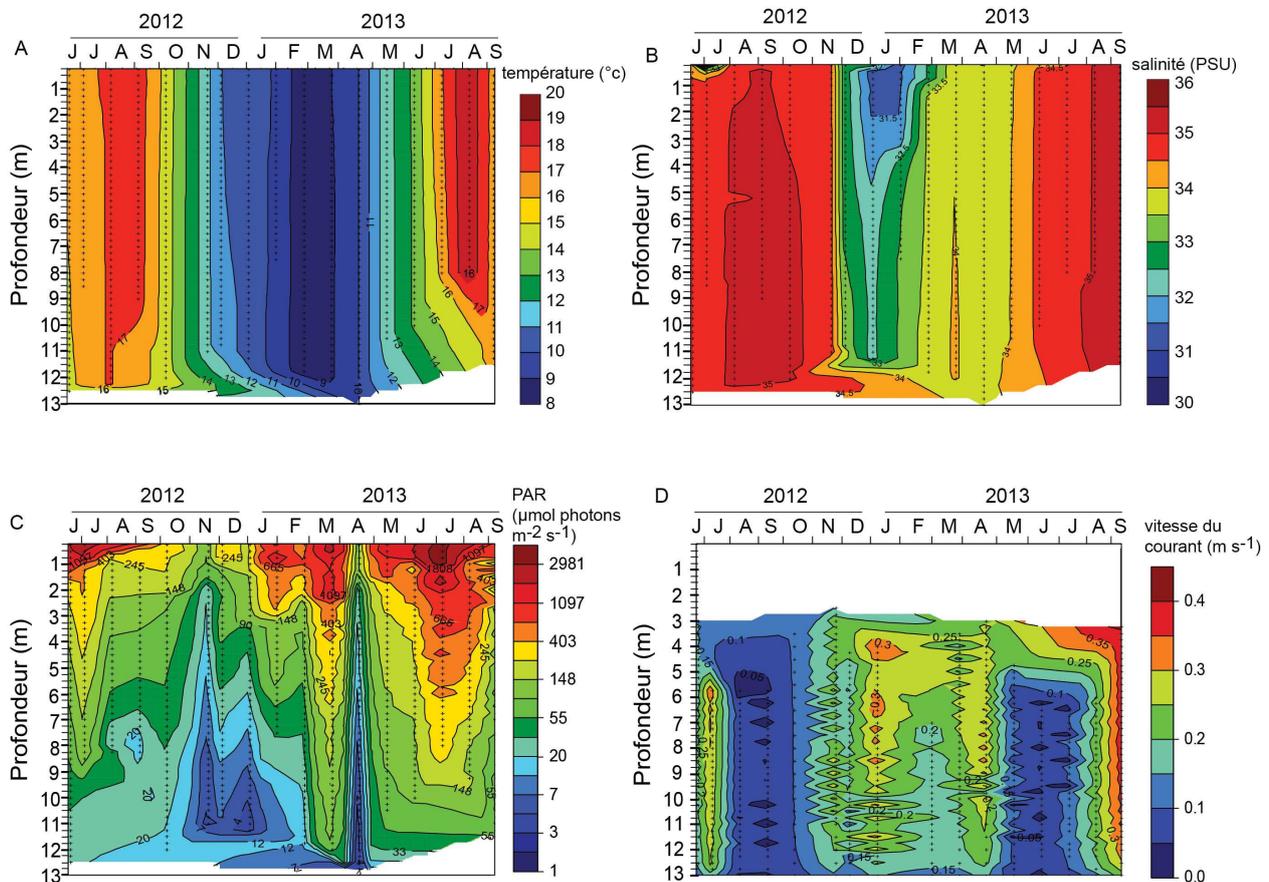


Fig. 11 : Profils de température en °C (A), de salinité (B), de PAR (Photosynthetically Active Radiation) en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (C) mesurés par une sonde CTD lors de chaque échantillonnage d'eau de mer à Lanvéoc. Profil du courant en m s^{-1} (D), valeurs (issues du modèle MARS3D) moyennées sur une heure (une demi-heure avant et une demi-heure après l'heure du prélèvement) pour chaque date d'échantillonnage. L'échelle des valeurs du PAR est en logarithme. Les croix sont les mesures enregistrées par la sonde CTD (A, B et C) ou les valeurs de vitesse de courant données par le modèle MARS3D (D).

La concentration en silicates à la station de prélèvement, celle des nitrates et des phosphates à la station SOMLIT suivent la même tendance : les concentrations sont faibles pendant l'été, augmentent dès la fin de l'été, sont maximales pendant la période hivernale puis diminuent début mars (Fig. 12I, J et K). Les concentrations de ces trois nutriments dans l'Aulne ont des valeurs beaucoup plus élevées que celles à Lanvéoc et à la station SOMLIT. Les variations saisonnières des concentrations sont moins marquées ; elles sont toutefois maximales en hiver. Une concentration élevée est également observée pour le phosphate en avril (Fig. 12 L, M, N). Les flux de ces trois nutriments provenant de l'Aulne sont maximaux en période hivernale (Fig. 12 O, P et Q). Le flux de phosphates augmente également en avril 2013 (Fig. 12 Q).

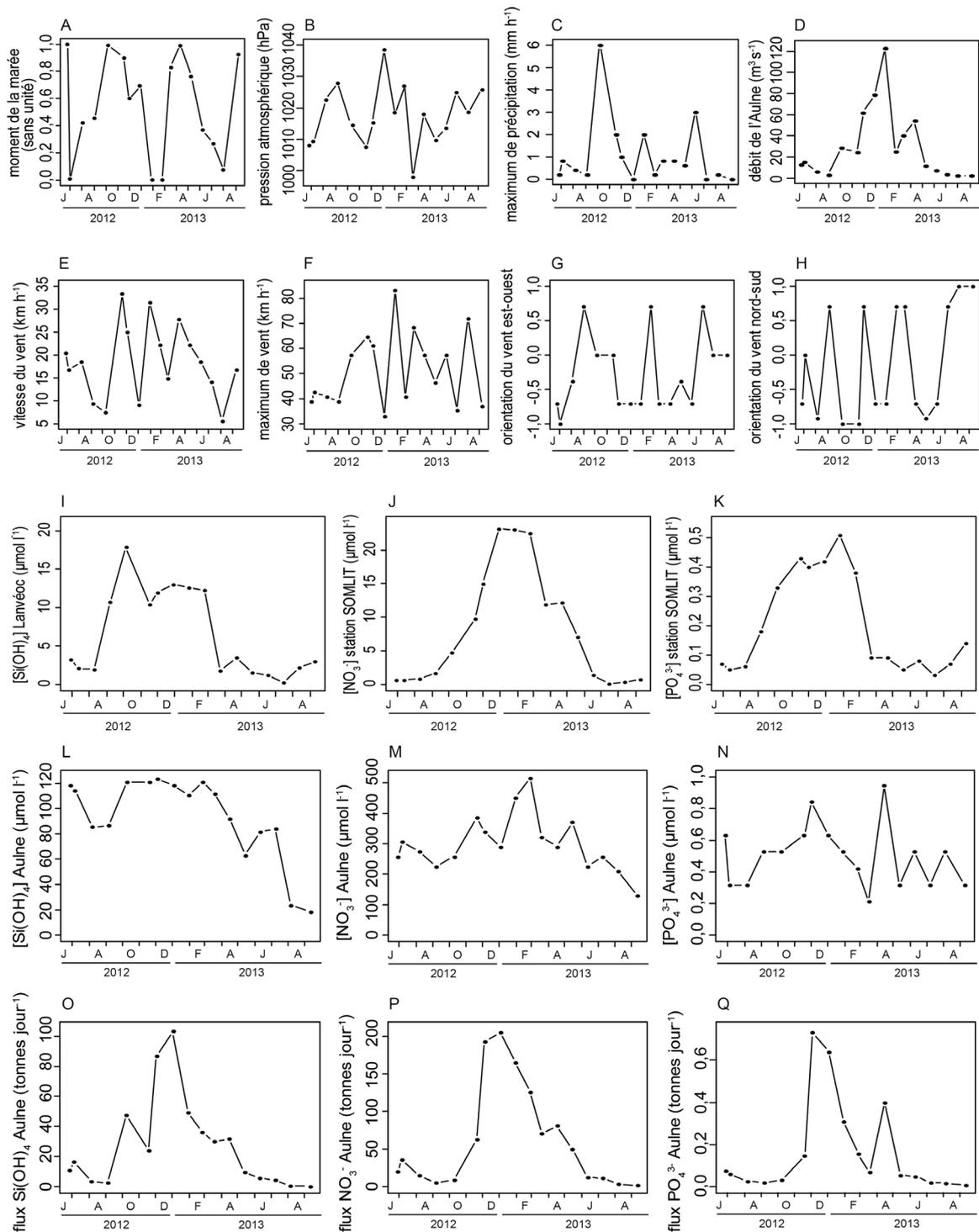


Fig. 12 : Evolution temporelle du moment de la marée (A), de la pression atmosphérique (B), du maximum de précipitation sur trois cycles de marée (C), du débit de l'Aulne (D), de la vitesse moyenne du vent (E), de la vitesse maximale du vent sur trois cycles de marée (F), de l'orientation du vent est-ouest (G) et nord-sud (H), de la concentration des silicates à Lanvéoc (I), celles des nitrates (J) et des phosphates (K) à la station SOMLIT, celles des silicates (L), des nitrates (M) et des phosphates (N) dans l'Aulne, des flux de silicates (O), des nitrates (P) et des phosphates (Q) dans l'Aulne pour chaque échantillonnage.

3.2. Dynamique des diatomées, flagellés, ciliés et débris de macroalgues

Au total, 101 échantillons d'eau de mer ont été récoltés afin d'étudier la dynamique des producteurs primaires en fonction du temps et de la profondeur.

Les diatomées dominent, d'une manière générale, le peuplement algal avec une abondance relative qui dépasse 80 % en été (Fig. 14A). Leur abondance est comprise entre $8,9 \times 10^3$ cellules l⁻¹ et $3,2 \times 10^6$ cellules l⁻¹. La variabilité saisonnière est bien marquée et significative (Kruskal-Wallis : $p < 0,01$) avec une abondance minimale en hiver et maximale pendant la période estivale (fort bloom en juillet 2013 ; Fig. 13A). Une première augmentation de l'abondance des diatomées après la période hivernale a été observée en mars 2013, principalement vers le fond (à 1 cm du sédiment ; Fig. 13A). La distribution de ces abondances n'est pas significativement différente suivant la profondeur (Kruskal-Wallis : $p = 0,99$; Fig. 13A et Fig. 14A).

L'abondance des flagellés et ciliés présente également une variation saisonnière significative (Kruskal-Wallis : $p < 0,01$), avec une plus forte abondance au début de septembre 2012 et 2013 et au printemps 2013 (Fig. 13B). A ces périodes, leur abondance dépasse celle des diatomées quelle que soit la profondeur (Fig. 14B). L'abondance des flagellés et ciliés est minimale en période hivernale mais leur abondance relative est importante fin décembre (Fig. 14B). Les variations avec la profondeur ne sont pas significatives (Kruskal-Wallis : $p = 0,07$), mais on peut tout de même noter qu'à certaines périodes, l'abondance et l'abondance relative des flagellés et ciliés sont maximales dans les échantillons récoltés à 5 m du sédiment (Fig. 13B, Fig. 14B).

Les débris de macroalgues sont moins abondants que les flagellés, ciliés et diatomées (Fig. 13C, Fig. 14C). L'abondance de ces débris est significativement différente en fonction du temps (Kruskal-Wallis : $p < 0,01$). Les variations saisonnières sont néanmoins peu marquées (Fig. 13C). On peut voir des modifications d'abondance à certaines dates et pour certaines profondeurs : une plus forte abondance à 5 m du sédiment en octobre 2012 et pendant l'été 2013 et des abondances plus marquées au fond et à 1 cm du fond en mars et avril 2013 (Fig. 13C). Fin janvier 2013, les débris de macroalgues représentent une part non négligeable du peuplement algal, principalement à 5 m (abondance relative supérieure à 30 %, Fig. 14C). L'abondance ne varie pas significativement en fonction de la profondeur (Kruskal-Wallis : $p = 0,35$).

L'abondance et la contribution relative des diatomées benthiques et pélagiques varient principalement avec la saison (Fig. 15). L'abondance est significativement différente en fonction du temps pour les deux types de diatomées (Kruskal-Wallis : $p < 0,05$). Les diatomées pélagiques ont une abondance et une abondance relative plus importantes de juin à octobre 2012 et de février à septembre 2013 (Fig. 15C et D). Pendant les blooms, plus de 90 % des diatomées sont de type pélagique. A l'inverse, les diatomées benthiques contribuent de manière importante à l'abondance

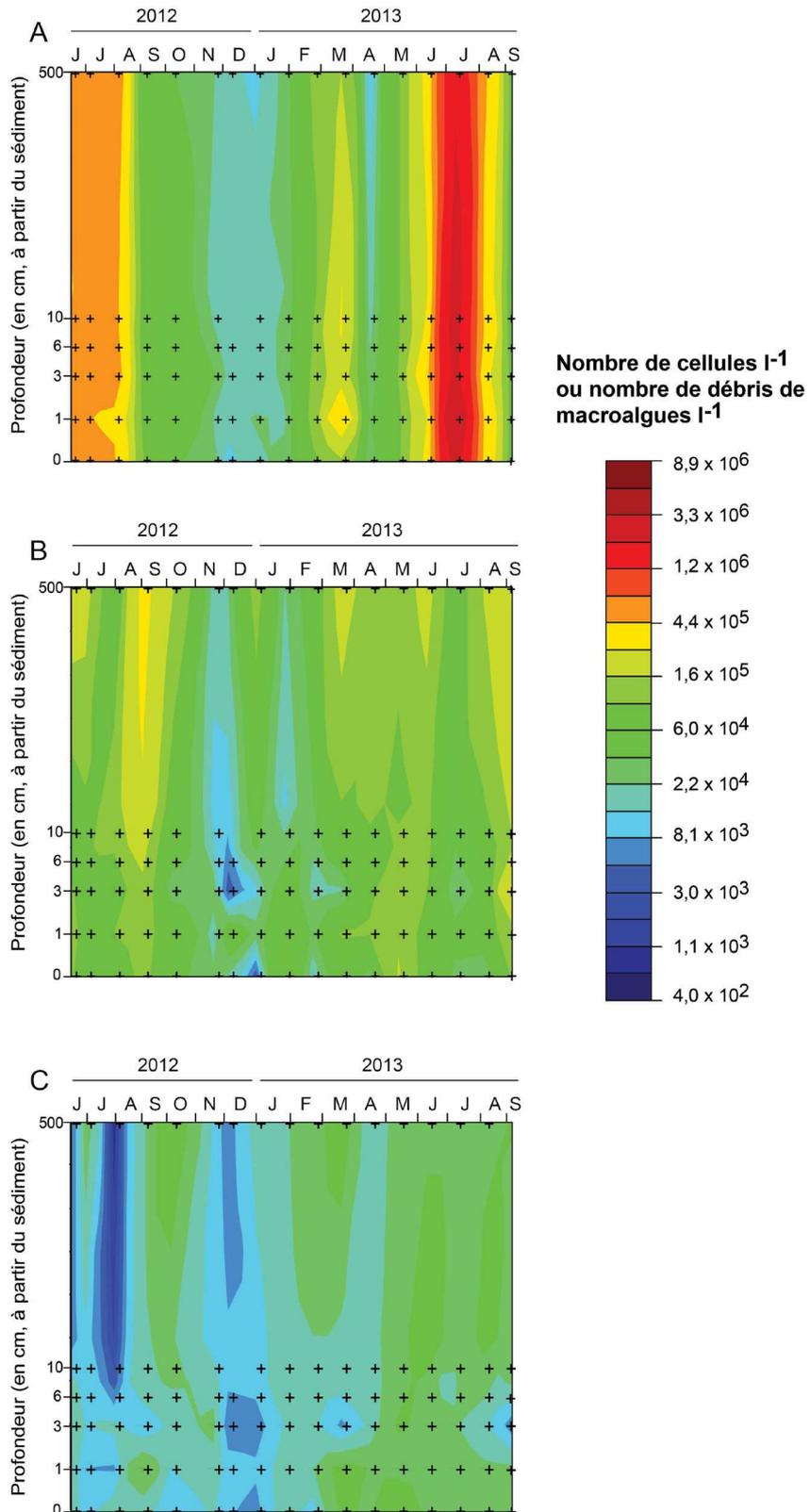


Fig. 13 : Abondance (nombre de cellules par litre) des diatomées (A), des flagellés et ciliés (B) et des débris de macroalgues (C). L'échelle de la profondeur est en $\log(x+1)$ et l'échelle pour les abondances en logarithme (échelle de couleur). Les croix représentent les prélèvements effectués.

des diatomées en décembre, janvier (période hivernale) et en avril 2013, principalement près du fond (0 cm, 1 cm, 3 cm et 6 cm) (Fig. 15B). Par contre, leur abondance brute évolue peu au cours du temps, comparée à celle des diatomées pélagiques (Fig. 15A). L'abondance des diatomées benthiques est significativement différente en fonction de la profondeur contrairement à celle des diatomées pélagiques (Kruskal-Wallis : $p < 0,05$ et $p = 0,99$ respectivement).

3.1. Etude des communautés d'algues

Lors de l'identification des microalgues présentes dans les échantillons, 30 genres différents de diatomées ont été relevés dont la moitié est de type benthique et l'autre moitié de type pélagique (Tableau 1). Le genre très majoritaire du peuplement de microalgues est *Chaetoceros* sp. (53 % de l'abondance totale, Tableau 1). Seuls cinq autres genres de diatomées dépassent 1 % de l'abondance totale ; ils sont tous de type pélagique.

Les groupes issus de la classification hiérarchique (Fig. 16) sont significativement différents (ANOSIM : $R = 0,85$; $p < 0,01$). La classification par la méthode de Ward regroupe les échantillons principalement en fonction de la date de prélèvement et non de la profondeur (Fig. 16). Deux groupes n° 1 et 2 regroupent les prélèvements effectués en période estivale (juin, juillet et août). Les espèces qui caractérisent ces deux groupes sont *Leptocylindrus* sp. et *Pseudonitzschia* sp. (IndVal : $p < 0,05$). Le groupe 1 rassemble uniquement les échantillons du 11 juin 2013. Il est caractérisé par les espèces *Dactyliosolen fragilissimus*, *Cerataulina pelagica* et *Rhizosolenia* sp. (IndVal : $p < 0,05$). Les flagellés et ciliés sont également abondants dans ces prélèvements et principalement à 5 m du sédiment. Le groupe 2 est caractérisé par la forte abondance de *Chaetoceros* sp. et par la présence de *Leptocylindrus* sp., *Nitzschia* sp. et de *Pseudonitzschia* sp. Les diatomées dominent très largement dans ce groupe comparées aux flagellés et ciliés et aux débris de macroalgues.

Pour le groupe 3, les diatomées identifiées dans ces échantillons sont majoritairement d'origine pélagique (*Skeletonema* sp. et *Thalassiosira* sp.) et l'abondance des flagellés et ciliés est faible.

Le groupe 4 regroupe les prélèvements effectués plutôt en période hivernale et proches du sédiment (0-10 cm). L'abondance des microalgues est faible, avec une contribution relative plus importante des diatomées benthiques comme *Cocconeis* sp. La quantité de *Prorocentrum* sp. (flagellés) dans les échantillons du groupe 4 est faible par rapport aux échantillons des autres groupes.

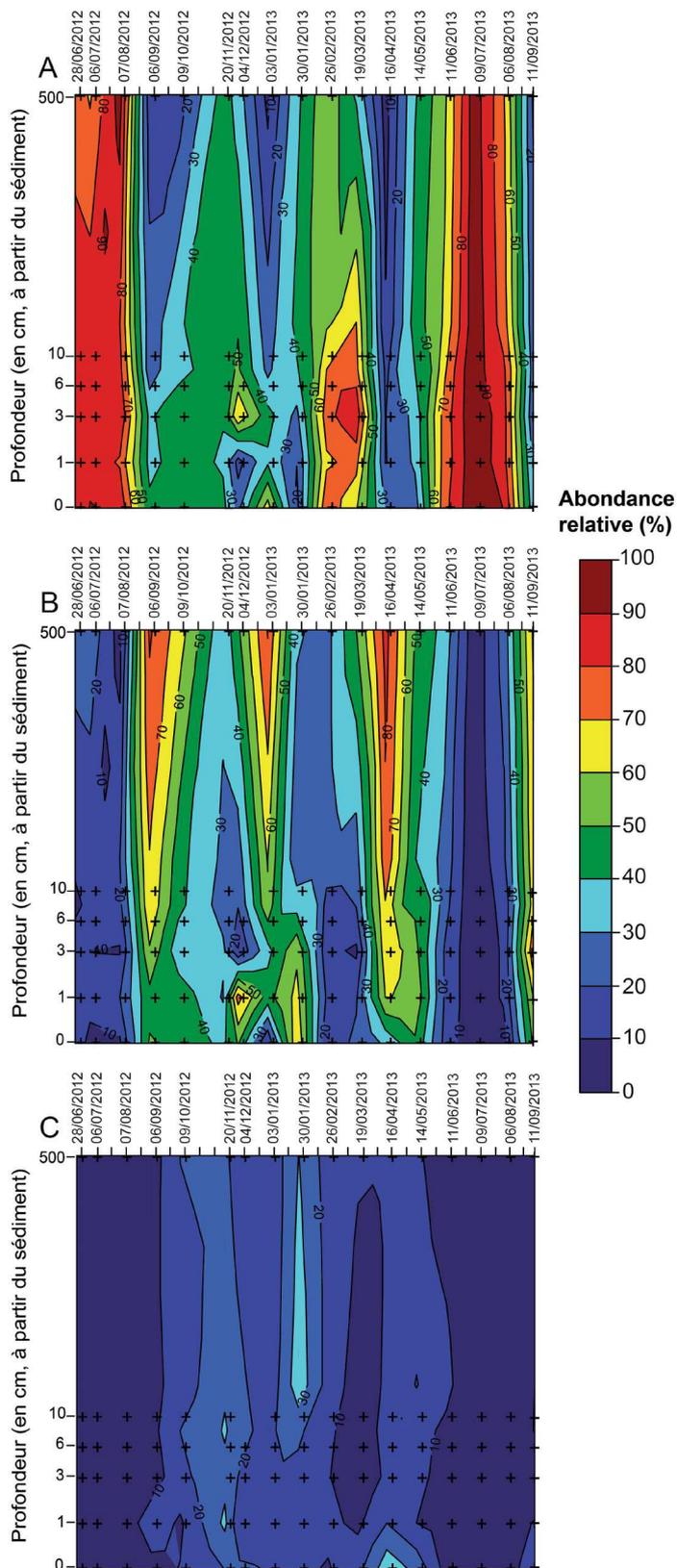


Fig. 14 : Abondance relative (%) des diatomées (A), des flagellés et ciliés (B) et des débris de macroalgues (C) par rapport à l'abondance totale du peuplement algal. L'échelle des profondeurs est en $\log(x+1)$. Les croix représentent les prélèvements effectués.

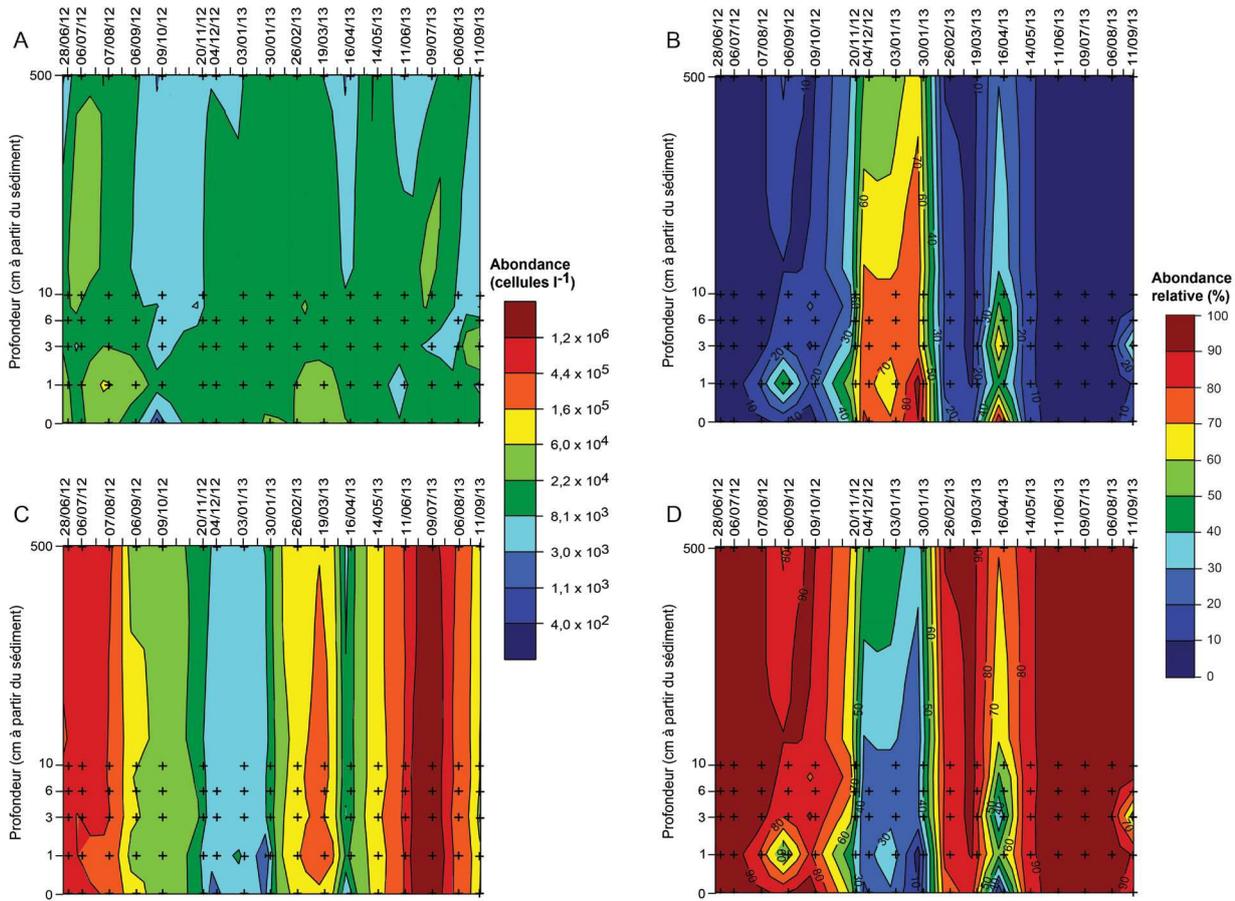


Fig. 15 : Abondance des diatomées benthiques (A) et des diatomées pélagiques (C) en nombre de cellules par litre, abondance relative (%) des diatomées benthiques (B) et des diatomées pélagiques (D) par rapport à l'abondance totale des diatomées. L'échelle des profondeurs est en $\log(x+1)$. L'échelle des abondances (cellules l^{-1}) est logarithmique. Les croix représentent les prélèvements effectués.

Enfin, le groupe 5 englobe les prélèvements du printemps et de la période automnale (avril, mai, septembre et octobre) ainsi que les échantillons prélevés à 5 m du sédiment. *Cocconeis* sp., *Licmophora* sp. et *Prorocentrum* sp. sont les genres les plus abondants. Les abondances des flagellés et ciliés et des débris de macroalgues sont supérieures à celles observées dans les échantillons des autres groupes.

Au sein de chaque date de prélèvement, une classification en fonction de la profondeur peut être observée (Fig. 16). Pour la plupart des dates d'échantillonnage, les prélèvements effectués à 10 cm et 5 m du sédiment ont une distance plus faible sur l'arbre de classification et se distinguent des autres profondeurs. Cette différenciation est encore plus marquée pour les échantillons prélevés en hiver et en avril 2013 puisque les prélèvements à 5 m du sédiment ne sont pas dans le même groupe que ceux effectués près du fond (0-10 cm). L'espèce *Prorocentrum* sp. est indicatrice de la profondeur (IndVal : $p < 0,05$) et caractérise la profondeur 5 m.

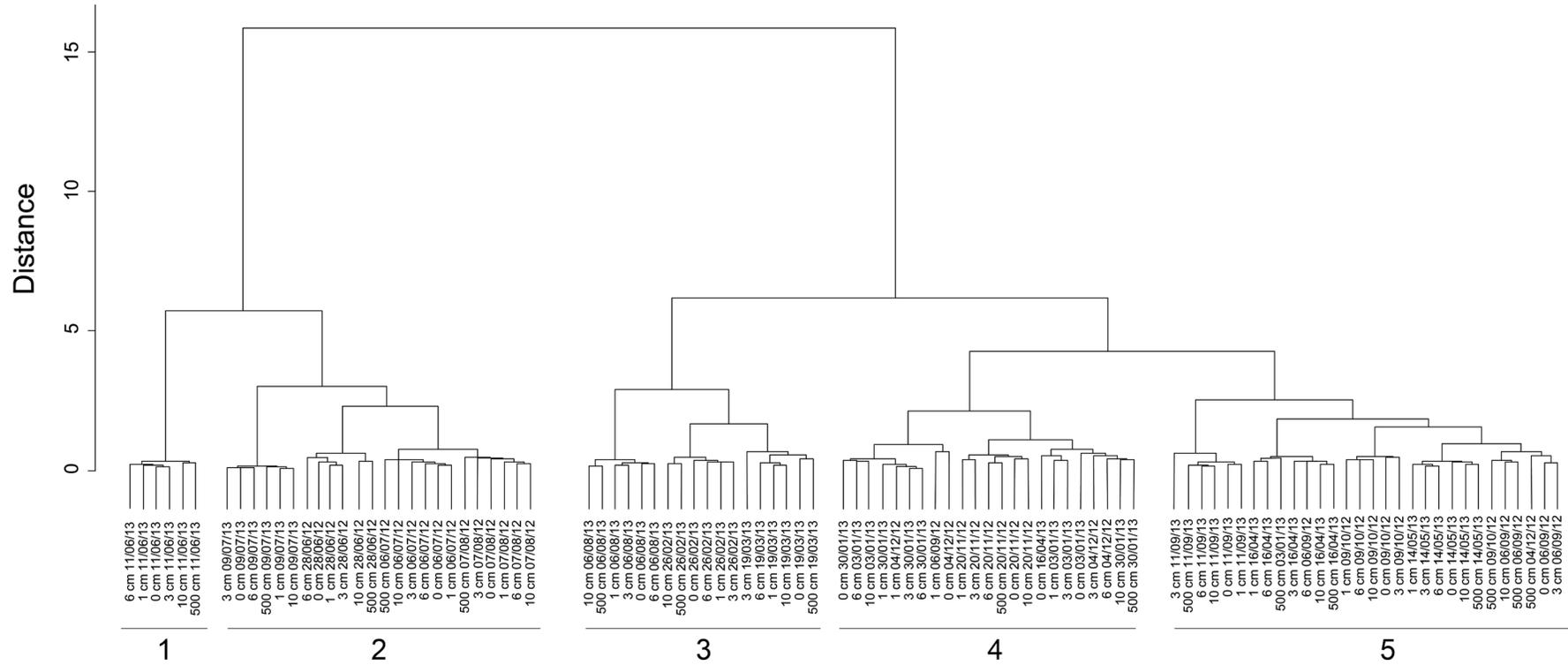


Fig. 16 : Classification hiérarchique (par la méthode de Ward) sur les données d'abondance des espèces de diatomées, de flagellés et ciliés et des débris de macroalgues (transformées par la distance d'Hellinger). Analyse de similarité (ANOSIM) : $R = 0,58$, $p < 0,01$.

3.2. Les facteurs influençant la distribution et l'abondance globale des algues

L'analyse de l'effet de la structuration par le temps (la date), la profondeur et de l'interaction temps-profondeur sur l'abondance globale des cellules phytoplanctoniques et des détritiques de macroalgues (données de toutes les profondeurs) indique que l'interaction n'a pas d'effet significatif ($R^2 = 0,05$; $p = 0,20$), la profondeur a un faible effet significatif ($R^2 = 0,02$; $p < 0,01$) et le temps a un effet important et significatif sur l'abondance globale des algues ($R^2 = 0,84$; $p < 0,01$). En refaisant cette analyse avec uniquement les données des profondeurs 0 cm, 1 cm, 3 cm, 6 cm et 10 cm, l'interaction reste non significative ($R^2 = 0,04$; $p = 0,14$) et l'effet de la profondeur n'est pas significatif sur l'abondance globale des algues ($R^2 = 0,009$; $p = 0,30$). Le temps explique toujours une part importante et significative de la variabilité ($R^2 = 0,84$; $p < 0,01$). Enfin, cette même analyse a été de nouveau réalisée sur les échantillons prélevés à 0 cm, 10 cm et 5 m du sédiment afin de voir si ce sont les échantillons prélevés à 5 m qui induisent l'effet significatif de la profondeur dans la première analyse. Le résultat est identique au premier test (interaction : $R^2 = 0,04$; $p = 0,24$. Profondeur : $R^2 = 0,02$; $p < 0,01$. Temps : $R^2 = 0,84$; $p < 0,01$). Les différences au niveau des abondances globales des algues se situent entre les prélèvements effectués près du sédiment et ceux effectués à 5 m du sédiment.

Le modèle global de partition de la variance explique 84 % de la variabilité de l'abondance globale des algues (modèle significatif : $p < 0,01$) et 16 % restent non expliqués (Fig. 17). Le temps seul explique 62 % de cette variance ($p < 0,01$) et 23 % sont expliqués par l'effet conjoint du temps et des paramètres environnementaux ($R^2_{\text{adj}} = 0,80$; $p < 0,01$; Fig. 17). En effet, les variations des paramètres environnementaux ne sont pas indépendantes du temps puisqu'ils peuvent évoluer saisonnièrement (Fig. 11 et Fig. 12). Les variations temporelles de ces paramètres vont impacter l'abondance des algues. La profondeur n'a que très peu d'influence sur l'abondance des espèces : elle explique seulement 1 % de la variabilité ($p = 0,14$) et l'effet conjoint de la profondeur et des paramètres environnementaux explique que 3 % de la variance (Fig. 17). Les paramètres environnementaux sans l'effet de la variation saisonnière n'expliquent pas la variabilité de l'abondance globale des algues ($R^2_{\text{adj}} = 0$ et $p = 0,30$; Fig. 17).

L'analyse temporelle dbMEM a mis en évidence sept vecteurs qui ont un I de Moran positif, mais uniquement cinq de ces vecteurs ont été retenus car significatifs lors d'une sélection pas à pas. Le modèle RDA sur les abondances globales des algues, contraint par ces cinq vecteurs positifs, est significatif ($p < 0,01$) et explique 49 % de la variance des données d'abondance ($R^2_{\text{adj}} = 0,49$). Les trois premiers axes de la RDA sont significatifs ($p < 0,05$). Le premier axe correspond aux grandes variations temporelles en distinguant les périodes estivales (valeurs négatives) du reste de l'année (valeurs positives) (Fig. 18A). Cet axe explique une part importante de la variance totale (39,3 %). L'axe 2 de la RDA correspond à des variations temporelles à plus fine échelle (environ tous les deux mois) et sa part d'explication de la variance est plus faible (8,9 %) (Fig. 18B). Ces différences temporelles sont plus fortes pendant l'année 2013 (la différence entre les

scores des échantillons de la RDA est plus grande). L'axe 3 de la RDA correspond à des variations temporelles qui se rapprocheraient des saisons (valeurs positives pour la fin de l'été et l'automne 2012 et 2013 et pour le printemps, valeurs négatives pour l'été et l'hiver). Mais cet axe explique seulement 4,3 % de la variance totale (Fig. 18C).

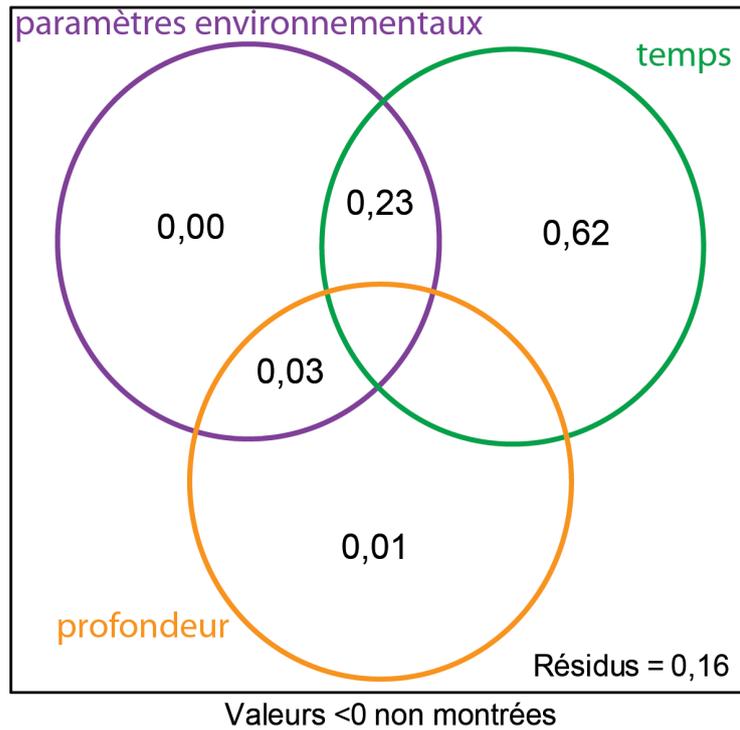


Fig. 17 : Résultat du partitionnement de la variance entre les paramètres environnementaux (température, salinité, PAR et courant de marée ; en haut à gauche), le temps (les dates, en haut à droite) et la profondeur (en bas) par rapport aux données d'abondance des cellules phytoplanctoniques et des détritiques de macroalgues pour les échantillons prélevés à 0 cm et 5 m du sédiment. Les chiffres correspondent aux R^2_{adj} .

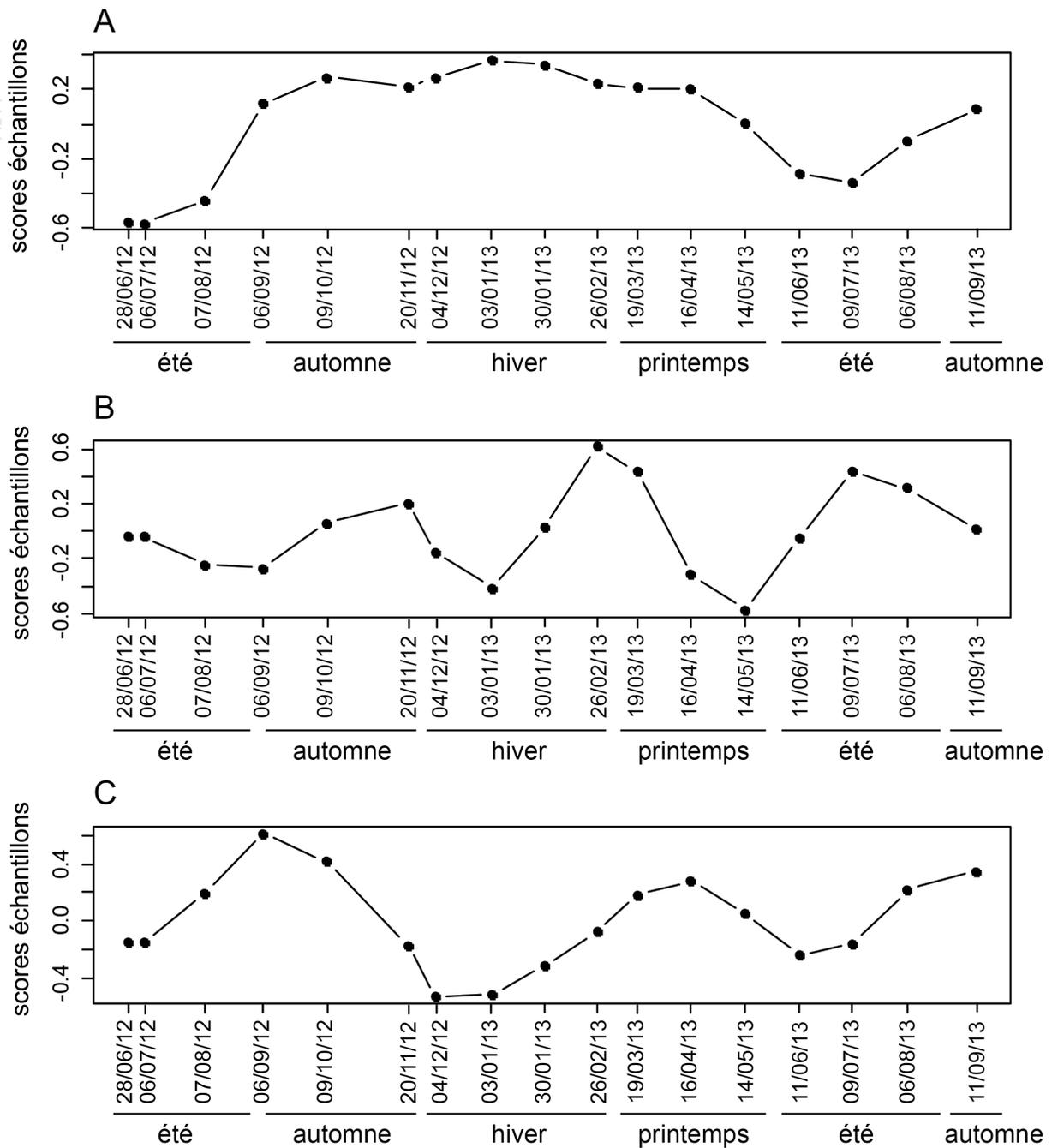


Fig. 18 : Représentation des scores des échantillons de la RDA (RDA sur les données d'abondance globale des algues contrainte par les cinq vecteurs de corrélation temporelle positive obtenus par l'analyse dbMEM et par une sélection pas à pas) sur l'axe 1 (A), l'axe 2 (B) et l'axe 3 (C) de la RDA (axes significatifs $p < 0,05$) en fonction des dates de prélèvement. L'axe 1 explique 39,3 % de la variance totale, l'axe 2 explique 8,9 % de cette variance et l'axe 3 explique 4,3 % de cette variance.

Les variations temporelles sur l'axe 1 de la RDA sont expliquées significativement par six paramètres environnementaux (Tableau 2). Les nutriments et les paramètres physiques seuls expliquent chacun plus de 30 % de la variance ($p < 0,01$) tandis que le vent seul n'explique que 4 % de la variance ($p < 0,01$; Fig. 19). Les nutriments et les paramètres physiques expliquent conjointement 17 % de la variance (Fig. 19). Pour les variations temporelles sur l'axe 2 de la RDA, quatre paramètres environnementaux sont sélectionnés (Tableau 2). Contrairement aux variations temporelles sur le premier axe de la RDA, le vent seul explique 48 % de la variance ($p < 0,01$). Les nutriments seuls décrivent 29 % de la variance ($p < 0,01$). Les paramètres physiques n'interviennent pas dans l'explication de la variance (Fig. 19). Enfin, pour les variations temporelles sur l'axe 3 de la RDA, les paramètres environnementaux sélectionnés sont beaucoup plus nombreux et expliquent plus de 99 % de la variabilité temporelle sur l'axe 3 de la RDA (Tableau 2). Les nutriments seuls expliquent une grande part de cette variance (66 %, $p < 0,01$), alors que les paramètres physiques et le vent expliquent respectivement 30 % ($p < 0,01$) et 36 % ($p < 0,01$) de la variance. L'effet conjoint de ces trois catégories de paramètres explique 37 % de la variance (Fig. 19).

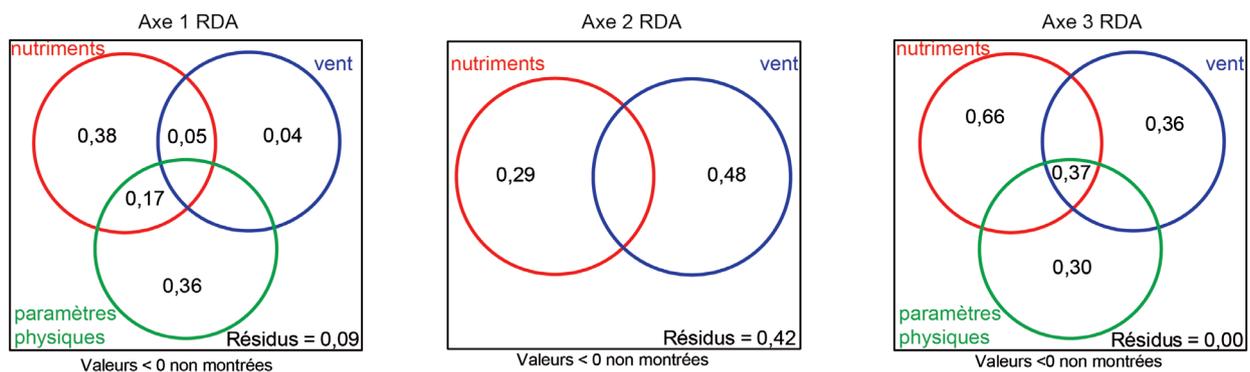


Fig. 19 : Partitions de la variance pour chaque axe significatif de la RDA. Les catégories (nutriments, vent et paramètres physiques) regroupent les paramètres environnementaux sélectionnés dans les régressions linéaires multiples, effectuées sur les scores des échantillons de chaque axe significatif de la RDA.

Tableau 2 : Résultats de la sélection pas à pas avec la méthode du critère AIC des paramètres environnementaux sur des régressions linéaires multiples (scores des échantillons sur chacun des axes significatifs de la RDA en fonction des paramètres environnementaux). * : paramètres environnementaux sélectionnés ($p < 0,05$), ns : paramètres environnementaux non sélectionnés.

	paramètres environnementaux	axe 1	axe 2	axe 3
paramètres physiques	température	*	ns	ns
	salinité	ns	ns	ns
	PAR	ns	ns	ns
	coefficient de la marée	*	ns	ns
	moment de la marée	ns	ns	*
	vitesse courant de marée	ns	ns	ns
	pression atmosphérique	ns	ns	*
	maximum de précipitation sur trois cycles de marée	ns	ns	*
	débit Aulne	ns	ns	*
	vent	vitesse moyenne du vent	*	ns
vitesse maximale du vent sur trois cycles de marée		ns	*	*
vent nord-sud		ns	*	*
vent est-ouest		*	ns	*
[silicates] Lanvéoc		ns	ns	ns
nutriments	[nitrates] SOMLIT	ns	ns	*
	[phosphates] SOMLIT	*	ns	*
	[nitrates] Aulne	ns	ns	*
	[silicates] Aulne	*	*	*
	[phosphates] Aulne	ns	ns	*
	flux nitrates Aulne	ns	ns	*
	flux silicates Aulne	ns	ns	*
	flux phosphates Aulne	ns	*	*
modèle linéaire avec les variables sélectionnées		$R^2_{adj} = 0,91$ $p < 0,01$	$R^2_{adj} = 0,58$ $p < 0,01$	$R^2_{adj} = 0,99$ $p < 0,01$

* : $p < 0,05$; ns : non sélectionné

4. Discussion

4.1. La variabilité temporelle des producteurs primaires

Le site de Lanvéoc n'est pas un milieu homogène du point de vue de la composition en producteurs primaires (potentiellement assimilés par les organismes filtreurs) au cours d'une année. Les espèces se succèdent dans le temps mais avec une dominance quasi-constante des diatomées, également observée par Del Amo et al. (1997). Le temps est, en effet, un facteur important de la distribution des espèces puisqu'il explique 84 % de la variabilité dans l'abondance des algues. Cette succession peut être située à l'échelle saisonnière (axe 1 et 3 de la RDA, Fig. 18) et à l'échelle bimensuelle (axe 2 de la RDA, Fig. 18). Ces variations temporelles sont caractéristiques d'un écosystème côtier, soumis à des variations des paramètres environnementaux à différentes échelles de temps (Cloern et Jassby 2010).

Le changement saisonnier dans la composition algale est commun aux écosystèmes côtiers (Wasmund et al. 2008; Borkman et Smayda 2009), et plus particulièrement aux systèmes de moyennes latitudes (zones tempérées) par rapport à ceux de l'équateur (Cloern et Jassby 2010). Les périodes hivernales (novembre, décembre, janvier et février) et estivales (juin et juillet) s'opposent aux périodes printanières (mars, avril et mai) et automnales (août, septembre et octobre ; Fig. 18, groupe 5 pour les prélèvements automnaux et printaniers et groupes 1, 2 et 4 pour les prélèvements estivaux et hivernaux sur la Fig. 16). Les prélèvements en été et en fin d'hiver montrent une prédominance des diatomées (même si les abondances sont faibles en hiver) par rapport aux flagellés et ciliés et aux débris de macroalgues, alors que ces derniers sont plus nombreux dans les échantillons de l'automne et du printemps (Fig. 14, Fig. 20). Ceci pourrait avoir un impact sur les apports énergétiques fournis aux filtreurs benthiques car les particules nouvellement formées (phytoplancton et microphytobenthos) sont de meilleure qualité nutritive que les débris de macroalgues (Hughes et Sherr 1983). Dans le groupe des flagellés et ciliés, le genre *Prorocentrum* sp. est le plus abondant. Certaines espèces sont toxiques telles que *Prorocentrum minimum*, notamment pour les organismes filtreurs (Wikfors 2005; Hégaret et al. 2009). Cependant, en rade de Brest, l'espèce majoritaire est *Prorocentrum micans* (Beatriz Beker, com. pers.).

La période estivale (juin, juillet et août) est caractérisée par un fort développement de diatomées pélagiques (abondance relative supérieure à 90 % ; Fig. 14 et Fig. 15) sur toute la hauteur de la colonne d'eau. Ce phénomène a également été observé dans la baie de San Francisco (écosystème semblable à la rade de Brest, Cloern 1996). Cette période explique très largement les variations temporelles observées dans l'abondance des microalgues (39,3 % de la variance ; Fig. 18). Les espèces, que l'on retrouve à cette période, sont *Guinardia delicatula*, *Pseudonitzschia* sp., *Dactyliosolen fragilissimus*, *Skeletonema* sp., *Thalassiosira* sp., *Thalassionema* sp. et

Chaetoceros sp. (Fig. 20). Cette dernière présente un bloom important (à toutes les profondeurs) le 9 juillet 2013 avec des valeurs comprises entre $1,8 \times 10^6$ et $3,2 \times 10^6$ cellules l^{-1} alors que pendant l'été 2012, son abondance ne dépasse pas $5,6 \times 10^5$ cellules l^{-1} . Ce bloom estival est typique en rade de Brest (Del Amo 1996; Nézan et al. 1996; Savoye 2001). Cependant, au même site de prélèvement, un tel phénomène estival n'a pas été observé en 2011 au niveau des mesures de la chlorophylle *a* (Chatterjee et al. 2013). La forte abondance de *Chaetoceros* sp. en juillet 2013 a également été observée à la station SOMLIT (Sainte-Anne du Portzic, Fig. 8) avec une abondance de $3,5 \times 10^6$ cellules l^{-1} (Beatriz Beker, com. pers.). Ces cellules présentes dans la matière organique particulaire en suspension, réservoir de particules pour l'alimentation des filtreurs, pourraient entraîner des problèmes d'alimentation des filtreurs benthiques par un effet de colmatage des branchies par exemple (Chauvaud et al. 1998; Lorrain et al. 2000).

Ces structures saisonnières sont gouvernées par les cycles annuels de paramètres abiotiques tels que la température, les radiations solaires, la photopériode ou le débit des rivières (Cloern et Jassby 2010) et par les conditions climatiques (pression atmosphérique et précipitation ; Tableau 2). Les saisons estivales et hivernales semblent être des périodes plus stables au niveau de la variation de certains paramètres environnementaux tels que les nutriments dont les concentrations et les flux sont maximaux et minimaux, respectivement en hiver et en été. Les nutriments ont un impact important sur cette distribution saisonnière ; ils expliquent à eux seuls 66 % de cette variabilité (Fig. 19). En été, les concentrations en nutriments sont inférieures aux constantes de demi-saturation de l'assimilation des nutriments (K_m : de 0,2, 2 et 2 $\mu\text{mol } l^{-1}$ pour les phosphates, les silicates et les nitrates respectivement), pouvant réduire la croissance des microalgues (Del Amo et al. 1997). On observe au contraire une augmentation de l'abondance des microalgues. Les phosphates pourraient être un des facteurs à l'origine du développement de ces microalgues en été. En effet, le flux des phosphates a une valeur importante au printemps (Fig. 12). Ces phosphates pourraient diffuser dans le sédiment car l'abondance des algues est faible entre l'arrivée de ce flux et la période estivale (Fig. 13), puis remis en suspension par l'effet couplé de la marée et du vent. En effet, les coefficients de marée (supérieurs à 70 en juillet et août 2012 et 2013), la vitesse du vent et l'orientation du vent est-ouest sont sélectionnés dans le modèle d'explication de cette variation temporelle (Tableau 2, axe 1 de la RDA). A Lanvéoc, le vent provenant de l'ouest, caractérisé par une vitesse supérieure à 15 km h^{-1} , est majoritaire pendant les périodes estivales et pourrait entraîner ce brassage. Des vents saisonniers peuvent en effet déclencher des blooms dans les baies pauvres en nutriments en mélangeant l'eau du fond riche en matières nutritives (Iverson et al. 1974). La vitesse du courant est également importante au moment de ces blooms estivaux (Fig. 11). Le phosphate est probablement le facteur limitant du développement des microalgues tout au long de l'année dans la rade de Brest (Chatterjee et al. 2013; Trommer et al. 2013). Les flux benthiques des nutriments, grâce à l'activité des suspensivores, pourraient également soutenir la croissance des microalgues pendant l'été (Ragueneau et al. 2002) ; ils n'ont cependant pas été mesurés pendant cette étude. Certaines espèces de diatomées, comme *Chaetoceros* sp. en rade de Brest (Ragueneau et al. 2002; Foullaron et al. 2007), ont une plus grande capacité à assimiler des nutriments lorsque la concentration des nutriments est faible. Au printemps, la chute des concentrations en nutriments (principalement après le bloom en mars 2013) pourrait expliquer

le développement des flagellés et ciliés car ces microalgues semblent montrer une meilleure adaptation à ces faibles concentrations (Egge et Aksnes 1992).

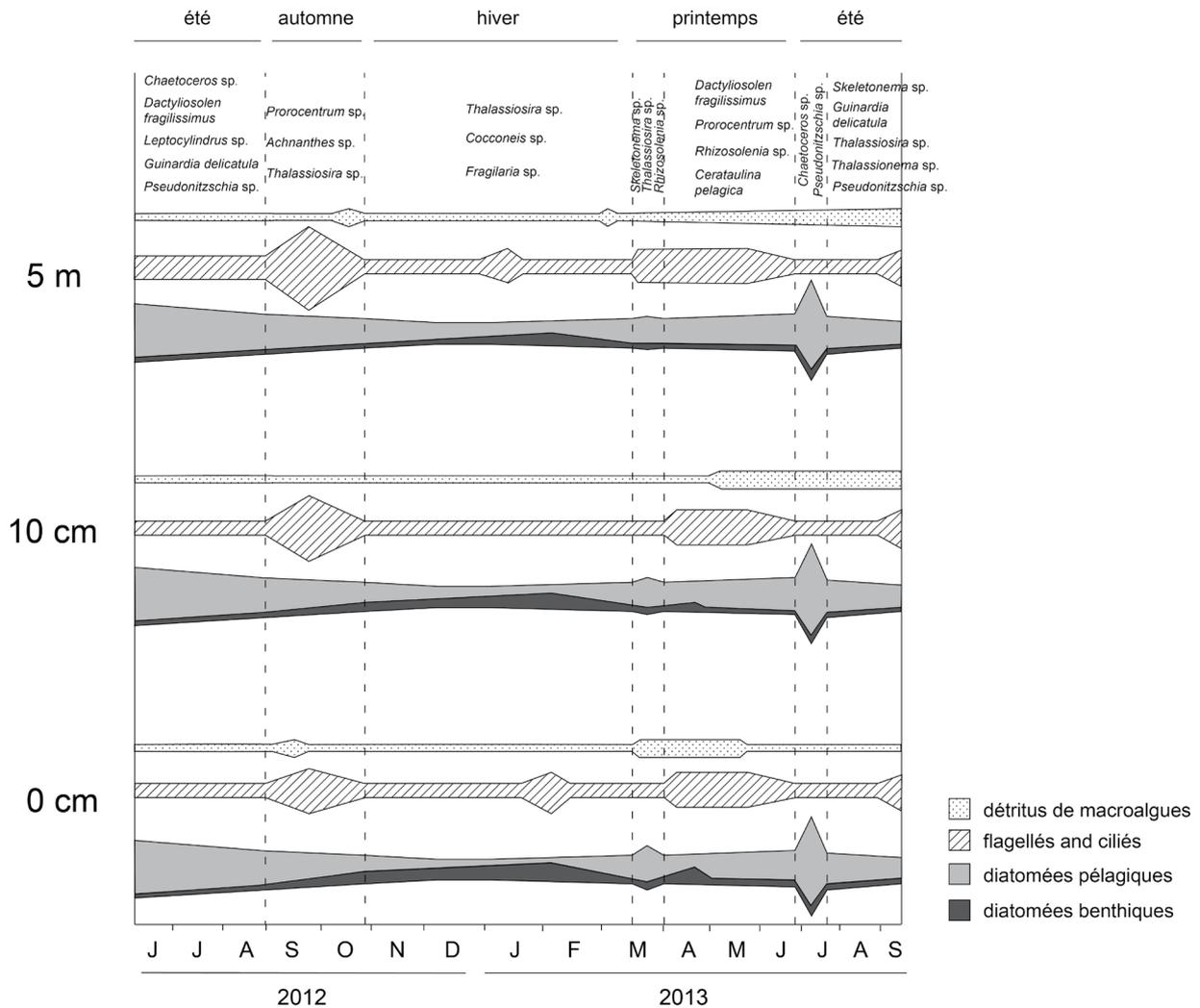


Fig. 20 : Schéma récapitulatif des variations temporelles au niveau de l'abondance des producteurs primaires (unité relative) sur les échantillons prélevés à 0 cm, 10 cm et 5 m du sédiment : diatomées (benthiques = gris foncé, pélagiques = gris clair), flagellés et ciliés (hachuré), débris de macroalgues (pointillés). Les variations des échantillons prélevés à 1, 3 et 6 cm n'ont pas été représentées car elles étaient identiques à celles des prélèvements à 0 cm. En haut figurent les espèces de diatomées ou flagellés les plus abondantes pendant la période entre deux lignes pointillées.

Ajoutés à l'effet des nutriments, les paramètres physiques peuvent avoir un impact sur ce développement saisonnier des microalgues (ils expliquent plus de 30 % de cette variation saisonnière ; Fig. 19). La température, maximale pendant les étés 2012 et 2013, pourrait expliquer la présence de ces blooms estivaux à Lanvéoc (variable sélectionnée dans le modèle avec les variations sur l'axe 1 de la RDA, Tableau 2). Les facteurs modifiant l'hydrodynamisme (lié aux courants de marée et au vent) impacteraient la disponibilité en nutriments et par conséquent l'abondance des microalgues comme décrit dans le paragraphe précédent. Ils pourraient également expliquer les variations saisonnières de l'abondance des flagellés et ciliés et des débris de macroalgues. En effet, Pinckney et al. (1999) ont montré que les cryptophytes (inclus dans notre catégorie des flagellés et ciliés) se développaient dans des conditions calmes contrairement aux diatomées. Lors des échantillonnages, le printemps et l'automne étaient plutôt caractérisés par des vitesses de vent faible, ce qui pourrait induire un état stable du milieu. Les débris de macroalgues sont le résultat de la dégradation des macroalgues nouvellement formées lors des périodes productives (biomasse maximale en juillet en rade de Brest), et transportés par l'hydrodynamisme (Grall et al. 2006). Le débit de l'Aulne peut également expliquer l'augmentation de l'abondance relative des débris de macroalgues le 30 janvier 2013 (Fig. 14). A cette date de prélèvement, le débit de la rivière est maximal (Fig. 12). Cependant, l'effet de ces paramètres physiques reste à démontrer dans cette zone d'étude, notamment pour le vent. Un échantillonnage juste avant et juste après un épisode de fort vent pourrait permettre de voir l'effet de celui-ci sur la resuspension des particules.

Enfin, la présence des flagellés et ciliés pendant le printemps et l'automne pourrait être la conséquence de l'action du broutage par le zooplancton après les blooms des diatomées (été 2012, mars 2013 et été 2013). Le zooplancton sélectionnerait préférentiellement les diatomées dans un mélange permettant aux autres types de microalgues de se développer (Koski et Wexels Riser 2006). Cette hypothèse pourrait être affirmée si des expériences complémentaires sont menées, comme une étude en mésocosme avec un suivi annuel de la composition en phytoplancton et zooplancton.

L'autre variation temporelle des abondances des diatomées, flagellés et ciliés et les débris de macroalgues, issue de l'analyse avec les dbMEM, indique des changements plus rapides, tous les deux mois environ (Fig. 18). Ces variations semblent liées à des modifications ponctuelles de l'environnement, dont les nutriments et le vent expliquent chacun respectivement 29 % et 48 % de la variance (Tableau 2 et Fig. 19). Le vent orienté nord-sud a un impact sur cette structuration épisodique. Il souffle de manière générale du sud vers le nord pour les échantillons qui ont un score proche de 0 sur l'axe 2 de la RDA (28 juin, 6 juillet, 9 octobre, 20 novembre 2012, 30 janvier, 11 juin et 11 septembre 2013), au contraire des prélèvements qui ont un score positif (26 février, 19 mars, 9 juillet et 6 août 2013). Goñi (2009) a observé dans la baie de Winyah aux Etats-Unis une mise en suspension du sédiment par l'effet du vent provenant du sud-ouest.

Ces derniers échantillons (de février, mars, juillet et août 2013) sont similaires au niveau de leur composition et de leur abondance en microalgues puisqu'ils sont classés dans le même

groupe dans la classification hiérarchique (groupe 3, excepté pour le prélèvement du 9 juillet 2013, Fig. 16). Ce groupe est caractérisé par le bloom de *Skeletonema* sp. et de *Thalassiosira* sp.. *Skeletonema costatum* est l'espèce la plus précoce lors des blooms printaniers (Paulmier 1997) et elle se maintient en hiver en rade de Brest (Quéguiner 1982). Un stock de nutriments élevé et une colonne d'eau stable sont des conditions favorables au développement phytoplanctonique, notamment pour les premiers blooms printaniers (Moline et Prezelin 1996; Cloern et Jassby 2010). Sur le site de prélèvement, le vent du nord semble stabiliser la colonne d'eau à Lanvéoc contrairement à des vents provenant du sud. Le stock de nutriments est élevé avant le bloom du 19 mars 2013, grâce notamment aux apports hivernaux provenant de l'Aulne où les concentrations sont beaucoup plus élevées (Fig. 12). Ces changements de composition phytoplanctonique peuvent être très rapides, inférieurs au mois (Abreu et al. 2010).

Les différentes échelles de variation de l'abondance des algues (diatomées, flagellés et ciliés, débris de macroalgues) observées sur ce site de Lanvéoc ne sont pas une règle universelle pour tous les écosystèmes côtiers, même si certaines configurations peuvent être communes (Cloern et Jassby 2010). Les variations de température, de lumière disponible pour le développement des microalgues photosynthétiques et de nutriments sont des paramètres qui évoluent largement au cours des saisons dans un écosystème tempéré quelle que soit la situation géographique. Les paramètres influant sur l'hydrodynamisme présentent des variations locales. Par exemple, la vitesse du courant de marée dans la rade de Brest est plus importante au niveau du goulet qu'au fond de la rade (Pommepuy et al. 1979).

4.1. Le couplage benthopélagique des abondances algales

Les prélèvements d'eau de mer près du sédiment ont été effectués suivant un gradient très fin, afin de voir s'il y a une stratification de la composition des producteurs primaires à ce niveau. Ceci pourrait avoir une incidence sur l'alimentation des filtreurs benthiques qui filtrent l'eau de mer environnante sur quelques centimètres au-dessus du sédiment. Selon Fréchette et al. (1989) et Muschenheim (1987), la concentration du phytoplancton peut évoluer de manière exponentielle sur ces quelques centimètres au-dessus du sédiment. Au site de prélèvement à Lanvéoc, la composition algale ne montre pas de gradient de profondeur à cette échelle. En effet, la profondeur n'explique que 0,9 % de la variabilité des abondances algales. La marée est un phénomène important en rade de Brest pouvant induire un mélange constant des masses d'eau (marnage maximal de 7,5 m et vitesse maximale de 2,60 m s⁻¹ dans le goulet), comme le suggèrent Le Pape et al. (1996). Malgré une vitesse moyenne du courant de fond plus faible au site d'étude (de 0,11 m s⁻¹, données du modèle MARS3D), suggérant qu'une stratification des producteurs primaires pouvait se mettre en place, la couche limite (0, 1, 3, 6 et 10 cm au-dessus du sédiment) est entièrement brassée.

De plus, la fréquence d'échantillonnage pourrait masquer une stratification à fine échelle. Les prélèvements ont été effectués tous les mois environ, mais la mise en suspension du microphytobenthos est un phénomène dont le pas de temps est très variable, de quelques minutes à quelques mois (MacIntyre et al. 1996). Dans cette étude, il est donc difficile de voir des mises en suspension ponctuelles, qui pourraient induire des différences de composition algale sur quelques centimètres. Ce même type d'échantillonnage pourrait être refait à certaines périodes clefs (juste après une tempête, lors du bloom printanier du microphytobenthos, lors des grandes marées ...) avec une fréquence d'échantillonnage de quelques heures et un suivi sur un cycle de marée.

Une différence dans l'abondance des algues avec la profondeur peut toutefois être notée. Dans l'analyse de partition de la variance, la profondeur explique 4 % de la variance avec les échantillons prélevés à l'interface eau-sédiment et 5 m du fond dont 1 % est uniquement expliqué par la profondeur et 3 % par l'effet de la profondeur sur les paramètres environnementaux (principalement le PAR et la vitesse du courant) (Fig. 17). Cette différence est plus marquée à certaines périodes de l'année : en hiver et le 16 avril 2013 qui est caractérisé par des faibles valeurs de PAR (Fig. 11, Fig. 16 et synthèse Fig. 20). La distribution des flagellés et ciliés, notamment *Prorocentrum* sp., explique en partie cette divergence. Ces flagellés et ciliés se positionnent au milieu de la colonne d'eau plutôt que près du sédiment. Ces organismes possèdent un flagelle ou des cils qui leur permettent de se déplacer plus facilement par rapport aux diatomées. De plus, ils sont capables d'effectuer des migrations verticales nyctémérales en remontant vers la surface le jour pour faire la photosynthèse et en redescendant vers le fond la nuit pour profiter des nutriments (Cloern 1996). Au cours de notre étude, les échantillons ont été systématiquement prélevés de jour.

Les diatomées de type benthique pourraient expliquer le regroupement majoritairement observé des échantillons prélevés à 10 cm et 5 m, qui se distinguent des autres prélèvements (Fig. 16). En effet, en période hivernale et le 16 avril 2013, elles forment un pourcentage plus important dans les échantillons proches du sédiment (0, 1, 3 et 6 cm), alors qu'il diminue de manière générale à partir de 10 cm (Fig. 15). A Lanvéoc, l'interaction de plusieurs paramètres pourrait expliquer cette mise en suspension, à savoir l'effet combiné de la vitesse du courant, du coefficient de marée et de la vitesse moyenne du vent induisant un brassage de la colonne d'eau (Cloern 1996; MacIntyre et al. 1996). Ces trois paramètres ont des valeurs élevées le 30 janvier 2013 (Fig. 11 et Fig. 12), coïncidant avec une abondance relative maximale des diatomées de type benthique près du sédiment (plus de 90 %, Fig. 15). De plus, les vents pendant l'hiver et le 16 avril 2013 proviennent majoritairement du sud-ouest (Fig. 12), pouvant accentuer sur ce site le brassage de la colonne d'eau. La marée a également un impact sur l'abondance des diatomées de type benthique, qui est élevée lorsque le coefficient de marée est important et que, dans le même temps, les prélèvements ont été effectués à marée basse (bien visible le 6 juillet 2012, Fig. 12 et Fig. 15). Cette mise en suspension hivernale d'une partie des diatomées de type benthique (également observée par Guarini et al. 2004), lorsque la concentration du phytoplancton est faible, pourrait être une source de nourriture importante pour les consommateurs primaires

(Demers et al. 1987; De Jonge et Van Beusekom 1992). Aux périodes où la clarté de l'eau permet une pénétration optimale des radiations photosynthétiquement actives (PAR) (19 mars 2013 et étés 2012 et 2013, Fig. 11), le phytoplancton peut se développer sur toute la colonne d'eau. Les consommateurs primaires benthiques seront donc majoritairement sous l'influence de la dynamique des producteurs primaires pélagiques.

La distinction entre des espèces de type benthique et des espèces de type pélagique n'est pas simple car certaines espèces pélagiques possèdent des stades dormants au niveau de la zone benthique comme *Chaetoceros* sp., *Thalassiosira* sp. ou *Skeletonema* sp. (McQuoid et Godhe 2004). Les blooms planctoniques peuvent être initiés par la croissance de ces stades dormants. De plus, des diatomées peuvent vivre à la fois dans le benthos et dans le pelagos (McQuoid et Godhe 2004). Ce phénomène pourrait rendre le couplage benthopélagique plus important que ce qui a été décrit jusqu'à présent.

5. Conclusion

En zone subtidale à Lanvéoc, les consommateurs primaires benthiques n'ont pas accès uniquement au phytoplancton. Les diatomées benthiques peuvent être mises en suspension à certaines périodes de l'année et constituer la source de nourriture majoritairement disponible. De plus, les producteurs primaires se succèdent dans la colonne d'eau à des échelles temporelles différentes. Les périodes estivales se distinguent fortement des autres périodes de l'année, avec le bloom de certaines espèces pélagiques (principalement *Chaetoceros* sp.). Des variations saisonnières sont également visibles, en lien avec les variations saisonnières des nutriments (silicates, nitrates et phosphates) et de certains paramètres physiques tels que la température, le PAR ou le vent. Les blooms sont caractérisés par les diatomées pélagiques et les flagellés et ciliés peuvent être plus abondants en fin d'été, automne et après le bloom printanier. Enfin, des variations à des échelles plus restreintes peuvent également être soulignées (à une fréquence d'environ deux mois), causées par des événements épisodiques (l'orientation du vent, la concentration en nutriments, le PAR).

La composition algale près de l'interface eau-sédiment ne présente pas de gradient bathymétrique. Le milieu de la colonne d'eau diffère de cette couche d'eau (entre 0 et 10 cm du sédiment) à certaines périodes de l'année, notamment au niveau de l'abondance des flagellés et ciliés (ils sont plus abondants à 5 m du sédiment). L'abondance algale des prélèvements à 10 cm du sédiment présente un gradient entre les prélèvements près du sédiment (0 à 6 cm) et la couche à 5 m du sédiment. Le couplage benthopélagique semble être faible et lié à l'hydrodynamisme, permettant une mise en suspension de certaines diatomées de type benthique (vitesse du courant, vitesse moyenne du vent et coefficients de marée importants et vent provenant du sud-ouest). Enfin, l'hydrodynamisme sur ce site semble être un facteur important, impactant la distribution des producteurs primaires et par conséquent l'alimentation des consommateurs

primaires benthiques (ce qui a déjà été observé en rade de Brest, Del Amo 1996). Une analyse sur les biovolumes des microalgues et des débris de macroalgues pourrait donner des résultats différents et serait complémentaire à cette étude, notamment en termes de biomasse algale et de quantité de carbone disponible pour les consommateurs primaires benthiques. L'analyse isotopique en carbone et azote de la matière organique particulaire en suspension à ces mêmes échelles bathymétriques pourrait permettre de confirmer ou d'infirmer les observations faites sur les variations de la composition algale.

Chapitre II. Relations trophiques entre les producteurs primaires et deux filtreurs benthiques (le pétoncle noir et la moule) : utilisation des isotopes stables en carbone et azote



1. Introduction

Les filtreurs benthiques peuvent avoir un impact sur le fonctionnement d'un écosystème côtier. Ils peuvent notamment contrôler localement la biomasse phytoplanctonique (Cloern 1982; Le Pape et al. 1996). En rade de Brest, leur potentiel quotidien de filtration représente jusqu'à 30 % du volume total de la rade (Hily 1991; Chauvaud et al. 2000). Par leur activité de filtration et de biodépot, ces organismes participent activement au recyclage de la matière organique, fournissant des éléments biodisponibles pour le développement du phytoplancton et notamment des diatomées. Par exemple, en rade de Brest, la production de fécès par les filtreurs permet de retenir la silice biogénique sur le sédiment, qui sera ensuite reminéralisée par les bactéries et à nouveau disponible pour le développement des diatomées. Ceci peut limiter les blooms de flagellés toxiques en période estivale (Ragueneau et al. 2002). La relation entre les producteurs primaires et les filtreurs benthiques semble donc importante à examiner, notamment la compréhension de l'origine des sources de nourriture des filtreurs pour mieux appréhender les cycles biogéochimiques locaux.

Les isotopes stables du carbone et de l'azote sont de plus en plus utilisés en écologie pour retracer l'origine de la matière organique (Peterson et Fry 1987; Goñi et al. 2009; Savoye et al. 2012) et pour étudier les relations trophiques dans les écosystèmes côtiers (Fry 2006). Le rapport isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) dans la matière organique particulaire (MOP) est un indicateur de l'origine terrestre, fluviale, estuarienne ou marine des particules qui la constitue (Middelburg et Nieuwenhuize 1998; Savoye et al. 2012). Le $\delta^{13}\text{C}$ varie également en fonction des espèces constituant la MOP (Gearing et al. 1984; Fry et Wainright 1991; Vuorio et al. 2006), de leur productivité primaire (Rolff 2000; Savoye et al. 2003) et de leur origine benthique ou pélagique (France 1995). Le $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP reflète les différentes sources d'azote assimilées par les producteurs primaires ainsi que les processus de recyclage par les bactéries (Cifuentes et al. 1988; Altabet et al. 1991; Voss et al. 1997; De Brabandere et al. 2007). Dans les tissus des consommateurs, il est admis que le $\delta^{13}\text{C}$ indique l'origine des sources assimilées car le fractionnement isotopique entre la source et le tissu est faible (environ 1 ‰, DeNiro et Epstein 1978; Post 2002). De plus, le $\delta^{13}\text{C}$ de l'organisme atteint plus rapidement l'équilibre avec le $\delta^{13}\text{C}$ de la source, contrairement au $\delta^{15}\text{N}$ (Emmery et al. 2011). Le $\delta^{15}\text{N}$ des tissus est plutôt utilisé pour établir le niveau trophique de l'organisme (Post 2002), le fractionnement isotopique étant plus important (d'environ 3-4 ‰, Minagawa et Wada 1984). Cependant, l'interprétation des relations trophiques à l'aide des isotopes stables peut être plus compliquée à cause de modifications des fractionnements isotopiques entre les sources et le consommateur par des processus métaboliques (Gannes et al. 1998; Lorrain et al. 2002).

Des variations saisonnières importantes ont pu être montrées au niveau des signatures isotopiques de la matière organique particulaire (MOP ; Rolff 2000; Gu et al. 2006). Ces variations sont expliquées par un changement dans la composition de la MOP, notamment lors de blooms

de microalgues. Les forçages physiques (tels que le débit des rivières ou le vent) peuvent aussi impacter les signatures isotopiques de la MOP par la mise en suspension du sédiment, contenant notamment de la matière détritique ou des microalgues benthiques (Goñi et al. 2009). Il est donc important de regarder ces variations saisonnières et d'effectuer un échantillonnage approprié lorsque l'on souhaite étudier la relation trophique entre les producteurs primaires contenus dans la MOP et les filtreurs. Les forçages physiques peuvent potentiellement induire des différences de composition de la MOP prélevée à différentes hauteurs dans la colonne d'eau. Schaal et al. (2011) ont montré que le rapport isotopique en azote de filtreurs pouvait varier à micro-échelle (sur et sous un rocher), probablement en relation avec une composition différente de la MOP. L'orientation nord ou sud d'un support peut également avoir un impact sur la qualité et la quantité du biofilm qui s'y développe (source potentielle pour les filtreurs benthiques). Dans un lac au Canada, Huggins et al. (2004) ont en effet montré que le biofilm qui pousse sur un substrat au sud de ce lac était plus abondant mais de moins bonne qualité que le biofilm se développant sur un substrat au nord.

L'origine des sources d'alimentation des filtreurs benthiques a été étudiée principalement au niveau intertidal, mettant en évidence une consommation non négligeable de microphytobenthos et de débris de macroalgues (Riera et Richard 1996; Schaal et al. 2010; Marchais et al. 2013). La plupart des filtreurs ne s'alimente pas sur une source unique, mais est opportuniste (Coma et al. 2001). Ils peuvent, notamment lors des blooms de phytoplancton, assimiler majoritairement du phytoplancton et varier leurs sources de nourriture en période hivernale (Decottignies et al. 2007; Lefebvre et al. 2009b). Ils sont donc capables de sélectionner des particules dans un mélange complexe (Barillé et al. 1993; Ward et al. 1998; Cognie et al. 2001). Cette sélection peut se faire en fonction de la taille des particules, de la forme des producteurs primaires présents dans le milieu, de la taille des branchies et des palpes labiaux des consommateurs (Shumway et al. 1985; Ward et Shumway 2004; Compton et al. 2008; Strohmeier et al. 2012). La sélection des sources de nourriture par une grande majorité des filtreurs benthiques complexifie la compréhension de leur régime alimentaire. Elle a lieu au niveau des palpes labiaux où les particules non ingérées sont évacuées sous forme de pseudofécès, puis lors de l'ingestion des particules dans l'estomac où les particules non assimilées se retrouvent dans les fécès (Martoja 1995). L'approche isotopique permet de connaître les sources de nourriture assimilées par l'organisme contrairement à l'étude des contenus stomacaux indiquant uniquement les sources ingérées mais certaines n'entreront jamais dans l'alimentation de l'organisme.

L'objectif de la présente étude est de caractériser la relation trophique entre les producteurs primaires, contenus dans la matière organique particulaire en suspension (MOPS) et dans le biofilm, et deux espèces de filtreurs benthiques (le pétoncle noir *Mimachlamys varia* (L.) et la moule *Mytilus* sp.), à l'aide de l'outil isotopique. Afin de déterminer les facteurs jouant sur la nature des sources de nourriture assimilées par ces deux bivalves, la variabilité saisonnière, la hauteur dans la colonne d'eau ainsi que l'orientation du substrat seront prises en compte à la fois pour la MOP et pour les consommateurs. Les sources de nourriture de ces consommateurs sont

supposées varier en fonction des cycles saisonniers, de la profondeur et de l'orientation nord-sud du substrat en relation avec les modifications spatiales, temporelles et bathymétriques des paramètres environnementaux.

2. Matériel et méthodes

Les échantillonnages ont eu lieu à la fois sur les sources de nourriture des deux consommateurs primaires benthiques, à savoir la matière organique particulaire en suspension et le biofilm, et sur les deux consommateurs benthiques (pétoncles noirs et moules) suivant un gradient bathymétrique, d'orientation du substrat et au cours des différentes saisons.

2.1. Echantillonnage de la matière organique particulaire en suspension

Les échantillons d'eau contenant la matière organique particulaire en suspension (MOPS) ont été prélevés avec un pas de temps de deux semaines, du 28 juin 2012 au 30 septembre 2013 sur le site de Lanvéoc (rade de Brest, description du site dans le Chapitre I ; Fig. 22). L'eau de mer a été échantillonnée à différentes profondeurs, en plongée grâce à cinq seringues fixées sur un support (interface eau-sédiment, 1 cm, 3 cm, 6 cm, 10 cm au-dessus du sédiment), permettant un échantillonnage à micro-échelle de l'eau de mer sans provoquer de turbulences (cf. Fig. 10 dans le Chapitre I). Les prélèvements réalisés 5 m au-dessus du sédiment ont été effectués à l'aide d'une bouteille Niskin de 5 L à partir du bateau. Le volume d'eau échantillonné par les seringues étant trop faible (seringues de 450 ml), il n'a pas été possible de réaliser des répliquats des analyses isotopiques pour chaque profondeur.

2.2. Echantillonnage du biofilm

Un pilier, présent sur le site d'étude, est une surface favorable au développement du microphytobenthos qui pourrait rentrer dans le régime alimentaire des consommateurs et notamment des moules présentes naturellement sur ce support. Des plaques de Plexiglas® (10 × 15 cm, identiques à celles utilisées par Chatterjee et al. 2013) ont été fixées sur ce pilier le 6 décembre 2012 afin de récolter le biofilm se développant sur ce support. Ces plaques ont été laissées quatre mois à différentes hauteurs et en exposition sud et nord sur le pilier (Fig. 21), le temps que les microalgues benthiques s'installent, se stabilisent et forme un biofilm. Elles ont ensuite été collectées le 4 avril 2013. La plaque installée en surface au nord avait disparu lors du prélèvement. Par la suite, les différents échantillons ont été nommés biofilm surface sud, biofilm milieu sud, biofilm milieu nord, biofilm fond sud et biofilm fond nord en fonction de la profondeur échantillonnée et de l'exposition.

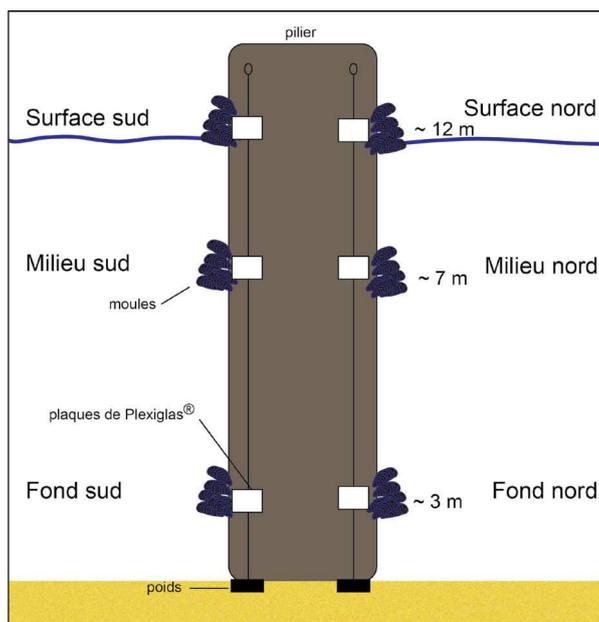


Fig. 21 : Schéma de la zone de prélèvement du biofilm et des moules en fonction de l'orientation nord ou sud et de la profondeur au niveau d'un pilier à Lanvéoc (rade de Brest). Les hauteurs indiquées ont été calculées à partir du sédiment.

2.3. Echantillonnage des pétoncles noirs

Le 4 juin 2012, environ 600 pétoncles noirs adultes (taille moyenne = $4,6 \pm 0,5$ cm) ont été ramassés par dragage sur le banc de Keraliou (Fig. 22), puis répartis équitablement dans des casiers (exemple de casiers sur la Fig. 23), placés à différentes profondeurs dans la colonne d'eau : à 0 cm (casiers posés sur le sédiment), à 10 cm et à 5 m au-dessus du sédiment. Les casiers contenant les pétoncles ont été répartis sur quatre mouillages (identiques à mouillage illustré sur la Fig. 23) pour éviter la surcharge de pétoncles dans chaque casier. A partir du 28 juin 2012, entre un et six pétoncles ont été collectés à chaque profondeur et à chaque date d'échantillonnage (un individu par mouillage). Le 30 octobre 2012, les mouillages avec les casiers ont disparu, accidentellement retirés du site par des personnes pêchant dans la zone d'étude. Le 20 novembre 2012, les quatre mouillages avec les casiers ont été remis en place au même endroit avec des nouveaux pétoncles ramassés sur le banc de Keraliou le jour-même. L'échantillonnage des pétoncles noirs a repris le 4 décembre 2012 jusqu'au 30 septembre 2013. Les casiers ont été nettoyés toutes les deux semaines à l'aide d'une brosse par les plongeurs, afin d'éviter la prolifération d'algues.

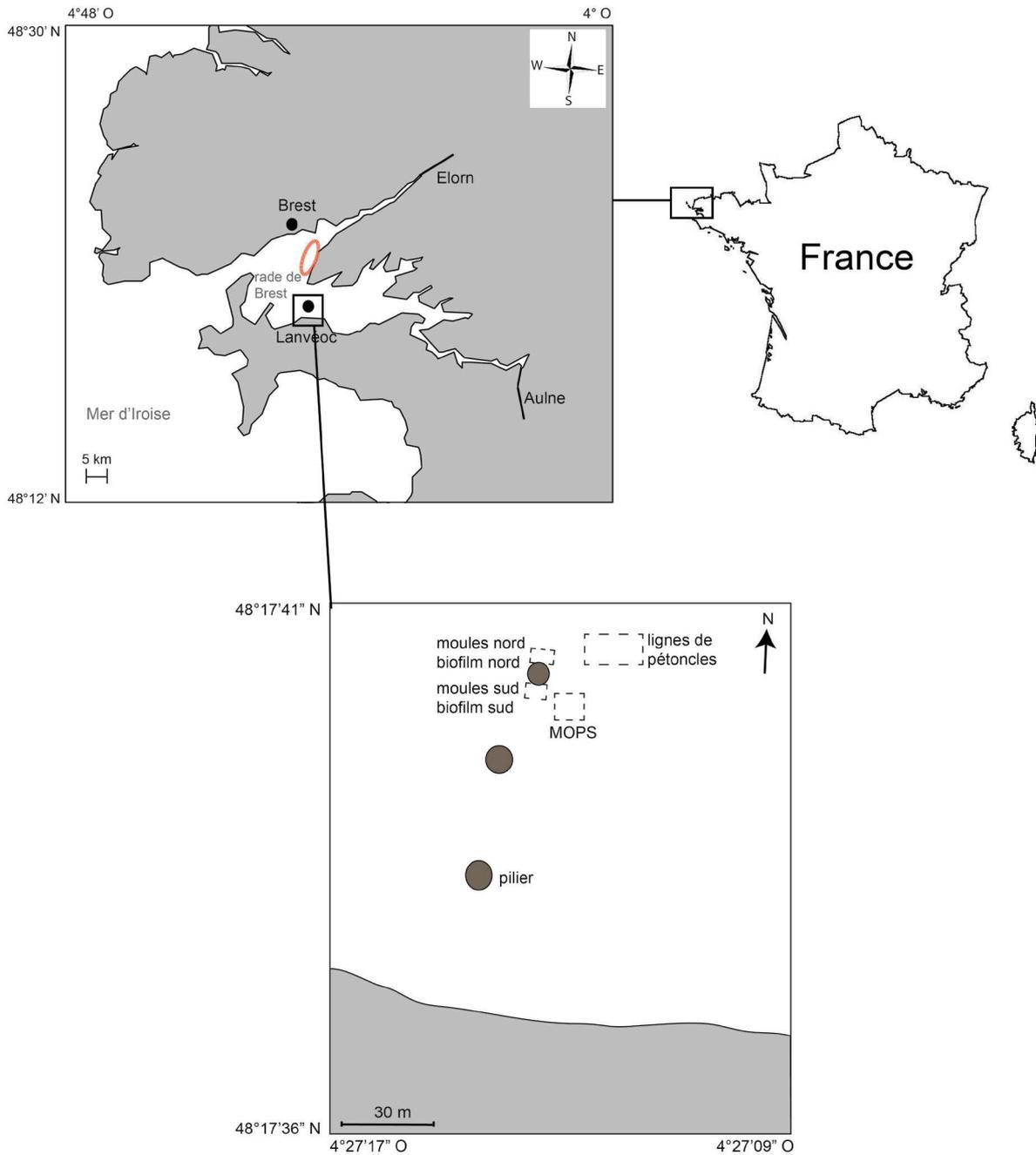


Fig. 22 : Localisation géographique du site d'échantillonnage, Lanvéoc (rade de Brest, Finistère) et des différentes zones de prélèvements des moules et du biofilm sur le pilier, des mouillages contenant les casiers avec les pétoncles noirs et de la matière organique particulaire en suspension (MOPS). Cercle rouge : banc de Keraliou où ont été prélevés les pétoncles noirs.

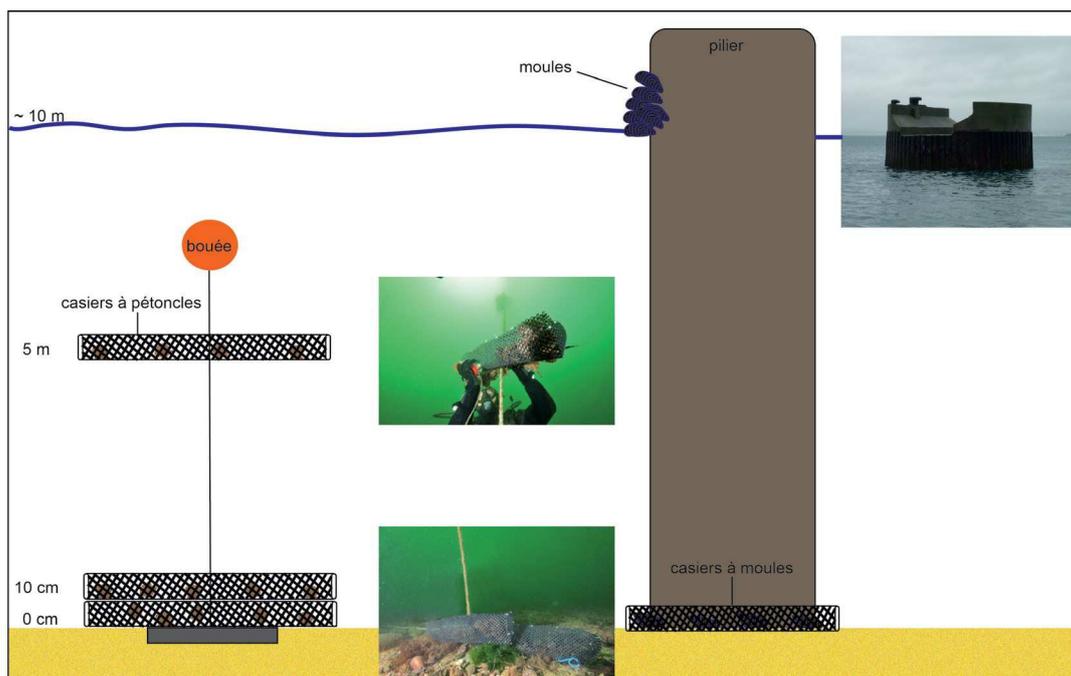


Fig. 23 : A gauche, schéma et photographies sous-marines (source : Erwan Amice) des casiers à pétoncles noirs sur un mouillage, aux différentes profondeurs (0 cm, 10 cm et 5 m au-dessus du sédiment). La photographie du haut, à gauche, illustre le nettoyage des casiers (exemple du casier à 5 m) par les plongeurs. A droite, schéma et photographie de la zone de prélèvement pour le suivi temporel et bathymétrique des moules.

2.4. Echantillonnage des moules

Suivant un gradient bathymétrique

Dans le même temps, un échantillonnage temporel et bathymétrique a été effectué sur des moules (*Mytilus* sp.) adultes (taille moyenne = $7,0 \pm 1,1$ cm). Les moules sont naturellement accrochées sur un pilier en béton présent au niveau du site de Lanvéoc (Fig. 23). Afin de déterminer si un changement de profondeur pouvait affecter le régime alimentaire de ces bivalves, des moules attachées au pilier, en zone intertidale, ont été décrochées puis placées dans des casiers identiques à ceux utilisés pour les pétoncles noirs, le 30 janvier 2013. Ces casiers ont été placés au fond (du côté sud du pilier) (Fig. 21). Du 12 février 2013 au 26 juin 2013, trois moules des casiers et trois moules sur le pilier au niveau intertidal (niveau appelé « surface ») ont été prélevées toutes les deux semaines, en même temps que l'échantillonnage de l'eau de mer et des pétoncles noirs. Ce prélèvement n'a pas pu être effectué jusqu'au 30 septembre 2013 (arrêt le 26 juin 2013) par manque de moules dans les casiers.

Suivant un gradient d'exposition nord-sud

Afin de déterminer si l'exposition nord ou sud et la profondeur ont un impact sur le régime alimentaire des moules, un prélèvement (le 4 avril 2013) a été effectué : huit moules adultes (taille moyenne = $6,2 \pm 1,6$ cm) au niveau intertidal (surface), huit moules à environ 5 m en-dessous des précédentes au niveau subtidal (milieu), et cinq moules à environ 3 m au-dessus du sédiment (fond). La moitié de chaque prélèvement provient du côté sud du pilier et l'autre moitié du côté nord (sauf pour le fond où trois moules ont été prélevées sur le côté nord et deux moules sur le côté sud ; Fig. 21). Les moules seront appelées moules surface nord, moules surface sud, moules milieu nord, moules milieu sud, moules fond nord et moules fond sud pour indiquer les différentes hauteurs et expositions des prélèvements.

2.5. Préparation des échantillons au laboratoire

Les échantillons d'eau de mer ont été pré-filtrés sur 200 μm pour éviter la contamination par le zooplancton et les grosses particules. La matière organique particulaire de chaque échantillon a été recueillie sur des filtres GF/F calcinés (4h à 450 °C). Le volume d'eau de mer filtré dépend de la concentration en particules, et est défini par le volume à partir duquel le filtre est colmaté (entre 37 et 500 ml). Les filtres ont été rincés à l'eau Milli-Q, puis placés dans une étuve à 60 °C pendant 12 heures, et enfin conservés à l'abri de la lumière et de l'humidité à température ambiante.

Le biofilm qui s'était développé sur les plaques, a été mis en suspension dans 1,5 l d'eau de mer à l'aide d'une brosse à dent. L'eau contenant le biofilm a été filtrée sur un tamis de 200 μm , puis sur des filtres GF/F calcinés (volume entre 10 et 330 ml). Les filtres ont été rincés à l'eau Milli-Q. Pour chaque plaque, six réplicats ont été réalisés : trois pour les analyses isotopiques et trois pour l'analyse de la quantité de chlorophylle *a*. De plus, 30 ml de chaque échantillon ont été conservés (avec quelques gouttes d'une solution de Lugol) dans des bouteilles opaques et à 4 °C, pour l'identification et le dénombrement des microalgues. Les filtres dédiés à l'analyse isotopique ont été placés 12 heures à 60 °C, puis conservés à l'abri de la lumière et de l'humidité. Les filtres pour l'analyse de la chlorophylle *a* ont été placés à -80 °C.

Les valves gauches des pétoncles noirs et des moules ont été retirées. La partie supérieure du manteau a été enlevée pour atteindre les tissus sous-jacents. Pour le pétoncle noir, la glande digestive (masse ronde et noire) a été détachée du reste, puis tous les tissus n'appartenant pas à celle-ci ont été éliminés délicatement à l'aide d'un scalpel. Le stylet cristallin a également été sorti de la glande digestive. Le muscle (masse blanche au centre) a également été enlevé de la valve droite, puis uniquement le muscle adducteur strié a été conservé (en éliminant le reste à l'aide d'un scalpel). Pour la moule, le pied et les muscles rétracteurs du pied ont été retirés afin d'atteindre plus facilement la glande digestive (masse marron-verdâtre près de la charnière). Cette dernière a été coupée puis nettoyée des tissus externes (notamment des gonades, à l'aide d'un scalpel). Le

muscle adducteur postérieur a ensuite été enlevé du reste des tissus. Les glandes digestives des pétoncles noirs et des moules ont été nettoyées à l'eau distillée afin d'enlever le contenu digestif. Ces tissus ont été conservés à -20 °C.

2.6. Analyse isotopique de la matière organique particulaire en suspension, du biofilm, des muscles et glandes digestives des consommateurs

Les filtres contenant la matière organique particulaire en suspension ou le biofilm, ont été décarbonatés pendant 4 h par des vapeurs d'acide chlorhydrique (Lorrain et al. 2003), puis séchés durant une nuit à 60 °C. La matière colorée de ces filtres a été grattée à l'aide de pinces propres et introduite dans des capsules en étain.

Les muscles et les glandes digestives des pétoncles noirs et des moules ont été lyophilisés pendant 48 h puis réduits en poudre. Environ 350 µg de poudre ont été placés dans des capsules en étain.

Les échantillons ont été analysés au LIENSs – UMR7266 (Université de La Rochelle, France), en utilisant un analyseur élémentaire (Flash EA 1112, Thermo Scientific) couplé à un spectromètre de masse de rapport isotopique (IRMS, Delta V Advantage avec une interface ConFlo IV). Les données isotopiques, notées conventionnellement δ (exprimées en ‰), correspondent au rapport entre les valeurs isotopiques dans un échantillon et celles dans un standard (Vienna PeeDee Belemnite pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le N_2 pour le $\delta^{15}\text{N}$), suivant la formule de Coplen (2011):

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ou } \delta^{15}\text{N} = (R_{\text{échantillon}}/R_{\text{standard}}) - 1 \quad (\text{équation 1})$$

où R correspond à $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. La précision de la mesure est basée sur l'écart-type de réplicats de standard interne (acetanilide). L'écart-type est inférieur à 0,1 ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$.

2.7. Analyse de la chlorophylle a du biofilm

La chlorophylle a, retenue par les filtres, a été extraite par 6 ml d'acétone à 90 %. Les échantillons ont été placés à 4 °C pendant 12 h avant d'être centrifugés à 3000 tr min⁻¹ pendant 1 minute. La fluorescence dans le surnageant a été mesurée à l'aide d'un fluorimètre Turner Design et la concentration en chlorophylle a (en µg l⁻¹) a été calculée d'après l'équation de Lorenzen (1967) :

$$\text{Chlorophylle } a = K_x \times (\text{Fo}/\text{Fa})_{\text{max}} \times [(\text{Fo}-\text{Fa})/((\text{Fo}/\text{Fa})_{\text{max}} - 1)] \times v/V_{\text{filtré}} \quad (\text{équation 2})$$

où K_x = constante de calibration du fluorimètre
 $(F_o/F_a)_{\max}$ = rapport d'acidification de l'appareil de mesure
 F_o = fluorescence de l'échantillon avant acidification
 F_a = fluorescence de l'échantillon après acidification avec 100 μ l d'HCl (1 mol l⁻¹)
 v = volume de la solution acétonique ajoutée
 $V_{\text{filtré}}$ = volume d'eau de mer filtrée

2.8. Comptage et identification des algues contenues dans le biofilm

Les cellules algales contenues dans le biofilm ont été identifiées et comptées à l'aide d'un microscope inversé (Zeiss Axio Observer A.1). La méthode décrite dans le Chapitre I (paragraphe 2.3) a été appliquée pour ces échantillons. Le volume mis à sédimenter, pour l'observation des cellules, était compris entre 1 ml et 15 ml.

2.9. Analyse des données

Les analyses statistiques et les figures ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Core Team 2012).

Le contenu lipidique des organes peut influencer la valeur du $\delta^{13}\text{C}$, les lipides étant appauvris en ^{13}C par rapport aux protéines ou aux glucides (DeNiro et Epstein 1978; McConnaughey et McRoy 1979; Post et al. 2007). Le rapport C/N reflète les variations du pourcentage de lipides contenus dans l'organe (McConnaughey et McRoy 1979). Les variations saisonnières du rapport C/N pour le muscle des pétoncles noirs et des moules sont faibles alors que celui des glandes digestives n'est pas stable au cours du temps et les valeurs sont plus élevées. La délipidation des échantillons n'a pas été effectuée dans cette étude car elle modifie la valeur du $\delta^{15}\text{N}$ (Sotiropoulos et al. 2004; Bodin et al. 2007; Post et al. 2007). Cependant, des modèles de correction existent dans la littérature afin de s'affranchir de l'effet des lipides sur le $\delta^{13}\text{C}$ (McConnaughey et McRoy 1979; Richard 2005; Post et al. 2007). Le modèle de Richard (2005), construit sur des données isotopiques et de pourcentages de lipides de glande digestive d'organismes de la même famille que les pétoncles noirs (les Pectinidés), apparaît être le plus approprié pour corriger les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des deux consommateurs (voir en Annexe B pour une comparaison des modèles de correction). Les équations de Richard (2005) ont été utilisées pour corriger les données des glandes digestives des pétoncles noirs et des moules (les valeurs du rapport C/N et leur variation étant faible pour le muscle, il n'a pas été nécessaire de corriger le $\delta^{13}\text{C}$ des muscles) :

$$\% \text{ lipides} = 30,31 \times \ln (\text{C/N}) - 38,25 \quad (\text{équation 3})$$

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{corrigé}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{mesuré}} - 0,0515 \times (- \% \text{ lipides}) \quad (\text{équation 4})$$

Les variations temporelles des rapports isotopiques dans les tissus des pétoncles noirs et des moules ont été lissées afin de faire ressortir une tendance temporelle. Le lissage a été effectué par l'ajustement des points à l'aide d'une régression polynomiale locale de degré 2 (fonction « loess » dans le logiciel R, paramètre de lissage = 0,5).

Des groupes temporels ont été définis sur les rapports isotopiques dans les tissus des pétoncles noirs et des moules, à l'aide d'une classification hiérarchique (résultats de la classification non montrés) effectuée sur les données des glandes digestives des pétoncles noirs car, intégrant les variations de régime alimentaire sur des périodes plus courtes, ces tissus sont les plus susceptibles de refléter les variations saisonnières de l'écologie trophique de ces suspensivores. La significativité des groupes a été testée par une analyse de similarité ANOSIM (nombre de permutations = 1000, package « vegan » dans le logiciel R).

Des corrélations de Spearman ont été menées pour voir si le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ de la matière organique particulaire en suspension (MOPS) et du biofilm covarient avec le rapport C/N. Elles ont également été réalisées entre le $\delta^{13}\text{C}$ ou le $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS et les différentes variables environnementales et l'abondance des algues (flagellés/ciliés, détritiques de macroalgues et diatomées benthiques et pélagiques), définies dans le Chapitre I, pour essayer de comprendre l'origine des variations de ces rapports isotopiques. En effet, ces variables peuvent impacter la composition en particules plus ou moins enrichies en isotope lourd de la MOPS (voir Chapitre I), influençant le rapport isotopique en carbone ou azote de la MOPS. Une séparation dans ces analyses a été réalisée entre les échantillons prélevés près du sédiment (0, 1, 3, 6 et 10 cm) et ceux à 5 m du sédiment car certains paramètres environnementaux variaient entre le fond et le milieu de la colonne d'eau (voir Chapitre I).

Pour comparer plusieurs échantillons, des tests ANOVA ou de Kruskal-Wallis (si la normalité et l'homoscédasticité n'étaient pas validées) ont été appliqués. La normalité et l'homoscédasticité des échantillons ont été vérifiées respectivement par le test de Shapiro-Wilk et le test de Bartlett. L'interaction entre deux facteurs (temps et profondeur ou profondeur et exposition) n'a pas pu être testée statistiquement pour tous les échantillons à cause du faible nombre de réplicats pour chaque niveau (le nombre de réplicats est inférieur ou égal à trois pour la plupart des prélèvements). Les différentes profondeurs ont ensuite été comparées deux à deux avec des tests de « pairwise » en appliquant la correction de Holm. Pour comparer deux échantillons, les tests de Student ou de Wilcoxon (si la normalité et l'homogénéité n'étaient pas respectées) ou de Welch (si l'homoscédasticité n'était pas respectée) ont été utilisés. Le seuil des tests statistiques est de 0,05.

3. Résultats

3.1. $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et rapport C/N de la matière organique particulaire en suspension (MOPS)

Le rapport isotopique du carbone dans la matière organique particulaire en suspension ($\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}}$) est compris entre -29,7 ‰ et -20,4 ‰. Il varie fortement et significativement (Kruskal-Wallis : $p < 0,01$) au cours du temps (Fig. 24A). L'écart maximal, pour une même profondeur, est de 7,7 ‰, pour les échantillons prélevés à 1 cm du sédiment (la valeur minimale étant de -29,7 ‰ le 06/07/12 et la valeur maximale de -22,0 ‰ le 24/07/12). Les échantillons prélevés à 5 m sont plus stables dans le temps (écart de 3,8 ‰), mais la gamme de valeurs reste élevée (entre -24,2 ‰ le 16/04/12 et -20,4 ‰ le 06/07/12). La variabilité des valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ est moins importante à partir du mois d'avril 2013 (Fig. 24A). Aucune tendance temporelle générale ne peut être dégagée des variations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}}$ dans les échantillons prélevés près du fond (entre 0 et 10 cm au-dessus du sédiment). Des variations importantes et rapides du $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}}$ sont observées sur plusieurs profondeurs à la fois à certaines dates : le 06/07/12, le 26/09/12 et le 26/02/13 (Fig. 24A). Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}}$ du fond est corrélé significativement à la vitesse moyenne du vent ($r = -0,23$; $p < 0,05$) et à l'abondance des diatomées benthiques ($r = 0,27$; $p < 0,01$) et des diatomées pélagiques ($r = 0,34$; $p < 0,01$). Pour les échantillons prélevés à 5 m du sédiment, le $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}}$ présente des valeurs maximales début juillet 2012 et début juillet 2013, puis il descend rapidement pour atteindre des valeurs minimales, principalement début septembre 2012 (Fig. 24A). Il est corrélé significativement avec l'abondance des diatomées pélagiques ($r = 0,79$; $p < 0,001$). Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}}$ varie significativement avec la profondeur (Kruskal-Wallis : $p < 0,01$). Les échantillons prélevés à 5 m sont significativement plus enrichis en ^{13}C par rapport aux autres échantillons (Pairwise : $p < 0,01$ entre les échantillons à 5 m et les échantillons à 0, 1, 3 et 6 cm, $p < 0,05$ entre les échantillons à 5 m et ceux à 10 cm). Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}}$ moyen (\pm écart type) est de $-24,4 \pm 1,6$ ‰, $-24,4 \pm 1,7$ ‰, $-24,4 \pm 1,0$ ‰, $-24,2 \pm 1,2$ ‰, $-23,8 \pm 1,2$ ‰ et de $-22,9 \pm 0,8$ ‰ pour les profondeurs 0, 1, 3, 6, 10 cm et 5 m, respectivement.

Le rapport isotopique de l'azote dans la MOPS ($\delta^{15}\text{N}_{\text{MOPS}}$) n'a été mesuré que jusqu'au 6 mars 2013, à cause de problèmes d'analyse au-delà de cette date. Il est compris entre 1,4 ‰ et 8,5 ‰ (Fig. 24B). La variabilité du $\delta^{15}\text{N}_{\text{MOPS}}$, pour une même profondeur, est moins importante que celle du $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}}$ (écart maximal de 5,6 ‰ pour la profondeur 1 cm). Le $\delta^{15}\text{N}_{\text{MOPS}}$ ne varie pas significativement en fonction du temps (Kruskal-Wallis : $p = 0,08$). Par ailleurs, il diffère en fonction de la profondeur (Kruskal-Wallis : $p < 0,01$). Les échantillons prélevés à l'interface eau-sédiment (0 cm) ont des valeurs significativement plus basses que ceux prélevés à 6 cm et 5 m (Pairwise : $p < 0,05$), et ceux prélevés à 5 m ont des valeurs significativement plus élevées que les valeurs des échantillons prélevés à 0 et 3 cm (Pairwise : $p < 0,01$). $\delta^{15}\text{N}_{\text{MOPS}}$ moyen (\pm écart type) est de $4,2 \pm 1,5$ ‰, $5,6 \pm 1,4$ ‰, $5,5 \pm 0,9$ ‰, $5,4 \pm 1,4$ ‰ et de $6,7 \pm 0,8$ ‰ pour les profondeurs 0, 1, 3, 6, 10 cm et 5 m, respectivement. Le pourcentage d'azote dans les

échantillons étant faible (moyenne de $5,8 \pm 2,5$ %), ces valeurs de $\delta^{15}\text{N}_{\text{MOPS}}$ reflètent plutôt des tendances. Le $\delta^{15}\text{N}_{\text{MOPS}}$ n'est pas significativement corrélé au $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}}$, quelles que soient les profondeurs échantillonnées (Tableau 3). Le $\delta^{15}\text{N}_{\text{MOPS}}$ prélevé près du fond (entre 0 et 10 cm au-dessus du sédiment) est corrélé significativement au vent provenant du nord ($r = 0,29$; $p < 0,05$), alors que celui échantillonné à 5 m du sédiment est significativement corrélé aux radiations photosynthétiquement actives (PAR : $r = 0,79$; $p < 0,01$).

Le rapport C/N varie de 4,2 à 12,9. Il varie significativement en fonction du temps (Kruskal-Wallis : $p < 0,01$), cependant aucune tendance de croissance ou décroissance générale au cours du temps n'est visible (Fig. 24C). De brusques augmentations du rapport C/N, sur plusieurs profondeurs, sont observées : le 06/07/12, le 26/09/12, le 12/02/13 (uniquement pour la profondeur 0 cm), le 26/02/13, le 28/05/13 et le 25/06/13 (Fig. 24C). Le rapport C/N varie également significativement en fonction de la profondeur (Kruskal-Wallis : $p < 0,01$). Les échantillons prélevés à 5 m ont un rapport C/N significativement plus bas que ceux issus des autres profondeurs (Pairwise : $p < 0,01$ pour toutes les comparaisons deux à deux entre le rapport C/N des échantillons prélevés à 5 m et les autres profondeurs). Le rapport C/N est en moyenne de $7,7 \pm 1,6$ pour la profondeur 0 cm, de $7,5 \pm 1,2$ pour la profondeur 1 cm, de $7,7 \pm 1,0$ pour la profondeur 3 cm, de $7,2 \pm 1,1$ pour la profondeur 6 cm, de $7,1 \pm 1,0$ pour la profondeur 10 cm et de $6,1 \pm 0,8$ pour la profondeur 5 m. Le rapport C/N covarie significativement avec le $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}}$ (excepté pour les échantillons prélevés à 5 m) ; lorsque le rapport C/N augmente, le $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}}$ diminue (Tableau 3). Les corrélations entre le $\delta^{15}\text{N}_{\text{MOPS}}$ et le rapport C/N ne sont pas significatives quelles que soient les profondeurs (Tableau 3).

Tableau 3 : Coefficients de corrélation de Spearman (r) entre le $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}}$ et le $\delta^{15}\text{N}_{\text{MOPS}}$, entre le $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}}$ et le rapport C/N et entre le $\delta^{15}\text{N}_{\text{MOPS}}$ et le rapport C/N pour les six profondeurs échantillonnées (interface eau-sédiment (0 cm), 1 cm, 3 cm, 6 cm, 10 cm et 5 m au-dessus du sédiment). Les probabilités associées sont entre parenthèses ainsi que le nombre de valeurs prises en compte. Les coefficients en gras sont significatifs.

profondeur échantillonnée (cm)	r $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{MOPS}}$	r $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}} - \text{C/N}$	r $\delta^{15}\text{N}_{\text{MOPS}} - \text{C/N}$
0	-0,01 ($p = 0,97$; $n = 16$)	-0,67 ($p < 0,01$; $n = 32$)	0,04 ($p = 0,88$; $n = 16$)
1	0,28 ($p = 0,28$; $n = 17$)	-0,66 ($p < 0,01$; $n = 30$)	-0,14 ($p = 0,59$; $n = 17$)
3	0,14 ($p = 0,60$; $n = 17$)	-0,52 ($p < 0,01$; $n = 32$)	-0,30 ($p = 0,25$; $n = 17$)
6	-0,33 ($p = 0,21$; $n = 16$)	-0,57 ($p < 0,01$; $n = 32$)	0,17 ($p = 0,52$; $n = 16$)
10	0,33 ($p = 0,19$; $n = 17$)	-0,66 ($p < 0,01$; $n = 31$)	-0,32 ($p = 0,21$; $n = 17$)
500	0,24 ($p = 0,38$; $n = 16$)	-0,24 ($p = 0,18$; $n = 32$)	-0,41 ($p = 0,11$; $n = 16$)

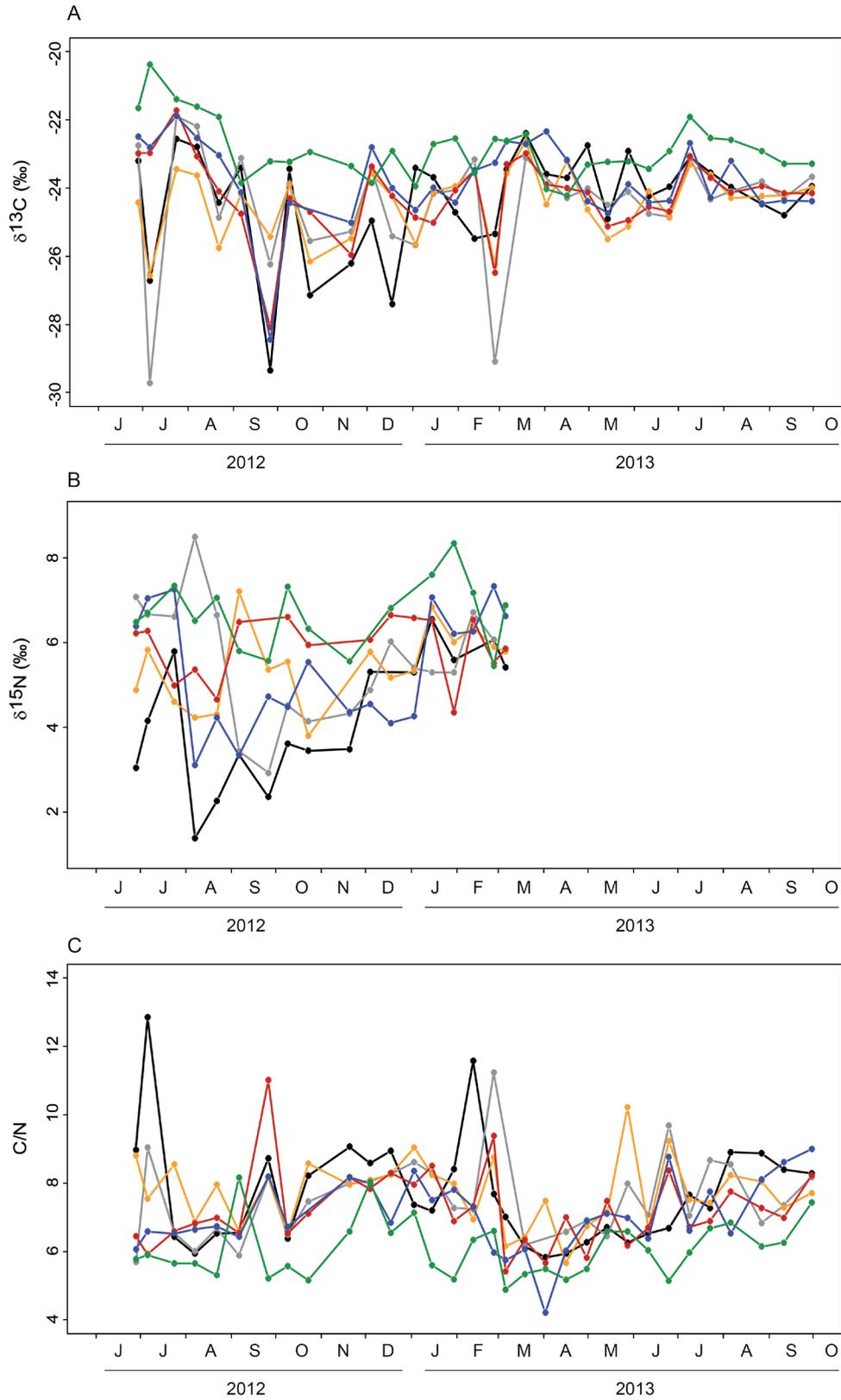


Fig. 24 : $\delta^{13}\text{C}$ (A), $\delta^{15}\text{N}$ (B) et rapport C/N (C) de la matière organique particulaire en suspension, échantillonnée toutes les deux semaines et pour différentes profondeurs : interface eau-sédiment (noir), 1 cm (gris), 3 cm (orange), 6 cm (rouge), 10 cm (bleu) et 5 m (vert) au-dessus du sédiment.

3.2. $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, rapport C/N, quantité de chlorophylle a et comptage du microphytobenthos dans le biofilm

Le $\delta^{13}\text{C}$ du biofilm, prélevé à différentes hauteurs et expositions sur un pilier, est compris entre -24,3 ‰ (surface sud) et -18,3 ‰ (milieu sud). Les valeurs diffèrent en fonction de la zone de prélèvement. Le biofilm du niveau « surface sud » a un $\delta^{13}\text{C}$ plus bas que les autres échantillons (Fig. 25). Les échantillons « fond sud », « milieu nord » et « milieu sud » ont des $\delta^{13}\text{C}$ plus élevés que les autres échantillons (Fig. 25). Le $\delta^{13}\text{C}$ du biofilm est significativement différent suivant la profondeur (Kruskal-Wallis : $p < 0,01$; Pairwise : $p < 0,05$ pour toutes les comparaisons deux à deux). L'exposition nord-sud induit une différence de $\delta^{13}\text{C}$ uniquement pour les plaques du fond ; en effet, le $\delta^{13}\text{C}$ n'est pas significativement différent en fonction de l'exposition pour l'ensemble des profondeurs (Wilcoxon : $p = 0,89$).

Le $\delta^{15}\text{N}$ présente de grandes variations en fonction de la zone de prélèvement : de 6,3 ‰ (fond sud) à 35,9 ‰ (milieu sud). Les prélèvements au fond et au nord et ceux au milieu et au sud ont des $\delta^{15}\text{N}$ très élevés (entre 16,8 ‰ et 35,9 ‰) par rapport aux autres prélèvements qui ont des valeurs semblables (inférieures à 10 ‰) (Fig. 25). Pour le biofilm des plaques du fond et du milieu, le $\delta^{15}\text{N}$ varie suivant l'exposition nord ou sud, avec des valeurs plus élevées pour l'exposition nord pour le biofilm du fond et des valeurs plus importantes pour l'exposition sud pour le biofilm du milieu (Fig. 25). Cependant, aucune tendance significative n'est observée en fonction de la profondeur (Kruskal-Wallis : $K = 5,89$, ddl = 2, $p = 0,05$) ou en fonction de l'exposition (Wilcoxon : $p = 0,33$).

Le rapport C/N du biofilm varie de 4,7 (fond nord) à 7,0 (surface sud) (Fig. 25). Celui des plaques du milieu ne diffère pas en fonction de l'exposition, contrairement aux rapports C/N du biofilm des plaques du fond (Fig. 25). Le rapport C/N varie significativement en fonction de la profondeur (Kruskal-Wallis : $p < 0,05$). Le rapport C/N de surface est significativement plus élevé que celui des autres profondeurs (Pairwise : $p < 0,05$ entre le rapport C/N des échantillons prélevés en surface et celui des échantillons prélevés au fond et au milieu). Il varie significativement en fonction de l'exposition (Wilcoxon : $p < 0,05$), avec des valeurs plus élevées pour l'exposition sud par rapport à l'exposition nord. Les variations du rapport C/N sont corrélées négativement et significativement aux variations du $\delta^{13}\text{C}$ (Spearman : $r = -0,73$; $p < 0,01$), ce qui n'est pas le cas avec le $\delta^{15}\text{N}$ (Spearman : $r = -0,33$, $p = 0,23$).

La quantité de chlorophylle *a* du biofilm, sur quatre mois, présente un gradient décroissant significatif (Kruskal-Wallis : $p < 0,01$) du fond vers la surface ; les valeurs sont comprises entre 0,3 mg m⁻² (surface sud) et 12,7 mg m⁻² (fond nord) (Fig. 25). La concentration en chlorophylle *a* des plaques ne diffère pas significativement suivant l'exposition nord ou sud (t Student : $p = 0,32$).

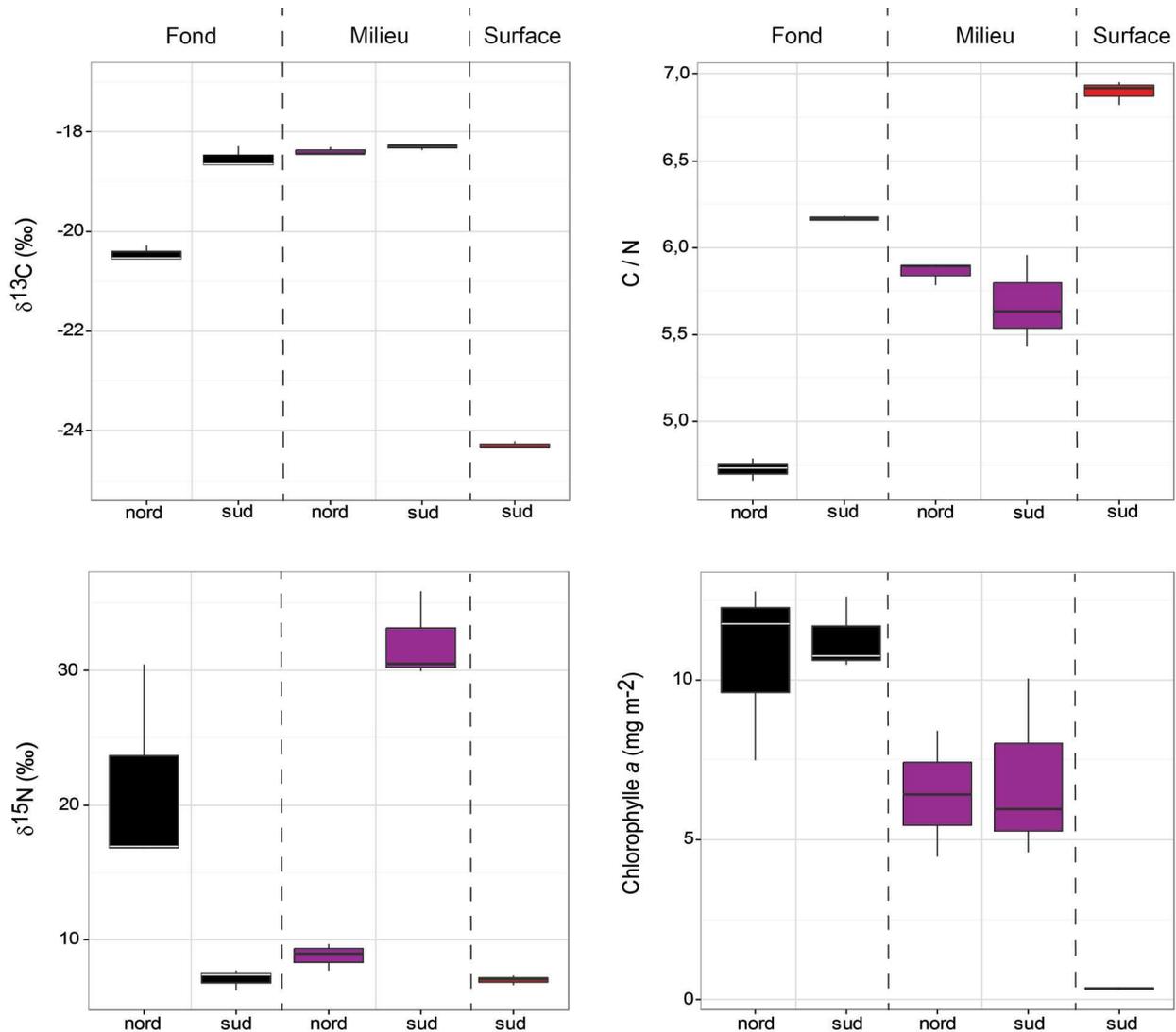


Fig. 25 : $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, rapport C/N et concentration en chlorophylle a sur quatre mois du biofilm ayant poussé sur des plaques. Ces plaques ont été posées à différentes hauteurs sur un pilier : en surface (niveau intertidal ; rouge), au milieu (niveau subtidal ; violet) et au fond (niveau subtidal ; noir) et suivant l'exposition nord ou sud. La plaque « surface nord » avait disparu lors de l'échantillonnage. $n = 3$ échantillons par hauteur et exposition.

3.3. Identification et dénombrement des microalgues dans le biofilm

Les espèces majoritaires, présentes sur les plaques et retrouvées à toutes les profondeurs et expositions, sont principalement des diatomées benthiques : *Cocconeis* sp., *Fragilaria* sp., *Navicula* sp., *Nitzschia* sp. (sauf en surface) (Tableau 4). Ces espèces sont plus abondantes aux profondeurs « fond » et « milieu » qu'à la profondeur « surface » ; ceci est vrai pour la grande majorité des diatomées, excepté pour le genre *Achnanthes* sp. De plus, *Navicula* sp. et

Nitzschia sp. sont plus abondants sur les plaques placées en exposition sud par rapport à celles en exposition nord (Tableau 4). Les flagellés et ciliés et les détritits de macroalgues sont également plus abondants pour les profondeurs fond et milieu qu'en surface. Mais ils ont une abondance relative plus importante en surface, due à la faible quantité de diatomées sur la plaque de surface (Tableau 4). Les flagellés et ciliés et les détritits de macroalgues ne montrent pas de tendance en fonction de l'exposition. Aucun test statistique n'a pu être effectué par manque de réplicat sur les différents niveaux de profondeur et d'exposition.

3.4. Variations temporelles et bathymétriques des rapports $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ dans les consommateurs

Pétoncles noirs

Le $\delta^{13}\text{C}$ des muscles et des glandes digestives des pétoncles noirs ne présentent pas de différence significative entre les différents mouillages (ANOVA : $p_{\text{ocm}} = 0,29$, $p_{10\text{cm}} = 0,19$, $p_{5\text{m}} = 0,36$ pour le muscle ; $p_{\text{ocm}} = 0,59$, $p_{10\text{cm}} = 0,65$, $p_{5\text{m}} = 0,88$ pour la glande digestive). Il en est de même pour le $\delta^{15}\text{N}$ des muscles et des glandes digestives des pétoncles noirs (ANOVA : $p_{\text{ocm}} = 0,45$, $p_{10\text{cm}} = 0,14$, $p_{5\text{m}} = 0,25$ pour le muscle ; $p_{\text{ocm}} = 0,57$, $p_{10\text{cm}} = 0,96$, $p_{5\text{m}} = 0,31$ pour la glande digestive).

Les périodes temporelles (1 : juin 2012 à fin janvier 2013, 2 : février 2013 à fin mars 2013, 3 : mai 2013 à mi-juin 2013, 4 : mi-juin 2013 à fin septembre 2013 ; Fig. 26), définies selon les variations du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ chez les pétoncles noirs dans les glandes digestives, sont significativement différentes les unes des autres à la fois pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des glandes digestives (ANOSIM : $R = 0,38$, $p < 0,01$ pour le $\delta^{13}\text{C}$, $R = 0,57$, $p < 0,01$ pour le $\delta^{15}\text{N}$), et des muscles (ANOSIM : $R = 0,44$, $p < 0,01$ pour le $\delta^{13}\text{C}$, $R = 0,30$, $p < 0,01$ pour le $\delta^{15}\text{N}$).

Tableau 4 : Données d'abondance ($\times 10^7$, en nombre de cellules m^{-2} ou en nombre de détritits m^{-2}) des algues (diatomées, flagellés et ciliés, détritits de macroalgues) présentes sur les plaques fixées à différentes hauteurs et à différentes expositions sur un pilier à Lanvéoc : fond nord, fond sud, milieu nord, milieu sud, surface sud. Les données entre parenthèses indiquent le pourcentage d'abondance des algues pour chaque niveau et exposition. Le type de diatomées (benthique/tychopélagique et pélagique) a été établi d'après Ricard (1987) (a), Guilloux et al. (2013) (b) et Kasim et Mikai (2006) (c).

	Type	Fond		Milieu		Surface
		Nord	Sud	Nord	Sud	Sud
Diatomées						
<i>Achnanthes</i> sp.	benthique (a)			0,43 (1,20 %)	1,61 (1,22 %)	1,22 (49,20 %)
<i>Amphora</i> sp.	benthique (a)	2,88(2,54 %)			1,28 (0,97 %)	
<i>Ardissonia</i> sp.	benthique (a)	0,11 (0,10 %)		0,01 (0,02 %)	0,06 (0,04 %)	
<i>Chaetoceros</i> sp.	pélagique (a)					0,008 (0,32 %)
<i>Cocconeis</i> sp.	benthique (a)	6,65 (5,88 %)	2,85 (2,17 %)	6,18 (17,34 %)	15,50 (11,74 %)	0,021 (0,85 %)
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reiman & Lewin / <i>Nitzschia longissima</i> (Brébisson) Ralfs	benthique (b)	1,18 (1,04 %)	1,41 (1,07 %)	0,69 (1,95 %)	0,02 (0,01 %)	0,005 (0,20 %)
<i>Fragilaria</i> sp.	benthique (a)	7,93 (7,01 %)	25,70 (19,49 %)	12,90 (36,17 %)	13,00 (9,82 %)	0,08 (3,39 %)
<i>Grammatophora</i> sp.	benthique (a)	0,58 (0,51 %)		0,04 (0,11 %)	0,24 (0,18 %)	0,001 (0,03 %)
<i>Licmophora</i> sp.	benthique (a)	0,20 (0,18 %)	0,03 (0,02 %)	0,02 (0,05 %)	0,16 (0,12 %)	0,002 (0,08 %)
<i>Navicula</i> sp.	benthique (a)	82,1(72,62 %)	90,90 (69,09 %)	7,88 (22,12 %)	86,10 (65,16 %)	0,25 (10,21 %)
<i>Nitzschia</i> sp.	benthique (b)	4,11 (3,64 %)	7,11 (5,40 %)	3,86 (10,85 %)	6,98 (5,28 %)	
<i>Pleurosigma</i> sp. ou <i>Gyrosigma</i> sp.	benthique (b)	0,03 (0,02 %)		0,01 (0,02)		
<i>Pseudonitzschia</i> sp.	pélagique (b)	0,32 (0,28 %)				
<i>Rhoicosphenia</i> sp.	benthique (c)		0,013 (0,01 %)	0,21 (0,60 %)		
<i>Skeletonema</i> sp.	pélagique (a)		1,27 (0,96 %)			
Autres groupes						
<i>Prorocentrum</i> sp.				0,53 (1,49 %)	6,33 (0,48 %)	0,22 (8,91 %)
Autres flagellés et ciliés		4,79 (4,24 %)	0,32 (0,25 %)	1,07 (2,99 %)	3,19(2,41 %)	0,31 (12,30 %)
Détritits de macroalgues		2,19 (1,93 %)	2,03 (1,55 %)	1,81 (5,09 %)	3,37 (2,55 %)	0,36 (14,49 %)

Les rapports isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) dans les muscles des pétoncles noirs présentent des variations temporelles significatives (Tableau 5), mais ces variations sont faibles par rapport à celles des glandes digestives (Fig. 26A et B). Les valeurs sont comprises entre $-19,1\text{ ‰}$ et $-16,7\text{ ‰}$ pour le $\delta^{13}\text{C}$, et entre $8,3\text{ ‰}$ et $11,5\text{ ‰}$ pour le $\delta^{15}\text{N}$. Le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ dans le muscle restent stables pendant la période 1 (juin 2012 à fin janvier 2013), puis une diminution s'amorce au début de la période 3 (avril 2013). Les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des muscles atteignent des valeurs minimales au mois de mai et juin 2013 (Fig. 26A et B). Ensuite, ils se stabilisent, mais avec une plus grande variabilité pour le $\delta^{15}\text{N}$. Le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des muscles sont significativement différents, quelles que soient les profondeurs, entre les années 2012 et 2013 pour les mois en commun : juin, juillet, août et septembre (Tableau 5). Le $\delta^{13}\text{C}$ est en moyenne plus élevé en 2012 par rapport à 2013 pour ces quatre mois ($\delta^{13}\text{C}_{\text{fond}} = -17,6 \pm 0,3\text{ ‰}$, $\delta^{13}\text{C}_{10\text{ cm}} = -17,6 \pm 0,4\text{ ‰}$ et $\delta^{13}\text{C}_{5\text{ m}} = -17,7 \pm 0,3\text{ ‰}$ pour les mois de juin, juillet, août et septembre 2012 ; $\delta^{13}\text{C}_{0\text{ cm}} = -18,5 \pm 0,2\text{ ‰}$, $\delta^{13}\text{C}_{10\text{ cm}} = -18,6 \pm 0,2\text{ ‰}$ et $\delta^{13}\text{C}_{5\text{ m}} = -18,6 \pm 0,3\text{ ‰}$ pour ces mêmes mois en 2013). Il en est de même pour le $\delta^{15}\text{N}$ ($\delta^{15}\text{N}_{0\text{ cm}} = 10,3 \pm 0,3\text{ ‰}$, $\delta^{15}\text{N}_{10\text{ cm}} = 10,4 \pm 0,3\text{ ‰}$ et $\delta^{15}\text{N}_{5\text{ m}} = 10,2 \pm 0,3\text{ ‰}$ pour les mois de juin, juillet, août et septembre 2012 ; $\delta^{15}\text{N}_{0\text{ cm}} = 9,1 \pm 0,5\text{ ‰}$, $\delta^{15}\text{N}_{10\text{ cm}} = 9,4 \pm 0,6\text{ ‰}$ et $\delta^{15}\text{N}_{5\text{ m}} = 9,6 \pm 0,4\text{ ‰}$ pour ces mêmes mois en 2013). Le $\delta^{13}\text{C}$ du muscle varie significativement en fonction de la profondeur (Tableau 5). Les échantillons prélevés à 5 m ont un $\delta^{13}\text{C}$ moyen significativement plus bas par rapport aux échantillons des autres profondeurs (Pairwise : $p < 0,05$ entre 5 m et 0 cm et $p < 0,01$ entre 5 m et 10 cm ; $\delta^{13}\text{C}_{0\text{ cm}} = -18,05 \pm 0,40\text{ ‰}$, $\delta^{13}\text{C}_{10\text{ cm}} = -18,01 \pm 0,50\text{ ‰}$, $\delta^{13}\text{C}_{5\text{ m}} = -18,22 \pm 0,43\text{ ‰}$). Le $\delta^{15}\text{N}$ des muscles ne varie pas significativement en fonction de la profondeur (Tableau 5).

Les rapports isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) dans la glande digestive des pétoncles noirs varient significativement et de manière importante dans le temps (Tableau 5, Fig. 26A et B). Le $\delta^{13}\text{C}$ des glandes digestives est compris entre $-25,2\text{ ‰}$ et $-18,7\text{ ‰}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ entre $5,4\text{ ‰}$ et $10,9\text{ ‰}$. Le $\delta^{13}\text{C}$ reste stable pendant la période 1 (juin 2012 à fin janvier 2013 ; Fig. 26A). Le $\delta^{15}\text{N}$ dans les glandes digestives est stable pendant la période 1 et lors de la première phase de l'expérience (juin 2012 à octobre 2012 ; Fig. 26B). Après la remise en place des casiers (fin novembre 2012), le $\delta^{15}\text{N}$ de la période 1 est significativement plus élevé que celui de la première phase de juin à fin octobre 2012 (t de Student : $t = -12,70$, ddl = 117, $p < 0,01$). Ensuite, le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des glandes digestives diminuent, plus rapidement que ceux des muscles, à partir de la période 2 (février 2013 ; Fig. 26A et B). Le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des glandes digestives atteignent un minimum début mai 2013 (période 3). Ensuite, ces valeurs remontent et se stabilisent vers début juillet pour le $\delta^{15}\text{N}$ et fin juillet 2013 pour le $\delta^{13}\text{C}$ (période 4 ; Fig. 26A et B). Le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ sont significativement plus bas en 2013 par rapport à 2012 pour les quatre mois en commun (juin, juillet, août et septembre) (Tableau 5). Il en est de même pour le $\delta^{15}\text{N}$ avec des valeurs significativement plus importantes en 2012 qu'en 2013 (Tableau 5).

Comme pour le muscle, le $\delta^{13}\text{C}$ dans les glandes digestives diffère significativement en fonction de la profondeur (Tableau 5), avec un $\delta^{13}\text{C}$ moyen plus bas pour les échantillons prélevés à 5 m par rapport aux autres profondeurs ($\delta^{13}\text{C}_{0\text{ cm}} = -21,2 \pm 0,9\text{ ‰}$, $\delta^{13}\text{C}_{10\text{ cm}} = -21,2 \pm 0,8\text{ ‰}$,

$\delta^{13}\text{C}_{5\text{m}} = -21,4 \pm 0,9 \text{ ‰}$). Cette différence est surtout visible lors de la phase de décroissance du $\delta^{13}\text{C}$ (période 2 ; Fig. 26A et B). Le $\delta^{15}\text{N}$ dans les glandes digestives ne varie pas significativement en fonction de la profondeur (Tableau 5). Le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ dans les glandes digestives sont significativement plus bas que ceux dans les muscles des pétoncles noirs (Tableau 5; moyenne $\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive}} (\pm \text{écart type}) = 3,2 \pm 0,7 \text{ ‰}$, moyenne $\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive}} = 2,1 \pm 1,1 \text{ ‰}$).

Moules

Le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des glandes digestives des moules sont significativement différents en fonction des trois périodes temporelles (ANOSIM : $R = 0,13$, $p < 0,05$ pour le $\delta^{13}\text{C}$, $R = 0,37$, $p < 0,01$ pour le $\delta^{15}\text{N}$; Fig. 26C et D). Le $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des muscles des moules ne sont pas significativement différents suivant ces périodes (ANOSIM : $R = -0,02$, $p = 0,65$ pour le $\delta^{13}\text{C}$, $R = -0,08$, $p = 0,93$ pour le $\delta^{15}\text{N}$).

Pendant la période allant de début février à fin juin 2013, le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ dans les muscles des moules ne varient pas significativement dans le temps (Tableau 5, Fig. 26C et D). Les valeurs sont comprises entre $-19,1$ et $-17,6 \text{ ‰}$ pour le $\delta^{13}\text{C}$, et entre $8,3$ et $10,2 \text{ ‰}$ pour le $\delta^{15}\text{N}$. Le $\delta^{13}\text{C}$ dans les muscles des moules prélevées au niveau « surface » est significativement plus bas que celui des moules prélevées au fond (Tableau 5). Ces différences restent cependant faibles : $\delta^{13}\text{C}_{0\text{cm}} = -18,1 \pm 0,3 \text{ ‰}$ et $\delta^{13}\text{C}_{\text{surface}} = -18,3 \pm 0,3 \text{ ‰}$. Le $\delta^{15}\text{N}$ des muscles ne varie pas significativement en fonction de la profondeur (Tableau 5). Le $\delta^{15}\text{N}$ moyen des muscles est de $9,3 \pm 0,4 \text{ ‰}$.

Le $\delta^{13}\text{C}$ dans les glandes digestives des moules ne varie pas significativement en fonction du temps et de la profondeur (Tableau 5, Fig. 26C). Les valeurs sont comprises entre $-22,4 \text{ ‰}$ et $-18,6 \text{ ‰}$ et la moyenne (\pm écart type) est de $-20,6 \pm 0,7 \text{ ‰}$. Toutefois, le $\delta^{13}\text{C}$ est plus bas pour les moules prélevées en surface par rapport à celles prélevées à 0 cm ($\delta^{13}\text{C}_{0\text{cm}} = -20,5 \pm 0,5 \text{ ‰}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{surface}} = -20,6 \pm 0,8 \text{ ‰}$). Les variations du $\delta^{15}\text{N}$ des glandes digestives des moules en fonction du temps sont significatives (Tableau 5). Le $\delta^{15}\text{N}$ diminue à partir de la période 2 (février à fin mars 2013), pour atteindre des valeurs minimales début mai 2013 (période 3 ; Fig. 26D). Les valeurs augmentent, par la suite, jusqu'à la fin de l'échantillonnage (fin juin 2013). Le $\delta^{15}\text{N}$ des glandes digestives des moules suit les mêmes variations que le $\delta^{15}\text{N}$ dans les glandes digestives des pétoncles noirs (Fig. 26B et D, corrélation de Spearman significative : $r = 0,67$; $p < 0,05$). Les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ dans les glandes digestives sont comprises entre $5,6 \text{ ‰}$ et $9,7 \text{ ‰}$. Le $\delta^{15}\text{N}$ dans les glandes digestives ne varie pas significativement en fonction de la profondeur (Tableau 5). Quelles que soient les profondeurs, les rapports isotopiques en carbone et azote dans les glandes digestives sont significativement plus bas que celui des muscles des moules (Tableau 5; moyenne $\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive}} = 2,0 \pm 0,6 \text{ ‰}$, moyenne $\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive}} = 2,2 \pm 0,9 \text{ ‰}$).

Comparaison de la dynamique des signatures isotopiques des deux espèces

Pour la période commune (février 2013 à fin juin 2013) et la profondeur commune (0 cm), le $\delta^{13}\text{C}$ des glandes digestives et le $\delta^{15}\text{N}$ des muscles diffèrent significativement entre les moules et les pétoncles noirs (Tableau 5). Le $\delta^{13}\text{C}$ des glandes digestives des moules est plus élevé que celui des glandes digestives des pétoncles noirs, surtout entre mai 2013 et mi-juin 2013 ($\delta^{13}\text{C}_{\text{moules}} = -20,2 \pm 0,5 \text{ ‰}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{pétoncles noirs}} = -21,9 \pm 0,6 \text{ ‰}$), alors que le $\delta^{15}\text{N}$ dans les muscles des moules est plus bas que celui des pétoncles noirs ($\delta^{15}\text{N}_{\text{moules}} = 9,3 \pm 0,4 \text{ ‰}$, $\delta^{15}\text{N}_{\text{pétoncles noirs}} = 9,6 \pm 0,7 \text{ ‰}$). Le $\delta^{13}\text{C}$ des muscles et le $\delta^{15}\text{N}$ dans les glandes digestives ne sont pas significativement différents entre les moules et les pétoncles noirs (Tableau 5).

3.1. $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ dans les glandes digestives et les muscles des moules suivant un gradient bathymétrique et suivant l'exposition nord-sud

Les muscles des moules prélevées au fond sont plus appauvries en ^{13}C et ^{15}N pour celles en exposition nord que pour celles exposées au sud (Tableau 6). Pour les autres profondeurs (milieu et surface), ces différences en fonction de l'exposition ne sont pas observées (Tableau 6). De plus, les rapports isotopiques sont semblables entre les muscles des moules prélevées au milieu du pilier et ceux des moules prélevées en surface (Tableau 6). Le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ dans les muscles ne varient pas significativement en fonction de la profondeur (Kruskal-Wallis : $K = 1,34$, $\text{ddl} = 2$, $p = 0,51$ pour le $\delta^{13}\text{C}$, $K = 3,31$, $\text{ddl} = 2$, $p = 0,19$ pour le $\delta^{15}\text{N}$). Il en est de même pour l'exposition nord ou sud (Welch : $We = 1,90$, $\text{ddl} = 14,30$, $p = 0,08$ pour le $\delta^{13}\text{C}$, t Student : $t = 1,12$, $\text{ddl} = 19$, $p = 0,28$).

Les glandes digestives de ces moules ont des rapports isotopiques qui varient plus fortement que ceux des muscles en fonction de la profondeur et de l'exposition sur le pilier. Comme pour le muscle, les glandes digestives des moules prélevées au fond et au nord ont un $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ plus bas que les glandes digestives des moules prélevées au fond et au sud (Tableau 6). Cette différence est également observée dans les glandes digestives des moules échantillonnées au milieu, mais avec une différence moindre par rapport aux moules du fond (Tableau 6). Ces différences ne sont pas observées pour les moules de surface (Tableau 6). Le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des glandes digestives ne varient pas significativement en fonction de la profondeur (Kruskal-Wallis : $K = 0,81$, $\text{ddl} = 2$, $p = 0,67$ pour le $\delta^{13}\text{C}$, $K = 3,31$, $\text{ddl} = 2$, $p = 0,19$ pour le $\delta^{15}\text{N}$). Le $\delta^{13}\text{C}$ dans les glandes digestives diffère significativement en fonction de l'exposition (t Student : $t = 2,57$, $\text{ddl} = 19$, $p < 0,05$) avec un $\delta^{13}\text{C}$ en moyenne plus élevé pour l'exposition sud ($\delta^{13}\text{C} = -20,04 \pm 0,57 \text{ ‰}$) par rapport à celui des moules échantillonnées en exposition nord ($\delta^{13}\text{C} = -20,57 \pm 0,37 \text{ ‰}$). Cette différence n'est pas visible dans le $\delta^{15}\text{N}$ des glandes digestives (Wilcoxon : $Wi = 83$, $p = 0,052$). Le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des glandes digestives sont significativement plus bas de $2,5 \pm 0,5 \text{ ‰}$ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et de $2,7 \pm 0,6 \text{ ‰}$ pour le $\delta^{15}\text{N}$ par rapport aux rapports isotopiques dans les muscles ($p < 0,05$ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et $p < 0,05$ pour le $\delta^{15}\text{N}$, quelles que soient les profondeurs et expositions des moules).

Tableau 5 : Comparaison des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des glandes digestives et des muscles des pétoncles noirs *M. varia* et des moules *Mytilus sp.* *F* : statistique du test de l'ANOVA. *K* : statistique du test de Kruskal-Wallis. *t* : statistique du test de Student. *We* : statistique du test de Welch. *Wi* : statistique du test de Wilcoxon. *ddl* : le nombre de degré de libertés. *p* : probabilité que la différence observée soit due au hasard.

	valeur statistique	ddl	p
$\delta^{13}\text{C}$			
Pétoncles noirs			
$\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}} \times \text{temps}$	$K = 187,72$	29	< 0,01
$\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}} \times \text{profondeur}$	$F = 11,27$	2	< 0,01
$\delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive}} \times \text{temps}$	$K = 173,18$	29	< 0,01
$\delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive}} \times \text{profondeur}$	$K = 6,21$	2	< 0,05
$\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle 0 cm}} \times \delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive 0 cm}}$	$We = 28,68$	109,29	< 0,01
$\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle 10 cm}} \times \delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive 10 cm}}$	$We = 32,56$	153,10	< 0,01
$\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle 5 m}} \times \delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive 5 m}}$	$Wi = 8457$		< 0,01
$\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle 0 cm 2012}} \times \delta^{13}\text{C}_{\text{muscle 0 cm 2013}}$	$t = 9,11$	29	< 0,01
$\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle 10 cm 2012}} \times \delta^{13}\text{C}_{\text{muscle 10 cm 2013}}$	$t = 8,92$	32	< 0,01
$\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle 5 m 2012}} \times \delta^{13}\text{C}_{\text{muscle 5 m 2013}}$	$t = 10,26$	40	< 0,01
$\delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive 0 cm 2012}} \times \delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive 0 cm 2013}}$	$Wi = 227$		< 0,01
$\delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive 10 cm 2012}} \times \delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive 10 cm 2013}}$	$t = 3,98$	32	< 0,01
$\delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive 5 m 2012}} \times \delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive 5 m 2013}}$	$Wi = 398$		< 0,01
Moules			
$\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}} \times \text{temps}$	$F = 0,45$	9	0,51
$\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}} \times \text{profondeur}$	$t = 2,07$	59	< 0,05
$\delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive}} \times \text{temps}$	$F = 2,90$	9	0,09
$\delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive}} \times \text{profondeur}$	$K = 3,10$	1	0,08
$\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle 0 cm}} \times \delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive 0 cm}}$	$We = 16,82$	40,1	< 0,01
$\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle surface}} \times \delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive surface}}$	$Wi = 1203$		< 0,01
comparaison entre les moules et les pétoncles noirs pour les profondeurs et périodes communes			
$\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle pétoncles 0 cm}} \times \delta^{13}\text{C}_{\text{muscle moules 0 cm}}$	$t = -1,58$	56	0,12
$\delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive pétoncles 0 cm}} \times \delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive moules 0 cm}}$	$t = -10,73$	53	< 0,01
$\delta^{15}\text{N}$			
Pétoncles noirs			
$\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle}} \times \text{temps}$	$K = 132,22$	29	< 0,01
$\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle}} \times \text{profondeur}$	$K = 1,13$	2	0,57
$\delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive}} \times \text{temps}$	$K = 225,37$	29	< 0,01
$\delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive}} \times \text{profondeur}$	$K = 0,12$	2	0,94
$\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle 0 cm}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive 0 cm}}$	$Wi = 6207,5$		< 0,01
$\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle 10 cm}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive 10 cm}}$	$Wi = 8384,5$		< 0,01
$\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle 5 m}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive 5 m}}$	$We = 16,88$	124,61	< 0,01
$\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle 0 cm 2012}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{muscle 0 cm 2013}}$	$We = 8,16$	16,34	< 0,01
$\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle 10 cm 2012}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{muscle 10 cm 2013}}$	$We = 5,66$	19,37	< 0,01
$\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle 5 m 2012}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{muscle 5 m 2013}}$	$T = 5,16$	40	< 0,01
$\delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive 0 cm 2012}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive 0 cm 2013}}$	$We = 6,64$	30,41	< 0,01
$\delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive 10 cm 2012}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive 10 cm 2013}}$	$t = 8,38$	32	< 0,01
$\delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive 5 m 2012}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive 5 m 2013}}$	$Wi = 377,5$		< 0,01
Moules			
$\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle}} \times \text{temps}$	$K = 13,61$	9	0,14
$\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle}} \times \text{profondeur}$	$t = 0,009$	59	0,99
$\delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive}} \times \text{temps}$	$F = 13,52$	9	< 0,01
$\delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive}} \times \text{profondeur}$	$K = 0,24$	1	0,63
$\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle 0 cm}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive 0 cm}}$	$We = 10,86$	34,28	< 0,01
$\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle 5 m}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive 5 m}}$	$Wi = 1154$		< 0,01
comparaison entre les moules et les pétoncles noirs pour les profondeurs et périodes communes			
$\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle pétoncles 0 cm}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{muscle moules 0 cm}}$	$We = 2,11$	49,62	< 0,05
$\delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive pétoncles 0 cm}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive moules 0 cm}}$	$Wi = 323,5$		0,21

En gras : valeurs significatives au seuil $\alpha = 0,05$

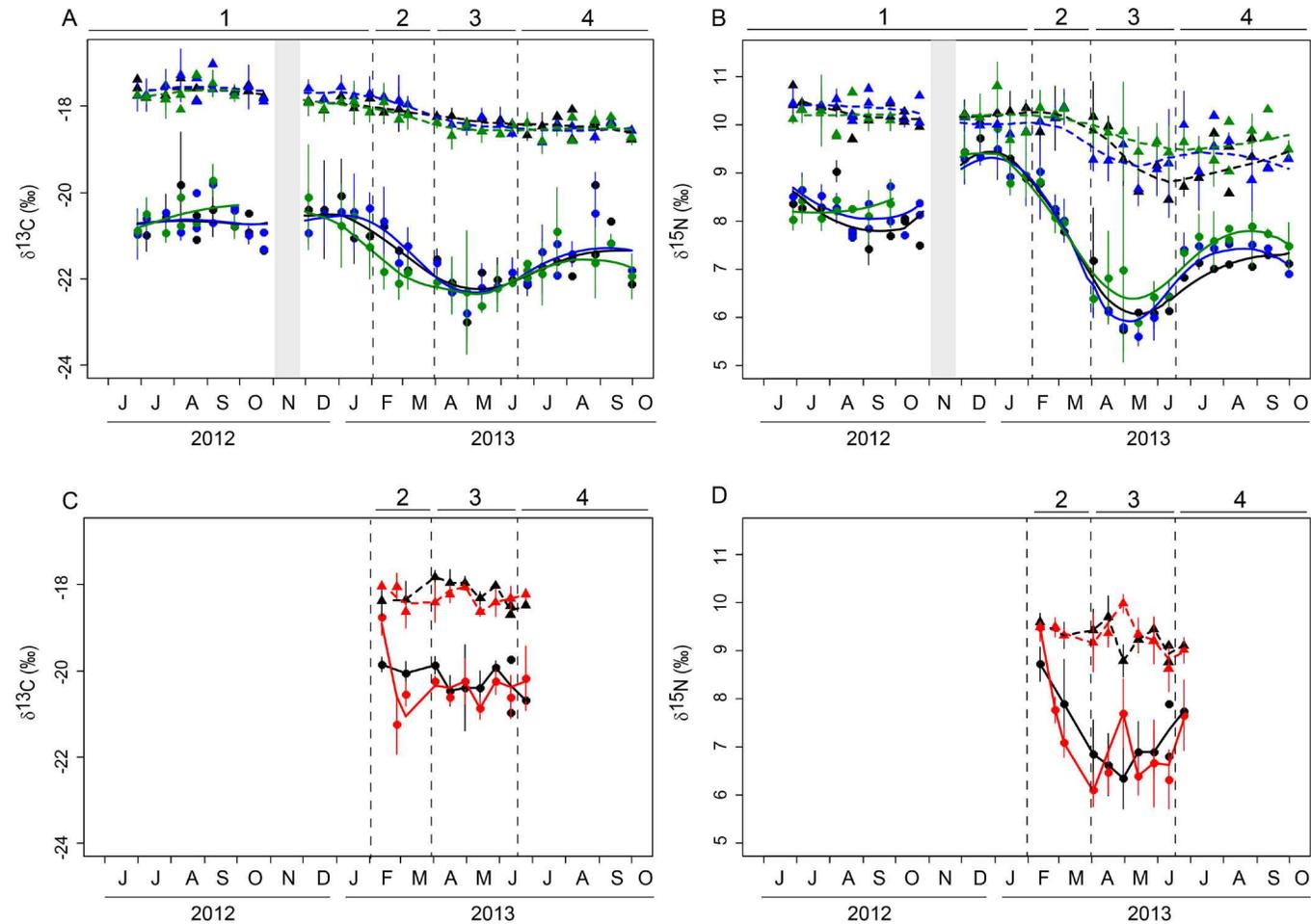


Fig. 26 : $\delta^{13}\text{C}$ (A) et $\delta^{15}\text{N}$ (B) (\pm écart type) dans le muscle (triangle) et la glande digestive (cercle) des pétoncles noirs, $\delta^{13}\text{C}$ (C) et $\delta^{15}\text{N}$ (D) (\pm écart type) dans le muscle (triangle) et la glande digestive (cercle) des moules. Le $\delta^{13}\text{C}$ des glandes digestives est corrigé d'après les équations 3 et 4. Le rectangle gris indique la remise en place des casiers à pétoncles. Noir : pétoncles noirs et moules à 0 cm et au fond. Bleu : pétoncles noirs à 10 cm. Vert : pétoncles noirs à 5 m du sédiment. Rouge : moules du niveau « surface ». Traits pleins : lissage temporel sur les données des glandes digestives. Traits pointillés : lissage temporel sur les données des muscles. Les numéros indiquent les différentes périodes temporelles.

Cependant, les variations précédemment décrites, peuvent être dues à des différences de taille entre les moules. Des régressions linéaires positives et significatives existent entre le $\delta^{13}\text{C}$ du muscle et la longueur antéro-postérieure de la coquille ($\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}} = 0,27 \times \text{taille} - 19,91$, $R^2_{\text{adj}} = 0,74$, $p < 0,01$), pour la glande digestive ($\delta^{13}\text{C}_{\text{glande digestive}} = 0,15 \times \text{taille} - 21,27$, $R^2_{\text{adj}} = 0,15$, $p < 0,05$) et entre le $\delta^{15}\text{N}$ et la taille pour le muscle ($\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle}} = 0,27 \times \text{taille} + 7,37$, $R^2_{\text{adj}} = 0,48$, $p < 0,01$) et pour la glande digestive ($\delta^{15}\text{N}_{\text{glande digestive}} = 0,34 \times \text{taille} + 4,24$, $R^2_{\text{adj}} = 0,32$, $p < 0,01$). Les longueurs antéro-postérieures des coquilles de moules sont minimales pour les moules prélevées au fond et au nord (moyenne de taille en cm \pm écart type : $3,2 \pm 0,2$ cm) et maximales pour les moules du fond et du sud ($8,3 \pm 0,4$ cm). Les moules des autres profondeurs ont des tailles intermédiaires (taille_{milieu nord} = $7,2 \pm 0,6$ cm, taille_{milieu sud} = $6,0 \pm 0,5$ cm, taille_{surface nord} = $5,9 \pm 1,0$ cm et taille_{surface sud} = $6,8 \pm 0,5$ cm). La correction des rapports isotopiques à partir des relations linéaires ci-dessus ne modifient pas les tendances générales décrites dans les deux paragraphes précédents.

Tableau 6 : Moyenne (\pm écart type) du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ dans les muscles et les glandes digestives des moules *Mytilus sp.* prélevées le 4 avril 2013 à différentes profondeurs et expositions sur un pilier à Lanvéoc. Le nombre d'individu pris en compte est indiqué entre parenthèses.

		muscle		glande digestive	
		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
fond	nord	$-19,18 \pm 0,04$ (3)	$7,92 \pm 0,47$ (3)	$-20,84 \pm 0,45$ (3)	$5,20 \pm 0,04$ (3)
	sud	$-17,65$ et $-17,98$	$9,94$ et $9,14$	$-19,22$ et $-20,04$	$8,48$ et $6,19$
milieu	nord	$-18,00 \pm 0,34$ (4)	$9,25 \pm 0,19$ (4)	$-20,42 \pm 0,32$ (4)	$6,23 \pm 0,53$ (4)
	sud	$-18,10 \pm 0,23$ (4)	$9,41 \pm 0,31$ (4)	$-19,88 \pm 0,65$ (4)	$7,03 \pm 1,10$ (4)
surface	nord	$-18,21 \pm 0,39$ (4)	$9,37 \pm 0,36$ (4)	$-20,53 \pm 0,32$ (4)	$6,27 \pm 0,43$ (4)
	sud	$-18,06 \pm 0,32$ (4)	$8,88 \pm 0,25$ (4)	$-20,40 \pm 0,38$ (4)	$6,33 \pm 0,52$ (4)

4. Discussion

4.1. Variabilité des rapports isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) dans la MOPS et le biofilm

Variations saisonnières du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS prélevée à 5 m

La matière organique particulaire (MOPS) est composée d'un mélange de matériel vivant et détritique (phytoplancton, microphytobenthos, bactéries, zooplancton, détritiques d'origine terrestre, d'eau douce ou marine ...). L'abondance de ces différents constituants peut varier au cours du temps (voir Chapitre I). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS prélevée (entre $-29,7$ et $-20,4$ ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et entre $1,4$ et $8,5$ ‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$) sont dans les gammes de valeurs

de la MOPS observées en rade de Brest (Lorrain et al. 2002; Marchais et al. 2013 ; « Service d'Observation en Milieu Littoral, INSU-CNRS, station de Sainte-Anne du Portzic » :<http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/>).

De précédentes études effectuées en zone côtière de la mer Baltique (Suède) et dans la baie de Seine (France), ont observé des tendances saisonnières au niveau du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS, en relation avec le développement phytoplanctonique. Cela consistait notamment à une augmentation des rapports isotopiques lors des blooms (Rolff 2000; Savoye et al. 2003). Lors de l'échantillonnage à Lanvéoc, les blooms de microalgues (*Chaetoceros* sp.) ont eu lieu principalement au mois de juillet 2012 et 2013 (Chapitre I). La MOPS prélevée à 5 m du sédiment a un $\delta^{13}\text{C}$ maximal lors de ces deux périodes ($\delta^{13}\text{C} = -20,4$ le 6 juillet 2012 et $\delta^{13}\text{C} = -21,9$ le 9 juillet 2013 au lieu d'une moyenne de $-23,0 \pm 0,7$ ‰ le reste de l'année). Ces signatures isotopiques sont probablement le reflet de celles des diatomées pélagiques qui représentent plus de 90 % de l'abondance relative des diatomées, celles-ci étant majoritaires dans la MOPS à ces deux dates (plus de 70 % de l'abondance relative des algues, Fig. 14 et Fig. 15). Le $\delta^{13}\text{C}$ de cette MOPS semble principalement sous l'influence de l'abondance des diatomées pélagiques tout au long de l'année car il existe une corrélation positive significative entre les variations du $\delta^{13}\text{C}$ et celles de l'abondance des diatomées pélagiques. De plus, le rapport C/N est en moyenne de $6,1 \pm 0,8$ pour cette profondeur, indiquant que la MOPS est composée majoritairement de phytoplancton frais (Brzezinski 1985; Montagnes et al. 1994; Savoye et al. 2003). Lors des périodes de bloom, la croissance rapide de ces diatomées induit un enrichissement en ^{13}C de ces algues (Fry et Wainright 1991). La concentration en carbone inorganique dissous (CID) peut aussi devenir limitante, réduisant le fractionnement isotopique entre le CID et les microalgues, augmentant le $\delta^{13}\text{C}$ des algues (Rau et al. 1989; Gu et al. 2006). Après les blooms estivaux, le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS diminue jusqu'à atteindre un minimum début septembre 2012 ($\delta^{13}\text{C} = -23,9$ ‰). A cette même date, la quantité de flagellés et de ciliés (principalement *Prorocentrum* sp.) était abondante dans la MOPS à 5 m du sédiment (Fig. 13 et Fig. 14). Gearing et al. (1984) ont montré que les microflagellés pouvaient avoir un $\delta^{13}\text{C}$ environ 2 ‰ plus bas que celui des diatomées. Pendant toute la durée de notre échantillonnage, la MOPS à 5 m du sédiment semble provenir majoritairement du domaine marin car le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS se trouve dans les gammes de valeurs des algues marines (entre -24 et -19 ‰, alors que les algues d'eau douce ont un $\delta^{13}\text{C}$ plus proche de -45 à -30 ‰ ; Peterson et Fry 1987; Vuorio et al. 2006).

Variations saisonnières du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS prélevée à 0, 1, 3, 6 et 10 cm

La tendance saisonnière du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS, liée à la production primaire, n'est pas observée pour les échantillons prélevés à proximité immédiate du sédiment (0, 1, 3, 6 et 10 cm). Le $\delta^{13}\text{C}$ présente des variations temporelles plus importantes pour ces profondeurs, avec une gamme de variation annuelle de 7,7 ‰. Une telle gamme de variation dans le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS a déjà été observée par Rolff (2000) dans la mer Baltique (7,2 ‰) et par Gu et al. (2006) dans un lac en Floride (6 ‰). Cependant, dans ces études, des variations saisonnières ont pu être soulignées, en lien avec la production primaire. A Lanvéoc (rade de Brest), le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS du fond présente

des variations brusques et importantes à certaines dates (le 6 juillet 2012, le 26 septembre 2012 et le 26 février 2013 ; Fig. 24), qui semblent déconnectées de celles de la MOPS à 5 m entre juin 2012 et avril 2013.

Un appauvrissement en ^{13}C dans la MOPS peut être dû à un changement d'espèce dominante (Gearing et al. 1984; Vuorio et al. 2006). Cependant, la composition spécifique de la MOPS est peu différente en fonction de la profondeur (Chapitre I). Le 6 juillet 2012, la MOPS était dominée par une diatomée pélagique *Chaetoceros* sp. sur toute la hauteur de la colonne d'eau échantillonnée (Chapitre I). Une différence dans l'abondance relative des algues entre les prélèvements effectués près du fond et celui à 5 m du sédiment a été observée le 26 février 2013 (Fig. 14) : les diatomées ont une abondance relative plus importante près du fond. Mais, le $\delta^{13}\text{C}$ des diatomées est en général plus élevé que celui des autres types d'algues (Gearing et al. 1984; Fry et Wainright 1991). Cette hypothèse semble donc peu plausible.

La présence de bactéries dans la MOPS peut également faire diminuer le $\delta^{13}\text{C}$ car le $\delta^{13}\text{C}$ des bactéries peut varier de -27,4 à -11,5 ‰ suivant le substrat (Coffin et al. 1989). Les bactéries sont surtout abondantes à l'interface eau-sédiment où elles recyclent la matière organique qui sédimente. Le rapport C/N des bactéries est compris entre 3 et 6 (Savoie et al. 2003). Or, dans notre étude, le rapport C/N covarie significativement et négativement avec le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS pour les prélèvements près du fond (Tableau 3) ; c'est-à-dire que lorsque le $\delta^{13}\text{C}$ diminue fortement, le C/N augmente rapidement jusqu'à des valeurs de 13 pour le 6 juillet 2012 (Fig. 24). Les bactéries n'ont pas pu être dénombrées dans les échantillons de la MOPS par microscopie inversée. L'abondance des bactéries dans la MOPS pourrait être déterminée à l'aide d'un microscope à épifluorescence (protocole décrit par exemple par Fischer et al. 2002) ou par cytométrie en flux (Belzile et al. 2008; Doiron et al. 2012).

Les apports terrestres ou des rivières peuvent induire une diminution rapide du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS puisque ces matières d'origine terrestre ou d'eau douce ont des signatures isotopiques proches de -30 ‰ (-30 ‰ pour la matière terrestre et -26 ‰ pour la matière fluviale dans l'estuaire du Schelde, Pays-Bas, Middelburg et Nieuwenhuize 1998 ; inférieur à -26 ‰ pour la MOPS en eau douce dans la Gironde, France, Savoie et al. 2012). Ces apports terrestres ont en général un rapport C/N supérieur à 12 (Savoie et al. 2003). Le rapport C/N dans la MOPS prélevée à Lanvéoc se rapproche de 12 lorsque le $\delta^{13}\text{C}$ diminue fortement (Fig. 24). Gu et al. (2006) ont noté qu'après de fortes pluies, les apports terrestres pouvaient expliquer les changements épisodiques du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS dans un lac. Dans notre étude, le maximum de précipitations sur trois cycles de marée au moment de l'échantillonnage ne semble pas être en relation avec les variations du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS du fond (pas de corrélation significative entre ces deux). En revanche, l'Aulne pourrait apporter de la matière appauvrie en ^{13}C , pouvant expliquer la forte diminution du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS du fond à la fin février 2013 après un débit maximal de l'Aulne le 30 janvier 2013 (Fig. 24 et Fig. 12). Pour les autres dates, cette explication semble moins plausible car les débits de l'Aulne étaient faibles (Fig. 12).

L'hydrodynamisme (vent et courant) induisant le mélange d'une partie de la colonne d'eau peut expliquer une part de la variation du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS du fond. En effet, il existe une corrélation significative entre les variations du $\delta^{13}\text{C}$ et celles de la vitesse moyenne du vent, et le coefficient de marée était très important le 6 juillet 2012 (97) et le 26 février 2013 (93) coïncidant avec des fortes diminutions du $\delta^{13}\text{C}$ (Fig. 12 et Fig. 24). Les forts brassages liés à l'hydrodynamisme remettent probablement en suspension du sédiment contenant une quantité de carbone non négligeable (le COP est inversement corrélé au $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS) et contenant des débris. Les débris sont de la matière organique plutôt appauvrie en ^{13}C (Goñi et al. 2009). Goñi et al. (2009) ont observé le même phénomène dans la baie de Winyah (Caroline du Sud, Etats-Unis) où les particules sédimentaires (rapport C/N élevé et $\delta^{13}\text{C}$ bas) sont mises en suspension par l'effet conjoint d'un faible débit de la rivière et d'un vent orienté sud-ouest. Ils ont également montré que les marées de printemps (fort coefficient) favorisaient la mise en suspension du sédiment. Le $\delta^{13}\text{C}$ du sédiment n'a pas été mesuré mais cette valeur pourrait être utile pour confirmer ou infirmer l'hypothèse de mise en suspension de particules sédimentaires.

La production primaire benthique et pélagique peut également expliquer les variations du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS du fond (corrélations significatives entre l'abondance de ces microalgues et le $\delta^{13}\text{C}$) : lorsque l'abondance des producteurs primaires augmente, la MOPS s'enrichit en ^{13}C si la mise en suspension du sédiment n'est pas trop intense. Par exemple, à la mi-octobre 2012, le coefficient de marée était très faible (30) ainsi que la vitesse moyenne du vent et les $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS du fond avaient des valeurs similaires à celle de la MOPS à 5 m (Fig. 24). La production benthique des zones adjacentes pourrait également expliquer les diminutions ponctuelles du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS. Par exemple, des bancs de maërl sont situés à proximité de la zone échantillonnée (Grall com. pers.). Les algues rouges dominent la biomasse des macroalgues sur ces écosystèmes et des morceaux de ces algues peuvent être détachés puis emportés par les courants appauvrissant le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP (le $\delta^{13}\text{C}$ de ces macroalgues étant proche de -30‰ ; Grall et al. 2006).

En conclusion, le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS n'est pas homogène sur toute la colonne d'eau et n'est pas soumis aux facteurs qui influencent les variations temporelles du rapport isotopique. A 5 m du sédiment, les variations du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS sont liées uniquement aux variations de la production primaire pélagique. Pour la MOPS prélevée près du fond, le $\delta^{13}\text{C}$ semble modulé par un effet antagoniste entre les phénomènes de suspension du sédiment qui appauvrissent en ^{13}C et l'effet de la production primaire benthique et pélagique apportant du matériel enrichi en ^{13}C , notamment par les algues benthiques (France 1995).

Variations saisonnières du $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS

Les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS sont dans la gamme des valeurs observées en rade de Brest (Lorrain et al. 2002; Marchais et al. 2013; Mortillaro et al. 2014). Les variations temporelles du $\delta^{15}\text{N}$ dans la MOPS semblent plus délicates à expliquer que celles du $\delta^{13}\text{C}$ à cause du faible pourcentage

d'azote dans les échantillons ($5,8 \pm 2,5$ %). Elles ne suivent pas les variations temporelles du $\delta^{13}\text{C}$ quelles que soient les profondeurs (Tableau 3 et Fig. 24). Le $\delta^{15}\text{N}$ augmente au cours de la période hivernale, principalement pour les échantillons d'eau prélevés à l'interface eau-sédiment (Fig. 24). Le débit de l'Aulne augmente pendant cette période, enrichissant en azote inorganique la rade de Brest (Fig. 12). Les concentrations en nitrate dans l'Aulne, en période hivernale, sont environ 20 fois plus importantes que celles qui sont mesurées à la station SOMLIT à la sortie de la rade de Brest (Fig. 12). Ces apports d'azote sont d'origine terrestre et anthropique (agriculture principalement ; Treguer et Queguiner 1989; Chauvaud et al. 2000), enrichis en ^{15}N , augmentant le $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS (McClelland et al. 1997; Vizzini et al. 2005; Dolenc et al. 2011; Mortillaro et al. 2014). Ces apports azotés de l'Aulne sont également visibles dans les prélèvements à 5 m du sédiment le 30 janvier 2013, avec une augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS coïncidant avec un débit maximal de l'Aulne (Fig. 12 et Fig. 24).

Variations du $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS en fonction de la profondeur

Les échantillons prélevés au niveau de l'interface eau-sédiment sont appauvris en ^{15}N par rapport à ceux de la colonne d'eau. Le $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS est un indicateur des sources d'azote (principalement le nitrate et l'ammonium) incorporées par les producteurs primaires (York et al. 2007; Syväranta et al. 2008; Kumar et al. 2011). Cette différence est plus importante en période estivale et automnale (Fig. 24) et pourrait être expliquée par une assimilation, par les producteurs primaires, de sources azotées différentes suivant la profondeur. A l'interface eau-sédiment, la matière organique ayant sédimenté (provenant du phytoplancton notamment) peut être recyclée par les microhétérotrophes (bactéries par exemple), produisant entre autres du nitrate par nitrification. Ces recyclages de matière ont lieu principalement en été et en automne en rade de Brest (Souchu 1986; Treguer et Queguiner 1989). Le nitrate nouvellement produit par nitrification a un $\delta^{15}\text{N}$ bas (Mariotti et al. 1981; Horrigan et al. 1990; Altabet et al. 1991; Voss et al. 1997; Lehmann et al. 2004) et peut ensuite être assimilé par les producteurs primaires composant la MOPS. D'autres auteurs indiquent cependant que le $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS augmente lors de recyclage intensif de la matière organique (De Brabandere et al. 2002; Kumar et al. 2011). Le fractionnement isotopique peut être une source d'explication des différences de $\delta^{15}\text{N}$ observées dans la MOPS en fonction de la profondeur. A 5 m du sédiment, le $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS est plus élevé, probablement à cause d'un fractionnement moins important en relation avec une quantité d'azote inorganique plus faible après les blooms de phytoplancton (Cifuentes et al. 1988; Savoye et al. 2003; Syväranta et al. 2008). A l'interface eau-sédiment, le fractionnement isotopique plus important, sélectionnant préférentiellement l'isotope léger (^{14}N), peut être associé à des concentrations en nutriments plus élevées au niveau du sédiment. Ces hypothèses n'ont pas pu être vérifiées dans notre étude car les concentrations des nutriments azotés n'ont pas été mesurées aux différentes profondeurs et dans le sédiment.

Variations du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ dans le biofilm en fonction de la profondeur et de l'exposition nord-sud

Le biofilm, présent sur les plaques (sur quatre mois d'expérimentation), est composé de particules différentes (quantité et qualité) suivant la profondeur. Les algues présentent un gradient décroissant d'abondance du fond vers la surface, visible à l'œil nu (Fig. 27) ; ce gradient est aussi présent au niveau de la quantité de chlorophylle *a* (Fig. 25). Le rapport C/N du biofilm prélevé au fond et au milieu est proche de 6, indiquant la présence d'algues fraîches (Brzezinski 1985; Savoye et al. 2003), en grande majorité des diatomées benthiques (*Cocconeis* sp., *Fragilaria* sp., *Navicula* sp. et *Nitzschia* sp. ; Tableau 4). Le $\delta^{13}\text{C}$ du biofilm appuie cette observation puisque les valeurs (environ -18,5 ‰ pour le fond sud, milieu nord et milieu sud ; Fig. 25) sont similaires à celles observées pour du microphytobenthos (France 1995; Riera et Richard 1996; Lefebvre et al. 2009b). Le rapport C/N pour l'échantillon en surface est plus élevé (environ 7) mais reste tout de même dans la gamme de valeurs habituellement retrouvée pour des algues fraîches. Le $\delta^{13}\text{C}$ de cet échantillon (-24,3 ‰) pourrait indiquer la présence de cellules phytoplanctoniques (contenues dans l'eau de mer au moment du prélèvement) car les valeurs sont similaires à celles trouvées dans la MOPS (Fig. 24; France 1995). Toutefois, le biofilm en surface pousse dans les mêmes conditions que les cellules phytoplanctoniques, c'est-à-dire dans les couches d'eau turbulente permettant de maintenir une faible résistance à la diffusion du carbone à travers la cellule et ainsi de maintenir un appauvrissement en ^{13}C (France 1995). L'environnement des microalgues semble donc être un facteur déterminant dans leur signature isotopique.

La différence de l'abondance de microalgues du fond vers la surface peut paraître étonnante puisque la quantité de lumière utile à la photosynthèse (PAR) diminue avec la profondeur (Fig. 11 ; Chatterjee et al. 2013) et favoriserait donc le développement des microalgues photosynthétiques plutôt vers l'interface air-eau. La plaque de Plexiglas® en surface a été placée au niveau intertidal, qui est une zone turbulente soumise au courant de marée, ne favorisant probablement pas le développement des microalgues benthiques qui peuvent être mises en suspension par les mouvements de la marée (Takai et al. 2004). De plus, les diatomées benthiques semblent capables de pousser dans des conditions de lumière très faible (Cahoon 1999). En effet, il a été montré sur une vasière de la baie de Marennes-Oléron une photoacclimation saisonnière du microphytobenthos (Blanchard et Cariou-Le Gall 1994).

Le biofilm ne présente pas de tendance générale en fonction de l'exposition nord ou sud sur toutes les profondeurs échantillonnées, quels que soient les paramètres testés (chlorophylle *a*, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et rapport C/N). L'hypothèse de départ était que sur le côté sud du pilier, le biofilm aurait une biomasse plus importante par rapport à celui du côté nord, l'irradiance PAR étant probablement plus importante au sud qu'au nord (données non mesurées). Huggins et al. (2004) ont observé cette différence lors d'une expérience in situ dans le lac Saint-Pierre (Canada). Dans notre étude, les seules différences (au niveau du $\delta^{15}\text{N}$ principalement ; Fig. 25) semblent plutôt dues à la présence de bactéries sur les plaques placées au fond côté nord et au milieu côté sud. En

effet, le rapport C/N est plus bas pour le biofilm de ces plaques ; les valeurs sont indicatrices de la présence possible de bactéries (un rapport C/N entre 3 et 6 pour les bactéries ; Fagerbakke et al. 1996; Savoye et al. 2003). La présence de bactéries pourrait expliquer les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ très élevées sur ces deux plaques (corrélation significative et négative entre le rapport C/N et le $\delta^{15}\text{N}$). Un $\delta^{15}\text{N}$ élevé est souvent le signe de la dégradation de la matière organique par les bactéries et/ou de la dénitrification (Voss et al. 1997; Lehmann et al. 2004). La présence de bactéries sur les plaques pourrait également expliquer la différence entre le nord et le sud au niveau du $\delta^{13}\text{C}$ des plaques du fond puisque les bactéries peuvent avoir un $\delta^{13}\text{C}$ hautement variable suivant leur source de carbone (Coffin et al. 1989). Cette hypothèse n'a pas pu être vérifiée lors du comptage sous microscope optique inversé.

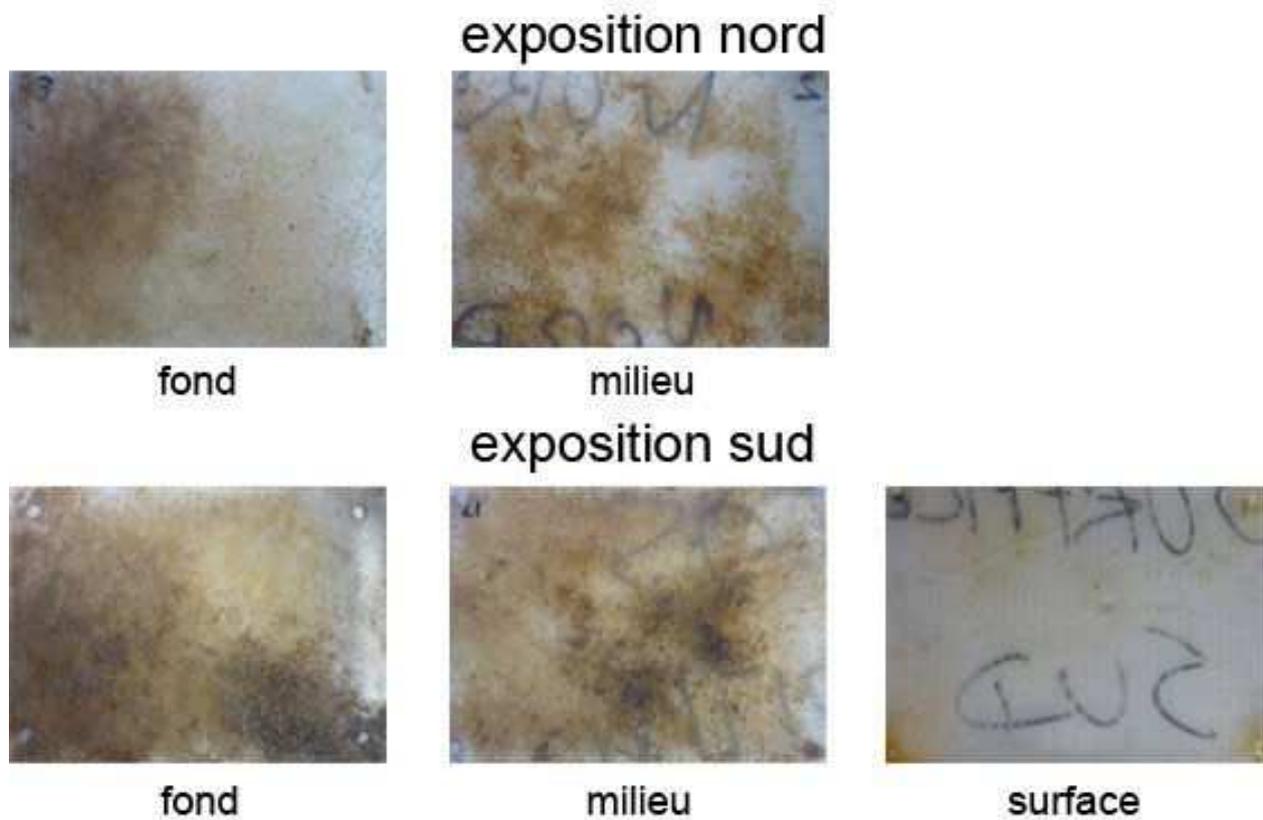


Fig. 27 : Photographies des plaques de Plexiglas® contenant le biofilm, posées pendant quatre mois sur un pilier à Lanvéoc à différentes profondeurs (fond et milieu en zone subtidale et surface en zone intertidale) et à différentes expositions (nord et sud).

4.2. Rapports isotopiques des consommateurs primaires benthiques (*Mimachlamys varia* et *Mytilus* sp.)

Méthode pour estimer des signatures isotopiques des sources assimilées par le pétoncle noir et la moule

Les rapports isotopiques en carbone et azote dans les tissus des consommateurs sont en partie le reflet des signatures isotopiques des sources de nourriture assimilées (DeNiro et Epstein 1978; DeNiro et Epstein 1981; Fry 2006). L'enrichissement en isotope lourd (^{13}C et ^{15}N), communément admis dans la littérature, dans les tissus des consommateurs par rapport aux sources est d'environ 1 ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ (DeNiro et Epstein 1978; Yokoyama et al. 2005) et de 3 à 4 ‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$ (DeNiro et Epstein 1981; Minagawa et Wada 1984). Cependant, ces valeurs de fractionnement ont été calculées majoritairement sur des organismes terrestres. Or, elles peuvent varier suivant les espèces et leur mode d'alimentation (Vander Zanden et Rasmussen 2001; Vanderklift et Ponsard 2003; Caut et al. 2009). Afin de retrouver la valeur isotopique potentielle des sources de nourriture assimilées, les valeurs de fractionnement utilisées dans ce travail sont celles calculées à partir du modèle DIB (Dynamic Isotope Budget) appliqué à l'ensemble des tissus de l'huître creuse *Crassostrea gigas* (Emmery et al. 2011). Elles sont comprises entre 1,85 et 3,01 ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et entre 2,94 et 5,46 ‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$. La gamme de ces valeurs inclut les modifications de fractionnement dues à la quantité de nourriture et à la masse de l'organisme (Emmery et al. 2011). De plus, elles encadrent les valeurs de fractionnement calculées par expérimentation ou en milieu naturel sur des filtreurs benthiques, tels que la moule *Mytilus edulis* ($2,17 \pm 0,32$ ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et $3,78 \pm 0,29$ ‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$; Dubois et al. 2007a) ou l'huître creuse *Crassostrea gigas* ($1,9 \pm 0,2$ ‰ et $2,9 \pm 0,5$ ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$, $3,8 \pm 0,2$ ‰ et $4,7 \pm 0,5$ ‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$; respectivement Dubois et al. 2007a; Lefebvre et al. 2009a).

Variations temporelles du $\delta^{13}\text{C}$ dans le pétoncle noir en lien avec son régime alimentaire

Des variations temporelles importantes ont été observées dans les signatures isotopiques des tissus des pétoncles noirs (Fig. 26). Ces variations sont plus importantes dans la glande digestive que dans le muscle. Le turnover des muscles étant plus lent que celui des glandes digestives (par exemple, turnover quatre fois plus lent pour le muscle que la glande digestive pour une moule d'eau douce; Raikow et Hamilton 2001; Lorrain et al. 2002; Fry 2006), le muscle est donc plutôt un indicateur des sources de nourriture à long terme (plusieurs mois) alors que la glande digestive est plutôt indicatrice des sources assimilées au cours des saisons (sur quelques semaines).

Les signatures isotopiques en carbone et azote des sources de nourriture dans la MOPS pour les pétoncles noirs et les moules se recouvrent très largement au cours du cycle temporel (Fig. 28). L'identification des sources de nourriture de ces deux filtreurs semble donc illusoire, compte tenu des facteurs non contrôlables affectant la signature isotopique d'une source et de

son consommateur (notamment la dynamique temporelle ; Emmery et al. 2011). Néanmoins, on constate qu'en considérant les valeurs des fractionnements isotopiques incluant une partie de ces facteurs, le $\delta^{13}\text{C}$ des glandes digestives des pétoncles noirs (de toutes les profondeurs) est toujours à proximité des valeurs les plus élevées des MOPS, qui correspondent le plus généralement aux échantillons de surface (Fig. 28). La MOPS prélevée à 5 m est proche du $\delta^{13}\text{C}$ du phytoplancton en rade de Brest ($-22,4 \pm 1,5$ ‰, Savoye 2001; Lorrain et al. 2002), et elle est constituée majoritairement de diatomées et de flagellés et ciliés (Chapitre I). Les MOPS prélevées près du fond sont composées, de manière épisodique, de détritits provenant du sédiment ($\delta^{13}\text{C}$ très bas). Les pétoncles noirs semblent donc privilégier les particules fraîches, de meilleure qualité nutritive (Hughes et Sherr 1983), telles que les diatomées ou les flagellés et ciliés du phytoplancton. De plus, les débris de macroalgues ne semblent pas entrer dans le régime alimentaire des pétoncles noirs car la signature isotopique en carbone des macroalgues est très largement au-dessus de celle attendue pour les sources de nourriture à partir des rapports isotopiques des glandes digestives et des muscles (Fig. 28). Shumway et al. (1987), Shumway et al. (1997) et Chauvaud (1998) ont montré que certains pectinidés consommaient préférentiellement le phytoplancton. La sélection de particules par certains filtreurs a déjà été mise en évidence dans la littérature (Barillé et al. 1993; Riera et Richard 1996; Ward et al. 1998; Cognie et al. 2001; Decottignies et al. 2007) et notamment un changement saisonnier des sources utilisées suivant l'abondance de ces sources dans le milieu et/ou des demandes énergétiques de l'organisme (Kreeger et Newell 2001). La sélection de particules au sein de la MOPS peut également expliquer les différences observées dans les rapports isotopiques lors des mois en commun entre 2012 et 2013.

Variations temporelles du $\delta^{13}\text{C}$ dans la moule en lien avec son régime alimentaire

Les moules étudiées semblent différer des pétoncles noirs par les particules qu'elles sélectionnent, qui sont plus enrichies en ^{13}C au niveau des glandes digestives (de 1,7 ‰ en moyenne) lors des deux périodes communes (Fig. 28). Le $\delta^{13}\text{C}$ estimé des sources assimilées est également proche du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS prélevée à 5 m (Fig. 28), signifiant une assimilation potentielle du phytoplancton frais. Les moules semblent également filtrer du microphytobenthos et/ou des détritits de macroalgues vertes (contenus dans le biofilm), pouvant expliquer cet enrichissement en ^{13}C dans les glandes digestives (voir les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ du biofilm et des macroalgues sur la Fig. 28; France 1995). Ces moules sont soit fixées sur un substrat dur (béton du pilier), soit placées juste à côté de ce substrat. Des études sur les réseaux trophiques des substrats durs ont montré que le microphytobenthos pouvait être mis en suspension (Takai et al. 2004) puis assimilé par les filtreurs, ainsi que les détritits de macroalgues (Riera et al. 2004; Schaal et al. 2010; Marchais et al. 2013). Le pilier pourrait créer un obstacle au fluide, créant un courant plus important à l'abord de celui-ci induisant des turbulences et causant une mise en suspension des particules accrochées au pilier. Dans notre étude, les microalgues benthiques pourraient également être assimilées par les pétoncles noirs à certaines périodes de l'année, notamment en période hivernale où l'abondance relative des diatomées benthiques est la plus importante (Fig. 15) : le $\delta^{13}\text{C}$ dans les tissus reste élevé pendant l'hiver alors que le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOPS prélevée à 5 m a tendance à diminuer (Fig. 24 et Fig. 26).

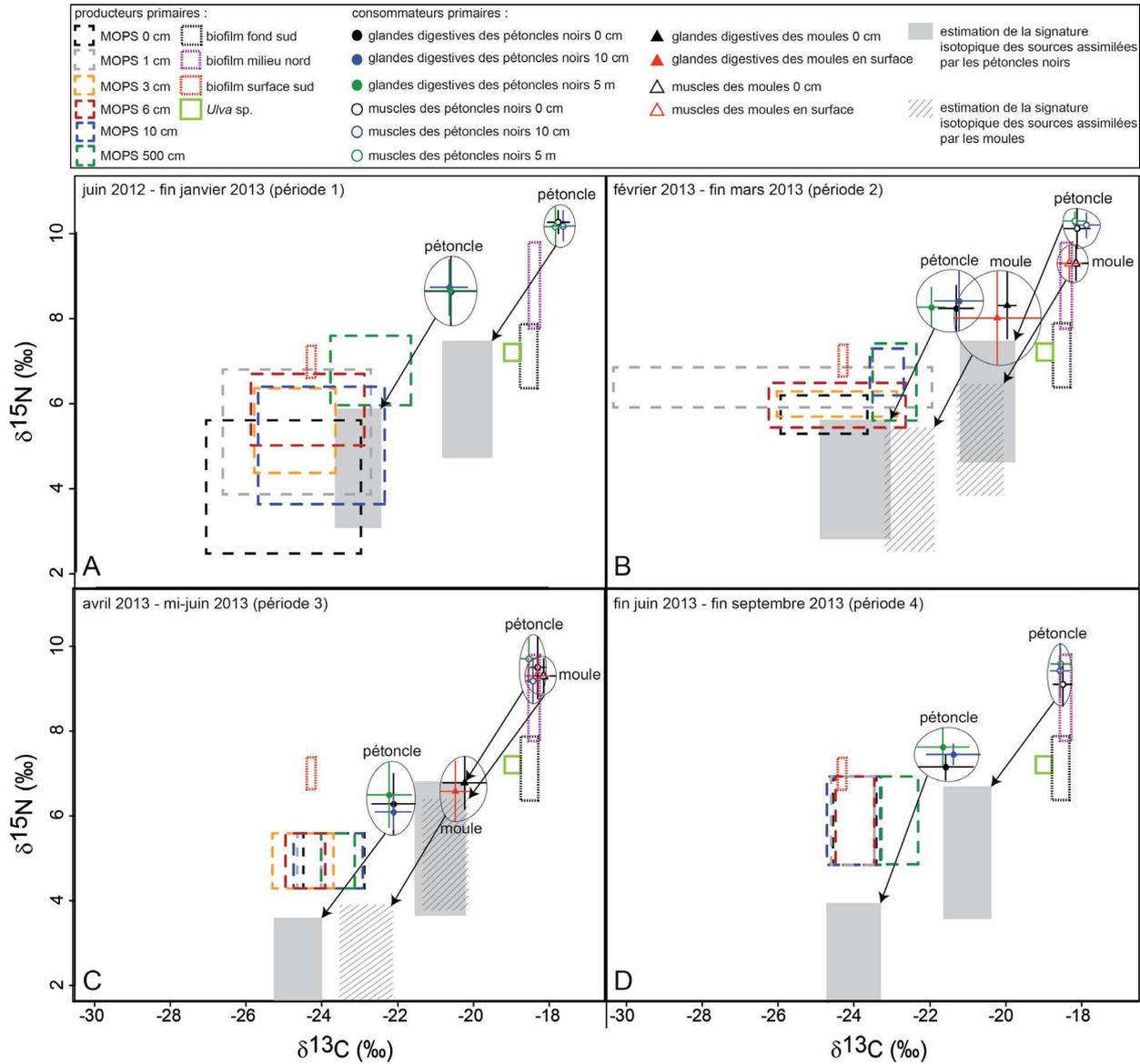


Fig. 28 : $\delta^{15}\text{N}$ en fonction du $\delta^{13}\text{C}$ pour différentes sources (matière organique particulaire, biofilm et macroalgues *Ulva* sp.) de deux filtreurs benthiques (les pétoncles noirs *M. varia* et les moules *Mytilus* sp.). Les données sont les moyennes \pm écart type pour les quatre périodes temporelles définies à partir des rapports isotopiques dans la glande digestive des pétoncles noirs. Les macroalgues ont été prélevées sur le pilier en surface côté sud le 6 août 2013 (*Ulva* sp. : $\delta^{13}\text{C} = -19,0 \pm 0,1$ ‰ et $\delta^{15}\text{N} = 7,2 \pm 0,1$ ‰). A partir de la période 3, le $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS est celui de la MOPS échantillonnée à la station SOMLIT (« Service d'Observation en Milieu Littoral, INSU-CNRS, station de Sainte-Anne du Portzic »). Les variations du $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS à la station SOMLIT encadrent les variations du $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS prélevée à Lanvéoc pendant les périodes 1 et 2 (données non montrées). Le biofilm du fond côté nord et le biofilm du milieu côté sud n'ont pas été intégrés à cette figure à cause de leur $\delta^{15}\text{N}$ très élevé. Le fractionnement isotopique utilisé est de 1,85 à 3,01 ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et de 2,94 à 5,46 ‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$ (Emmery et al. 2011).

Variations bathymétriques du $\delta^{13}\text{C}$ des deux filtreurs

Le $\delta^{13}\text{C}$ dans les muscles et les glandes digestives des pétoncles noirs est plus bas pour les individus placés à 5 m que pour ceux placés près du sédiment. Cette différence est faible, de 0,2 ‰ pour les deux tissus, mais elle est significative. Ce résultat peut paraître surprenant puisque le $\delta^{13}\text{C}$ dans la MOPS à 5 m est significativement plus haut que le $\delta^{13}\text{C}$ des MOPS aux autres profondeurs. Nadon et Himmelman (2006) n'avaient pas observé de différence pour des juvéniles de *Chlamys islandica* suspendus à différentes hauteurs dans la colonne d'eau. Nos résultats sont également en contradiction avec ceux d'Aya et Kudo (2007) sur des cultures de pétoncle japonais *Patinopecten (Mizuhopecten) yessoensis* à différentes hauteurs dans la colonne d'eau. Aya et Kudo (2007) suggèrent que ces pétoncles placés près du fond s'alimentent sur la MOPS et que la matière détritique peut être une source importante. Dans notre étude, il ne semble pas que les débris soient une source majeure de nourriture pour les pétoncles noirs placés près du sédiment car les tissus ne sont pas appauvris en ^{13}C . La différence de signature isotopique en carbone pourrait être expliquée par une assimilation de diatomées benthiques (le biofilm contenant les diatomées benthiques est plus enrichi que la MOPS, Fig. 28) pour les individus situés dans la couche d'eau près du sédiment où ces microalgues peuvent être mises en suspension (voir Chapitre I). Cette hypothèse peut paraître robuste car, lors de la période hivernale, la différence entre le $\delta^{13}\text{C}$ des pétoncles à 5 m et le $\delta^{13}\text{C}$ des pétoncles à 0 et 10 cm est la plus importante, coïncidant avec une abondance relative plus grande des diatomées benthiques dans les couches d'eau du fond (Fig. 15). Cette différence de $\delta^{13}\text{C}$ suivant la hauteur dans la colonne d'eau peut également être observée pour les moules, mais avec une différence moins importante pour le muscle (de 0,1 ‰) puisque les moules semblent s'alimenter sur des diatomées benthiques quelques soient les profondeurs et tout au long de l'année. La quantité de diatomées benthiques diminue du fond vers la surface du pilier (Fig. 26), pouvant expliquer cette différence.

Variations du $\delta^{13}\text{C}$ dans les moules en fonction de l'exposition nord-sud

L'exposition nord-sud induit des différences de $\delta^{13}\text{C}$ dans les glandes digestives pour les moules du fond et du milieu, avec un enrichissement en ^{13}C pour les moules exposées sud malgré l'absence de différences de $\delta^{13}\text{C}$ dans le biofilm en fonction de l'exposition (Fig. 29), ce qui laisserait penser à une assimilation préférentielle du biofilm du côté sud du pilier. Le $\delta^{13}\text{C}$ du muscle n'indique pas de divergence suivant l'exposition (Tableau 6 et Fig. 29) ; cet organe reflète l'intégration des sources de nourriture sur du long terme à cause de son turnover lent (Lorrain et al. 2002; Fry 2006). Ces observations pourraient indiquer que sur du long terme, les sources assimilées sont globalement similaires suivant l'exposition mais qu'il peut exister des différences dans la dynamique de leur assimilation. Le fond est la seule zone où la différence entre le nord et le sud est importante et à la fois visible dans les muscles et dans les glandes digestives (différence de 1,5 ‰, Tableau 5). Ceci peut être expliqué par l'effet de la taille des moules sur la signature isotopique des tissus (moules de petite taille au nord par rapport à celles du sud). L'alimentation des petits organismes pourrait être basée préférentiellement sur du phytoplancton ou des débris

organiques car leurs tissus sont plus appauvris en ^{13}C et leur $\delta^{13}\text{C}$ se rapproche de ceux de la MOPS (Fig. 29), alors que les organismes de plus grande taille pourraient avoir une alimentation plus diversifiée et notamment assimiler du biofilm (tissus plus enrichis en ^{13}C). Malet (2005) avait émis l'hypothèse d'une augmentation du degré d'omnivorie avec l'accroissement de la taille des huîtres *Crassostrea gigas*. D'un autre côté, Emmerly et al. (2011) a mis en évidence l'effet de la masse du tissu sur le fractionnement isotopique : plus l'organisme a une masse de tissus importante, plus le fractionnement isotopique est grand. Cependant, cette différence de fractionnement a été incluse dans l'estimation du $\delta^{13}\text{C}$ de la source assimilée, et la gamme de valeurs obtenues pour les moules du fond nord et celle pour les moules du fond sud ne se chevauchent pas (Fig. 29), appuyant plutôt la première hypothèse.

$\delta^{15}\text{N}$ dans les tissus des deux filtreurs

Le $\delta^{15}\text{N}$ des sources assimilées, estimé à partir des glandes digestives, est toujours plus bas que celui de la MOPS échantillonnée aux différentes hauteurs et que celui du biofilm (excepté pendant la période 1, Fig. 28). On pourrait émettre l'hypothèse d'une assimilation d'azote organique dissous, provenant en quantité importante des apports fluviaux dans la rade de Brest (Lejehan et Tréguer 1984). L'incorporation de matière organique dissoute dans le régime alimentaire des filtreurs a été montrée sur la moule *Dreissena polymorpha* (contribution du carbone organique dissous à plus de 50 % de la demande en carbone ; Roditi et al. 2000), et sur le pectinidé *Argopecten irradians* (Alber et Valiela 1995). Cette absorption de matière organique dissoute ne se fait pas uniquement sur l'azote organique dissous, mais également sur le carbone organique dissous.

Les valeurs de fractionnement utilisées pour l'azote semblent trop importantes. Dans cette étude, il est difficile de conclure sur le $\delta^{15}\text{N}$ puisque le pourcentage d'azote dans les échantillons de MOPS est faible et les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS sont absentes partir de la mi-mars 2013. Dans l'hypothèse d'une incorporation d'azote organique dissous, le fractionnement isotopique entre la source de nourriture et les tissus du consommateur n'est peut-être pas identique à celui qui se produit lors de l'assimilation de matière particulaire. Dans une étude récente sur le fractionnement isotopique de l'azote entre des crabes *Parasesarma erythodactyla* et trois sources de nourriture, Bui et Lee (2014) ont montré que ce fractionnement pouvait en effet varier de manière importante suivant la source de nourriture (entre 0 et 3 ‰). De plus, les valeurs de fractionnement de Bui et Lee (2014) sont plus basses que celles utilisées dans la présente étude (entre 2,94 et 5,46 ‰). Dans la figure 27, si le fractionnement isotopique utilisé pour l'azote était proche de 0 ‰, le $\delta^{15}\text{N}$ estimé pour les sources assimilées serait très proche de celui de la MOPS. Les conclusions en seraient différentes, d'où l'importance d'étudier au préalable les valeurs de fractionnement pour différentes sources de nourriture pour comprendre l'origine des sources de nourriture assimilées par un consommateur. De plus, des études complémentaires devraient être réalisées pour examiner l'impact des sources organiques dissoutes dans le régime alimentaire des filtreurs et les valeurs isotopiques.

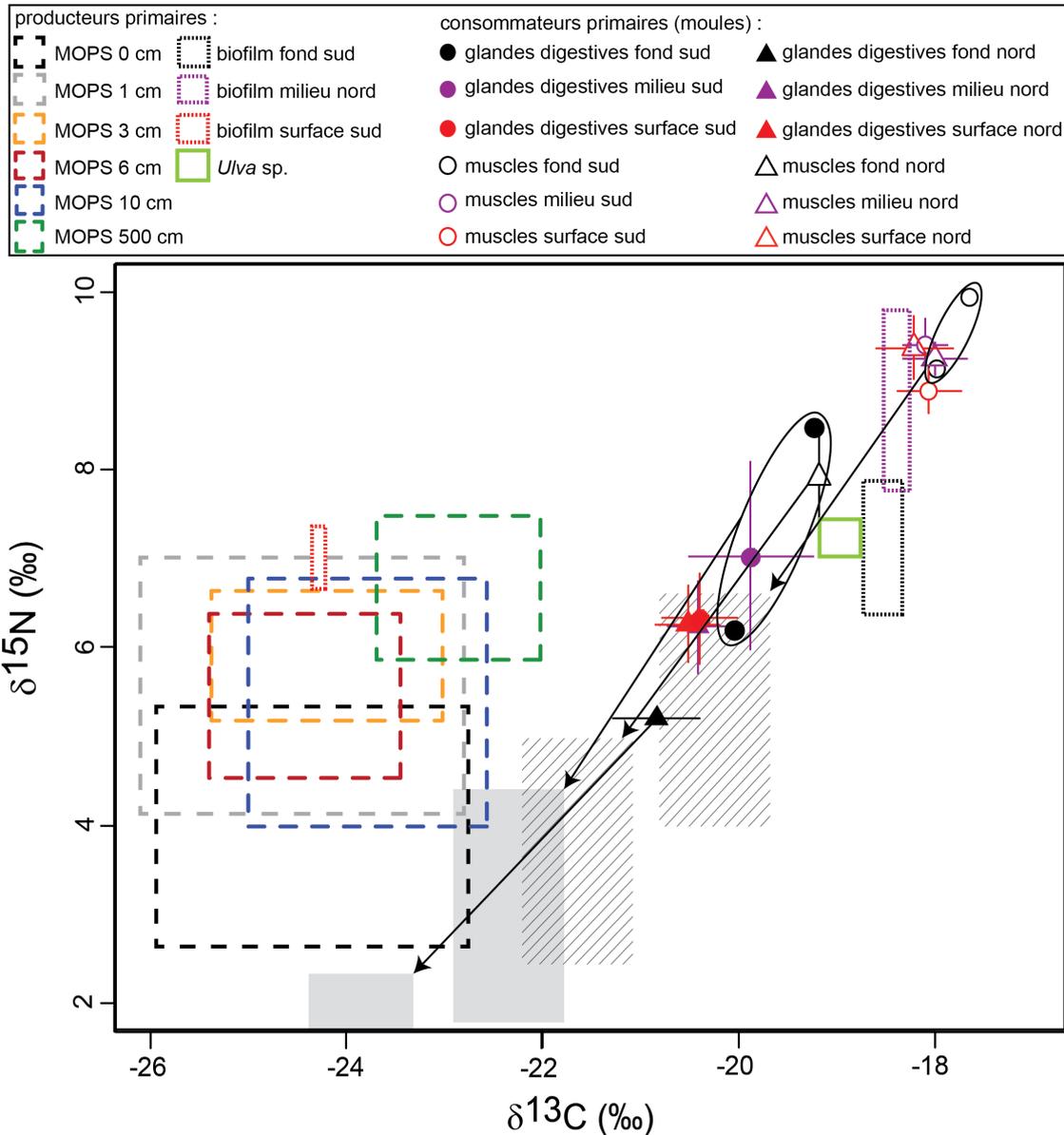


Fig. 29 : $\delta^{15}\text{N}$ en fonction du $\delta^{13}\text{C}$ pour différentes sources (moyenne sur toute la durée de l'échantillonnage temporel de la MOPS à 0 cm, 1 cm, 3 cm, 6 cm, 10 cm et 5 m du sédiment ; biofilm au fond en exposition sud, biofilm au milieu en exposition nord, biofilm en surface en exposition sud ; macroalgues présentes sur le pilier en surface et en exposition sud : *Ulva* sp.) et pour les moules *Mytilus* sp., prélevées à différentes profondeurs (noir : fond, violet : milieu, rouge : surface) et à différentes expositions (nord : triangle, sud : rond) sur un pilier à Lanvéoc. Estimation des signatures isotopiques des sources assimilées uniquement pour les moules où le $\delta^{13}\text{C}$ diffère de manière importante entre le fond nord et le fond sud (rectangle gris : à partir des données de la glande digestive, rectangle hachuré : à partir des données du muscle). Les valeurs de fractionnement sont les mêmes que pour la Fig. 28.

Fractionnement isotopique et métabolisme des pétoncles noirs et des moules

Les muscles des pétoncles noirs et des moules sont enrichis en ^{13}C et ^{15}N d'environ 2-3 ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et de 2 ‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$ par rapport aux glandes digestives, en accord avec l'étude de Lorrain et al. (2002) sur *Pecten maximus*. Les estimations des signatures isotopiques des sources assimilées à l'aide du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ des muscles sont donc plus riches en ^{13}C et ^{15}N que celles estimées avec les glandes digestives (Fig. 28). En ne considérant que les valeurs calculées à partir des données isotopiques du muscle, on pourrait conclure que les pétoncles noirs et les moules s'alimentent principalement sur du biofilm et des détritiques de macroalgues vertes, en contradiction avec ce qui a été décrit précédemment avec nos résultats des glandes digestives, qui avaient été corrigés pour enlever l'effet des lipides. Lorrain et al. (2002) ont également observé cette différence dans la conclusion sur les sources de nourriture assimilées suivant le tissu utilisé. Les processus biochimiques et la composition chimique des tissus (lipides et protéines par exemple) peuvent influencer sur le fractionnement isotopique entre les sources et le tissu du consommateur et sur la signature isotopique du tissu (Lorrain et al. 2002; Jardine et al. 2003; Bui and Lee 2014). La valeur de fractionnement utilisée sur le muscle n'est peut-être pas correcte car elle a été estimée sur l'ensemble des tissus (Emmery et al. 2011). Elle peut en effet être spécifique à chaque tissu (Yokoyama et al. 2005) et varier également en fonction de la source de nourriture (Bui et Lee 2014). Cette valeur de fractionnement semble primordiale pour l'étude des réseaux trophiques, mais malheureusement peu d'études ont été publiées sur les filtreurs benthiques. Il paraît donc important d'étudier ce phénomène en conditions contrôlées et en milieu naturel sur différents tissus et également sur les constituants chimiques des tissus, à savoir les protéines, les lipides et les glucides.

Le métabolisme des individus peut également avoir un impact sur les signatures isotopiques des tissus. Lorrain et al. (2002) ont observé des diminutions du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ dans les glandes digestives de coquilles Saint-Jacques pendant les mois de mars, avril et mai, qu'ils mettent en relation avec le métabolisme des individus, en particulier avec une allocation différentielle de l'énergie entre les différents tissus. Ces résultats ont été confirmés par la suite par Paulet et al. (2006). Dans la présente étude, cet appauvrissement en isotopes lourds a également été observé dans les glandes digestives et les muscles des pétoncles noirs lors de ces mêmes mois (Fig. 26). La quantité des métabolites (lipides, protéines et glucides) peut varier énormément au cours d'une saison chez *Mimachlamys varia* (Shafee 1981), avec une accumulation des protéines et des lipides au printemps. Ces métabolites ont des signatures isotopiques différentes, notamment les lipides qui sont plus appauvris en ^{13}C (DeNiro et Epstein 1978; McConnaughey et McRoy 1979; Post et al. 2007) et les protéines enrichies en ^{15}N (Gannes et al. 1998). Cependant, l'effet des lipides a été corrigé dans la glande digestive (voir matériel et méthodes) car cet organe a le plus fort pourcentage de lipides (Lorrain et al. 2002). Ce facteur ne semble donc pas expliquer l'appauvrissement en ^{13}C observé lors de ce travail. En revanche, la fabrication de gamètes par les bivalves entraîne une modification du $\delta^{13}\text{C}$ des tissus avec un appauvrissement en isotope lourd pour *Crassostrea gigas* (Malet et al. 2007). La reproduction des pétoncles noirs en rade de Brest

a lieu une première fois vers les mois de mai et juin et une seconde fois en automne (septembre-octobre) (Shafee 1981), la production des gamètes correspond donc à la période où le $\delta^{13}\text{C}$ est le plus bas dans les glandes digestives. L'effet du métabolisme peut donc compliquer l'interprétation des signatures isotopiques des tissus par rapport aux sources d'alimentation assimilées.

5. Conclusion

L'environnement côtier est un système complexe, notamment au niveau de la relation producteurs primaires – filtreurs benthiques. Premièrement, la composition, l'abondance et l'origine des sources potentielles d'alimentation pour les filtreurs, contenues dans la matière organique particulaire en suspension (MOPS), varient au cours de la saison et suivant la profondeur dans la colonne d'eau. Nos résultats suggèrent que la MOPS dans les couches de fond peut être constituée de matière détritique lorsque l'hydrodynamisme entraîne un mouvement des masses d'eau du fond, alors que le phytoplancton frais domine la MOPS à 5 m au-dessus du sédiment. Deuxièmement, les signatures isotopiques en carbone et azote étaient hautement variables dans les glandes digestives des pétoncles noirs au cours de la période d'échantillonnage, reflétant potentiellement la sélection des particules dans la MOPS et le caractère opportuniste de ces filtreurs. Ces variations peuvent être également attribuées à des processus métaboliques, rendant plus difficile l'interprétation des données isotopiques. Le phytoplancton frais semble être la source majoritaire des pétoncles noirs, mais avec probablement une assimilation de diatomées benthiques (surtout pour les pétoncles près du fond), de débris de macroalgues, de bactéries (difficile à observer avec le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$) à certaines périodes de l'année. Les moules semblent s'alimenter sur une quantité plus importante de producteurs primaires benthiques contenues dans le biofilm, présent sur une surface dur (le pilier) en des quantités diminuant du fond vers la surface.

L'intensité des variations et les valeurs des rapports isotopiques dans le muscle et dans la glande digestive ne sont pas identiques, en raison de différences de métabolisme, de turnover et de fractionnement isotopique. Le choix du tissu suivant l'objectif de l'étude est donc primordial, ainsi que la fréquence d'échantillonnage, qui doit être à la fois adaptée au tissu choisi et refléter les processus écologiques affectant ces organismes. D'après notre étude, un prélèvement toutes les deux semaines ou tous les mois pour la glande digestive semblerait être une bonne fréquence car cela permet d'observer les variations saisonnières. Pour le muscle, un échantillonnage par saison pourrait convenir car les rapports isotopiques varient peu au cours de l'année.

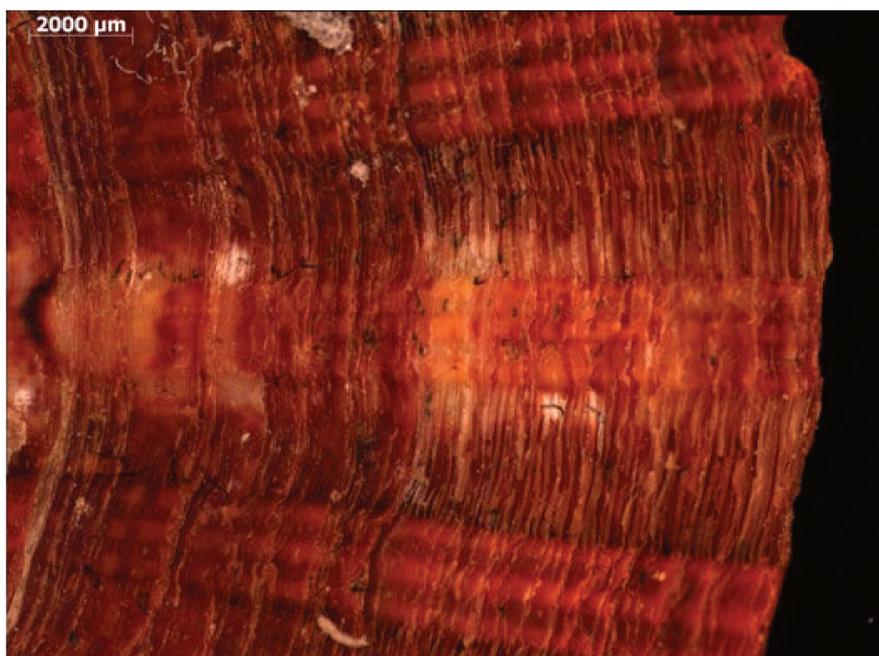
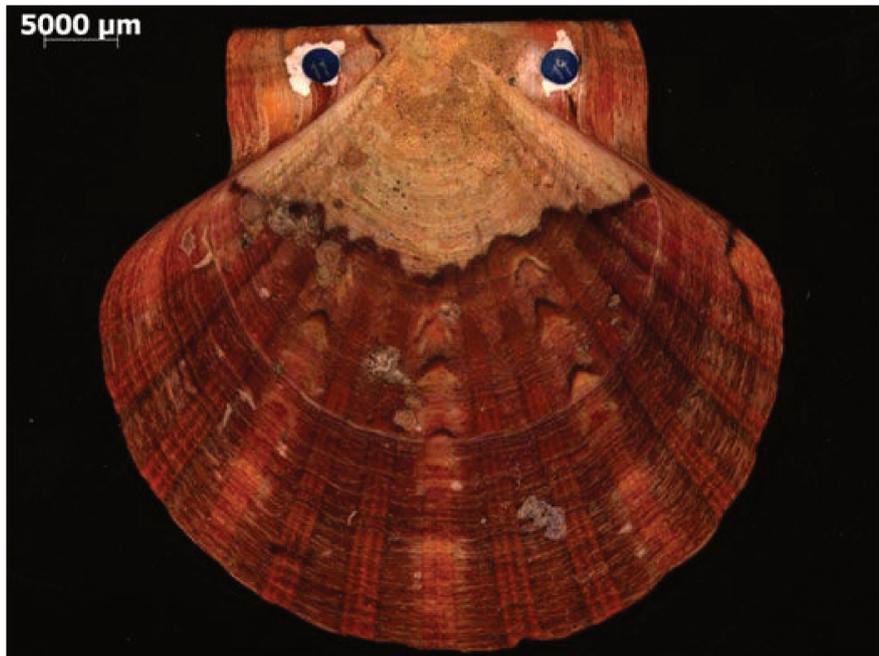
Le fractionnement isotopique entre la source de nourriture et le tissu de l'organisme est peu étudié pour les filtreurs benthiques. Cependant, connaître sa valeur semble primordial afin de retracer les sources assimilées par l'organisme à partir des signatures isotopiques des tissus, comme l'a démontré Bui et Lee (2014) dans leur étude. Des études de la cinétique d'absorption et d'élimination des signatures isotopiques des sources pour chaque tissu devront être menées sur

différentes périodes saisonnières (en lien avec la reproduction des organismes). En parallèle, les modèles DIB (Dynamic Isotope Budget) devront continuer à être développés afin d'appréhender l'effet du métabolisme de l'organisme sur l'intégration des rapports isotopiques de la nourriture dans des conditions proches de la nature. En particulier, ces modèles peinent encore à représenter la dynamique temporelle à la fois dans la nature et la quantité de sources de nourriture disponibles pour les suspensivores benthiques. Les études à haute fréquence d'échantillonnage telles que celle-ci peuvent représenter un apport significatif dans cette perspective.

Partie II: Utilisation des structures
calcifiées pour retracer l'origine des
sources de nourriture



Chapitre III. Contribution relative des sources de carbone dans les carbonates de la coquille Saint-Jacques



1. Résumé

La coquille de *Pecten maximus* (L.) est composée de carbonate de calcium, cristallisé sous forme de calcite. Les composés minéraux intégrés lors de la croissance de la coquille sont issus de l'environnement. De nombreux auteurs ont analysé la composition de ces coquilles afin de faire de la paléoreconstruction environnementale, notamment de la température ou la salinité passées (Grossman et Ku 1986; Chauvaud et al. 2005; Wanamaker et al. 2007). L'analyse du rapport isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) dans les carbonates donne des résultats plus difficiles à interpréter car les variations du $\delta^{13}\text{C}$ sont liées aux processus physiologiques de l'organisme (McConnaughey et Gillikin 2008). Le carbone intégré dans la calcite des coquilles Saint-Jacques peut provenir de deux sources : du carbone inorganique dissous (CID) et du carbone métabolique produit par respiration de la matière organique assimilée (voir Fig. 30 pour les mécanismes d'intégration de ces deux sources de carbone dans la calcite; Wilbur et Saleuddin 1983; McConnaughey et Gillikin 2008). Quelques auteurs ont étudié l'intégration de ces deux sources de carbone dans les carbonates en conditions contrôlées ainsi que leur impact sur le $\delta^{13}\text{C}$ des carbonates de la coquille de mollusques marins (Tanaka et al. 1986), de *Crassostrea gigas* (Lartaud et al. 2010) et de *Ruditapes philippinarum* (Poulain et al. 2010). Tanaka et al. (1986) et McConnaughey et al. (1997) ont ainsi établi une formule permettant d'estimer le pourcentage de carbone métabolique intégré dans les carbonates. Cette valeur est très variable suivant les espèces : de 7 % pour *Mytilus edulis* (Wanamaker et al. 2007) à 60 % pour des gastéropodes terrestres (Stott 2002; Metref et al. 2003). L'étude des variations temporelles de ce pourcentage peut permettre d'améliorer la compréhension du métabolisme de l'organisme en fonction des conditions environnementales.

Dans ce chapitre, le premier objectif a été de comprendre l'origine des sources de carbone dans les carbonates de *Pecten maximus* en conditions contrôlées. Le but n'est pas de copier ce qui se passe dans le milieu naturel mais de pouvoir contrôler des paramètres tels que la température et la source de nourriture pour voir l'influence de ceux-ci sur l'incorporation du carbone dans les carbonates de la coquille. Pour cela, des coquilles Saint-Jacques ont été placées dans des bacs contenant des microalgues fortement appauvries en ^{13}C (-54 ‰) par rapport au milieu naturel (-21 ‰) et à différentes températures (15 °C, 21 °C et 25 °C). Les paramètres, tels que le $\delta^{13}\text{C}$ des algues, le $\delta^{13}\text{C}$ du CID, le $\delta^{13}\text{C}$ des tissus (muscle, glande digestive, branchies et manteau) et le $\delta^{13}\text{C}$ des carbonates, ont été suivis au cours de l'expérience afin d'estimer le pourcentage de carbone métabolique intégré dans la calcite des coquilles Saint-Jacques aux différentes températures étudiées selon l'équation de McConnaughey et al. (1997). Cette estimation a ensuite été réalisée dans les carbonates de coquilles Saint-Jacques prélevées en milieu naturel (Lanvéoc, rade de Brest) afin de mettre en lumière d'éventuelles variations saisonnières de cette valeur en relation avec les variations de certains paramètres environnementaux.

En conditions expérimentales, le $\delta^{13}\text{C}$ des algues et le $\delta^{13}\text{C}$ du CID étaient appauvris en ^{13}C (moyenne \pm écart type : $-53,9 \pm 1,4$ ‰ et $-2,2 \pm 0,9$ ‰ respectivement). Le $\delta^{13}\text{C}$ des carbonates

des coquilles a diminué dès le début de l'expérience, puis a atteint une valeur minimale entre 26 et 30 jours après le début de l'expérience (-5,3 ‰, -5,5 ‰ et -6,9 ‰ à 15 °C, 21 °C et 25 °C respectivement) pour ensuite remonter jusqu'à la fin de l'expérience. Le $\delta^{13}\text{C}$ des tissus a atteint un équilibre avec le $\delta^{13}\text{C}$ des algues à partir du 19 juillet. Ainsi, le pourcentage de carbone métabolique n'a été estimé qu'à partir de cette phase d'équilibre. Les valeurs étaient comprises entre $4,3 \pm 0,8 \%$ et $6,8 \pm 2,2 \%$ en fonction des tissus (le plus bas pour la glande digestive et le plus haut pour le muscle et le manteau). En utilisant le $\delta^{13}\text{C}$ du phytoplancton, ce pourcentage est compris entre $4,8 \pm 1,1 \%$ et $5,3 \pm 2,1 \%$. La température (15 °C et 21 °C) n'a pas eu d'influence significative sur le pourcentage de carbone métabolique intégré dans la calcite. Ce pourcentage n'a pas pu être calculé dans les coquilles placées à 25 °C car elles ont stoppé leur croissance avant cette phase d'équilibre. Ces résultats indiquent que le carbone intégré dans la calcite de *Pecten maximus* provient majoritairement du carbone inorganique de l'eau de mer.

Dans les conditions naturelles, le pourcentage de carbone métabolique dans les carbonates n'était pas stable au cours des saisons. Il était compris entre 1,9 % (début mars) et 16,6 % (fin mai). Les valeurs du pourcentage de carbone métabolique, minimales à la fin de la période hivernale, augmentaient conjointement à une hausse de la température de l'eau, à une augmentation de la quantité de nourriture présente dans l'eau (microphytobenthos puis phytoplancton) et à une augmentation du taux de croissance de *Pecten maximus*. Afin de comprendre quels facteurs influençaient l'accroissement de l'impact du métabolisme sur la calcification des coquilles Saint-Jacques, une analyse couplée des données obtenues expérimentalement et en milieu naturel a été réalisée. La relation entre le $\delta^{13}\text{C}$ de la coquille et le $\delta^{13}\text{C}$ du CID pour l'ensemble des données a indiqué un écart à l'équilibre isotopique (sans effet du métabolisme) prédit entre la calcite inorganique et le bicarbonate (Romanek et al. 1992 ; $\delta^{13}\text{C}_{\text{coquille}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}} + 1$). Cet écart était significativement plus élevé pour les données expérimentales par rapport à celles du milieu naturel. L'écart à l'équilibre versus le taux de croissance pour les données du milieu naturel indiquait que cet écart était plus petit (0,5 ‰) à faible croissance et augmentait pour des fortes croissances. En condition expérimentale, les taux de croissance étaient faibles mais l'écart à l'équilibre était très important (3 ‰), donc le taux de croissance n'est pas un facteur déterminant de la variation du $\delta^{13}\text{C}$ de la coquille. Le $\delta^{13}\text{C}$ de la nourriture était très différent entre le milieu naturel et l'expérimentation, pouvant expliquer ces différences d'écart à l'équilibre observées. La nourriture semble donc être un facteur important pouvant modifier le $\delta^{13}\text{C}$ de la coquille en lien avec le métabolisme de l'organisme. De plus, au printemps lors d'un bloom de phytoplancton, une chute du pourcentage de carbone métabolique (à 2,9 %) a été observée, en relation avec une réduction probable de l'alimentation lors de ces blooms (Chauvaud et al. 1998; Lorrain et al. 2000). Enfin, ce pourcentage restait stable lorsque la température commençait à diminuer dans le milieu naturel (fin de l'été). La température peut tout de même avoir un impact sur l'incorporation de carbone organique dans la calcite au printemps lorsqu'elle commence à augmenter, conjointement à l'arrivée de la nourriture, accentuant le rythme métabolique de l'organisme.

Le $\delta^{13}\text{C}$ du CID pourrait être estimé à partir du $\delta^{13}\text{C}$ de la coquille à la fin de l'hiver, au début

de la reprise de croissance quand le pourcentage de carbone métabolique est proche de zéro. La quantité de carbone organique issu de la nourriture et intégré dans la calcite peut être calculée en été, pendant la période d'équilibre après la phase de transition printannière.

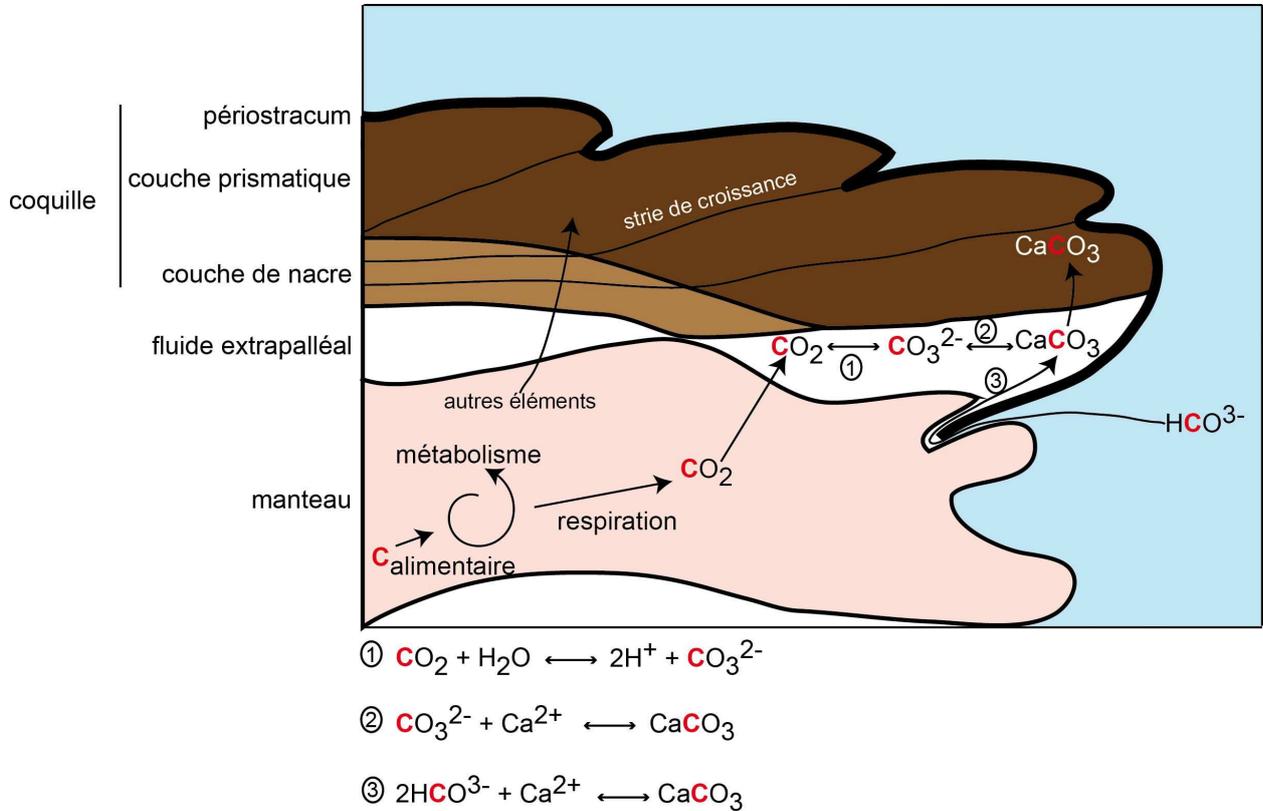


Fig. 30 : Vue schématique d'une coupe de coquille de mollusque, indiquant les différentes origines et voies de transfert du carbone (en rouge) intégré dans les carbonates de la coquille.

2. Publication

ARTICLE IN PRESS

Available online at www.sciencedirect.com

ScienceDirect

Geochimica et Cosmochimica Acta xxx (2015) xxx–xxx

**Geochimica et
Cosmochimica
Acta**
www.elsevier.com/locate/gca

Coupling experimental and field-based approaches to decipher carbon sources in the shell of the great scallop, *Pecten maximus* (L.)

V. Marchais^{a,1,*}, J. Richard^{a,1}, A. Jolivet^a, J. Flye-Sainte-Marie^a, J. Thébaud^a,
F. Jean^a, P. Richard^b, Y.-M. Paulet^a, J. Clavier^a, L. Chauvaud^a

^a UMR 6539, LEMAR, Université de Bretagne Occidentale, Institut Universitaire Européen de la Mer, Technopôle Brest-Iroise, rue Dumont d'Urville, 29280 Plouzané, France

^b UMR 7266, LIENSs, Université de la Rochelle, 2 rue Olympe de Gouges, 17000 La Rochelle, France

Received 24 July 2014; accepted in revised form 8 July 2015; available online xxxx

Abstract

This research investigated how the carbon isotopic composition of food source ($\delta^{13}\text{C}_{\text{food}}$) and dissolved inorganic carbon ($\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$) influences the carbon isotopic composition of *Pecten maximus* shells ($\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$) under both experimental and natural conditions. The objectives are to better understand the relationship between *P. maximus* and its environment, and to specifically distinguish conditions under which calcification is influenced by respired CO_2 derived from food sources versus conditions in which calcification uses inorganic carbon from seawater. Laboratory experiment investigated carbon incorporation into shell carbonates by maintaining scallops under conditions where the stable carbon isotopic composition of food sources was considerably depleted (-54%), relative to values observed in the natural environment (-21%). Laboratory experiment ran for 78 days under three temperature conditions, 15 °C, 21 °C and 25 °C. A survey of the environmental parameters and stable carbon isotopic composition into shell carbonate of natural population of *P. maximus* was also realized during the same year in the Bay of Brest, France. Data collected from both laboratory experiment and the natural environment confirmed that both $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{food}}$ influence $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ values and that organic carbon incorporation (C_M) averages about 10% (4.3–6.8% under experimental conditions and 1.9–16.6% in the natural environment). The shift in stable carbon isotopic composition from the uptake of depleted food sources under experimental conditions realized a marked divergence in the predicted equilibrium between calcium carbonate and ambient bicarbonate, relative to the natural environment. This offset was $1.7 \pm 0.6\%$ for scallops in their natural environment and 2.5 ± 0.5 and $3.2 \pm 0.9\%$ for scallops under experimental conditions at water temperatures of 15 °C and 21 °C, respectively. The offset of 3‰ for scallops subjected to laboratory experiment could not be explained in light of growth rate but may be related to food supply and/or temperature. Food source and temperature effects may also explain the annual variation observed in C_M values measured from scallops in their natural environment. C_M estimation from the natural population of *P. maximus* varied seasonally from around 2% at the end of winter, to 12% in summer. The seasonal variation resembles variability in the carbon isotopic composition of the food sources throughout the year with an exception at the end of winter. © 2015 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. INTRODUCTION

Mollusk shell is a composite biomineral comprised of 95–99 weight% calcium carbonate. Shell cross sections exhibit two or three super-imposed calcium carbonate layers,

* Corresponding author.

E-mail address: vmarchais@gmail.com (V. Marchais).

¹ Both authors equally contributed to this manuscript.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.gca.2015.07.010>

0016-7037/© 2015 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Please cite this article in press as: Marchais V., et al. Coupling experimental and field-based approaches to decipher carbon sources in the shell of the great scallop, *Pecten maximus* (L.). *Geochim. Cosmochim. Acta* (2015), <http://dx.doi.org/10.1016/j.gca.2015.07.010>

made of either aragonite or calcite (Marin and Luquet, 2004). Mollusks precipitate carbonate from ambient seawater such that the structure composition, carbon and oxygen stable isotopic ratios, and other features of successive shell bands record environmental conditions (Davenport, 1938; Stanton et al., 1970; Krantz et al., 1987; Schöne et al., 2003). Based on evidence of the influence of water temperatures and isotopic composition ($\delta^{18}\text{O}_w$, related to salinity) on oxygen isotopic composition of biogenic carbonate ($\delta^{18}\text{O}_{\text{shell}}$) (Urey, 1947; Epstein et al., 1953; Craig, 1965; Emiliani, 1966; Shackleton, 1967; O'Neil et al., 1969), $\delta^{18}\text{O}_{\text{shell}}$ values have been used to estimate past temperature and salinity parameters (Grossman and Ku, 1986; Ingram et al., 1996; Chauvaud et al., 2005; Schöne et al., 2005; Wanamaker et al., 2007). Carbon isotopic ratios of the shell ($\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$) are derived from the stable carbon isotope ratio of dissolved inorganic carbon ($\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$) in seawater (Mook and Vogel, 1968; Mook, 1971; Killingley and Berger, 1979; Arthur et al., 1983), metabolic carbon (Klein et al., 1996; Geist et al., 2005; McConnaughey and Gillikin, 2008) or some combination of the two (Tanaka et al., 1986; McConnaughey et al., 1997; Dettman et al., 1999; Furla et al., 2000; Vander Putten et al., 2000; Lorrain et al., 2004; Gillikin et al., 2006; Chauvaud et al., 2011). Physiological parameters (e.g., growth rates, metabolism, ontogeny, food source variations) can complicate $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ data interpretation due to their influence on biomineralization (Shackleton et al., 1973; Erez, 1978; Swart, 1983; Gonzalez and Lohmann, 1985; McConnaughey, 1989a,b; Owen et al., 2002a,b).

Values for marine mollusk $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ are primarily controlled by three factors: $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$, $\delta^{13}\text{C}$ of respired carbon ($\delta^{13}\text{C}_R$) and proportion of metabolic carbon (C_M) incorporated into shell material (McConnaughey, 1989a, 1997, 2008; Beirne et al., 2012). McConnaughey et al. (1997) calculated a theoretical metabolic carbon contribution of 10% for aquatic mollusks based on the “respiratory gas exchange model”. However, recent experimental and empirical studies have documented several deviations from this model indicating that C_M appears to be species-specific (e.g., Lorrain et al., 2004; Gillikin et al., 2006, 2007), even in the marine environment, and that C_M shows species-specific variation over the lifetime of an individual (Klein et al., 1996; Lorrain et al., 2004; Gillikin et al., 2009; Butler et al., 2011; Chauvaud et al., 2011).

Poulain et al. (2010) and Beirne et al. (2012) used the Manila clam (*Venerupis philippinarum*) and ocean quahog (*Arctica islandica*), respectively, to provide rigorous, species-specific experimental calibration of $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ with $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ for mollusk shell carbonate. Both research teams found a metabolic carbon contribution of ~10% ($C_M = 12\%$ for Manila clam and 10% for ocean quahog) and concluded that ambient DIC exerts primary control on $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$. The investigation by Chauvaud et al. (2011) examining ontogenetic and seasonal variations in *Pecten maximus* shells, found that $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ values did not reliably track $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ variation, but might represent a promising tool for ecophysiological studies.

The present study focuses on the carbon isotopic composition of the *P. maximus* shell. This species is a

ubiquitous marine mollusk that ranges from Spain to Norway and resides in water depths of 0–500 m. The biology of the scallop is well understood in terms of growth rate, reproduction and energy allocation (Paulet et al., 1988; Chauvaud et al., 1998; Saout et al., 1999; Lorrain et al., 2002). *P. maximus* has a high growth rate (up to 400 $\mu\text{m day}^{-1}$ along the shell's dorso-ventral axis) and produces daily growth bands from spring to fall (Chauvaud et al., 1998, 2005). This daily pattern of striae allows the carbonate deposits along the shell's growth axis precisely the standards used (Chauvaud et al., 1998, 2005, 2012). It also enables precise calibration of geochemical tracers during the growth period (see Schöne et al., 2002), to a degree not typically possible with other species (e.g. Wanamaker et al., 2007; Beirne et al., 2012).

As outlined by McConnaughey and Gillikin (2008), the use of $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ as an environmental proxy requires a better understanding of processes influencing calcification and whether it dominated by respired CO_2 derived from food or inorganic carbon from ambient seawater. We addressed these questions by measuring the carbon isotopic composition of shell carbonate from controlled laboratory experiment, in which scallops were fed phytoplankton with a depleted carbon isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}_{\text{algae}}$ depleted in ^{13}C relative to values in natural environment). Three temperature conditions were applied corresponding to temperatures recorded in the field: (1) at the beginning of the experiment (15 °C), (2) maximum temperature encountered throughout the natural range for *P. maximus* (21 °C) and (3) an extreme physiologically stressfully temperature (25 °C). The experiment lasted 78 days, allowing enough time for $\delta^{13}\text{C}_{\text{algae}}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{tissues}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ to reach a new steady-state. The main goals of the experimental trial were to control factors, such as temperature and food source, that covary in the natural environment, and to determine their influence on carbon incorporation into shell carbonate. To better understand *P. maximus*' carbon dynamics, experimental conditions varied the stable carbon isotope composition of the organism's food sources over a wide range (ranging from -21‰ under natural conditions to -54‰ under experimental conditions) and maintained stable temperatures under three temperature conditions. Under experimental conditions, the stable carbon isotopic composition was measured from shell carbonate. A survey of the environmental parameters and stable carbon isotopic composition into shell carbonate of *P. maximus* was also realized during the same year at the Lanvéoc locality, Bay of Brest, France (Fig. 1). Scallop $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ was specifically monitored in detail over one year of growth to establish estimates of seasonal variation in metabolic carbon incorporation. These results were then analyzed in light of the experimental results.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Biological material

P. maximus used for the experimental study came from a single cohort spawned at the Tinduff bivalve hatchery (Bay of Brest, France, Fig. 1) in spring 2010. The juveniles were

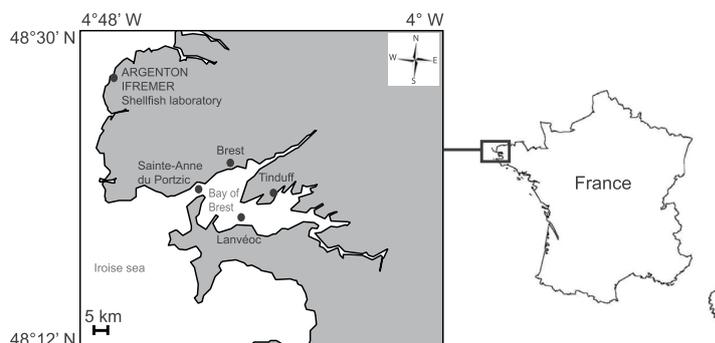


Fig. 1. Location of Tinduff bivalve hatchery, Sainte-Anne du Portzic where *Pecten maximus* scallops were raised for their first year, Argenton shellfish laboratory where the experiment was conducted, and of the Lanvéoc site where “field” scallops were collected.

then raised in small cages at Sainte-Anne du Portzic (Bay of Brest, Fig. 1) from June 2010 to the end of May, 2011. On May 31st, 2011, 1320 *P. maximus* individuals (1 year old; average length = 34.0 ± 4.1 mm, 1σ) were transferred to Argenton Shellfish Laboratory of the French Research Institute for Exploitation of the Sea (IFREMER, Brittany, France, Fig. 1) where experiment was conducted. By convention, the age class is the number of first Januaries experienced by an individual, easily controlled by the number of winter marks on the shell’s outer surface. The scallops evaluated in this study were class I.

2.2. Experimental conditions

Scallops were divided randomly into three batches of 440 individuals each, and placed in plastic mesh cages inside three 250 L tanks subjected to different temperature conditions: 15 °C (T15), 21 °C (T21) and 25 °C (T25). Water within the tanks was homogenized with aquarium pumps. Each tank was supplied with 80 L h^{-1} of seawater filtered at $1 \mu\text{m}$. Tanks were completely emptied and cleaned once a week.

Throughout the experiment, water flowing into the tanks was continuously supplemented with a 50/50 (volume) mixture of two cultured microalgae (50% *Isochrysis affinis galbana* – Tahitian strain T-iso – and 50% *Chaetoceros gracilis*) depleted in ^{13}C . These microalgae with low carbon isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}_{\text{algae}}$) were produced by bubbling CO_2 from a commercial cylinder of petrochemical origin into culture medium (see Paulet et al., 2006 for more details). The quantity of microalgae added to each tank was adjusted twice a day to maintain a concentration of 3×10^4 cells mL^{-1} within the tanks ($1.5 \times 10^6 \mu\text{m}^3 \text{mL}^{-1}$), so that food was never a limiting factor, independently of temperature and number of individuals in tanks (Utting and Millican, 1998; Fig. 2A). Algal concentrations were checked twice a day using a Coulter counter. The experiment lasted for 78 days (ending on August 16th, 2011), and maintained a photoperiod (12 h/12 h), salinity, pH and O_2 concentration at constant levels. Salinity, pH and O_2 concentration were measured once a week using WTW probes (WTW Multi 3430 Multiparameter Meter equipped

with TetraCon 925 salinity probe, SenTix pH probe and FDO 925 oxygen optode). Their average values (\pm S.D.) were 35.8 ± 0.2 (PSU), 8.1 ± 0.1 and $94 \pm 7\%$, respectively.

During the initial 21 days, all scallops were maintained at 15.1 ± 0.2 °C, a temperature approximating that of the natural environment. This allowed acclimation to controlled conditions as well as identification and removal of damaged individuals prior to experimentation. On June 22nd, 2011, temperature was increased at a rate of 1 °C day^{-1} to 21 °C in T21 (stable by June 28th, 2011; Fig. 2A) and to 25 °C in T25 (stable by July 7th, 2011; Fig. 2A). The T15 tank remained at 15 °C (assumed at ambient temperature). Temperatures were recorded in each tank every 15 min using button data loggers (Signatrol SL52T Button Data Logger). Average temperature (\pm S.D.) was 14.8 ± 0.6 °C (over 78 days) for the T15 tank, 21.4 ± 0.2 °C (over 50 days) for the T21 tank and 25.2 ± 0.9 °C (over 41 days) for the T25 tank (Fig. 2A).

2.3. Sampling

To monitor stable carbon isotopic composition of scallop tissues, five *P. maximus* were collected each week from each tank, beginning at the end of the acclimation period (June 21st, 2011) and continuing until the end of the experiment. Adductor muscle, digestive gland (stomach content expelled by rinsing with distilled water), mantle and gills were extracted from each individual, and frozen at -20 °C.

At the end of the experiment, three scallops were collected from each tank and shells were analyzed for their stable carbon isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$). In addition, three individuals of age class I from the natural population (referred to as “field” scallops) were sampled on October 24th, 2011 at Lanvéoc (Fig. 1), a sampling site where chlorophyll *a* was recorded once a week from March to October (Chatterjee et al., 2013). The shells of these 12 scallops (nine from tanks and three from natural population) were used to determine growth rate and $\delta^{13}\text{C}$ carbonate analysis.

To determine carbon isotope composition of food source ($\delta^{13}\text{C}_{\text{algae}}$), 5 mL of the microalgal mixture was sampled each week during the experiment. Samples were filtered with pre-combusted glass microfiber filters

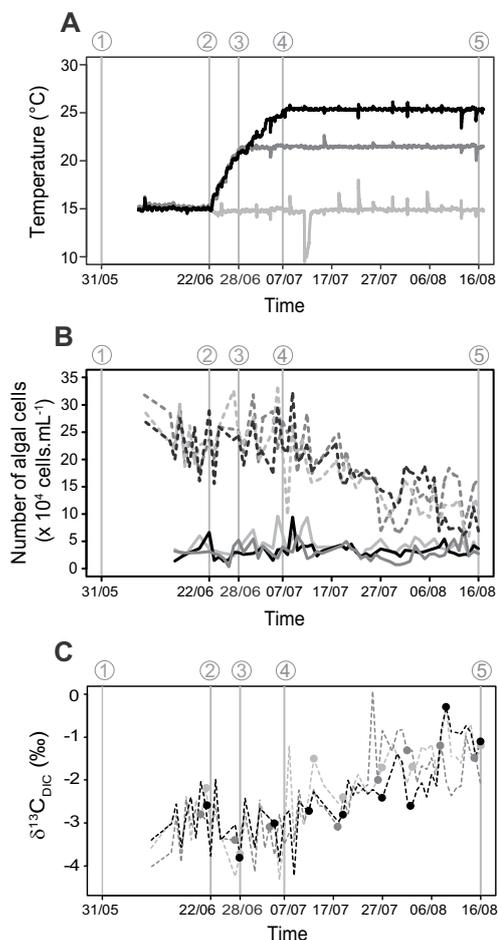


Fig. 2. Seawater parameters recorded for the three treatments during the experiment: (A) seawater temperatures into the three tanks, (B) number of algal cells measured within (solid lines) and at the inlet of the experimental tanks (dashed lines), and (C) $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ interpolated (dashed lines) between measured values (solid points) from linear regression ($\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}} = -1.32 \times 10^5 \times (\text{algal concentration at tank inlet}) + 0.068$, $R^2 = 0.68$, $p < 0.01$, $n = 23$). Light grey: 15 °C treatment (T15), grey: 21 °C treatment (T21), black: 25 °C treatment (T25). ①: beginning of laboratory experiment, ②: beginning of water temperature increase, ③: water temperature stable for T21, ④: water temperature stable for T25, ⑤: end of experiment.

(Whatman GF/F). Prior to filtration, filters were rinsed with 10% HCl followed by a rinse with distilled water. After filtration, filters were rinsed with distilled water, immediately dried (12 h at 60 °C) and stored in darkness until analysis according to Lorrain et al. (2003).

Water from each tank was sampled once a week for carbon isotope analysis of dissolved inorganic carbon ($\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$). Surface seawater was also sampled at Lanvéoc once a week (from March to October 2011) using a

Niskin bottle. Each water sample was fixed with 20 μL of saturated mercuric chloride (HgCl_2) in a 12 mL glass vial (Gillikin and Bouillon, 2007).

2.4. Daily growth rate, preparation and calcium carbonate sampling of shell

The daily growth rate of the 12 sample shells (experimental + “field” scallops) was individually measured from the external surface of the left valve along the dorso-ventral growth axis (Chauvaud et al., 1998). The shells were first cleaned by sonication, rinsed in Milli-Q water and then air-dried. From the first visible stria near the umbo to the outer edge of the shell, the distance between two successive daily growth striae was measured from images acquired using a high-resolution digital camera (Sony DFW-X700) and analyzed using image analysis software (Visilog[®], Noesis).

The same 12 shells were also analyzed for carbon isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$). The outer calcite layer of the flat valve was sampled using a Dremel drill with a 0.3 mm grinding tip. Small grooves were cut parallel to growth striae along the dorso-ventral axis, from the first winter growth mark to the ventral edge of the shell. Because daily growth rate is not constant, each carbonate sample included material from 1 to 5 striae. Sampling points were separated by spaces equivalent to 1–2 days of growth. A total of 522 aliquots of *P. maximus* calcite were collected, with an average of 30 samples from experimental shells and 80 samples from “field” shells. Aliquots exhibited average sample weights of $114 \pm 20 \mu\text{g}$ and were stored in clean glass vials until analysis.

2.5. Isotopic analysis

Freeze-dried tissues were powdered and loaded into $8 \times 5 \text{ mm}$ tin cups (400 μg sample weight). Stable carbon isotopic analysis was performed at LIENSs – UMR7266 (University of La Rochelle, France) using an Elemental Analyzer (Flash EA 1112, Thermo Scientific) coupled to a Delta V Advantage isotope ratio mass spectrometer (IRMS) via a ConFlo IV interface. Isotopic data are expressed using conventional delta notation (δ) in ‰ relative to the Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB), according to Coplen (2011):

$$\delta^{13}\text{C} = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \quad (1)$$

where $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$. Error measurements were $<0.15\text{‰}$ (1σ) for $\delta^{13}\text{C}$, as estimated using an internal acetanilide laboratory standard.

Filters with algal samples were decarbonated via exposure to HCl fumes in a dessicator for four hours (Lorrain et al., 2003), then loaded into $8 \times 5 \text{ mm}$ tin cups. Isotopic analysis followed the same methods used for tissue samples.

Stable carbon isotope ratios of total dissolved inorganic carbon ($\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$) were measured at the Earth System Sciences Laboratory (Vrije Universiteit Brussel, Belgium) using an Elemental Analyzer (Flash 1112 EA Thermo Finnigan) coupled to a Thermo Delta V Plus IRMS via CONFLO III. Repeated analysis of standards

(IAEA-CH-6; Gillikin and Bouillon, 2007) established measurement precision better than 0.2‰.

All carbonate isotopic analyses ($\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$) were performed on a Finnigan MAT 252 IRMS equipped with a Kiel III automated sampling device at Stanford University, USA. Samples were acidified in 100% phosphoric acid at 70 °C for 470 s. Repeated analysis of the NBS-19 standard (National Institute of Standards and Technology, NIST SRM 8544) yielded a $\delta^{13}\text{C}$ standard deviation of 0.023‰.

2.6. Data analysis

For each shell analyzed, samples were exactly positioned along the shell growth trajectory. Each sample was dated according to the number of striae (growth days) between two sampled areas. A calendar date was assigned to each growth stria according to its sequential position relative to the last deposited stria on the ventral margin corresponding to the growth stop (Chauvaud et al., 2005). Samples containing several striae would thus yield isotopic ratios that reflect average values for the period spanned by the sampling interval. For each carbonate sample, the day of the median stria was affected to date the sample.

For clarity, we applied a linear interpolation to $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ values of each individual from each temperature conditions (T15, T21 and T25), to calculate the daily $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ series. The $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ results were then averaged each day for each temperature condition ($n = 3$ individuals for each treatment).

Between two measured values of $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$, linear interpolation was realized using the relationship observed between algal concentrations (cells mL^{-1}) at the inlet of the tank and $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ ($\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}} = -1.32 \times 10^{-5} \times (\text{algal concentration at tank inlet}) + 0.068$; $R^2 = 0.68$, $p < 0.01$, $n = 23$). Covariation between $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ was then calculated for each treatment (T15, T21 and T25).

We used an equation described in McConnaughey et al. (1997) to estimate percentage of metabolic carbon in the shell (% C_M):

$$\%C_M = 100 \times (\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}} - \varepsilon_{\text{cal-b}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}) / (\delta^{13}\text{C}_R - \delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}) \quad (2)$$

where $\varepsilon_{\text{cal-b}}$ is the enrichment factor between bicarbonate and calcite independent of temperature in the range of 10–40 °C, and equals 1‰ (Romanek et al., 1992). The $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ term refers to the carbon isotope ratio of dissolved inorganic carbon measured in each tank or in the natural environment, and $\delta^{13}\text{C}_R$ refers to the carbon isotope composition of respired carbon as measured from tissue ($\delta^{13}\text{C}_{\text{tissue}}$) according to Tanaka et al. (1986) and McConnaughey et al. (1997). Given the lack of consensus on the most relevant tissue for estimating $\delta^{13}\text{C}_R$, we calculated C_M values from each ($\delta^{13}\text{C}$ of muscle, mantle, gills and digestive gland). Values for $\delta^{13}\text{C}_{\text{tissues}}$ declined until July 19th, 2011, and then remained constant until the end of the experiment (steady-state period, data not shown). Averaged $\delta^{13}\text{C}_{\text{tissues}}$ values from the steady-state period were used in Eq. (2). Under the assumption that they

resembled the final metabolized substrate in respective laboratory and field assays, $\delta^{13}\text{C}_{\text{algae}}$ (laboratory experiment) and $\delta^{13}\text{C}$ of particular organic matter ($\delta^{13}\text{C}_{\text{POM}}$ for “field” scallops) were also used as $\delta^{13}\text{C}_R$ values.

All statistical analyses were performed using the R software package (R development Core Team, 2005). Comparison of data used ANOVA or Kruskal–Wallis tests if assumptions of normality (Shapiro–Wilk test) or homogeneity of variances (Bartlett test) were in question. For pairwise comparisons, Student tests were applied or Wilcoxon tests in cases where assumptions of normality or homogeneity of variances were not respected. Because $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ values did not exhibit normality, Kendall correlations tests were used to evaluate the correlations between $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ variations between each temperature conditions and $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ variations.

3. RESULTS

3.1. Experimental conditions

Microalgal quantity distributed in each tank was scaled back during the experiment (from 33.2×10^4 to 5.9×10^4 cells mL^{-1} ; Fig. 2B) to compensate for fewer scallops in tanks due to sampling during the experiment. The average microalgal concentrations (\pm S.D.) in the tanks during the experiment were $4.3 \times 10^4 \pm 1.6 \times 10^4$, $3.0 \times 10^4 \pm 1.4 \times 10^4$ and $3.3 \times 10^4 \pm 1.3 \times 10^4$ cells mL^{-1} for T15, T21 and T25 treatments, respectively (Fig. 2B). Quantity of algae distributed differed significantly among treatments (Kruskal–Wallis: $p < 0.01$).

The microalgal carbon isotopic ratio ($\delta^{13}\text{C}_{\text{algae}}$) remained stable throughout the experiment, and showed no differences among tanks (ANOVA: $p = 0.87$). The T15 and T25 treatments exhibited $\delta^{13}\text{C}_{\text{algae}}$ values of $-54.0 \pm 1.4\text{‰}$ (the two tanks shared the same algae source), while the T21 treatment gave $\delta^{13}\text{C}_{\text{algae}}$ values of $-53.7 \pm 1.7\text{‰}$.

Values of $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ remained relatively stable during the first part of the experiment and then increased sporadically after July 7th, 2011, once temperatures had stabilized in all treatments (Fig. 2C). Values for $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ ranged from -4.3‰ to 0.07‰ and did not vary significantly between treatments (ANOVA: $p = 0.72$).

3.2. Shell growth

Total shell growth at the end of the experiment reached 7.1 ± 2.0 mm, 7.1 ± 0.9 mm and 3.5 ± 1.2 mm (average \pm S.D., $n = 3$) for T15, T21 and T25 treatments, respectively and 44.4 ± 3.5 mm for “field” scallops from early March to October 24th, 2011. Daily growth rate averages during growth periods were 112.5 ± 30.0 $\mu\text{m day}^{-1}$, 99.9 ± 34.7 $\mu\text{m day}^{-1}$, 92.1 ± 29.5 $\mu\text{m day}^{-1}$ and 192.2 ± 62.7 $\mu\text{m day}^{-1}$ for T15, T21, T25 treatments and “field” scallops, respectively. Scallops in the T15 and T21 treatments grew until the end of the experiment (August 15th and August 13th, 2011, respectively), whereas scallops in the T25 treatment ceased to grow (by the latest) on July 11th, 2011.

3.3. Carbon isotopic composition of soft tissues and shells

Steady-state conditions between tissues and food resulted in $\delta^{13}\text{C}_{\text{tissues}}$ values that differed significantly among tissue types, regardless of temperature (ANOVA: $p < 0.01$). These variations followed the general pattern of $\delta^{13}\text{C}_{\text{digestive gland}} < \delta^{13}\text{C}_{\text{gills}} < \delta^{13}\text{C}_{\text{mantle}} < \delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}}$ (Table 1). Gills and digestive gland tissues also exhibited significantly lower $\delta^{13}\text{C}$ for scallops in the T25 treatment, relative to values for scallops in the two other treatments (Kruskal–Wallis: $p < 0.01$). Muscle and mantle tissues had similar $\delta^{13}\text{C}$ values regardless of temperature condition (ANOVA: $p_{\text{muscle}} = 0.17$, $p_{\text{mantle}} = 0.07$; Table 1).

Prior to the application of controlled experimental conditions (May 31st, 2011), $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ stabilized at mean values of $0.8 \pm 0.3\text{‰}$ ($n = 9$) (Fig. 3). At the beginning of the experiment, $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ values start to decrease for all scallops. Minimum values of $-5.3 \pm 0.9\text{‰}$ (T15), $-5.5 \pm 0.6\text{‰}$ (T21) and $-6.9 \pm 0.1\text{‰}$ (T25) occurred from June 25th and 29th for all treatments. Shells appear to have reached

steady-state after 26–30 days. After this point, both $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ values increased in each treatment until the end (Fig. 3). During the steady-state period (from June 17th to August 16th, 2011 for T15 and from June 19th to August 16th, 2011 for T21), $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ variation from the T15 treatment resembled that of the T21 treatment ($r = 0.49$, $p < 0.01$). Values for $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ also covaried in the T15 ($r = 0.63$, $p < 0.01$) and T21 treatments ($r = 0.36$, $p < 0.01$).

3.4. Metabolic contribution

Metabolic carbon incorporated into shell carbonate was calculated from Eq. (2) (McConnaughey et al., 1997) using values recorded from July 19th, 2011 to August 16th, 2011, when $\delta^{13}\text{C}_{\text{tissues}}$ reached steady-state relative to the ^{13}C depleted food source ($\delta^{13}\text{C}_{\text{algae}}$). The contribution of metabolic carbon (C_M) to shell carbonate varied between $4.3 \pm 0.9\%$ and $6.8 \pm 2.5\%$, respectively, measured from $\delta^{13}\text{C}_{\text{digestive gland}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}}$ as proxies for $\delta^{13}\text{C}_R$

Table 1

Average carbon isotopic ratio ($\delta^{13}\text{C}$) in four scallop tissues (muscle, mantle, gills and digestive gland) and phytoplankton for each treatment, and contribution (in percentage) of metabolic carbon (% C_M) in $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ calculated with $\delta^{13}\text{C}_{\text{tissues}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{phytoplankton}}$ as $\delta^{13}\text{C}_R$ estimates. All values were calculated when $\delta^{13}\text{C}_{\text{tissues}}$ was in steady-state with $\delta^{13}\text{C}_{\text{algae}}$ (from July 19th to August 16th, 2011). The sample size is given in brackets.

Tissues	$\delta^{13}\text{C}$ mean \pm S.D. (number of samples)			% C_M mean \pm S.D. (number of samples)	
	Treatment T15	Treatment T21	Treatment T25	Treatment T15	Treatment T21
Muscle	-37.9 ± 3.4 (15)	-37.5 ± 3.0 (15)	-36.2 ± 2.6 (15)	6.0 ± 1.3 (4)	6.8 ± 2.5 (5)
Mantle	-39.3 ± 2.8 (15)	-39.7 ± 2.3 (15)	-37.3 ± 2.6 (15)	5.9 ± 1.2 (4)	6.4 ± 2.4 (5)
Gills	-45.0 ± 1.7 (15)	-45.5 ± 1.5 (15)	-39.8 ± 3.3 (15)	5.1 ± 1.0 (4)	5.5 ± 2.0 (5)
Digestive gland	-52.5 ± 2.0 (15)	-52.1 ± 1.6 (15)	-48.1 ± 3.8 (15)	4.3 ± 0.9 (4)	4.8 ± 1.8 (5)
Phytoplankton	-54.4 ± 1.2 (5)	-53.8 ± 1.7 (5)	-54.4 ± 1.2 (5)	4.8 ± 1.1 (7)	5.3 ± 2.1 (9)

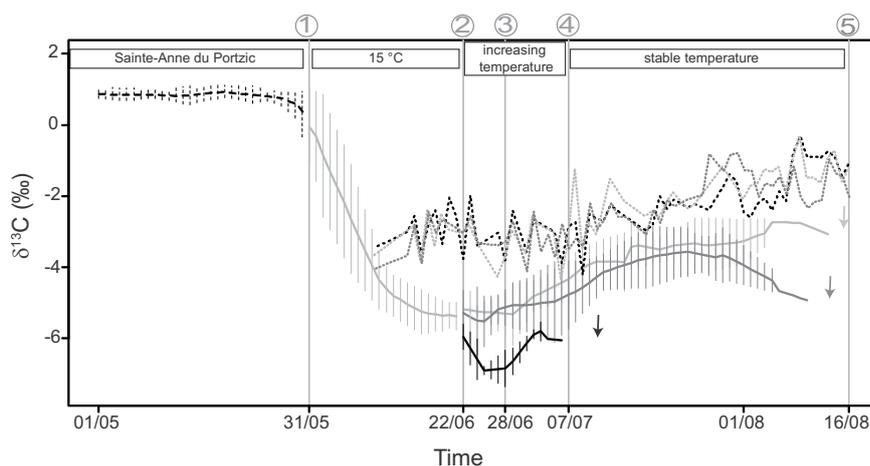


Fig. 3. Average $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}} \pm \text{S.D.}$ ($n = 3$ individuals per treatment and $n = 9$ before onset of experimental temperature conditions) and $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ inside the tanks during the experiment. Dashed line: $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ of scallops under natural conditions, solid lines: $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ from laboratory experiment, dotted lines: $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$. Light grey: 15 °C treatment (T15), grey: 21 °C treatment (T21), black: 25 °C treatment (T25). Arrows: end of shell growth. ①: beginning of laboratory experiment, ②: beginning of water temperature increase, ③: water temperature stable for T21, ④: water temperature stable for T25, ⑤: end of experiment.

(Table 1). Estimation of C_M from different reference tissues did not significantly differ according to experimental conditions (ANOVA: $p = 0.19$ for T15 and $p = 0.55$ for T21; Table 1). C_M calculated from different tissue types also did not differ significantly among different temperature conditions (Student tests: $p_{\text{muscle}} = 0.61$, $p_{\text{mantle}} = 0.70$, $p_{\text{gills}} = 0.72$, $p_{\text{digestive gland}} = 0.67$ and $p_{\text{algae}} = 0.62$). Metabolic carbon contribution estimates from the T25 treatment were not available because shells stopped growing before reaching steady-state conditions with respect to $\delta^{13}\text{C}_{\text{tissues}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{algae}}$.

3.5. $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ values from the natural environment

In 2011, $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ measured at Lanvéoc reached their lowest values in winter (minimum of -0.6‰ on March 1st, 2011), then increased (with some variation) to reach maximum values on May 26th, 2011 (1.8‰). Values then slowly decreased during summer and autumn but did not reach 0‰ (Fig. 4).

$\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ of the 3 “field” scallops slightly decreased, from 0.4‰ in March 2011 to -0.7‰ in October 2011, with some variation (Fig. 4).

4. DISCUSSION

During periods of active growth, mollusk shells record variations in environmental conditions such as food sources or dissolved inorganic carbon (Wilbur and Saleuddin, 1983; McConnaughey and Gillikin, 2008). During the experiment described here, minimum *P. maximus* shell growth of 2.1 mm (over 33 days) was observed in the T25 treatment. This rate created enough material to record experimental conditions.

4.1. Carbon sources for shell carbonate under controlled conditions

Shell carbon mostly originates from seawater DIC, as shown by the significant correlation between $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ (Fig. 3). Poulain et al. (2010) and Beirne et al. (2012) also reported covarying $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ values.

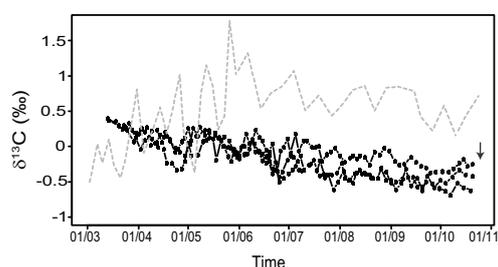


Fig. 4. $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ values for three “field” scallops growing throughout the year 2011 along with surface seawater $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ at Lanvéoc station. The three “field” scallops were collected on October 24th, 2011. Black solid circles: $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ of “field” scallops, grey dashed line: $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$. Arrows: end of shell growth.

Values for $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ more closely resembled those of $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ than those of $\delta^{13}\text{C}_{\text{algae}}$. For example, $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ did not fall below -8‰ whereas the average $\delta^{13}\text{C}_{\text{algae}}$ was -54‰ . The proportion of metabolic carbon using $\delta^{13}\text{C}_{\text{tissues}}$ as estimate of $\delta^{13}\text{C}_R$, ranged from $4.3 \pm 0.9\%$ to $6.8 \pm 2.5\%$. These values, established under controlled conditions, resemble previously reported results from *P. maximus* in the natural environment (Lorrain et al., 2004) and from other marine bivalves (Gillikin et al., 2005, 2006; Poulain et al., 2010; Beirne et al., 2012). Studies by Gillikin et al., 2007, 2009 on *Mercenaria mercenaria* (marine bivalve) and *Pyganodon cataracta* (freshwater bivalve) however, did not find similar low values for metabolic carbon contribution to shell. These authors estimated metabolic carbon contribution ranging from 5% to 37% and 15% to 35% for *M. mercenaria* and *P. cataracta*, respectively and ascribed their findings to ontogenetic effects, wherein larger shells incorporated greater relative proportions of metabolic carbon (Gillikin et al., 2007, 2009). The bivalves used in this study were juveniles (1 year old) and thus were not subject to similar ontogenetic effects. *P. maximus* $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ could serve as a proxy for environmental $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$, but the influence of respired CO_2 and other processes complicates interpretation of $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ variation.

As previously shown by Chauvaud et al. (2011) and Owen et al. (2002a), and demonstrated by our experiment, temperature does not appear to strongly influence $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ over a 15–21 °C range. Values for $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ varied independently of temperature (Fig. 3). *P. maximus* may consume more as temperature increases (Laing, 2000), thus respiring more, and making more CO_2 available for calcification. Metabolic oxygen demand in scallops also increases with seawater temperature, again increasing the amount of respired CO_2 . In this study, percentage of metabolic carbon integrated into shell carbonate did not differ significantly according to temperature, regardless of the tissue type used to estimate C_M (Table 1). During an increase in temperature however, the minimum $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ value did differ according to temperature condition. Stronger metabolism and greater integration of metabolic carbon into carbonates with increasing temperature may explain these aspects of the data.

Integration of DIC and/or metabolic carbon from food source into shell carbonate was rapid, and reached steady-state after 26–30 days. Using the same experimental design, Poulain et al. (2010) found a similar trends among Manila clams. Extrapallial fluid directly incorporates DIC and uses it to precipitate calcite, whereas respired CO_2 can derive from several metabolic processes occurring in tissues and hemolymph (Wilbur and Saleuddin, 1983; McConnaughey and Gillikin, 2008). The incorporation delay is consistent with tissue turnover observed among bivalves (Paulet et al., 2006). At the beginning of the experiment, carbonate precipitation may have rapidly assimilated ^{13}C depleted DIC, mixing it with respired CO_2 from food ingested prior to the experiment. Once $\delta^{13}\text{C}_{\text{tissues}}$ reached steady-state with $\delta^{13}\text{C}_{\text{algae}}$ (50 days after the start of the experiment), metabolic carbon incorporated into calcite (less than 10%) assumed the $\delta^{13}\text{C}$ composition of the phytoplankton food source given during the experiment.

4.2. Input of the integration of experimental and natural environment data

Data from scallops reared under laboratory conditions and from scallops in their natural environment confirm the influence of $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ and $\delta^{13}\text{C}$ of food sources ($\delta^{13}\text{C}_{\text{food}}$) on $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ values. C_M reached values of around 10% (from 4.3% to 6.8% under experimental conditions and from 1.9% to 16.6% in the natural environment; Fig. 6), as predicted by the “respiratory gas exchange model” described in McConnaughey et al. (1997). Both environmental factors (temperature, pH and stable carbon isotopic composition of food) and physiological parameters (metabolism, shell growth rate and ontogeny) influence $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ variation.

The shift in stable carbon isotopic composition of food provided the opportunity to study its effect on the predicted equilibrium between calcium carbonate and ambient bicarbonate (Fig. 5A). Data from “field” scallops showed an offset (from equilibrium) of $1.7 \pm 0.6\text{‰}$ while those from scallops reared under experimental conditions showed an offset of 2.5 ± 0.5 and $3.2 \pm 0.9\text{‰}$ for individuals maintained at temperatures of 15 °C and 21 °C, respectively. Differences between these values were significant (pairwise Wilcoxon: “field”/T15: $p < 0.001$, “field”/T21: $p < 0.001$ and T15/T21: $p < 0.001$). This indicates that a -21‰ to -54‰ shift in the stable carbon isotopic composition of food sources causes the 1.7‰ offset from the predicted equilibrium to shift to 2.5‰ at 15 °C and to 3.2‰ at 21 °C. Even given covarying relations between $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ observed from T15 and T21 experimental data, the steady-state conditions among $\delta^{13}\text{C}$ values of food, DIC, tissues and shell coincide with offset values significantly different from zero, thus demonstrating the significant influence of $\delta^{13}\text{C}_{\text{food}}$ on $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ values. The greater similarity of $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ values to those of $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$, rather than to those of $\delta^{13}\text{C}_{\text{food}}$ indicates a relatively low metabolic carbon contribution to shell carbon. The offset difference observed between data from the 15 °C and 21 °C laboratory temperature conditions could result from a slightly higher carbon metabolic contribution documented in the T21 data.

The difference in offset observed for the “field” and experimental data could also reflect growth rate differences. Plots of daily growth rate versus offset in “field” scallop data (Fig. 5B, open circles), show a low growth rate group with an offset of 0.5‰ , and a high growth rate group with an offset of 1.8‰ . In the natural environment, low growth rates correspond to low food level and low temperature conditions, whereas high growth rates reflect the opposite (Fig. 6). A 3‰ offset for experimental scallop shell data is therefore not consistent with growth rate variation.

Food supply and temperature effects may introduce annual variation in organic carbon incorporation (C_M) values in “field” scallop data. Shell growth recommences at the end of the winter, in tandem with an increase in organic carbon contribution to shell. At that time of the year, C_M in the shell is around 2%. As food availability and temperatures increase, C_M also rises progressively (Fig. 6). From June to October, C_M oscillated slightly around 12% (Fig. 6) but did not decrease, even once surface

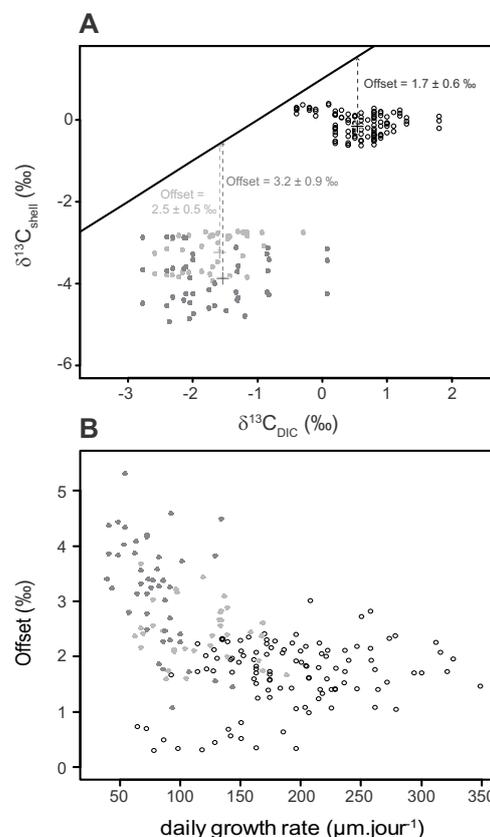


Fig. 5. (A) $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ versus $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ values plotted relative to the empirically determined relationship between inorganic calcite and bicarbonate (black line; Romanek et al., 1992). (B) Isotopic fractionation between calcite and DIC versus daily growth rate. Open circles: “field” scallops, solid circles: laboratory experiment scallops during steady-state period (from July 19th, 2011 to August 16th, 2011), light grey: T15 treatment, grey: T21 treatment, crosses: centre of each scatter plot on graph A.

temperatures began to drop. Surprisingly, C_M fell to values of 2.9% in early May, when shell growth rate declined with the onset of a phytoplankton bloom. Chauvaud et al. (1998) and Lorrain et al. (2000) have previously documented declines in *P. maximus* shell growth during spring blooms, suggesting that it reflects a reduction in feeding. Spring C_M values approaching zero support these earlier observations and interpretations.

According to Chatterjee et al. (2013), the 2011 seasonal variation in food sources for benthic filter-feeders in the Bay of Brest (Lanvéoc) divides into four periods. These include (1) periods of very low food concentration from January to the end of February and from mid-October to the end of December, (2) a period when microphytobenthos bloomed and phytoplankton were present, from March to the end of April, (3) a period during which phytoplankton bloomed and microphytobenthos were still productive,

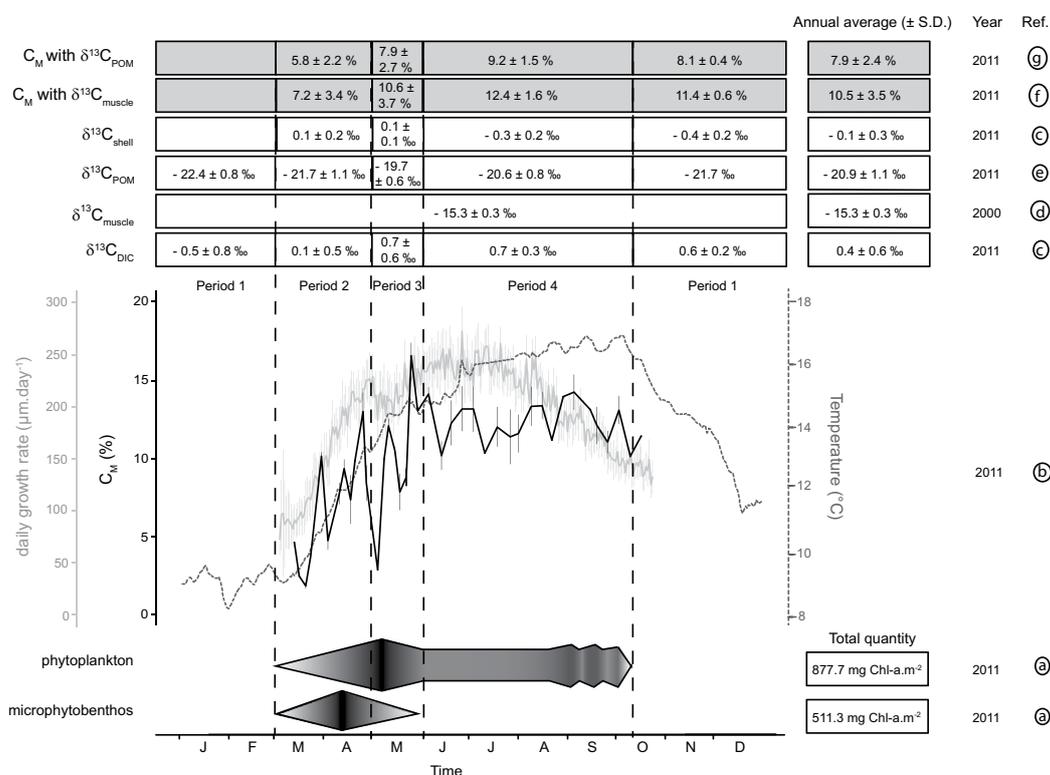


Fig. 6. Field scallop data compiled in order to estimate percentage of organic carbon integrated into the shell over four periods of the year (2011), defined according to variation in food sources: (1) periods of very low food concentration, from January to the end of February and from mid-October to the end of December, (2) period when microphytobenthos bloomed and phytoplankton were present, from March to the end of April, (3) period during which phytoplankton bloomed and microphytobenthos were still productive, from May to the end of May and (4) period when only phytoplankton were present, from June to mid-October. (a) Chlorophyll *a* data (microphytobenthos and phytoplankton) sampled at Lanvéoc in 2011 (Chatterjee et al., 2013). (b) Daily growth rate for class I great scallop shells (grey line, average ± confidence interval at 5%, *n* = 22 individuals) sampled October 24th, 2011 at Lanvéoc, sea surface temperature (dashed grey line) measured at Sainte-Anne du Portzic (see Fig. 1), data provided by Marel buoy (IUEM-IFREMER/UBO/INSU-CNRS, agreement n° 11/2-210922) and C_M (black line, average ± S.D.) estimated by Eq. (2) using $\delta^{13}C_{muscle}$ as a proxy for $\delta^{13}C_R$. (c) Surface water $\delta^{13}C_{DIC}$ and $\delta^{13}C_{shell}$ of great scallops (age class I; average ± S.D.) sampled in 2011 at Lanvéoc (from Fig. 4) for each of the four periods. (d) $\delta^{13}C_{muscle}$ (annual average ± S.D.) of age class III great scallop sampled at Roscanvel (Bay of Brest) in 2000 (data from Lorrain et al., 2002). (e) $\delta^{13}C_{POM}$ (average ± S.D.) of sub-surface water sampled at Sainte-Anne du Portzic (Fig. 1) for each of the four periods (data from Service d’Observation en Milieu Littoral (SOMLIT), INSU-CNRS, station de Brest). (f) C_M (average ± S.D.) estimated from Eq. (2) using $\delta^{13}C_{DIC}$ and $\delta^{13}C_{shell}$ from 2011 and $\delta^{13}C_{muscle}$ (as proxy for $\delta^{13}C_R$) from 2000. (g) C_M (average ± S.D.) estimated from Eq. (2) using $\delta^{13}C_{DIC}$, $\delta^{13}C_{shell}$ and $\delta^{13}C_{POM}$ (as proxy for $\delta^{13}C_R$) from 2011. White boxes: data, grey boxes: estimates from data.

from May to the end of May, and (4) a period when only phytoplankton were present, from June to mid-October (Fig. 6). The integration of metabolic carbon into carbonate varied significantly (Kruskal–Wallis: *p* < 0.01), according to the four defined periods, regardless of value types used to estimate $\delta^{13}C_R$ values (including $\delta^{13}C_{muscle}$ for scallops sampled in 2000 by Lorrain et al. (2002), or $\delta^{13}C_{POM}$ sampled in 2011; see Fig. 6 legend for details). This variation probably reflects seasonal growth trends for *P. maximus* described by Guarini et al. (2011). These authors interpreted winter as a period of limited food availability, when *P. maximus* suspends morphodynamic development and reduces metabolic activity. Spring represents a period of high food availability and increased metabolism for the

organism (Pazos et al., 1997; Guarini et al., 2011). A transition phase occurs between these two periods, in which the organism’s feeding and growth shift to accommodate changes in metabolic activity. When integrated with the equation of McConnaughey et al. (1997) these different phases give:

$$\delta^{13}C_{shell} = (\delta^{13}C_{food} \times C_M) + (\delta^{13}C_{DIC} \times (100 - C_M)) + 1$$

The consequences for $\delta^{13}C_{shell}$ values were that $\delta^{13}C_{DIC}$ equaled $\delta^{13}C_{shell}$ measured at the end of the winter, minus 1‰ when the growth recommenced, and C_M tended towards 0%. This demonstrates that C_M values should be estimated at the end of the transition phase, once shells reach steady-state.

Please cite this article in press as: Marchais V., et al. Coupling experimental and field-based approaches to decipher carbon sources in the shell of the great scallop, *Pecten maximus* (L.). *Geochim. Cosmochim. Acta* (2015), <http://dx.doi.org/10.1016/j.gca.2015.07.010>

5. CONCLUSION

This study used laboratory experiments and data from the natural environment to calibrate and interpret *P. maximus* as a paleoenvironmental proxy. Data from laboratory experiment allowed us to study seasonal variation in $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ values and provide further information on previously proposed relation between growth rate and $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ (Lorrain et al., 2004). Uptake of the strongly depleted food source demonstrated how carbonates values diverge from predicted equilibrium values with ambient bicarbonate. In contrast to the findings of Chauvaud et al. (2011), data from this study demonstrated that $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ values from scallops can serve as accurate proxy values for $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$, when measured from calcite forming during the period when recovery in shell growth occurs. Moreover, Chauvaud et al. (2011) did identify similar patterns when they removed the ontogenetic signal from $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ values measured from large *P. maximus* individuals. The reassessed $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ values presented by Chauvaud et al. (2011), referred to as $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell detrended}}$ had similar annual minima, confirming that this value can serve as a proxy for $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$.

Ecophysiological studies can also benefit from $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ information. Seasonal variation in C_M from the age class I scallops (one year old) analyzed here can now be used to reinterpret $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ data from older individuals.

ACKNOWLEDGEMENTS

The project was supported by the French program COMANCHE (Agence Nationale de la Recherche, ANR-2010-STRA-010), the French program CHIVAS (Agence Nationale de la Recherche, ANR-Blanc) and the Natural Environment Research Council (grant NE/G000018/1 to LSP). We thank the Service d'Observation en Milieu Littoral, INSU-CNRS, station de Brest (<http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/>) for providing temperature and $\delta^{13}\text{C}_{\text{POM}}$ data. The authors also thank all the staff of the IFREMER shellfish laboratory at Argenton, the Tinduff scallop hatchery for providing juvenile scallops, and Anne Lorrain, who contributed scallop data as well as helpful comments and feedback. We are also grateful to the entire CHIVAS team for their perseverance that enabled the full survey at Lanvéoc in 2011. We are grateful to Dr. J.N. Sutton for English and editing improvements. V. Marchais was supported by a doctoral grant from the Université de Bretagne Occidentale.

APPENDIX A. SUPPLEMENTARY DATA

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.gca.2015.07.010>.

REFERENCES

- Arthur M. A., Williams D. F. and Jones D. S. (1983) Seasonal temperature-salinity changes and thermocline development in the mid-Atlantic Bight as recorded by the isotopic composition of bivalves. *Geology* **11**, 655–659.
- Beirne E. C., Wanamaker, Jr, A. D. and Feindel S. C. (2012) Experimental validation of environmental controls on the $\delta^{13}\text{C}$ of *Arctica islandica* (ocean quahog) shell carbonate. *Geochim. Cosmochim. Acta* **84**, 395–409.
- Butler P. G., Wanamaker, Jr, A. D., Scourse J. D., Richardson C. A. and Reynolds D. R. (2011) The stability of shell $\delta^{13}\text{C}$ with respect to biological age in mature specimens of the long-lived bivalve *Arctica islandica*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **302**, 21–30.
- Chatterjee A., Klein C., Naegelen A., Clauquin P., Masson A., Legoff M., Amice E., L'Helgouen S., Chauvaud L. and Leynaert A. (2013) Comparative dynamics of pelagic and benthic microalgae in a coastal ecosystem. *Est. Coast. Shelf Sci.* **133**, 67–77.
- Chauvaud L., Thouzeau G. and Paulet Y.-M. (1998) Effects of environmental factors on the daily growth rate of *Pecten maximus* juveniles in the Bay of Brest (France). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **227**, 83–111.
- Chauvaud L., Lorrain A., Dunbar R. B., Paulet Y.-M., Thouzeau G., Jean F., Guarini J.-M. and Mucciarone D. (2005) Shell of the Great Scallop *Pecten maximus* as a high-frequency archive of paleoenvironmental changes. *Geochim. Geophys. Geosyst.* **6**, 1–15.
- Chauvaud L., Thébault J., Clavier J., Lorrain A. and Strand Ø. (2011) What's hiding behind ontogenetic $\delta^{13}\text{C}$ variations in mollusk shells? New insights from the Great Scallop (*Pecten maximus*). *Estuar. Coast.* **34**, 211–220.
- Chauvaud L., Patry Y., Jolivet A., Cam E., Le Goff C., Strand Ø., Charrier G., Thébault J., Lazure P. and Gotthard K. (2012) Variation in size and growth of the great scallop *Pecten maximus* along a latitudinal gradient. *PLoS ONE* **7**, e37717.
- Coplen T. B. (2011) Guidelines and recommended terms for expression of stable isotope ratio and gas ratio measurement results. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **25**, 2538–2560.
- Craig H. (1965) Measurement of oxygen isotope paleotemperatures. In *Stable isotopes in oceanographic studies and paleotemperatures* (ed. E. Tongiorni). Cons. Naz. delle Ric, Spoleto, Italy, pp. 161–182.
- Davenport C. B. (1938) Growth lines in fossil pectens as indicators of past climates. *J. Paleontol.* **12**, 514–515.
- Dettman D. L., Reische A. K. and Lohmann K. C. (1999) Controls on the stable isotope composition of seasonal growth bands in aragonitic fresh-water bivalves (*Unionidae*). *Geochim. Cosmochim. Acta* **63**, 1049–1057.
- Emiliani C. (1966) Isotopic paleotemperatures. *Science* **154**, 851–857.
- Epstein S., Buchsbaum R., Lowenstam H. A. and Urey H. C. (1953) Revised carbonate-water isotopic temperature scale. *Geol. Soc. Am. Bull.* **64**, 1315–1326.
- Erez J. (1978) Vital effect on stable-isotope composition seen in foraminifera and coral skeletons. *Science* **273**, 199–202.
- Furla P., Galgani I., Durand I. and Allemand D. (2000) Sources and mechanisms of inorganic carbon transport for coral calcification and photosynthesis. *J. Exp. Biol.* **203**, 3445–3457.
- Geist J., Auerswald K. and Boom A. (2005) Stable carbon isotopes in freshwater mussel shells: environmental record or marker for metabolic activity? *Geochim. Cosmochim. Acta* **69**, 3545–3554.
- Gillikin D. P. and Bouillon S. (2007) Determination of ^{18}O of water and ^{13}C of dissolved inorganic carbon using a simple modification of an elemental analyser isotope ratio mass spectrometer: an evaluation. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **21**, 1475–1478.
- Gillikin D. P., De Ridder F., Ulens H., Elskens M., Keppens E., Baeyens W. and Dehairs F. (2005) Assessing the reproducibility and reliability of estuarine bivalve shells (*Saxidomus giganteus*) for sea surface temperature reconstruction: implications for paleoclimate studies. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **228**, 70–85.
- Gillikin D. P., Lorrain A., Bouillon S., Willenz P. and Dehairs F. (2006) Stable carbon isotopic composition of *Mytilus edulis*

- shells: relation to metabolism, salinity, $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ and phytoplankton. *Org. Geochem.* **37**, 1371–1382.
- Gillikin D. P., Lorrain A., Meng L. and Dehairs F. (2007) A large metabolic carbon contribution to the $\delta^{13}\text{C}$ record in marine aragonitic bivalve shells. *Geochim. Cosmochim. Acta* **71**, 2936–2946.
- Gillikin D. P., Hutchinson K. A. and Kumai Y. (2009) Ontogenic increase of metabolic carbon in freshwater mussel shells (*Pyganodon cataracta*). *J. Geophys. Res.* **114**, G01007.
- Gonzalez L. A. and Lohmann K. C. (1985) Carbon and oxygen isotopic composition of Holocene reefal carbonates. *Geology* **13**, 811–814.
- Grossman E. L. and Ku T. L. (1986) Oxygen and carbon isotope fractionation in biogenic aragonite: temperature effects. *Chem. Geol.* **59**, 59–74.
- Guarini J.-M., Chauvaud L., Cloern J. E., Clavier J., Coston-Guarini J. and Patry Y. (2011) Seasonal variations in ectotherm growth rates: quantifying growth as an intermittent non steady state compensatory process. *J. Sea Res.* **65**, 355–361.
- Ingram B. L., Conrad M. E. and Ingle J. C. (1996) Stable isotope and salinity systematics in estuarine waters and carbonates: San Francisco Bay. *Geochim. Cosmochim. Acta* **60**, 455–467.
- Killingley J. S. and Berger W. H. (1979) Stable isotopes in a mollusk shell: detection of upwelling events. *Science* **205**, 186–188.
- Klein R. T., Lohmann K. C. and Thayer C. W. (1996) Sr/Ca and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in skeletal calcite of *Mytilus trossulus*: covariation with metabolic rate, salinity, and carbon isotopic composition of seawater. *Geochim. Cosmochim. Acta* **60**, 4207–4221.
- Krantz D. E., Williams D. F. and Jones D. S. (1987) Ecological and paleoenvironmental information using stable isotope profiles from living and fossil molluscs. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **58**, 249–266.
- Laing I. (2000) Effect of temperature and ration on growth and condition of king scallop (*Pecten maximus*) spat. *Aquaculture* **183**, 325–334.
- Lorrain A., Paulet Y.-M., Chauvaud L., Savoye N., Nézan E. and Guérin L. (2000) Growth anomalies in *Pecten maximus* from coastal waters (Bay of Brest, France): relationship with diatom blooms. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **80**, 667–673.
- Lorrain A., Paulet Y. M., Chauvaud L., Savoye N., Donval A. and Saout C. (2002) Differential $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures among scallop tissues: implications for ecology and physiology. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **275**, 47–61.
- Lorrain A., Savoye N., Chauvaud L., Paulet Y. M. and Nault N. (2003) Decarbonation and preservation method for the analysis of organic C and N contents and stable isotope ratios of low-carbonated suspended particulate material. *Anal. Chim. Acta* **491**, 125–133.
- Lorrain A., Paulet Y. M., Chauvaud L., Dunbar R., Mucciarone D. and Fontugne M. (2004) $\Delta^{13}\text{C}$ variation in scallop shells: Increasing metabolic carbon contribution with body size? *Geochim. Cosmochim. Acta* **68**, 3509–3519.
- Marin F. and Luquet G. (2004) Molluscan shell proteins. *C.R. Acad. Sci. PALEVOL* **3**, 469–492.
- McConnaughey T. (1989a) ^{13}C and ^{18}O isotopic disequilibrium in biological carbonates. 1. Patterns. *Geochim. Cosmochim. Acta* **53**, 151–162.
- McConnaughey T. (1989b) ^{13}C and ^{18}O isotopic disequilibrium in biological carbonates. 2. *in vitro* simulation of kinetic isotope effects. *Geochim. Cosmochim. Acta* **53**, 163–171.
- McConnaughey T. A. and Gillikin D. P. (2008) Carbon isotopes in mollusk shell carbonates. *Geo-Mar. Lett.* **28**, 287–299.
- McConnaughey T. A., Burdett J., Whelan J. F. and Paull C. K. (1997) Carbon isotopes in biological carbonates: respiration and photosynthesis. *Geochim. Cosmochim. Acta* **61**, 611–622.
- Mook W. G. (1971) Paleotemperatures and chlorinities from stable carbon and oxygen isotopes in shell carbonate. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **9**, 245–263.
- Mook W. G. and Vogel J. C. (1968) Isotopic equilibrium between shells and their environment. *Science* **159**, 874–875.
- O'Neil J. R., Clayton R. N. and Mayeda T. K. (1969) Oxygen isotope fractionation in divalent metal carbonates. *J. Chem. Phys.* **51**, 5547–5557.
- Owen R., Kennedy H. and Richardson C. (2002a) Experimental investigation into partitioning of stable isotopes between scallop (*Pecten maximus*) shell calcite and sea water. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **185**, 163–174.
- Owen R., Kennedy H. and Richardson C. (2002b) Isotopic partitioning between scallop shell calcite and seawater: effect of shell growth rate. *Geochim. Cosmochim. Acta* **66**, 1727–1737.
- Paulet Y.-M., Lucas A. and Gerard A. (1988) Reproduction and larval development in two *Pecten maximus* (L.) populations from Brittany. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **119**, 145–156.
- Paulet Y. M., Lorrain A., Richard J. and Pouvreau S. (2006) Experimental shift in diet $\delta^{13}\text{C}$: a potential tool for ecophysiological studies in marine bivalves. *Org. Geochem.* **37**, 1359–1370.
- Pazos A. J., Román G., Acosta C. P., Abad M. and Sánchez J. L. (1997) Seasonal changes in condition and biochemical composition of the scallop *Pecten maximus* L. from suspended culture in the Ria de Arousa (Galicia, N.W. Spain) in relation to environmental conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **211**, 169–193.
- Poulain C., Lorrain A., Mas R., Gillikin D. P., Dehairs F., Robert R. and Paulet Y.-M. (2010) Experimental shift of diet and DIC stable carbon isotopes: influence on shell $\delta^{13}\text{C}$ values in the Manila clam *Ruditapes philippinarum*. *Chem. Geol.* **272**, 75–82.
- R development Core Team (2005) R: a language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Romanek C. S., Grossman E. L. and Morse J. W. (1992) Carbon isotopic fractionation in synthetic aragonite and calcite: effects of temperature and precipitation rate. *Geochim. Cosmochim. Acta* **56**, 419–430.
- Saout C., Quéré C., Donval A., Paulet Y.-M. and Samain J.-F. (1999) An experimental study of the combined effects of temperature and photoperiod on reproductive physiology of *Pecten maximus* from the Bay of Brest (France). *Aquaculture* **172**, 301–314.
- Schöne B. R., Lega J., Flessa K. W., Goodwin D. H. and Dettman D. L. (2002) Reconstructing daily temperatures from growth rates of the intertidal bivalve mollusk *Chione cortezi* (northern Gulf of California, Mexico). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **184**, 131–146.
- Schöne B. R., Oschmann W., Rössler J., Castro A. D. F., Houk S. D., Kröncke I., Dreyer W., Janssen R., Rumohr H. and Dunca E. (2003) North Atlantic Oscillation dynamics recorded in shells of a long-lived bivalve mollusk. *Geology* **31**, 1037–1040.
- Schöne B. R., Fiebig J., Pfeiffer M., Gleß R., Hickson J., Johnson A. L., Dreyer W. and Oschmann W. (2005) Climate records from a bivalve Methuselah (*Arctica islandica*, Mollusca; Iceland). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **228**, 130–148.
- Shackleton N. J. (1967) Oxygen isotope analyses and Pleistocene temperatures re-assessed. *Nature* **215**, 15–17.
- Shackleton N. J., Wiseman J. D. H. and Buckley H. A. (1973) Non-equilibrium isotopic fractionation between seawater and planktonic foraminiferal tests. *Nature* **242**, 177–179.
- Stanton J., Robert J. and Dodd J. R. (1970) Paleocologic techniques: comparison of faunal and geochemical analyses of Pliocene paleoenvironments, Kettleman Hills, California. *J. Paleontol.* **44**, 1092–1121.

ARTICLE IN PRESS

12

V. Marchais et al./Geochimica et Cosmochimica Acta xxx (2015) xxx–xxx

- Swart P. K. (1983) Carbon and oxygen isotope fractionation in scleractinian corals: a review. *Earth Sci. Rev.* **19**, 51–80.
- Tanaka N., Monaghan M. C. and Rye D. M. (1986) Contribution of metabolic carbon to mollusc and barnacle shell carbonate. *Nature* **320**, 520–523.
- Urey H. C. (1947) The thermodynamic properties of isotopic substances. *J. Chem. Soc.* **1947**, 562–581.
- Utting S. D. and Millican P. F. (1998) The role of diet in hatchery conditioning of *Pecten maximus* (L): a review. *Aquaculture* **165**, 167–178.
- Vander Putten E., Dehairs F., Keppens E. and Baeyens W. (2000) High resolution distribution of trace elements in the calcite shell layer of modern *Mytilus edulis*: environmental and biological controls. *Geochim. Cosmochim. Acta* **64**, 997–1011.
- Wanamaker, Jr, A. D., Kreutz K. J., Borns, Jr, H. W., Introne D. S., Feindel S., Funder S., Rawson P. D. and Barber B. J. (2007) Experimental determination of salinity, temperature, growth, and metabolic effects on shell isotope chemistry of *Mytilus edulis* collected from Maine and Greenland. *Paleoceanography* **22**, 1–12.
- Wilbur K. M. and Saleuddin A. S. M. (1983) Shell Formation. In *The Mollusca* (eds. A. S. M. Saleuddin and K. M. Wilbur). Academic Press Inc., pp. 235–287.

Associate editor: Claire Rollion-Bard

Please cite this article in press as: Marchais V., et al. Coupling experimental and field-based approaches to decipher carbon sources in the shell of the great scallop, *Pecten maximus* (L.). *Geochim. Cosmochim. Acta* (2015), <http://dx.doi.org/10.1016/j.gca.2015.07.010>

Chapitre IV. Relation entre le régime alimentaire de l'ormeau *Haliotis tuberculata* (L.) et la couleur des coquilles



Erwan Amice

1. Introduction

Les abalones *Haliotis* spp. sont des herbivores benthiques vivant sur des zones rocheuses principalement dans des fissures ou sur les faces inférieures des rochers (Stephenson 1924; Clavier et Chardy 1989). Ils présentent la particularité de changer de régime alimentaire au cours de leur ontogénie. Immédiatement après la métamorphose larvaire, les abalones sont capables de se nourrir sur des diatomées benthiques (Kawamura et Takami 1995; Won et al. 2010). Au stade juvénile, ils continuent de s'alimenter sur des microalgues benthiques, présentes notamment sur des algues Corallinacées encroûtantes qu'ils peuvent également consommer, mais ils peuvent aussi brouter des macroalgues tendres telles que les juvéniles d'algues brunes ou les petites algues rouges (Nash 1991; Wood et Buxton 1996; Takami et Kawamura 2003; Won et al. 2010). Les abalones adultes vont se nourrir sur des macroalgues fraîches ou dérivantes, de plus grande taille, et potentiellement sur des détritiques d'algues (Nash 1991; Mgaya 1995; Takami et Kawamura 2003; Guest et al. 2008; Won et al. 2010).

La préférence alimentaire des abalones suivant leur stade de développement, a été étudiée principalement en laboratoire ou en éclosérie car ce sont des organismes à forte valeur commerciale. Ces études ont permis notamment de tester différentes microalgues et macroalgues afin d'obtenir un taux de mortalité faible après la métamorphose des abalones et/ou le meilleur taux de croissance chez les juvéniles (Kawamura et Takami 1995; Stott et al. 2002). En milieu naturel, les études sur le régime alimentaire des abalones *Haliotis* spp. sont moins nombreuses et souvent plus complexes. En effet, au stade adulte, la préférence pour les algues rouges, brunes ou vertes n'est pas clairement établie. Les espèces de l'hémisphère nord semblent préférer les algues brunes contrairement aux espèces de l'hémisphère sud choisissant préférentiellement les algues rouges (Shepherd et Steinberg 1992). Nash (1991) a indiqué que les abalones étaient capables de sélection sur un stock d'algues vivantes ou détritiques. McShane et al. (1994) ont mis en évidence que la dureté de l'algue (liée à des adaptations morphologiques) était le premier facteur dans la préférence alimentaire d'*Haliotis rubra*. Cependant, le broutage des macroalgues pourrait surtout dépendre de la disponibilité des espèces au niveau de l'habitat de l'abalone, les espèces du genre *Haliotis* étant des herbivores opportunistes (Shepherd et Steinberg 1992; Day et Cook 1995).

La méthode classique pour étudier le régime alimentaire des abalones est l'étude des contenus stomacaux (Leighton et Boolootian 1963; Tahil et Juinio Menez 1999). Mais elle peut poser des problèmes dans l'interprétation des résultats car le temps nécessaire à la dégradation des macroalgues varie selon les espèces, ce qui peut induire des biais dans l'établissement du régime alimentaire des abalones (Day et Cook 1995). La technique isotopique sur les tissus mous des abalones s'est développée depuis quelques années (e.g. Guest et al. 2008; Won et al. 2010). Les isotopes stables du carbone et de l'azote dans les muscles d'*Haliotis discus hannai* sont des bons indicateurs du changement ontogénique de l'alimentation (Won et al. 2010). Cependant, l'estimation du régime alimentaire à partir des rapports isotopiques nécessite de connaître la

valeur de fractionnement entre la source et le consommateur. Cette valeur est variable suivant les espèces, la quantité de nourriture, le taux de croissance ... (Vander Zanden et Rasmussen 2001; Caut et al. 2009; Emmery et al. 2011). De plus, les variations des rapports isotopiques dans les tissus d'un consommateur primaire sont liées en partie au métabolisme de l'individu (Lorrain et al. 2002), ce qui nécessite de pratiquer un échantillonnage régulier des sources et des tissus du consommateur et de connaître l'état de condition des individus échantillonnés. De plus, les rapports isotopiques en carbone et azote dans les macroalgues sont sujets à des variations spatio-temporelles et ne discriminent pas clairement les différentes espèces au sein des macroalgues brunes (Dethier et al. 2013).

La coquille des mollusques est une structure pérenne qui s'agrandit lors de la croissance de l'individu en incluant des molécules provenant directement ou indirectement du milieu environnant. La croissance des ormeaux européens (*Haliotis tuberculata*) ne semble pas s'arrêter pendant la période hivernale permettant un enregistrement en continu dans la coquille des variations de leur environnement (Clavier et Richard 1986; Roussel et al. 2011).

L'alimentation des mollusques peut influencer la coloration de leur coquille (Underwood et Creese 1976 ; Tutschulte et Connell 1988; Liu et al. 2009). Ceci a été observé notamment sur les coquilles des abalones (Ino 1953; Leighton et Boolootian 1963; Olsen 1968a; Nash 1991; Liu et al. 2009). Les pigments contenus dans la coquille sont principalement des polyènes et des caroténoïdes, souvent complexés à d'autres molécules (Barnard et De Waal 2006; Hedegaard et al. 2006). L'extraction des pigments de la coquille est difficile du fait de leur interaction avec d'autres molécules et nécessite d'obtenir une quantité importante de poudre de carbonate. De plus, l'extraction classique des pigments doit être adaptée pour ce substrat particulier.

L'absorption et l'incorporation dans la coquille de pigments contenus dans l'alimentation pourraient être un mécanisme d'adaptation pour échapper aux prédateurs car les abalones assimilent les sources présentes dans le milieu environnant ce qui permet à l'organisme de se camoufler (Liu et al. 2009). Les couleurs des coquilles peuvent être analysées sur des photographies à l'aide de traitements numériques appropriés. Roussel et al. (2013) ont ainsi réalisé une analyse d'image pour mettre en évidence le contrôle génétique sur la coloration des coquilles d'*Haliotis tuberculata*. Cette technique a également permis de mettre en évidence un changement de couleur du squelette carbonaté d'un homard lors d'un changement d'alimentation (Tlusty 2005). C'est une méthode peu coûteuse, non destructrice, facile à mettre en place et qui peut être répétée autant que nécessaire. Elle reste cependant aujourd'hui peu utilisée pour la caractérisation du régime alimentaire des abalones.

L'objectif de ce chapitre est de caractériser le régime alimentaire de l'ormeau *Haliotis tuberculata* (L.) par l'analyse des couleurs de coquilles à partir de clichés photographiques. En conditions contrôlées, des ormeaux d'élevage ont été nourris avec différentes espèces de

macroalgue sur une durée de onze mois. Il s'agit de répondre aux questions suivantes : existe-t-il une correspondance entre la macroalgue consommée et la couleur de la coquille ? Si des tendances différentes de couleur ressortent en fonction de l'algue ingérée, est ce que la couleur des coquilles pourrait permettre de caractériser le régime alimentaire des ormeaux dans le milieu naturel au cours de leur vie ? Les réponses à ces questions peuvent aider à une meilleure gestion de l'espèce dans le milieu naturel.

2. Matériel et méthodes

2.1. Contrôle des sources de nourriture des ormeaux

L'alimentation des ormeaux *Haliotis tuberculata*, en milieu contrôlé a été testée dans l'aber Wrac'h (Finistère Nord, Fig. 31), en partenariat avec l'entreprise France Haliotis (écloserie, élevage, commercialisation d'ormeaux et expérimentation sur les ormeaux). Cette expérience a été conçue dans le cadre du programme ANR IDEALG (<http://www.idealg.ueb.eu/>) qui s'intéresse à la valorisation des macroalgues et implique de nombreux partenaires.

Les ormeaux testés sont issus de l'écloserie de France Haliotis. Ils sont issus de la fécondation réalisée en juin-juillet 2010, puis ont été placés pendant un an dans un bassin d'élevage à terre où ils ont été nourris avec des chlorophycées *Ulvella lens* et des diatomées benthiques. Enfin, ils ont été transférés dans des cages en mer (dans l'aber Wrac'h, Fig. 31) pour un pré-grossissement jusqu'à la fin janvier 2012 où ils ont été nourris avec *Palmaria palmata*. L'expérimentation a débuté le 9 février 2012. Les ormeaux mesuraient alors environ 2,5 cm (de l'apex au bord). 1000 ormeaux ont été placés dans des structures d'élevage appelées « abblox », composées de 4 cubes de 1 m³ (maille de 5 mm) et contenant des coupelles permettant aux ormeaux de s'abriter (Fig. 32). Ces cages ont été placées en mer dans l'aber Wrac'h et sur le fond (à 50 cm du sédiment).

Dans chaque cube, les ormeaux ont été nourris tous les mois *ad libitum* (minimum de 5 % du poids initial de macroalgues restant à la fin du mois) avec une espèce de macroalgue, différente selon les cubes. Sept macroalgues ont ainsi été testées : deux rhodophycées *Palmaria palmata* et *Gracilaria* sp., deux chlorophycées du genre *Ulva* sp. (nommées *Ulva* sp. 1 et *Ulva* sp. 2 appartenant à l'ancien genre *Enteromorpha*), et trois phaeophycées *Laminaria digitata*, *Laminaria hyperborea* (stipe uniquement) et *Saccharina* sp. Ces espèces ont été sélectionnées sur des critères nutritionnels, quantitatifs et de disponibilité sur le site. Les macroalgues ont été récoltées à la main sur l'estran, dans l'Aber Wrac'h, 24 heures avant chaque nourrissage. Chaque espèce de macroalgues testées a été apportée aux ormeaux dans trois cubes (expérience en triplicat), chacun dans un « abblox » différent.

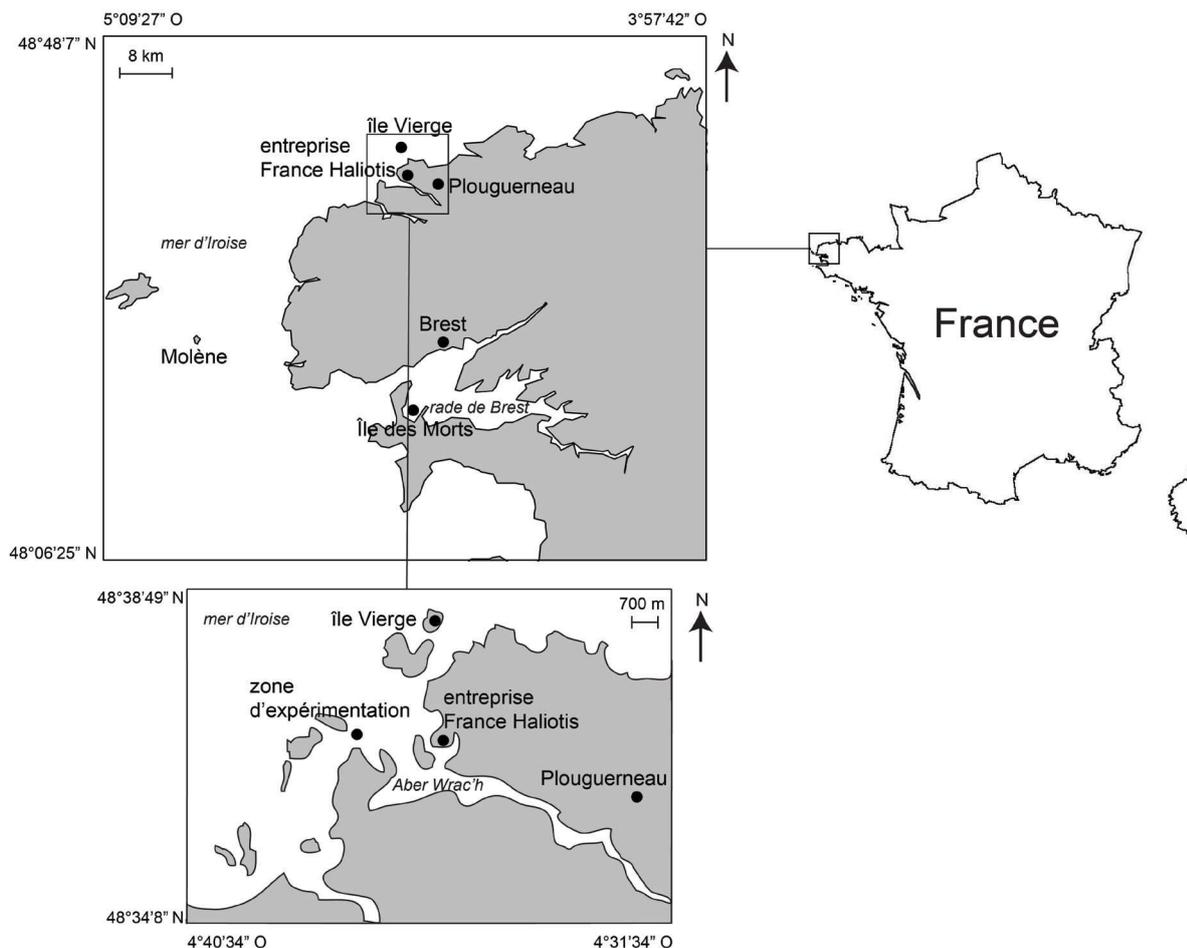


Fig. 31 : Localisation du site expérimental à la sortie de l’Aber Wrac’h (Finistère Nord, France), de l’entreprise France Haliotis qui a fourni les ormeaux et la logistique, et des zones de prélèvement des ormeaux naturels (île Vierge, Molène et île des Morts dans la rade de Brest).

A la fin de l’expérimentation (le 18 décembre 2012), cinq coquilles d’ormeau ont été prélevées pour chaque traitement. Les tissus mous ont été enlevés et la coquille a été brossée puis rincée à l’eau avant d’être stockée à l’abri de la lumière. Dix coquilles de juvéniles, nourris avec *Ulve* *lens* et des diatomées benthiques ont également été collectées dans l’écloserie France Haliotis.

Une sonde HOBO® U20 mesurant la température et la pression toutes les 20 secondes a été placée directement sur les cages pendant toute la durée de l’expérience (à partir du deuxième nourrissage, le 10 mars 2012). Elle s’est arrêtée le 10 décembre 2012.

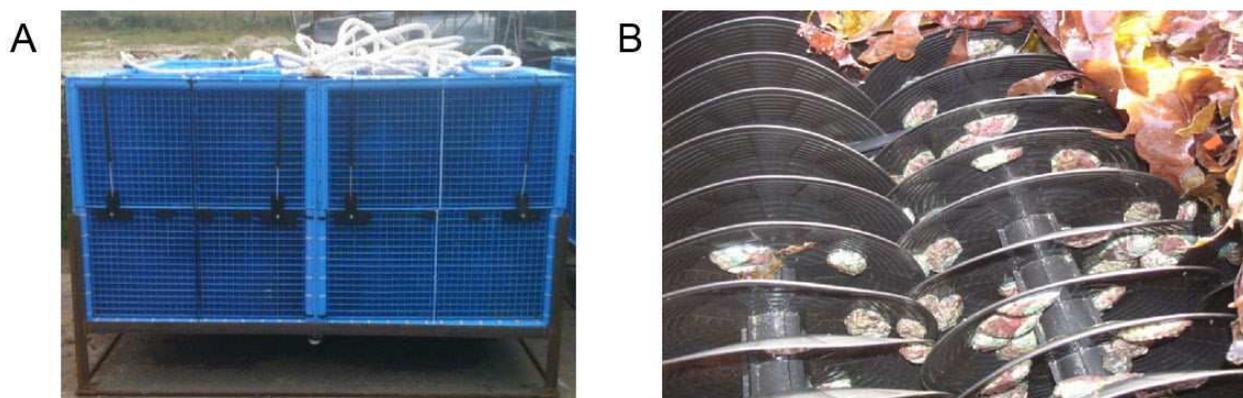


Fig. 32 : Photographies des cages « abblox » (A) contenant les coupelles (B) où les ormeaux peuvent s'abriter (source : France Haliotis).

2.2. Echantillonnage d'ormeaux en milieu naturel

Afin d'essayer de retracer le régime alimentaire des ormeaux en milieu naturel, des individus ont été prélevés dans différents milieux : trois à l'île des Morts en rade de Brest le 4 mars 2014 (environ 5,7 cm de l'apex au bord), trois à Molène en avril 2014 (environ 6,5 cm de l'apex au bord) et un au niveau de l'île Vierge à côté de Plouguerneau le 31 janvier 2014 (8,4 cm de l'apex au bord) (Fig. 31). Après dissection, leurs coquilles ont été brossées et rincées à l'eau avant d'être conservées à l'abri de la lumière. Les coquilles de ces ormeaux sauvages portent plus d'épibiontes que celles des ormeaux expérimentaux, ce qui peut impacter l'analyse des couleurs à certains endroits de la coquille.

2.3. Analyse de la couleur des coquilles d'ormeau

Pour analyser les couleurs à partir d'images numériques, les coquilles d'ormeaux expérimentaux et du milieu naturel ont été photographiées avec un Nikon D800 possédant un objectif de focale 50 mm et d'ouverture f/1.4. La vitesse d'obturation était de 1/160^{ème} de seconde. Les photographies obtenues étaient composées de 14,3 à 36,2 millions de pixels.

Afin d'obtenir des photographies homogènes du point de vue de la lumière et d'éviter au maximum les reflets, deux boîtes de lumière neutre avec un diffuseur et un flash électronique Elinchrom Style RX600 ont été utilisées. La balance du blanc et du noir a été effectuée sur chaque photographie à l'aide d'une charte de couleur QPcard 201 (valeurs de la charte sur <http://www.sirui-photo.us/QPcard/rgbvalues.jpg>) à l'aide du logiciel Adobe Photoshop® CS5 (version 12.0).

La couleur numérique de chaque pixel peut être codée de différentes manières. Le codage le

plus connu et le plus utilisé est le mode RVB, décomposant la couleur en trois couches : rouge, vert et bleu. Chaque couche est définie par 256 niveaux (0 à 255) dans le mode 8 bits. L'association des trois couches donne les couleurs. Par exemple, le rouge correspond au codage 255/0/0, le bleu à 0/0/255, le vert à 0/255/0, le blanc à 255/255/255 et le noir à 0/0/0. Il existe également le codage TSL pour Teinte, Saturation et Luminosité (Fig. 33). Ce type de codage est plus intuitif que le codage RVB. En effet, la teinte indique la couleur pure en degré, avec 0° pour le rouge, 120° pour le vert, 240° pour le bleu et 360° pour le rouge de nouveau. La saturation permet d'obtenir des couleurs plus ou moins intenses à partir de la couleur pure. Elle est comprise entre 0 (blanc au noir suivant la luminosité) et 100 % (couleur pure). La luminosité, entre 0 (blanc à noir suivant la saturation) et 100 % (couleur pure), indique la quantité de noir ou de blanc (suivant la saturation) ajoutée à la teinte. D'autres méthodes de codage existent comme le mode LAB ou CMJN mais ils n'ont pas été utilisés dans ce chapitre.

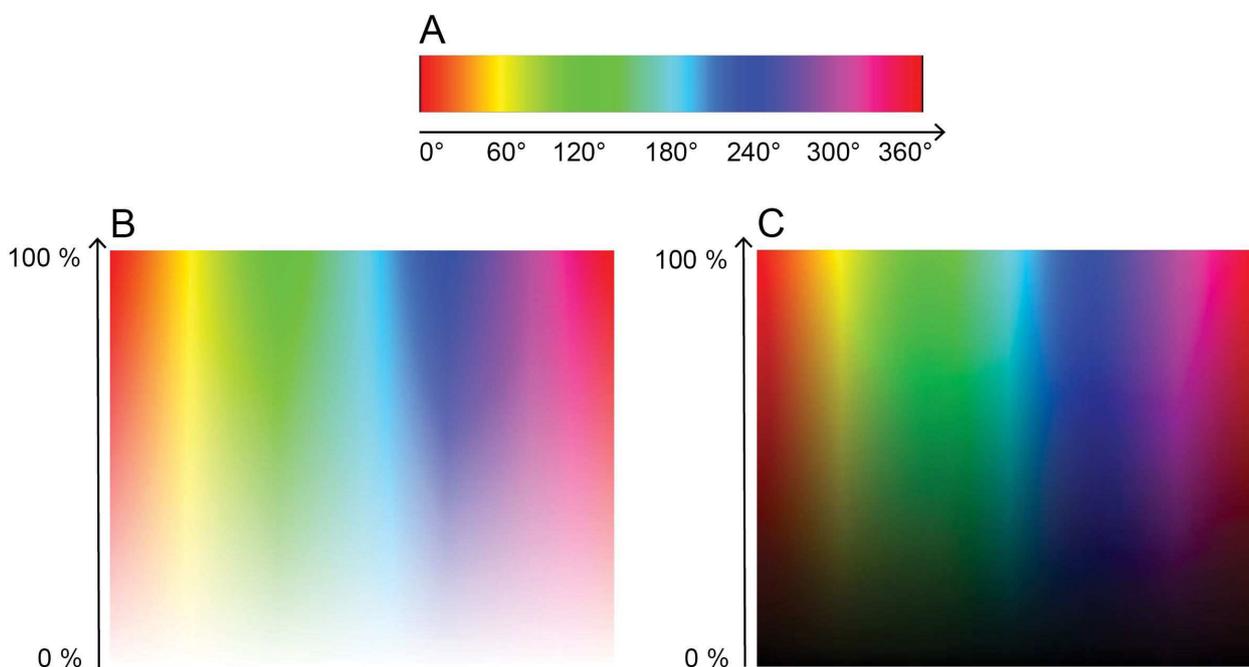


Fig. 33 : Explication du codage TSL : teinte (A), saturation (B) et luminosité (C). L'association de ces trois couches permet de former des couleurs sur des pixels.

A l'aide du logiciel MATLAB®, le RVB des pixels situés sur un axe de croissance (longueur spiralée en suivant les trous respiratoires) a été calculé pour chaque coquille d'ormeau et chaque traitement. Les photographies étant composées d'un très grand nombre de pixels, induisant une forte variabilité de RVB entre des pixels proches, les mesures de RVB ont été moyennées sur 40 x 40 pixels. L'utilisation de la teinte du mode TSL semble plus appropriée et moins complexe que le mode RVB pour voir des changements de couleur car la teinte est caractérisée par une valeur alors que la couleur en mode RVB est caractérisée par trois valeurs. De plus, l'intensité de la couleur des coquilles évolue selon la croissance avec des zones sombres pour les périodes de faible croissance et des zones plus claires quand elle grandit rapidement (Comfort 1951). La teinte indique une

couleur pure sans prendre en compte la clarté des couleurs alors que ce paramètre est inclus dans les valeurs de RVB.

Les valeurs RVB des pixels peuvent être converties en valeurs de teinte et de luminosité grâce aux algorithmes d'Adobe Photoshop® (conversion réalisée dans Karcher et Richardson 2003). Les valeurs de RVB ont été divisées par 255 puis la formule suivante a été appliquée pour calculer la teinte en chaque point du transect mesuré sur chaque ormeau :

$$\begin{aligned} \text{si } \max(\text{RVB}) = \min(\text{RVB}) &\rightarrow \text{teinte} = 0 && \text{(eq. 1)} \\ \text{si } \max(\text{RVB}) = R &\rightarrow \text{teinte} = 60 \times [(V - B) / (\max(\text{RVB}) - \min(\text{RVB}))] \\ \text{si } \max(\text{RVB}) = V &\rightarrow \text{teinte} = 60 \times (2 + [(B - R) / (\max(\text{RVB}) - \min(\text{RVB}))]) \\ \text{si } \max(\text{RVB}) = B &\rightarrow \text{teinte} = 60 \times (4 + [(R - V) / (\max(\text{RVB}) - \min(\text{RVB}))]) \end{aligned}$$

Si la teinte calculée est inférieure à zéro, elle est additionnée à 360 car les valeurs doivent être comprises entre 0 et 360°.

La luminosité a été calculée selon la formule suivante :

$$\text{luminosité} = \max(\text{RVB}) \times 100 \quad \text{(eq. 2)}$$

2.4. Analyse du rapport isotopique en oxygène des carbonates

Les coquilles des ormeaux expérimentaux, nourris avec des algues brunes et vertes, présentent des bandes de couleur marron, interrompant la couleur générale verte (Annexe C). Pour dater ces bandes de couleur marron, des prélèvements de carbonates en surface de la coquille des ormeaux nourris avec *Laminaria digitata* ont été effectués à l'aide d'une fraise de 0,3 mm. Les échantillons ont été collectés parallèlement aux stries de croissance sur les bandes marron, avant et après les bandes marron dans le vert, dans la zone avant le début de l'expérience (juste avant le début du vert) jusqu'au bord de la coquille. Trois coquilles d'ormeau sur les cinq ont été sélectionnées pour réaliser cette opération. 62 échantillons de carbonate (poids moyen de 85 µg) ont été recueillis. Le $\delta^{18}\text{O}$ de ces prélèvements a été analysé à l'aide d'un spectromètre de masse de rapport isotopique à flux continu Thermo Finnigan MAT 253 couplé à un Gas Bench II à l'université du Mainz (Allemagne). Les résultats sont exprimés en ‰ et sont calculés par rapport au standard Vienna PeeDee Belemnite (V-PDB). Les standards externes IVA Carrara et NBS-18 ont été utilisés et ont indiqué une précision de la mesure de 0,03 et 0,07 ‰ respectivement.

2.5. Analyse des données

Sur les ormeaux expérimentaux

La longueur de l'apex au bord de la coquille a été mesurée pour chaque ormeau en fin d'expérience grâce au logiciel Image J® selon la méthode décrite par Roussel et al. (2011). Ces longueurs ont été moyennées pour chaque traitement puis comparées à l'aide d'une ANOVA à un facteur, la normalité et l'homoscédasticité étant vérifiées au préalable avec le test de Shapiro-Wilk et le test de Bartlett respectivement. Un test de comparaison deux-à-deux (test HSD de Tukey) a ensuite été mené pour voir quel traitement induisait des différences significatives.

Une moyenne et un intervalle de confiance à 95 % de la teinte des coquilles ont été définis suivant l'algue apportée aux ormeaux. Ils ont été calculés à partir des valeurs de teinte correspondant à la partie expérimentale. Il est très difficile de dater visuellement une coquille d'ormeau et donc de définir le début de l'expérience. Sur les coquilles des ormeaux nourris avec *Laminaria digitata*, *Saccharina* sp., *Ulva* sp. 1 et *Ulva* sp. 2, des zones vertes apparaissent sur la coquille (Annexe C). Ces zones n'étaient pas présentes lorsque les ormeaux ont été placés dans les cages expérimentales. La teinte de la coquille pour ces ormeaux a donc été définie à partir de l'apparition de la première zone verte. Des bandes marron entrecoupent ces zones vertes sur les coquilles de ces ormeaux. Une valeur moyenne de teinte a donc été calculée pour les zones vertes et une autre pour les zones marron en délimitant les zones vertes et les zones marron visuellement puis en ajustant avec les valeurs de teinte (Fig. 34). Pour les coquilles des ormeaux nourris avec *Laminaria hyperborea*, *Gracilaria* sp. et *Palmaria palmata*, aucune zone verte n'apparaît et la couleur de la coquille reste pratiquement homogène (Annexe C). La moyenne de teinte pour ces coquilles pour la période expérimentale a été calculée sur la partie de la coquille de l'endroit où la teinte se stabilise jusqu'au bord de la coquille (Fig. 34).

La teinte des coquilles pourrait être utilisée pour caractériser le stade juvénile puisque le changement de régime alimentaire des ormeaux entre le stade juvénile et le stade adulte se traduit par une couleur différente au niveau de la coquille (visible sur les coquilles des ormeaux expérimentaux ; Annexe C). Cependant, elle n'a pas pu être utilisée puisqu'elle ne varie pas fortement lors du changement de couleur visible sur la coquille (Fig. 34). Par ailleurs, cette partie de coquille est plus lumineuse que le reste. Les coquilles de juvéniles sont également plus claires que les autres coquilles (Annexe C). La luminosité, calculée à l'aide de l'équation 2, a donc été utilisée. Elle présente en effet une diminution importante lors du changement de couleur visible sur la coquille des ormeaux expérimentaux (Fig. 35). Une luminosité a été définie pour cette zone de la coquille (délimitée visuellement) pour chaque traitement et comparée à celle de l'ensemble de la coquille des juvéniles.

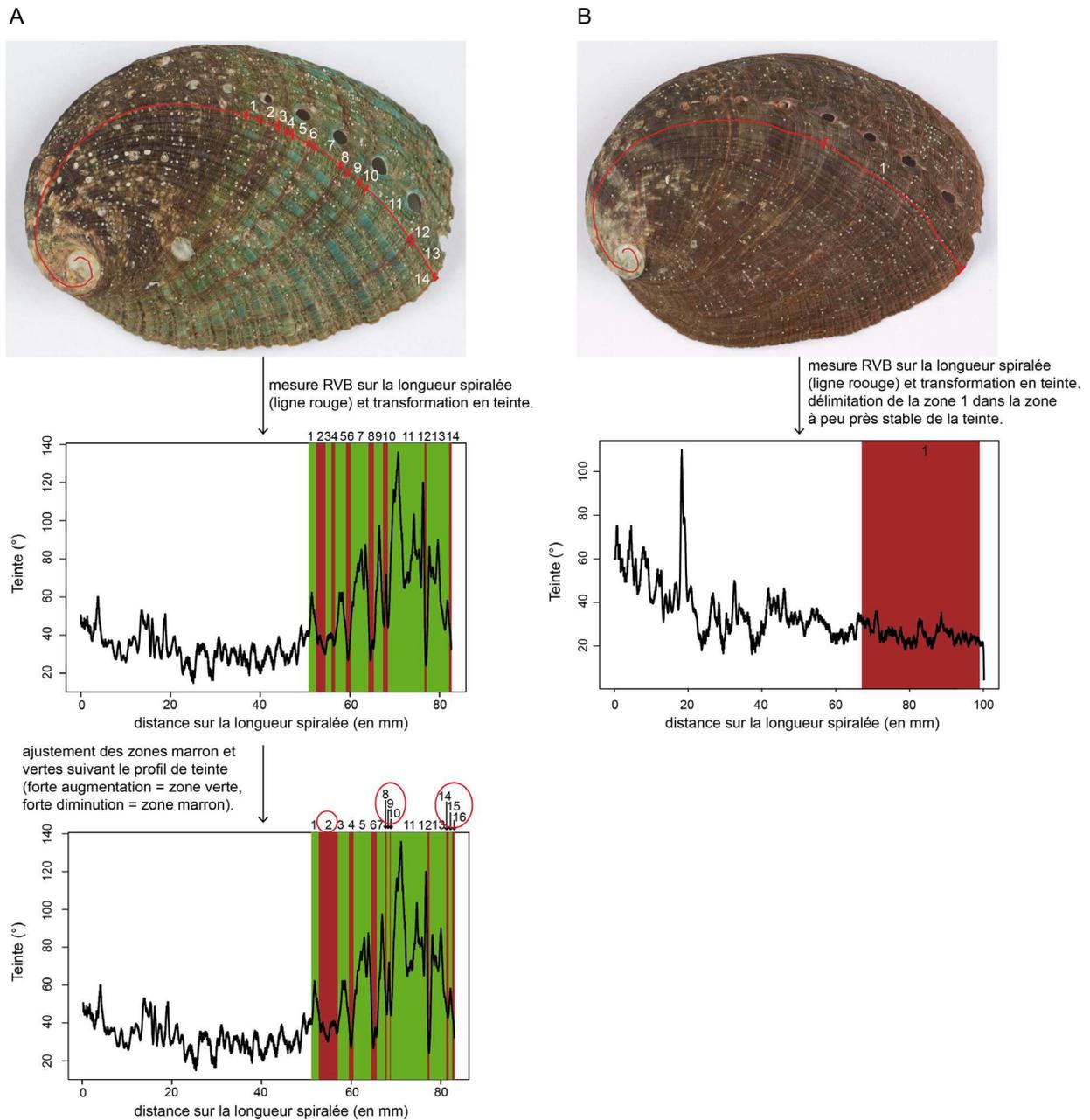


Fig. 34 : Détermination des zones vertes et marron dans la partie expérimentale des coquilles des ormeaux à partir de l'observation visuelle et des valeurs de teinte (A : coquille d'ormeau où des bandes vertes apparaissent, exemple d'un ormeau nourri avec *Laminaria digitata* ; B : coquille d'ormeau où le changement de couleur n'est pas clairement visible, exemple d'un ormeau nourri avec *Palmaria palmata*). Pour les coquilles de type A, les zones vertes et marron ont été ajustées en fonction des valeurs de teinte (exemples d'ajustement pour les numéros des zones entourées en rouge).

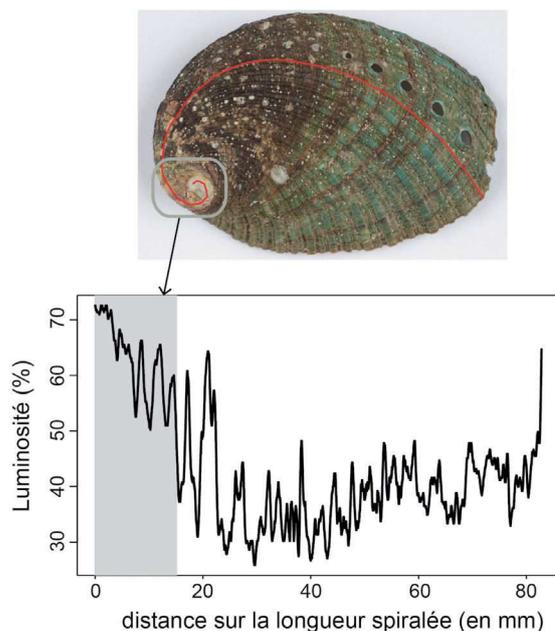


Fig. 35 : Luminosité calculée avec l'équation 2 le long de la longueur spiralée indiquée en rouge pour un ormeau nourri avec *Laminaria digitata*. La zone grise indique la période juvénile visible sur la coquille.

Des tests statistiques de Kruskal-Wallis ou de Wilcoxon (tests non paramétriques) ont été menés pour voir s'il existe des différences significatives au niveau des teintes entre les différentes zones d'une même couleur au sein d'un même ormeau, entre les différentes zones vertes ou marron en fonction des ormeaux pour un même traitement, entre les différentes zones vertes ou marron en fonction des traitements et entre les zones vertes et les zones marron pour un même traitement. Ces tests ont également été entrepris sur la luminosité afin de comparer celle-ci pour les zones définies comme correspondant au stade juvénile en fonction des différents traitements et entre les coquilles expérimentales et celles des juvéniles.

Le $\delta^{18}\text{O}$ des carbonates ($\delta^{18}\text{O}_{\text{coquille}}$) a été utilisé pour calculer la température enregistrée dans la coquille des ormeaux au cours de l'expérience, selon la méthode de Jolivet et al. (2015). La couche supérieure de la coquille des ormeaux étant composée d'aragonite (Dauphin et al. 2014; Jolivet et al. 2015), l'équation de Grossman et Ku (1986) avec les modifications de Sharp (2006) a été utilisée :

$$T (^{\circ}\text{C}) = 21,8 - 4,69 \times (\delta^{18}\text{O}_{\text{coquille}} - (\delta^{18}\text{O}_{\text{eau}} - 0,27)) \quad (\text{eq. 3})$$

avec le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coquille}}$ correspondant au rapport isotopique de l'oxygène mesuré dans les carbonates et le $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau}}$ au rapport isotopique de l'oxygène dans l'eau par rapport au standard Vienna Standard Mean Ocean Water (VSMOW). Ce dernier a été calculé à partir de la formule de Chauvaud et al. (2005) :

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{eau}} = 0,164 \times \text{salinité} - 5,38 \quad (\text{eq. 4})$$

La salinité n'a pas été mesurée dans le milieu. La zone expérimentale dans l'aber Wrac'h se situe dans la zone marine et elle a été estimée en moyenne à 35 sur toute l'année (voir http://www.previmer.org/previsions/temperature_et_salinite/).

La distance des prélèvements de carbonate par rapport à l'apex a été mesurée en longueur spiralée (distance mesurée à partir de l'apex jusqu'au bord antérieur en suivant les trous respiratoires de la coquille) selon la méthode de Roussel et al. (2011). Le prélèvement effectué sur le bord antérieur de la coquille a été daté au 18 décembre 2012 (date de l'échantillonnage) et le premier prélèvement avant le passage à la couleur verte a été daté au 9 février 2012 (date du début de l'expérience). Clavier et Richard (1986) ont mesuré la croissance annuelle pour des ormeaux naturels d'un an (*Haliotis tuberculata*, échantillonnés à St Malo, Bretagne) et ont défini cinq périodes de croissance (en fonction des dates de leurs prélèvements). Pour chaque période comprise entre le 9 février 2012 et le 18 décembre 2012, un pourcentage de croissance a été calculé à partir des pourcentages spécifiés par Clavier et Richard (1986). Ils ont été rapportés à un total de 100 % (Tableau 7). Chaque prélèvement de carbonate a été daté en utilisant la date du début de l'expérience (09/02/2012), le pourcentage de croissance pour la période correspondante et la longueur spiralée de ces prélèvements. La datation des échantillons de carbonate a été vérifiée en comparant la température calculée à partir du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coquille}}$ et la température enregistrée dans l'eau de mer.

Tableau 7 : Pourcentage de croissance d'un ormeau *Haliotis tuberculata* d'un an suivant différentes périodes annuelles.

périodes		% croissance coquillière défini	
		dans Clavier et Richard (1986)	dans cette étude
03/01/2012	08/03/2012	7,64	
09/02/2012	08/03/2012		3,8
08/03/2012	21/05/2012	16,37	18,8
21/05/2012	29/08/2012	40,37	46,4
29/08/2012	08/11/2012	21,44	24,7
08/11/2012	18/12/2012		6,3
08/11/2012	03/01/2013	7,64	

Sur les ormeaux du milieu naturel

Les photographies des coquilles des ormeaux prélevés en milieu naturel et des coquilles de juvéniles n'ont pas été prises le même jour que celles des coquilles des ormeaux expérimentaux. Les réglages de l'appareil photographique ont été conservés mais la luminosité n'était pas forcément identique. Lors de la comparaison des valeurs RVB sur chaque carré de la charte de référence pour chaque photographie, ces valeurs étaient 1,1 fois plus élevées pour les photographies des coquilles d'ormeau naturel et des juvéniles par rapport aux valeurs des photographies des coquilles expérimentales. Les valeurs de RVB mesurées le long de l'axe de croissance des coquilles du milieu naturel et des juvéniles ont donc été corrigées par ce facteur 1,1 modifiant les valeurs de teinte et de luminosité.

Pour essayer d'identifier le passage du stade juvénile au stade adulte (changement de type d'alimentation) sur les coquilles des ormeaux, les valeurs maximales et minimales de luminosité trouvées sur les individus expérimentaux et les juvéniles ont été utilisées. Les valeurs de luminosité ont été représentées pour chaque ormeau du milieu naturel (sept ormeaux) en fonction de la distance à l'apex sur la longueur spiralée. Dès que la luminosité descend en dessous de la valeur minimale définie pour le stade juvénile, le reste de la coquille est considéré comme correspondant au stade adulte. Cette zone de transition a été reportée sur les photographies des coquilles et comparée à des zones visibles à l'œil nu sur la coquille.

Dans le but d'essayer de retracer le régime alimentaire des ormeaux du milieu naturel pendant toute la durée de leur vie au stade adulte, la teinte de chaque ormeau a été représentée en fonction de la distance à l'apex sur la longueur spiralée. Les intervalles de confiance à 95 % des teintes identifiées pour chaque traitement algal ont également été représentés pour essayer de faire correspondre les teintes des ormeaux du milieu naturel à une algue potentiellement assimilée.

Tous les tests statistiques et les graphiques ont été réalisés avec le logiciel R (R Core Team 2012). Le seuil des tests statistiques étaient de 0,05.

3. Résultats

3.1. Longueur des coquilles d'ormeau après l'expérimentation

La longueur apex-bord de la coquille des ormeaux est significativement différente suivant les traitements (ANOVA : $p < 0,01$). Les ormeaux nourris avec *Laminaria hyperborea* présentent la plus petite longueur, significativement différente de celles des individus nourris avec *Gracilaria*

sp., *Laminaria digitata*, *Palmaria palmata* et *Ulva* sp. 1 (test HSD de Tukey : $p < 0,05$ pour chaque comparaison ; Tableau 8). Ces derniers traitements présentent les plus grandes longueurs, avec notamment une longueur maximale pour les ormeaux nourris avec *Palmaria palmata* (Tableau 8). Cette dernière longueur est significativement différente des longueurs obtenues avec *Ulva* sp. 2 et *Saccharina* sp. (test HSD de Tukey : $p < 0,05$).

Tableau 8 : Moyenne des longueurs (en mm) apex-bord de la coquille des ormeaux prélevés à la fin de l'expérience pour chaque traitement. $n = 5$ individus par traitement.

	traitement	moyenne \pm écart type (mm)
algues brunes	<i>Laminaria digitata</i>	44,5 \pm 7,4
	<i>Laminaria hyperborea</i>	27,9 \pm 10,2
	<i>Saccharina</i> sp.	38,5 \pm 4,2
algues rouges	<i>Gracilaria</i> sp.	42,1 \pm 5,7
	<i>Palmata palmata</i>	53,7 \pm 5,4
algues vertes	<i>Ulva</i> sp. 1	46,8 \pm 7,8
	<i>Ulva</i> sp. 2	36,1 \pm 4,1

3.2. Teintes des ormeaux expérimentaux

Pour les traitements avec *Laminaria digitata*, *Saccharina* sp., *Ulva* sp. 1 et sp. 2, les coquilles d'ormeau présentaient des zones vertes entrecoupées de bandes marron (Annexe C). Les zones vertes et les zones marron se différencient significativement au niveau de la teinte le long de l'axe de croissance de la coquille d'ormeau pour chaque traitement où ces deux zones sont visibles sur la coquille (Fig. 36). Les zones vertes ont une teinte significativement différente en fonction de l'algue donnée aux ormeaux avec des valeurs plus hautes avec des algues brunes par rapport aux algues vertes (Fig. 36). Les zones marron ont également des teintes significativement différentes en fonction du traitement algal, excepté entre les traitements avec *Laminaria digitata* et *Gracilaria* sp. et entre les traitements avec les deux espèces du genre *Ulva*. Les valeurs de teinte sont plus basses pour les ormeaux nourris avec des algues rouges par rapport aux autres ormeaux (Fig. 36). Les valeurs de teinte sont toutefois très variables au sein d'une même zone de couleur et sur une même coquille d'ormeau (Kruskal-Wallis : $p < 0,01$ en fonction des zones vertes ou des zones marron pour un même ormeau et $p < 0,01$ en fonction des ormeaux pour la zone verte ou la zone marron et pour un même traitement). De nombreux points ne sont pas inclus dans les diagrammes en boîte (Fig. 36).

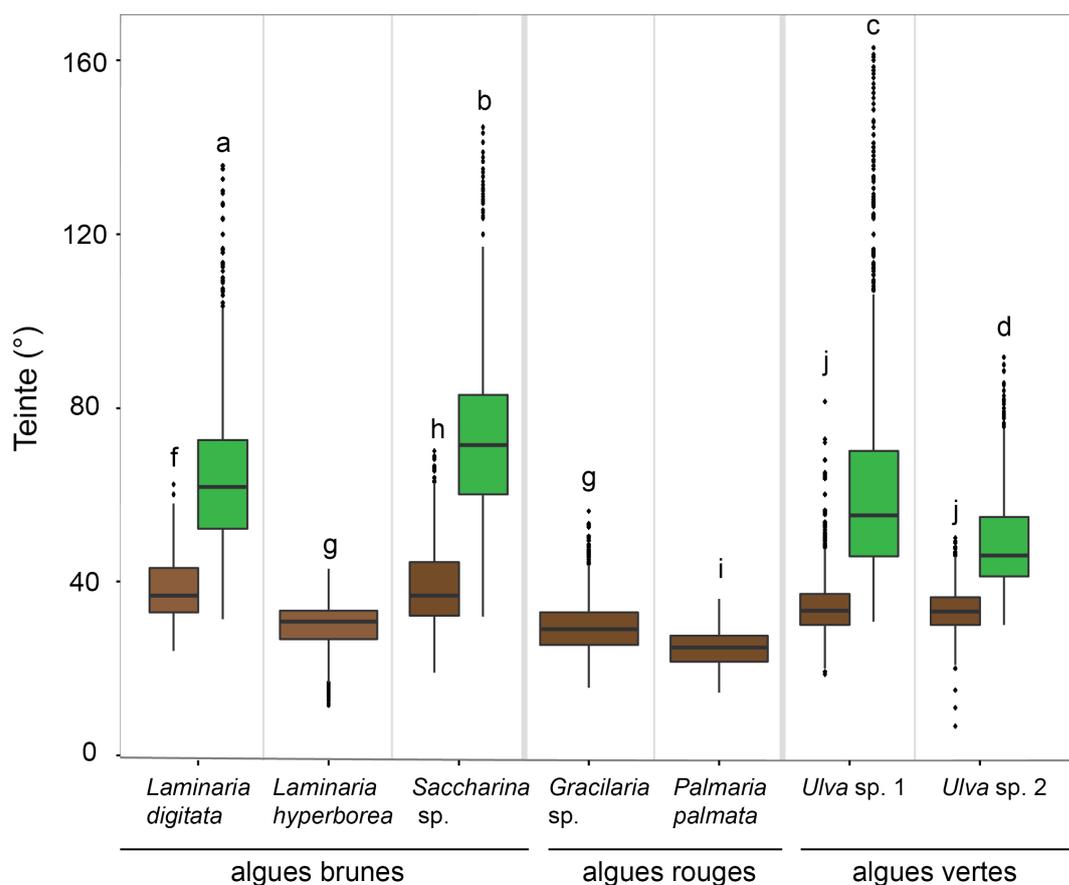


Fig. 36 : Teinte des coquilles d'ormeau (au niveau de la partie expérimentale) pour les zones vertes (en vert) et pour les zones marron (en marron) pour chaque traitement. Les lettres indiquent les différences significatives entre les zones (Wilcoxon : $p < 0,01$). $n = 5$ coquilles par traitement.

De par l'important jeu de données, des intervalles de confiance à 95 % de la teinte ont pu être calculés pour les zones vertes et les zones marron pour chaque traitement (Tableau 9). La teinte des zones vertes est comprise entre $48,5^\circ$ et $72,9^\circ$, avec des valeurs les plus élevées pour le traitement avec *Saccharina* sp. et les plus basses pour le traitement avec *Ulva* sp. 2 (Tableau 9). Au niveau des zones marron, la teinte est comprise entre $25,1^\circ$ et $41,2^\circ$, avec des valeurs de teinte les plus faibles pour le traitement avec *Palmaria palmata* et les plus hautes avec *Saccharina* sp. (Tableau 9). Aucune teinte de la zone verte ne se chevauche en fonction des traitements, de même pour la teinte des zones marron (excepté pour les traitements avec *Laminaria hyperborea* et *Gracilaria* sp.).

Tableau 9 : Moyennes et intervalles de confiance à 95 % de la teinte (°) des zones vertes et des zones marron des coquilles d'ormeau (au niveau des parties de coquille correspondant à la zone d'expérimentation) pour les différents traitements.

		zone vert		zone marron	
		moyenne	intervalle de confiance (95 %)	moyenne	intervalle de confiance (95 %)
algues brunes	<i>Laminaria digitata</i>	63,4	63,0 - 63,8	37,6	37,4 - 37,9
	<i>Laminaria hyperborea</i>			28,9	28,8 - 29,1
	<i>Saccharina</i> sp.	72,4	72,0 - 72,9	40,8	40,3 - 41,2
algues rouges	<i>Gracilaria</i> sp.			29,0	28,9 - 29,1
	<i>Palmaria palmata</i>			25,2	25,1 - 25,3
algues	<i>Ulva</i> sp. 1	60,0	60,0 - 61,2	34,2	34,0 - 34,4
vertes	<i>Ulva</i> sp. 2	48,8	48,5 - 49,1	33,6	33,5 - 33,8

3.3. Luminosité de la partie des coquilles correspondant au stade juvénile

La luminosité des coquilles des ormeaux expérimentaux au niveau des zones correspondant au stade juvénile est significativement inférieure pour tous les traitements par rapport à celle des coquilles échantillonnées au stade juvénile (Fig. 37). La luminosité est à peu près similaire entre les coquilles expérimentales en fonction des traitements, même s'il existe des différences significatives (Fig. 37). La luminosité est toutefois très variable entre les individus pour les juvéniles et les coquilles expérimentales ; de nombreux points ressortent des diagrammes en boîte (Fig. 37). La moyenne (\pm écart type) de la luminosité sur la partie juvénile des coquilles expérimentales et des juvéniles échantillonnés est de $64,7 \pm 6,7$ %. Les valeurs minimales et maximales sont respectivement de 40,4 et 84,5 %.

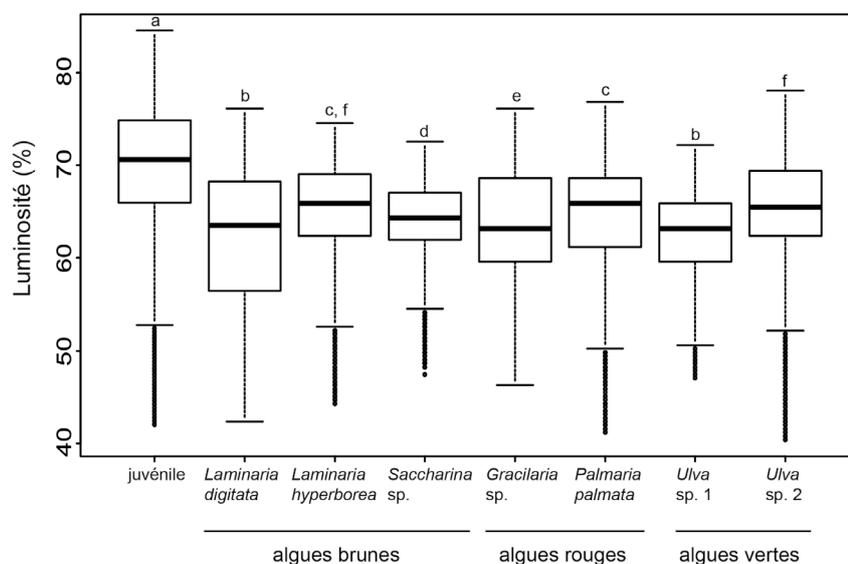


Fig. 37 : Luminosité des coquilles d'ormeau pour la partie définie comme stade juvénile et pour chaque traitement, luminosité des coquilles de juvénile récolté à l'écloserie. Les lettres indiquent les différences significatives entre les traitements (Wilcoxon : $p < 0,01$). $n = 5$ coquilles par traitement et 10 coquilles pour les juvéniles.

3.4. Caractérisation du stade juvénile sur les ormeaux du milieu naturel

La luminosité sur les ormeaux de la rade de Brest et de l'île Vierge présente une diminution bien visible sur les premiers millimètres de la longueur spiralée (Fig. 38A et C). Cette diminution est moins marquée pour les ormeaux prélevés à Molène (Fig. 38B). La zone de transition entre le stade juvénile et le stade adulte (lorsque la luminosité est inférieure à la valeur minimale) correspond, pour deux ormeaux de la rade de Brest sur trois, à un changement de couleur visible à l'œil nu sur la coquille (individus 2 et 3 ; Fig. 38A). Pour l'individu 1 de la rade de Brest, cette zone est située bien au-delà du changement de couleur (d'une zone très claire à une zone plutôt rouge). Pour l'ormeau échantillonné à l'île Vierge, cette zone de transition est difficile à déterminer car la luminosité ne descend pratiquement pas en dessous de cette valeur minimale (Fig. 38C). Enfin, pour les ormeaux de Molène, la luminosité est très variable le long de la longueur spiralée et il est difficile de définir cette zone de transition (Fig. 38B). De plus, aucun changement de couleur n'est visible à l'œil nu sur les coquilles de ces ormeaux ; il est donc difficile de valider la zone de transition définie (flèches rouges sur la Fig. 38) à partir de la luminosité.

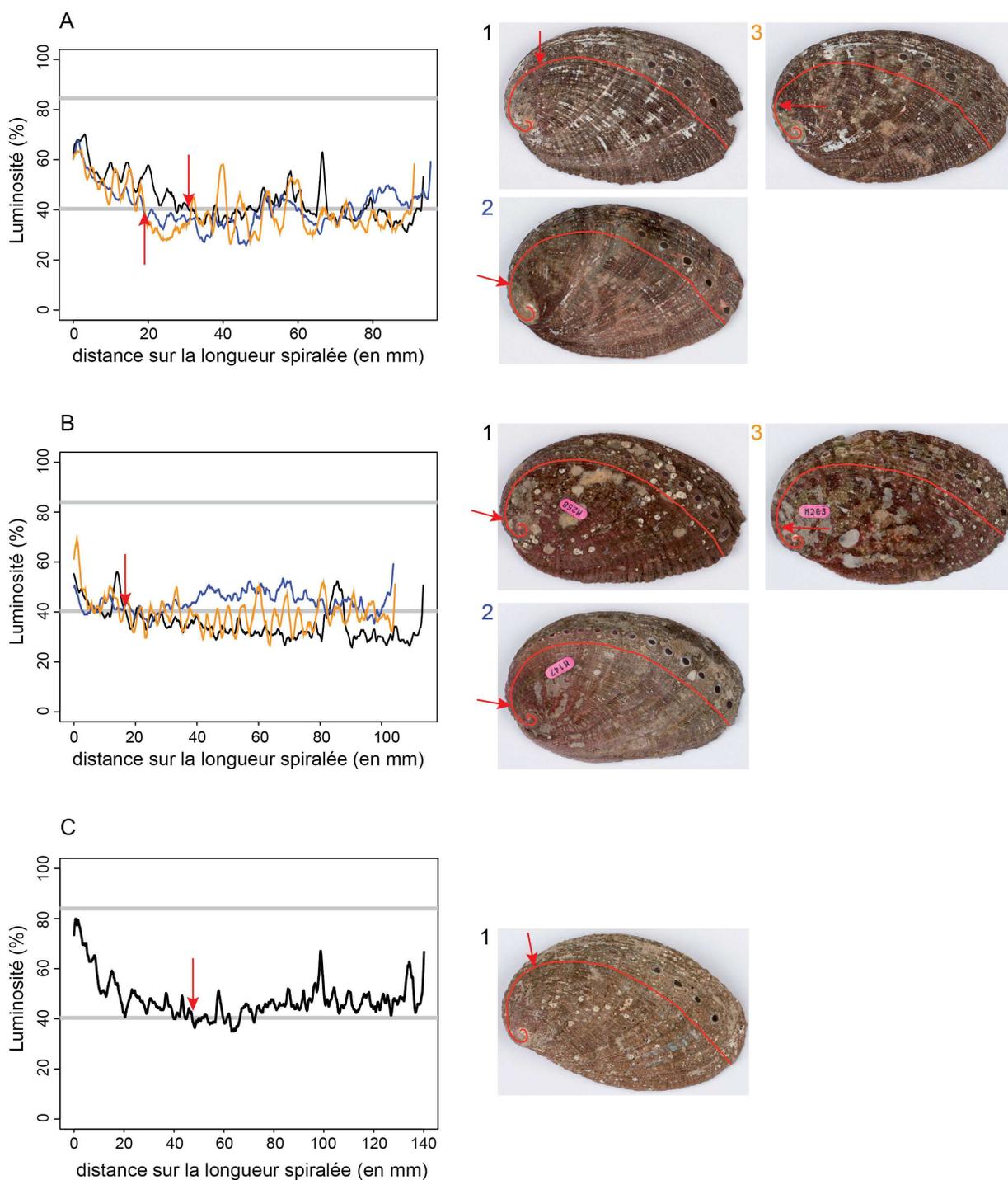


Fig. 38 : Luminosité le long de la longueur spiralée (traits rouges sur les photographies) pour chaque ormeau prélevé dans le milieu naturel (A : rade de Brest, B : Molène, C : île Vierge). Les différents individus sont indiqués par des couleurs (noir : individu 1, bleu : individu 2, orange : individu 3). Les lignes grises indiquent les valeurs minimales et maximales de luminosité trouvées pour le stade juvénile défini sur les ormeaux expérimentaux et les juvéniles échantillonnés (Fig. 37). Les flèches rouges indiquent le changement du stade juvénile au stade adulte défini lorsque la luminosité des coquilles est inférieure à la valeur minimale (trait gris).

3.5. Caractérisation du régime alimentaire des ormeaux du milieu naturel à partir de la teinte des coquilles

La teinte des coquilles lorsque les ormeaux sont jeunes (teintes près de l'apex) est variable au sein d'un même individu (Fig. 39). Par exemple, pour l'individu numéro 3 prélevé en rade de Brest, sa teinte passe de 34° à plus de 50° en quelques millimètres puis diminue rapidement à des valeurs inférieures à 20° (Fig. 39A). Cette variabilité au sein d'un individu est aussi visible entre les individus : la teinte des ormeaux sur les premiers centimètres de la coquille n'évolue pas de la même manière entre chaque ormeau d'un même site de prélèvement et entre ceux qui ont été prélevés sur des sites différents (Fig. 39). Il est donc difficile de dégager une tendance pour les jeunes stades des ormeaux. On peut remarquer toutefois que les ormeaux provenant de la rade de Brest pendant les jeunes stades ont des teintes proches de celles obtenues avec les algues brunes et vertes en condition expérimentale alors que celles des ormeaux de Molène ont des teintes plus basses et proches de celles des coquilles des ormeaux ayant été nourris avec des algues rouges (Fig. 39A et C). Les teintes de la coquille de l'île Vierge pendant ce stade sont intermédiaires à celles des ormeaux de la rade de Brest et de Molène.

En s'éloignant de l'apex, la teinte des coquilles se stabilise pour les ormeaux échantillonnés en rade de Brest et à l'île Vierge (Fig. 39A et C). Pour les ormeaux de la rade de Brest, la variabilité inter-individuelle devient de moins en moins importante avec le vieillissement des ormeaux ; la teinte se stabilise à des valeurs proches de celles des coquilles d'ormeaux nourris avec *Palmaria palmata* (Fig. 39A). Pour l'ormeau de l'île Vierge, les valeurs de teinte se stabilisent autour de celles des zones marron des coquilles d'ormeaux nourris avec les algues vertes. Près du bord, la teinte est similaire à celle des coquilles d'ormeau du traitement avec *Palmaria palmata* (Fig. 39C). Enfin, la teinte des ormeaux de Molène reste variable au sein des individus et entre chaque individu avec l'éloignement à l'apex (Fig. 39B). L'individu numéro 1 a des teintes proches de celles des ormeaux nourris avec *Palmaria palmata* alors que la teinte de l'individu numéro 2 est proche de celle trouvée pour les bandes marron des ormeaux nourris avec des algues vertes. Le troisième ormeau a des teintes très inférieures à celles trouvées à partir des ormeaux expérimentaux.

La teinte de ces ormeaux prélevés dans le milieu naturel n'atteint jamais celle qui a été trouvée pour les bandes vertes observées sur les coquilles des ormeaux expérimentaux, excepté pour l'individu numéro 3 prélevé en rade de Brest au niveau du stade juvénile (Fig. 39A).

3.6. Datation des zones marrons des coquilles expérimentales à l'aide du $\delta^{18}\text{O}$

La température calculée à partir du $\delta^{18}\text{O}$ des carbonates de la coquille des ormeaux est comprise entre 10 et 16 °C et présente une augmentation puis une diminution au fur et à mesure du rapprochement du bord de la coquille indiquant la fin de l'expérience (le 18 décembre 2012).

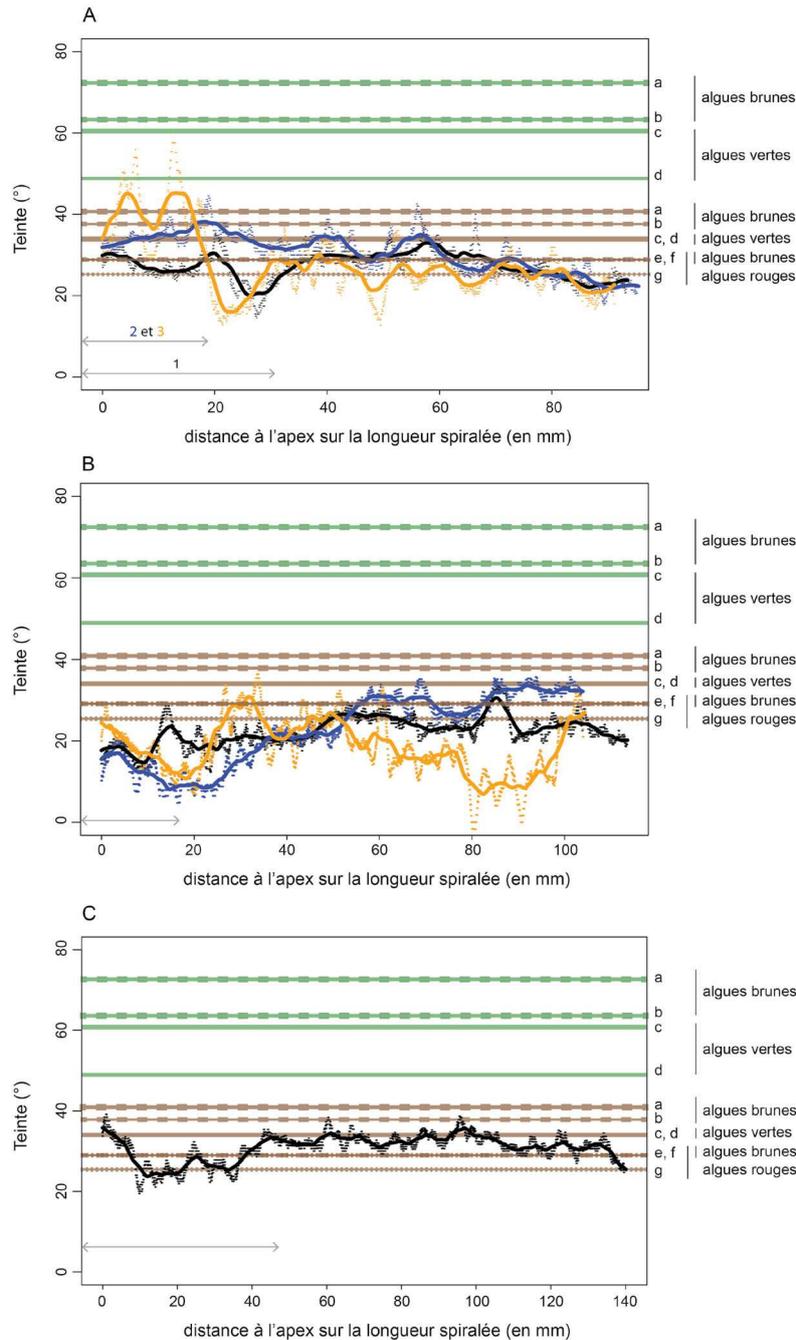


Fig. 39 : Valeurs de teinte (points) et moyenne mobile de la teinte (traits, moyenne sur 150 points) de la coquille des ormeaux prélevés dans la rade de Brest (A), à Molène (B) et à l'île Vierge (C) le long d'un axe spiralé de l'apex jusqu'au bord de la coquille. Les différents individus sont distingués par la couleur (noir : individu 1, bleu : individu 2, orange : individu 3). Les flèches grises indiquent le stade juvénile défini à partir de la luminosité (Fig. 38). Les bandes horizontales indiquent les intervalles de confiance à 95 % des teintes des coquilles d'ormeau correspondant aux différents traitements expérimentaux (Tableau 9) pour les zones vertes (en vert) et pour les zones marron (en marron). a : Saccharina sp. b : Laminaria digitata. c : Ulva sp. 1. d : Ulva sp. 2. e : Laminaria hyperborea. f : Gracilaria sp. g : Palmaria palmata. Algues brunes : contour tiret, algues vertes : contour plein, algues rouges : contour pointillé.

Grâce aux pourcentages de croissance à différentes périodes de l'année et à la distance entre chaque prélèvement de carbonates, chaque température calculée à partir des carbonates de la coquille a pu être datée puis comparée aux températures enregistrées dans le milieu. Ces températures calculées dans trois coquilles d'ormeaux nourris avec *Laminaria digitata* coïncident avec la température du milieu, signifiant que les prélèvements de carbonate ont pu être correctement datés (Fig. 40).

La méthode de datation des prélèvements pour ces trois ormeaux est validée, ce qui signifie qu'à partir d'une distance au prélèvement correspondant au début de l'expérience sur l'axe spiralé, on peut dater ce point. Les zones vertes et marron définies à partir des valeurs de teinte (exemple Fig. 34) peuvent donc être datées sur ces trois coquilles (Fig. 41). Pour les trois ormeaux, la largeur des zones marron est maximale pendant les périodes hivernales (février à avril 2012, novembre à décembre 2012). Des bandes marron entrecoupent également la zone verte lors des périodes de nourrissage pendant le reste de l'année (avant ou après cette période ; Fig. 41).

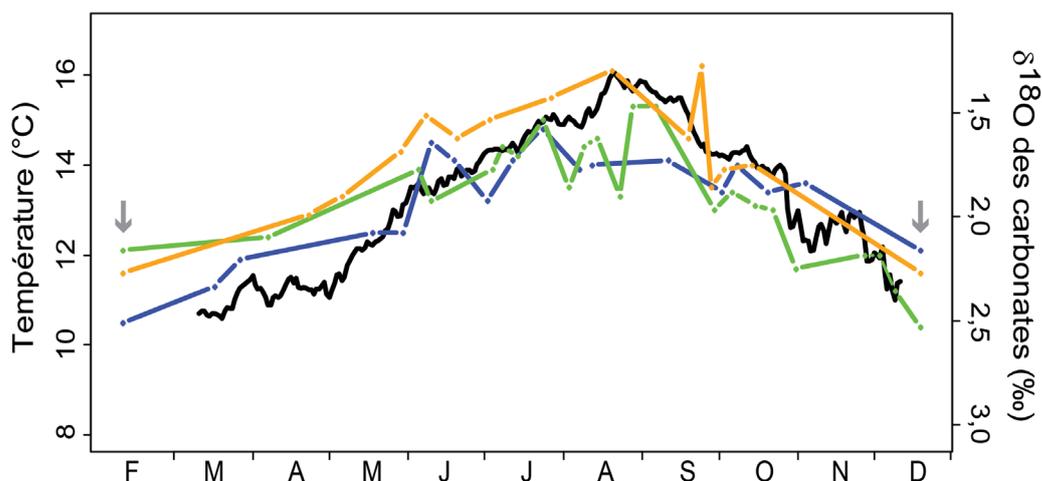


Fig. 40 : Moyenne journalière de la température mesurée dans l'eau (noir), du $\delta^{18}\text{O}$ et de la température calculée dans les carbonates des ormeaux nourris avec *Laminaria digitata* (bleu : individu 1, vert : individu 4, orange : individu 5). Les flèches grises indiquent le début et la fin de l'expérience (respectivement le 09/02/12 et le 18/12/12).

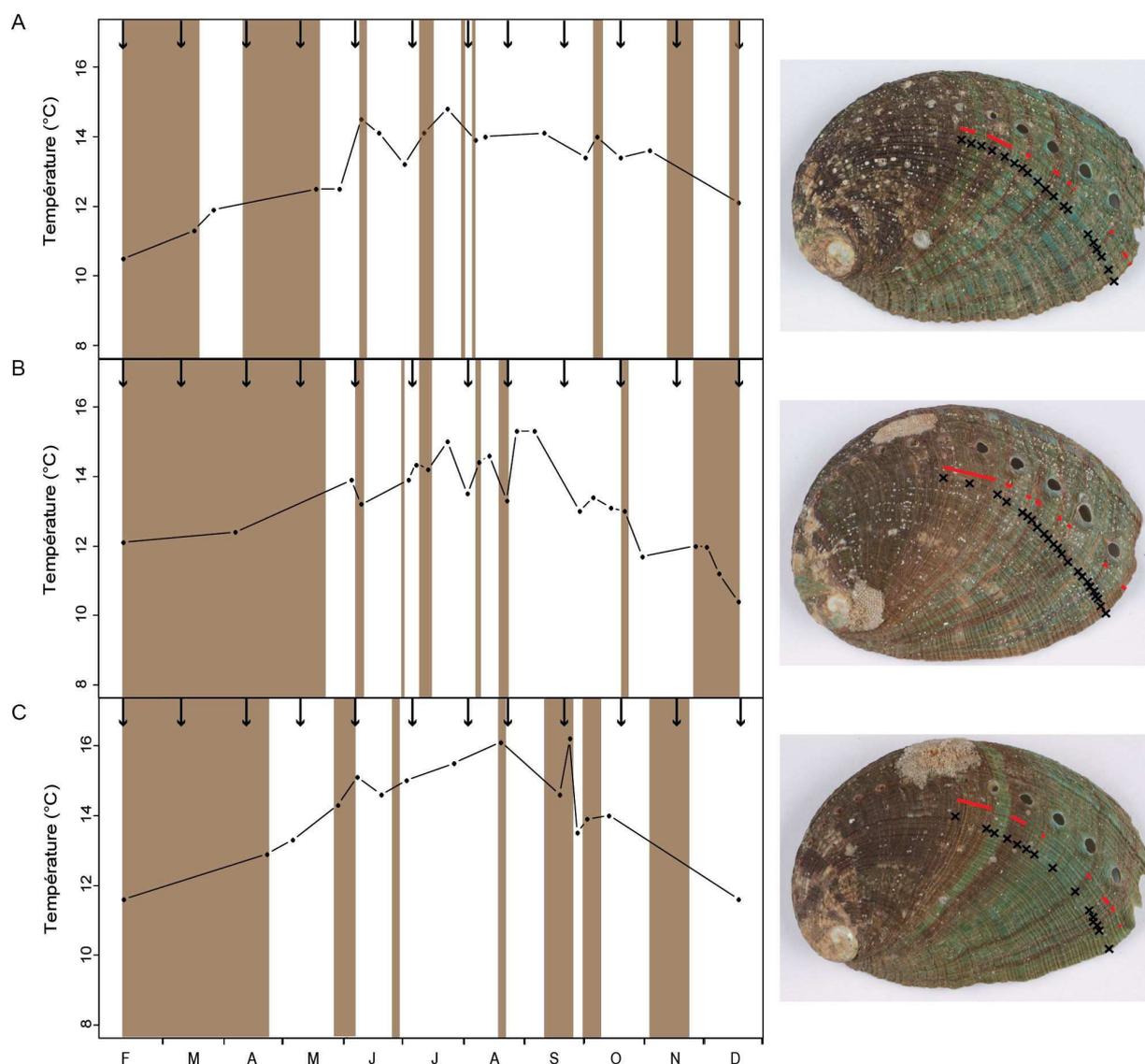


Fig. 41 : Datation des zones marron (bandes marron sur les graphiques et traits rouges sur les photographies des ormeaux) des coquilles des ormeaux nourris avec *Laminaria digitata* (A : individu 1, B : individu 4, C : individu 5). Les flèches indiquent les jours de nourrissage des ormeaux. Les croix sur les photographies montrent les zones de prélèvements des carbonates, correspondant aux points sur les graphiques.

4. Discussion

La caractérisation du régime alimentaire de l'ormeau par les techniques classiques (observation du contenu stomacal et analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote) ne permet pas d'avoir des informations sur toute la durée de vie de l'organisme. En effet, l'analyse dans les tissus se fait de manière ponctuelle à certaines périodes de l'année. La coquille de ces gastéropodes est une structure pérenne qui se développe tout au long de leur vie. Les mollusques ne sont pas capables de fabriquer les pigments, notamment les caroténoïdes présents dans leur coquille (Barnard et De Waal 2006) ; ceux-ci sont synthétisés uniquement par le règne végétal (Fox 1966). Les pigments sont contenus dans des granules présents dans des tubules à la surface dorsale de l'épithélium du manteau (Budd et al. 2014). La coloration des coquilles d'ormeau est le témoin indirect des pigments absorbés par l'alimentation. En effet, il a été montré que la couleur de la coquille des ormeaux était liée aux macroalgues et microalgues assimilées (Leighton et Boolootian 1963; Tutschulte et Connell 1988; Liu et al. 2009). Cependant, elle est également contrôlée par la génétique (Liu et al. 2009; Roussel et al. 2013). Cette étude utilise pour la première fois l'analyse de la couleur des coquilles à partir d'images numériques pour essayer de retracer le régime alimentaire de l'ormeau *Haliotis tuberculata*.

4.1. Teinte spécifique de la coquille par rapport aux macroalgues assimilées

Lors de l'expérience en conditions contrôlées, les variations de la couleur des coquilles d'ormeaux suivant l'espèce de macroalgues ingérées était visible à l'œil nu (voir les photographies en Annexe C). Des observations similaires avaient été réalisées sur d'autres espèces du genre *Haliotis* (Leighton 1961; Olsen 1968a; Olsen 1968b) mais à notre connaissance pas sur *H. tuberculata*. Dans ces études, les auteurs caractérisaient les différentes couleurs observées par une valeur qualitative (par exemple : couleur vert pâle, vert olive ou vert turquoise) qui est subjective. Dans notre étude, le but était de pouvoir caractériser la couleur des coquilles pour chaque traitement avec des valeurs quantitatives objectives pour ensuite retracer le régime alimentaire des ormeaux en milieu naturel. L'utilisation de la teinte s'est avérée être un bon outil pour définir la couleur des coquilles propre à chaque traitement car les valeurs sont significativement différentes suivant les macroalgues apportées aux ormeaux (Tableau 9). Suivant le régime alimentaire distribué aux ormeaux, deux types de zones apparaissent de couleur verte ou marron. La teinte est maximale lorsque *Saccharina* sp. est donnée aux ormeaux que ce soit pour la zone verte ou la zone marron. Les coquilles nourries avec *Palmaria palmata* présentent les teintes les plus faibles, de l'ordre de 25 °. Cette valeur indique une couleur pure orange foncé et non une couleur rouge contrairement à ce qu'avait observé visuellement Olsen (1968b) sur trois coquilles d'abalone *Haliotis sorenseni*, *Haliotis rufescens* et *Haliotis corrugata* nourris avec des algues rouges. Les zones vertes observées sur les coquilles d'*H. tuberculata* nourris avec des algues vertes et brunes ont déjà été mises en évidence dans la littérature sur les coquilles de *H. rufescens* (Leighton 1961), *H. sorenseni* et *H. discus hannai* (Olsen 1968b). Cependant, Olsen (1968b) a souligné que la couleur des coquilles

d'abalones nourris avec un même type d'algue varie selon les espèces d'ormeaux. La teinte définie à partir de cette expérience pour *H. tuberculata* n'est sans doute pas être généralisable aux coquilles d'autres espèces d'*Haliotis* et nécessiterait une validation en milieu contrôlé.

Des bandes marron entrecoupent les zones vertes sur les coquilles des ormeaux nourris exclusivement avec une espèce d'algue verte ou brune. Ce phénomène n'a semble-t-il pas été observé auparavant lors d'expériences utilisant une alimentation mono-spécifique. La température de l'eau calculée à partir du $\delta^{18}\text{O}$, la longueur spirallée et la température mesurée dans l'eau ont permis de valider la datation des prélèvements de carbonate dans trois coquilles d'ormeaux nourris avec *Laminaria digitata* (Fig. 40), permettant ensuite de dater l'apparition de ces zones marron. Ces bandes ont été majoritairement observées pendant la période hivernale et lors des périodes de nourrissage (Fig. 41). Ces bandes marron pourraient correspondre à une intégration de pigments dégradés, le développement des macroalgues fraîches étant majoritairement pendant les périodes printanières et estivales lorsque l'intensité lumineuse est favorable à leur développement. La précision de la datation à partir du $\delta^{18}\text{O}$ des carbonates n'étant que de un à quelques jours suivant le taux de croissance de la coquille, les zones marron pourraient donc correspondre à la fin du mois de nourrissage, juste avant l'apport de macroalgues fraîches.

Les macroalgues vertes et brunes possèdent des pigments chlorophylliens spécifiques : la chlorophylle *b* pour les algues vertes et la chlorophylle *c* pour les algues brunes (Bianchi et al. 1997; Caron et al. 2001). Les pigments chlorophylliens sont responsables de la coloration verte des plantes. Les produits de dégradation de la chlorophylle, dépourvus du noyau magnésium, perdent la couleur verte et deviennent jaunâtre (Matile et al. 1999). Les caroténoïdes (pigments de couleur jaune-orangée présents dans les macroalgues vertes et brunes) se dégradent moins rapidement que les pigments chlorophylliens ce qui renforcerait la couleur marron des coquilles lors d'une assimilation par les ormeaux de macroalgues dégradées (Moss 1968; Jeffrey et al. 1997). Les algues rouges possèdent des pigments particuliers, les phycoérythrine et les phycocyanine (Bianchi et al. 1997), non présents chez les autres types de macroalgues. Ils sont responsables de la coloration rouge des macroalgues et probablement de la modification de la teinte des coquilles d'ormeau. Pour valider ces hypothèses, une étude sur l'évolution des pigments au cours de la dégradation des macroalgues et leur transfert dans la coquille pourrait être menée. L'extraction des pigments de la coquille est complexe et ne peut pas être réalisée avec les techniques classiques d'extraction des pigments des tissus mous (obs. pers.). Un protocole spécifique devrait donc être développé pour des substrats durs.

Les intervalles de confiance des teintes définis pour chaque traitement devraient être validés en réalisant une nouvelle expérience, la variabilité des valeurs étant très importantes au sein d'un même traitement (Fig. 36). Par exemple, elle consisterait à donner une espèce de macroalgue à l'ormeau pendant une certaine période puis la remplacer par une nouvelle macroalgue et constater les éventuels changements de teinte de la coquille avec le changement de macroalgue et si on retrouve les valeurs définies précédemment. Les valeurs de teinte trouvées précédemment

représentent une alimentation avec une seule source de nourriture ce qui ne se produit pas dans la nature puisque les ormeaux ont à leur disposition un mélange de macroalgues. Une expérience devrait donc également être menée avec un mélange de macroalgues dont les proportions sont connues et changer les proportions au cours du temps. Ensuite, grâce à la datation des différentes zones sur la coquille avec le $\delta^{18}\text{O}$ des carbonates, on pourrait comparer les valeurs de teinte trouvées et le pourcentage des macroalgues constituant le mélange. La teinte pourrait en effet être la résultante d'une incorporation d'un mélange de pigments. Une période de jeûne pourrait être testée afin de déterminer la valeur de teinte des coquilles en l'absence de nourriture.

4.2. Caractérisation du régime alimentaire des ormeaux dans différents milieux naturels

Les ormeaux au stade juvénile s'alimentent sur des microalgues benthiques (diatomées par exemple ; Nash 1991; Takami et Kawamura 2003; Won et al. 2010) puis sur des macroalgues à des stades plus âgés. Ce changement d'alimentation peut notamment être visible au niveau de la couleur des coquilles (Leighton et Boolootian 1963). La luminosité du mode TSL a été utilisée pour essayer de caractériser ce changement de régime alimentaire. Il s'est avéré être un bon indicateur pour les coquilles des ormeaux expérimentaux puisque sa valeur diminue fortement lors d'un changement de couleur visible sur la coquille (Fig. 35). Pour les ormeaux naturels, la luminosité de la coquille a été un bon indicateur pour deux coquilles sur trois prélevés en rade de Brest (Fig. 38). Grâce à cet outil, à la datation à partir du $\delta^{18}\text{O}$ des carbonates de ces deux coquilles et à des enregistrements de température de l'eau, il devient possible de connaître assez précisément la durée du stade juvénile au cours de laquelle l'ormeau s'alimente sur les diatomées benthiques. Cependant, cet outil est soumis à de fortes variations dans le milieu naturel car sur les cinq autres ormeaux prélevés dans le milieu naturel, la distinction entre les deux régimes alimentaires est moins évidente (Fig. 38). La luminosité ne descend pratiquement pas en dessous de la valeur minimale. La luminosité de la période juvénile a été définie à partir d'ormeaux nourris initialement avec *Ulvella lens* majoritairement et des diatomées benthiques lorsqu'elles se développaient sur les plaques. Ce type de nourriture peut être présent naturellement dans les systèmes côtiers bretons mais il est majoritairement admis que les juvéniles d'abalones se placent sur des substrats composés de Corallinacées encroûtantes (algues roses), ce qui modifie la coloration (teinte et/ou luminosité) de la coquille par rapport aux ormeaux expérimentaux (Shepherd et Turner 1985; Mgaya 1995; Wood et Buxton 1996; Takami et Kawamura 2003). Ces algues rouges semblent jouer un rôle important dans le cycle biologique des abalones car elles produisent un neurotransmetteur GABA (acide γ -aminobutyrique) induisant la métamorphose des larves d'abalone (Morse et al. 1979).

La coquille des ormeaux est souvent très érodée au niveau de l'apex faisant apparaître la nacre très brillante. La luminosité au niveau de cette zone de la coquille est très importante puis elle diminue fortement, pouvant indiquer le passage du stade juvénile au stade adulte. Les

résultats sur la luminosité, obtenus dans cette thèse sont à prendre avec une extrême précaution. Une expérience complémentaire pourrait ainsi être développée en apportant à des jeunes ormeaux différentes nourritures comme des diatomées benthiques sur des Corallinacées encroûtantes qui semblent être un substrat favorable pour le début de leur vie benthique et induisant une coloration rouge au niveau de la coquille pour éventuellement se protéger des prédateurs par mimétisme avec le substrat (Clavier com. pers.).

La teinte des ormeaux lorsqu'ils sont jeunes est très variable au sein d'un même site et entre les sites de prélèvement (Fig. 39). Il est donc difficile de dégager une tendance par rapport à leur préférence alimentaire. Lors du vieillissement des ormeaux, la teinte des coquilles se stabilise pour les ormeaux de la rade de Brest et celui de l'île Vierge (Fig. 39). Pour les ormeaux de la rade de Brest, il semble y avoir une préférence pour les algues rouges et notamment *Palmaria palmata*, algue donnée majoritairement en aquaculture à France Haliotis. Cette tendance est visible sur les trois ormeaux récoltés. Les ormeaux ont eu la meilleure croissance dans l'expérience avec le traitement *Palmaria palmata* (Tableau 8). Cette plus forte croissance avec cette algue rouge par rapport à d'autres macroalgues avait été observée par Mercer et al. (1993) sur *Haliotis tuberculata*. La préférence des macroalgues rouges a également été mise en évidence chez *Haliotis asinina*, *Haliotis corrugata*, *Haliotis fulgens* et *Haliotis sorenseni* (Tutschulte et Connell 1988; Tahil et Juinio Menez 1999). En rade de Brest, aucune étude, à notre connaissance, n'a cartographié la biomasse macroalgale pour chaque espèce ou chaque type d'algues (rouges, vertes ou brunes). *Palmaria palmata* dans la rade de Brest ne semble pas être une algue dominante hormis dans le goulet (Grall com. pers.). Les abalones sont des organismes opportunistes vis-à-vis de la nourriture et peu mobiles (amplitude moyenne de déplacement annuel pour *Haliotis tuberculata* de 6,7 m ; Clavier et Richard 1982). Leur déplacement pourrait être dépendant de la disponibilité en nourriture (Mottet 1978) et lorsque les conditions sont favorables notamment au niveau du régime alimentaire, les abalones cesseraient de se déplacer (Shepherd 1973). De plus, les déplacements de *Haliotis tuberculata* deviennent de moins en moins importants avec le vieillissement des individus (Clavier et Richard 1982). Ce type de comportement pourrait expliquer les évolutions de teinte observées sur les coquilles des ormeaux de la rade de Brest et de l'île Vierge : les jeunes ormeaux se déplaceraient pour trouver un site et assimileraient différentes macroalgues puis s'installeraient sur un site avec la source qui leur convient et recevraient des apports réguliers de macroalgues (peut-être des algues rouges pour les ormeaux de la rade de Brest).

La teinte dans la zone âgée des coquilles (près du bord) prélevées à Molène ne tend pas vers une valeur commune (Fig. 39). Les teintes indiqueraient une assimilation d'algues vertes pour un individu et de *Palmaria palmata* pour un autre ; le troisième ormeau présente des teintes très basses se rapprochant du rouge intense. Visuellement, les coquilles d'ormeau sont plutôt roses par rapport aux autres coquilles. Leighton (1961) a mis en évidence expérimentalement l'apparition de zones roses sur des coquilles d'*Haliotis rufescens* lorsqu'ils ont été nourris avec un mélange d'algues rouges et d'algues brunes. Une assimilation conjointe d'algues rouges et brunes n'est pas à exclure pour les ormeaux de Molène car ils ont été prélevés dans un champ

de laminaire abritant une forte biodiversité de macroalgues. L'importance des champs d'algues et de la biodiversité des algues à Molène (REBENT : <http://www.rebent.org/documents/index.php>) pourrait expliquer la variabilité plus importante des teintes des coquilles entre les ormeaux par rapport aux autres sites de prélèvement. Le régime alimentaire semble en premier lieu défini par l'abondance des macroalgues sur le site (Shepherd et Steinberg 1992; Day et Cook 1995). La sélection des macroalgues pourrait ensuite intervenir notamment en fonction de la digestibilité de l'azote dans la macroalgue (Fleming 1995) ou en fonction de la dureté de l'algue (McShane et al. 1994). On peut également émettre l'hypothèse que l'environnement à Molène est plus instable que celui de l'île Vierge et de l'île des Morts (prélèvements dans la rade de Brest), impactant le comportement de l'ormeau qui pourrait changer plus souvent d'habitat et donc avoir une disponibilité en macroalgues différentes.

Les teintes des coquilles d'ormeaux du milieu naturel n'atteignent pas les intervalles de confiance des teintes définies pour les zones vertes (excepté pour l'individu trois prélevé en rade de Brest). Les bandes marron pourraient être la conséquence d'une assimilation de pigments dégradés contenus dans les macroalgues dérivantes (voir 4.1). Guest et al. (2008) ont montré à l'aide des isotopes stables qu'*Haliotis rubra* se nourrissait majoritairement sur des algues brunes et des détritiques d'algues. Les abalones adultes s'alimentent préférentiellement sur des macroalgues dérivantes en cours de décomposition et peuvent brouter occasionnellement des algues fixées quand le courant est trop faible pour apporter les algues dérivantes (Shepherd 1973; Tutschulte et Connell 1988; Mgaya 1995). *Haliotis tuberculata* se déplace également suivant l'orientation des houles et des principaux courants pour être dans la zone où il y aura la plus forte abondance de macroalgues dérivantes (Clavier et Richard 1982). Toutefois, une altération de la couleur de la coquille avec l'âge due au soleil ou à l'érosion peut être un facteur expliquant le fait qu'on n'observe pas de zones vertes sur les coquilles d'ormeaux du milieu naturel. La couleur verte pourrait s'atténuer plus vite que la couleur marron. Cette hypothèse reste à démontrer avec des expériences complémentaires.

Ces observations faites sur les ormeaux du milieu naturel sont difficiles à valider à cause du manque de données sur l'abondance et la biomasse des macroalgues dans les sites de prélèvement. Pour compléter ces résultats, un suivi en milieu naturel sur une année et sur plusieurs sites possédant un peuplement de macroalgues différent pourrait être mené. Un suivi régulier des espèces d'algues présentes sur le site, à la fois celles fixées sur le substrat et celles dérivant, devrait être réalisé. A la fin du suivi des espèces de macroalgues présentes dans la zone au cours de différentes saisons, les ormeaux présents sur le site seraient ramassés et la teinte des coquilles serait calculée. Les coquilles seraient également datées avec le $\delta^{18}\text{O}$ des carbonates et la température de l'eau enregistrée dans le milieu permettant de comparer les valeurs de teinte par rapport aux macroalgues présentes aux différentes saisons. L'expérience contrôlée pourrait également être menée avec d'autres espèces de macroalgues présentes dans les zones côtières bretonnes comme *Fucus* sp. qui peut être une source de nourriture pour les ormeaux (Mgaya 1995), ainsi qu'avec un substrat composé de Corallinacées encroûtantes pour les jeunes ormeaux.

Enfin, les organismes épibiontes des coquilles d'ormeau pourraient modifier les valeurs de teinte des coquilles. Ces organismes étaient abondants sur les coquilles des ormeaux prélevés en milieu naturel par rapport aux ormeaux expérimentaux. Il faudrait trouver une méthode pour les enlever avant de prendre des photographies et de faire les mesures de RVB. L'acide chlorhydrique pourrait être utilisé (Olsen 1968a) mais des essais préalables devront être effectués afin de ne pas dégrader la couche supérieure de la coquille et donc sa couleur.

5. Conclusion

Cette expérience en conditions contrôlées a pu mettre en évidence un changement de couleur de la coquille des ormeaux *Haliotis tuberculata* avec leur régime alimentaire. La teinte des coquilles (codage TSL de la couleur numérique) semble être un outil prometteur pour retracer le régime alimentaire des ormeaux à partir de la couleur des coquilles, comme l'avaient suggéré Olsen (1968b) et Leighton (1961). Les intervalles de confiance de la teinte définis pour chaque traitement sont significativement différents pour des régimes alimentaires différents. C'est une méthode non destructive, peu complexe à mettre en place et peu coûteuse d'utilisation. Cependant, des expériences complémentaires doivent être menées pour confirmer ou infirmer les résultats précédents et pour parfaire l'utilisation de cet outil. De fortes variabilités inter-individuelles ont été observées dans chaque traitement. La couleur des coquilles est également contrôlée par la génétique, ce qui pourrait expliquer ces variabilités inter-individuelles et complexifier l'analyse de la couleur de la coquille pour retracer leur alimentation (Olsen 1968b; Liu et al. 2009; Roussel et al. 2013). Des études supplémentaires seraient également à développer afin de comprendre les mécanismes de transfert des pigments de l'aliment aux carbonates de la coquille.



Partie III : Bioresuspension de la production primaire benthique



Chapitre V. Bioresuspension active et ingestion du microphytobenthos et phytoplancton par *Pecten maximus*



Erwan Amice

1. Introduction

Le microphytobenthos peut entrer dans le régime alimentaire des filtreurs benthiques comme les coques *Cerastoderma edule*, l'huître *Crassostrea gigas* ou la moule *Mytilus edulis* (Dubois et al. 2007b; Marin-Leal et al. 2008; Lefebvre et al. 2009b). Cette source doit être mise en suspension dans la matière organique particulaire pour être consommée. Plusieurs mécanismes peuvent intervenir dans cette mise en suspension comme l'hydrodynamisme induit par les courants de marée, les vagues ou le vent (Chapitre I ; De Jonge et Van Beusekom 1995; Underwood et Kromkamp 1999). Le macrozoobenthos peut également participer à cette mise en suspension par différents phénomènes comme la bioturbation ou la bioresuspension (Davis 1993; Graf et Rosenberg 1997; Rosenberg 2001; Porter et al. 2013). Boudreau (1997) a montré par modélisation que l'échange des particules entre le sédiment et la colonne d'eau était dix fois supérieur lors de la bioresuspension par la faune benthique. La bioturbation par les dépositivores, terme redéfini récemment par Kristensen et al. (2011), déplace une quantité de sédiment équivalente à leur poids chaque jour (Lopez et Levinton 1987). Le taux de resuspension biologique (uniquement par la faune) dépend des espèces, de leur abondance et de leur fréquence d'activité (Davis 1993).

L'effet de la faune sur la déstabilisation et la suspension du sédiment a été majoritairement étudié au niveau des organismes endogés, notamment la coque *Cerastoderma edule* (Flach 1996; Neumeier et al. 2006; Ciutat et al. 2007; Ubertini 2012). Ainsi, son comportement d'enfouissement dans le sédiment et ses mouvements horizontaux et verticaux déstabilisent la surface du sédiment (29 % de la surface du sédiment par semaine avec une densité de 500 coques de 3 cm par m², Flach 1996). L'interaction entre la bioturbation par les coques et le courant augmente d'un facteur cinq l'érosion du sédiment (Ciutat et al. 2007). Ubertini (2012) n'a pas observé de lien direct entre le mouvement des valves des coques et la concentration en matière en suspension, mais il a signalé que ce comportement pouvait avoir une rétroaction positive sur la remise en suspension grâce à l'augmentation de la rugosité du sédiment et donc de la vitesse de cisaillement. La bioturbation par les coques peut également avoir un effet positif sur le développement du microphytobenthos grâce à une circulation plus importante de l'eau et des nutriments à l'intérieur du sédiment (Ubertini 2012; Ubertini et al. 2012). D'autres espèces, comme *Abra ovata*, sont capables de créer des mouvements de particules dans le sédiment tout en restant immobiles, grâce à l'activité des siphons (Maire et al. 2006). L'intensité de cette biodiffusion des particules dans le sédiment est dépendante de la concentration en nourriture (Maire et al. 2006). La grande majorité de ces études a examiné l'effet conjoint des facteurs physiques (le courant) et des facteurs biotiques sur l'érosion du sédiment et la mise en suspension des particules sédimentaires. Il est donc difficile de mettre en lumière uniquement l'impact des organismes benthiques sur le sédiment et les particules benthiques.

La coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*), organisme épigé d'interface (Brand 2006), est capable de se déplacer dans son environnement grâce au claquement simultané des deux valves

expulsant un jet d'eau de la cavité du manteau (Baird 1958; Wilkens 2006). Ce comportement a été décrit en détail pour la première fois par Buddenbrock (1911), mais il pensait que le déplacement des coquilles Saint-Jacques dans l'eau était uniquement destiné à la migration. Cependant, la forme des coquilles Saint-Jacques ne leur permet pas de nager sur de grandes distances ; ce type de déplacement leur permet plutôt d'échapper aux prédateurs (Baird 1958; Winter et Hamilton 1985). Les mouvements des valves de *Pecten maximus* ne sont donc pas restreints à la nage ; ils permettent également de s'enfouir dans le sédiment, d'évacuer des substances de la cavité du manteau (comportement lié à l'alimentation) ou de se tourner pour avoir les meilleures conditions d'alimentation (Hartnoll 1967; Robson et al. 2012). Davis and Marshall (1961) ont émis l'hypothèse que le claquement des valves du pétoncle *Argopecten irradians* peut mettre en suspension le sédiment de surface, rendant disponible des sources de nourriture benthique pour leur ingestion. En condition expérimentale, le pectinidé *Placopecten magellanicus* peut absorber la matière organique des particules remises en suspension avec une efficacité supérieure à 40 % (Grant et al. 1997). Le mouvement des valves peut aussi être mis en relation avec la quantité de matière particulaire en suspension (MPS) dans l'eau. En effet, Szostek et al. (2013) ont observé une fréquence plus importante des claquements et des mouvements de valves de juvéniles de *Pecten maximus* avec une forte concentration en MPS, comparée à des conditions avec peu de MPS ou sans MPS. Les coquilles Saint-Jacques vivent essentiellement dans la zone subtidale, milieu très peu étudié au niveau des effets biotiques sur la dynamique sédimentaire contrairement à la zone intertidale (Widdows et Brinsley 2002).

Les isotopes stables, présents naturellement, peuvent être utilisés pour marquer des sources de nourriture et ensuite les suivre dans le réseau trophique. Des études trophiques en milieu pélagique ou benthique ont montré que l'ajout d'isotope lourd (^{15}N ou ^{13}C par exemple) dans les sources était pertinent (Herman et al. 2000; Middelburg et al. 2000; Hasegawa et al. 2001; Vincent et al. 2007; Evrard et al. 2012). Herman et al. (2000) ont établi grâce à cette technique que les dépositivores s'alimentaient principalement sur le microphytobenthos alors que les suspensivores dépendaient principalement des algues pélagiques.

Dans ce chapitre, la remise en suspension active des particules par les mouvements de valves de *Pecten maximus* a été étudiée en conditions expérimentales avec un hydrodynamisme nul. Afin de mesurer un comportement particulier et une assimilation du microphytobenthos par la coquille Saint-Jacques, différentes conditions ont été testées en présence de microphytobenthos et/ou de phytoplancton marqué à l'aide d'isotopes (^{13}C et ^{15}N). Dans cette étude, on souhaite voir si les mouvements de valves des coquilles Saint-Jacques sont plus importants en présence de microphytobenthos afin de rendre cette source disponible pour ces suspensivores. Grâce aux marquages isotopiques différentiels des sources, on s'intéresse également à l'ingestion de cette source benthique par *Pecten maximus*.

2. Matériel et méthodes

2.1. Marquage du microphytobenthos au ^{15}N

La collecte de microphytobenthos a été réalisée à l'aide de cinq plaques de Plexiglas[®] placées au niveau du sédiment à Lanvéoc (rade de Brest), entre la mi-février et la mi-mars 2013. A la mi-avril 2013, ces plaques ont été prélevées et transférées dans un aquarium contenant 15 l d'eau de mer filtrée à 1 μm et brassée par diffusion d'air. Un milieu « f/2 » dilué a été ajouté dans l'aquarium : 1,1 ml de $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ (8 $\mu\text{mol l}^{-1}$), 156 μl de $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (0,4 $\mu\text{mol l}^{-1}$), 250 μl d'un mélange de vitamines et de métaux. Le marquage a été effectué à l'aide de nitrate d'ammonium marqué au ^{15}N : 360 μl de $^{15}\text{NH}_4^{+15}\text{NO}_3$ (22 $\mu\text{mol l}^{-1}$, 98 % de ^{15}N). Les plaques de Plexiglas[®] ont été laissées dans ce milieu pendant 4 à 9 jours selon les réplicats.

2.2. Marquage du phytoplancton au ^{13}C

De l'eau de mer, prélevée le 22 avril 2013 en rade de Brest, a été passée sur 200 μm (pour enlever le zooplancton et les grosses particules) puis placée dans deux aquariums de 30 l d'eau de mer filtrée à 1 μm avec des bulleurs. Un milieu « f/2 » dilué a été ajouté pour maintenir le phytoplancton vivant : 750 μl de NaNO_3 (22 $\mu\text{mol l}^{-1}$), 2,2 ml de $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ (8 $\mu\text{mol l}^{-1}$), 312 μl de $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (0,4 $\mu\text{mol l}^{-1}$), 500 μl d'un mélange de vitamines et de métaux. Ces quantités ont été doublées par rapport à celles utilisées dans le marquage du microphytobenthos car le volume d'eau de mer était deux fois plus important. Le marquage a été effectué pendant 4 à 9 jours selon les réplicats à l'aide du bicarbonate de sodium marqué au ^{13}C : 1,5 ml de $\text{NaH}^{13}\text{CO}_3$ (0,0009 g l^{-1} , 99 % de ^{13}C).

2.3. Mise en place de l'expérience en laboratoire

Douze *Pecten maximus* (12,3 \pm 0,5 cm, 3-4 ans) ont été récoltés en plongée dans la rade de Brest au mois d'avril 2013 puis placés dans des bacs avec de l'eau de mer pré-filtrée (sur sable) et dans le noir pendant dix jours environ avant le début de l'expérience.

Le marquage du microphytobenthos et du phytoplancton ainsi que l'expérience décrite ci-après ont été réalisés avec une photopériode de 12 : 12 h (alternance jour-nuit) et avec une irradiance de 273 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. La température de la salle a été maintenue à une température de 12 °C, équivalente à celle du milieu naturel au moment de l'expérience (fin avril-début mai).

Trois conditions différentes ont été testées pour voir l'effet des sources de nourriture

(microphytobenthos ou phytoplancton) sur la capacité des coquilles Saint-Jacques à mettre en suspension et à ingérer le microphytobenthos : i) un bac contenant uniquement du microphytobenthos (appelé bac MPB), ii) un bac contenant uniquement du phytoplancton (appelé bac Phyto) et iii) un bac contenant à la fois du microphytobenthos et du phytoplancton (appelé bac MPB + Phyto). Aucun courant d'eau ne traverse le bac et aucun bulleur n'a été placé dans le bac, afin d'étudier uniquement la remise en suspension par les coquilles Saint-Jacques. Une coquille Saint-Jacques a été placée dans chaque bac (volume 25 l) pendant 24 h. Ces trois conditions ont été répétées trois fois sur différents jours en utilisant des individus différents. Elles ont également été testées une fois sans mettre de coquilles Saint-Jacques dans les bacs (manipulation contrôle).

Chaque bac contenait du sédiment autoclavé (entre 3 et 5 cm) pour s'assurer que les sources de microalgues vivantes provenaient uniquement du phytoplancton et/ou du microphytobenthos apportés et marqués. Ce sédiment, prélevé en rade de Brest, était hétérogène (représentatif du substrat où vit *Pecten maximus*). Il a été tamisé sur 63 μm (excepté lors du premier réplikat) afin d'enlever les particules fines qui avaient du mal à sédimenter lors de la mise en place des bacs. Le microphytobenthos contenu sur les plaques (environ 1,25 plaques par réplikat) a été remis en suspension à l'aide d'une brosse à dents dans 2 l d'eau de mer filtrée à 1 μm . Un volume de 750 ml à 1,2 l d'eau de mer contenant le microphytobenthos a été placé dans le bac MPB et dans le bac MPB + Phyto, à chaque réplikat. 24 l d'eau de mer filtrée à 1 μm ont ensuite été ajoutés aux trois bacs. 15 l d'eau de mer contenant le phytoplancton marqué ont été filtrés sur des filtres polycarbonates de 0,6 μm , pour enlever le carbone inorganique dissous enrichi en ^{13}C contenu dans l'eau des aquariums. Les filtres obtenus ont été brossés délicatement avec une brosse à dents dans l'eau de mer filtrée des bacs Phyto et MPB + Phyto, en répartissant équitablement les filtres entre les deux bacs. Les coquilles Saint-Jacques ont été placées dans chaque bac après une nuit de stabilisation du contenu des bacs, déclenchant le début de l'expérience.

2.4. Mesures réalisées

Après une nuit de stabilisation des bacs, la fluorescence du sédiment a été mesurée (au temps $T=0$) à l'aide d'un Diving PAM (Pulse Amplitude Modulation ; Walz, Allemagne) possédant une fibre optique de 5,5 mm de diamètre (LED rouge 650 nm). Ces mesures ont été réalisées suivant un quadrillage (Fig. 42) pour estimer la fluorescence moyenne du sédiment.

Deux sondes multiparamètres YSI 6920 V2-2, mesurant la température ($^{\circ}\text{C}$), la salinité (PSU) et la fluorescence (unité arbitraire) dans l'eau, ont été placées dans le bac Phyto et le bac MPB + Phyto pour chaque réplikat et pour la manipulation contrôle. Une sonde YSI 600OMS V2, mesurant uniquement la fluorescence dans l'eau, a été mise dans le bac MPB. La fluorescence a été détectée par un capteur optique 6025 ajouté aux sondes YSI, puis elle a été transformée en quantité de chlorophylle *a* après calibration ($\mu\text{g l}^{-1}$). Les enregistrements ont été effectués toutes les cinq secondes pendant 24 heures.

Le Diving PAM, après les mesures à T=0, a été fixé dans le bac MPB, uniquement pour le deuxième réplicat, afin de suivre l'évolution de la fluorescence à un point fixe au niveau du sédiment. La fluorescence a été enregistrée toutes les 15 minutes au cours des 24 heures d'expérimentation (voir Fig. 43). Ces mesures ont permis de voir si le microphytobenthos dans les bacs migrait dans le sédiment (migration montrée par Ni Longphuir et al. (2006) en milieu naturel) et serait donc moins mis en suspension et moins accessible aux filtreurs lors des périodes de migration vers le fond du sédiment.

Au bout de 24 heures (T=24), la fluorescence du sédiment a de nouveau été mesurée avec le Diving PAM, de la même manière qu'à T=0.

Des hydrophones ont été immergés dans les bacs (un hydrophone par bac) pour chaque réplicat et le contrôle. Ils ont permis d'enregistrer les claquements de valves des coquilles Saint-Jacques (Di Iorio et al. 2012). Une caméra GoPro® a également été placée dans un bac pour vérifier que les sons enregistrés par l'hydrophone correspondaient aux mouvements des valves.

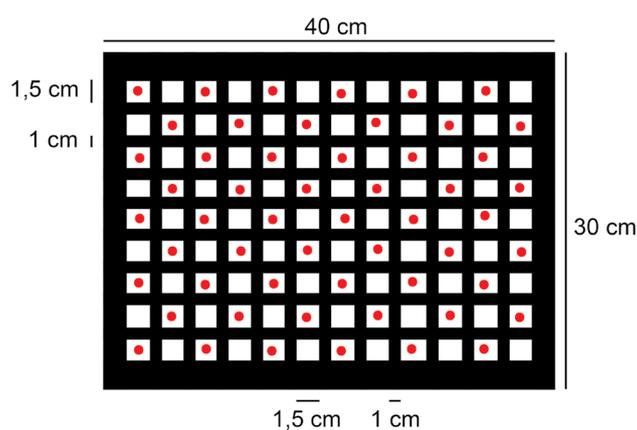


Fig. 42 : Quadrillage pour la mesure de la fluorescence sur le sédiment à l'aide du Diving PAM. La surface du quadrillage correspond à celle du bac. Les points rouges indiquent les zones de sédiment où la fluorescence a été mesurée. Ils ont été choisis selon un espacement régulier d'environ 3,5 cm.

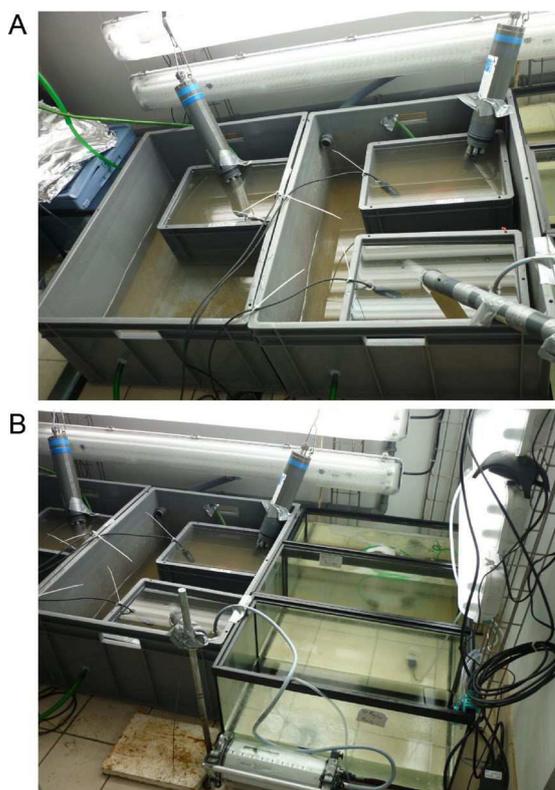


Fig. 43 : A : Photographie des trois bacs (25 l) correspondant aux trois conditions expérimentales, avec chacun une sonde YSI et un microphone. B : photographie des aquariums contenant soit le phytoplancton pour le marquage au ^{13}C ou les plaques de microphytobenthos pour le marquage au ^{15}N , et du Diving PAM fixé dans un bac.

2.5. Echantillonnage

Au début de chaque expérimentation, entre 40 et 100 ml d'eau de mer contenant le microphytobenthos marqué et entre 160 et 340 ml d'eau de mer contenant le phytoplancton marqué ont été filtrées sur des filtres GF/F calcinés (4h à 450 °C). Pour enlever le sel, les filtres ont été nettoyés à l'eau Milli-Q. Ils ont ensuite été placés dans une étuve à 60 °C pendant une nuit, puis conservés à l'abri de la lumière et de l'humidité à température ambiante. Ceci a permis d'obtenir les signatures isotopiques et le pourcentage de ^{15}N et de ^{13}C dans le microphytobenthos et dans le phytoplancton ajouté dans chaque bac (T=0). Trois réplicats ont été réalisés pour chaque bac et pour chaque expérimentation (réplicats d'expérience et contrôle). Environ 100 ml d'eau de mer contenant le microphytobenthos et le phytoplancton ont été conservés dans des flacons à 4 °C. Les cellules algales ont été fixées grâce à une solution de Lugol afin d'identifier et de compter les microalgues présentes dans chaque compartiment et pour chaque réplicat d'expérience et le contrôle.

Au bout de 24 heures, entre 18 et 260 ml d'eau de mer, suivant la quantité de particules contenue dans chaque bac (3), pour chaque réplicat d'expérience et dans le bac de contrôle, ont été passés sur des filtres calcinés. Ces filtres ont été séchés à 60 °C pendant 12 heures puis conservés à l'abri de la lumière et de l'humidité à température ambiante. Du sédiment de chaque bac a également été prélevé à l'aide d'un petit carottier formé par une seringue de 5 ml coupée au bout, de manière aléatoire dans le bac, pour déterminer le pourcentage de ^{15}N et le pourcentage de ^{13}C restant à la fin des expérimentations ainsi que leur $\delta^{15}\text{N}$ et le $\delta^{13}\text{C}$. Pour chaque bac, un triplicat a été réalisé. Les seringues ont été conservées à -20 °C.

Les coquilles Saint-Jacques (neuf au total) ont été disséquées à la fin de chaque expérience afin de conserver leur contenu digestif. Pour cela, la valve gauche a été retirée puis toute l'eau de mer contenue dans la valve droite a été enlevée à l'aide d'un papier absorbant. Une incision a été pratiquée au niveau de la bouche et des palpes labiaux. Le contenu digestif a été extrait de la glande digestive en appuyant sur cette dernière et à l'aide d'une seringue de 1 ml. Il a été conservé à -20 °C. De la même manière, ce prélèvement a été effectué sur trois coquilles Saint-Jacques (appelées coquilles témoins) maintenues en laboratoire avec de l'eau de mer filtrée et à l'obscurité. Les tissus (glande digestive ou muscle) n'ont pas été prélevés car la durée de l'expérimentation (24 heures) semblait trop courte pour que les isotopes stables en carbone et azote puissent s'intégrer dans les tissus.

2.6. Analyse isotopique (% ^{15}N , % ^{13}C , $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$)

Les filtres contenant le microphytobenthos marqué, le phytoplancton marqué ou la matière organique particulaire dans l'eau des bacs à T=24 ont été décarbonatés avec des vapeurs de HCl pendant quatre heures (Lorrain et al. 2003), puis placés 12 heures dans une étuve à 60 °C. Environ 1 mg de matière colorée présente sur les filtres a été enlevé à l'aide de pinces propres puis placé dans des capsules en étain.

Le sédiment a été pulvérisé à l'aide d'un broyeur à bille puis séché à l'étuve à 60 °C environ une semaine (jusqu'à poids constant). Il a été acidifié suivant le même protocole que pour les filtres. Environ 5,4 mg de sédiment ont été conditionnés dans des capsules en étain.

Les contenus digestifs des coquilles Saint-Jacques ont été lyophilisés pendant 48 heures puis réduits en poudre. Ils ont été encapsulés (environ 0,9 mg de matière) dans des capsules en étain.

Tous ces échantillons ont été analysés à UC-Davis Stable Isotopes Facility (Université de Californie, Etats-Unis), à l'aide d'un analyseur élémentaire PDZ Europa ANCA-GSL ou Elementar Vario El Cube or Micro Cube (pour les filtres et le sédiment) couplé à un spectromètre de masse de

rapport isotopique PDZ Europa 20-20 (Sercon Ltd, Cheshire, UK). Les rapports isotopiques, notés conventionnellement δ (exprimés en ‰), correspondent au rapport entre les valeurs isotopiques dans un échantillon et celles d'un standard, suivant la formule de Coplen (2011) :

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ou } \delta^{15}\text{N} = (R_{\text{échantillon}}/R_{\text{standard}}) - 1 \quad (\text{eq. 1})$$

où R correspond aux rapports $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Les standards internes (Peach Leaves et Nylon5), calibrés avec les gaz de référence (IAEA-N1, IAEA-N2, IAEA-N3, USGS-40, and USGS-41) ont indiqué un écart type à long terme de 0,2 ‰ pour le ^{13}C et de 0,3 pour le ^{15}N .

2.7. Identification et comptage des microalgues

Les microalgues présentes dans le biofilm et dans le phytoplancton ont été identifiées et comptées au microscope optique inversé (Zeiss Axio Observer A.1). Le protocole a été décrit dans le Chapitre I. Le volume mis à sédimenter était entre 1 ml pour le biofilm et 2,973 ml (volume d'une chambre de comptage) pour le phytoplancton. Les données ont été exprimées en nombre de cellules l^{-1} .

2.8. Analyse des données

Les graphiques et les tests statistiques ont été réalisés avec le logiciel R (R Core Team 2012). Le seuil des tests statistiques étaient de 0,05.

Le pourcentage de ^{15}N et de ^{13}C ajouté à $T=0$ dans les bacs n'était pas identique lors de chaque expérience. Afin de comparer ce pourcentage à $T=24$ entre le contrôle et les expériences avec les coquilles Saint-Jacques et suivant les trois conditions, un pourcentage de ^{15}N ou ^{13}C restant à $T=24$ a été calculé dans l'eau ou le sédiment. La formule suivante calcule ce pourcentage en rapportant tous les pourcentages initiaux de ^{15}N ou ^{13}C à 100 % quelles que soient les conditions :

$$\% I_{T24} \text{ restant} = (\% I_{T24} \times 100) / (\% I_{T0}) \quad (\text{eq. 2})$$

où $\% I_{T24}$ indique le pourcentage de l'élément I (^{13}C ou ^{15}N) dans l'eau ou le sédiment au bout de 24 heures, $\% I_{T0}$ est le pourcentage de l'élément I (^{13}C ou ^{15}N) ajouté dans les bacs à $T=0$ à partir du microphytobenthos et/ou du phytoplancton.

Afin d'étudier l'ingestion du microphytobenthos et/ou du phytoplancton marqué par les coquilles Saint-Jacques au cours des 24 heures d'expérimentation, un enrichissement (noté δ^E ,

en ‰) en carbone et azote a été calculé dans les contenus digestifs selon l'équation de Maddi et al. (2006), citée dans Evrard (2007) :

$$\delta^E = [(\delta_{\text{échantillon}} + 1000)/(\delta_{\text{témoin}} + 1000) - 1] \times 1000 \quad (\text{eq. 3})$$

où $\delta_{\text{échantillon}}$ est le rapport isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) ou de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) mesuré dans le contenu digestif des coquilles Saint-Jacques à la fin de l'expérience et $\delta_{\text{témoin}}$ est le rapport isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) ou de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) mesuré dans les contenus digestifs des coquilles Saint-Jacques témoins (non utilisées dans l'expérience).

Les comparaisons deux à deux des résultats ont été effectuées avec le test t de Student si la normalité et l'homoscédasticité étaient vérifiées (test de Shapiro-Wilk et test de Fisher respectivement), ou le test de Welch dans le cas où la normalité est vérifiée mais pas l'homoscédasticité, ou enfin le test de Wilcoxon dans le cas où la normalité n'est pas respectée. Le test t de Student a également été utilisé pour comparer l'enrichissement en ^{15}N ou ^{13}C dans les contenus digestifs des coquilles Saint-Jacques par rapport à zéro.

La covariation de la chlorophylle *a* dans l'eau et de la fluorescence à la surface du sédiment dans le bac MPB lors du deuxième réplicat a été testée par le test de Spearman car la normalité n'était pas vérifiée (test de Shapiro-Wilk).

Pour les comparaisons multiples, le test ANOVA a été utilisé si la normalité et l'homoscédasticité étaient vérifiées (test de Shapiro-Wilk et test de Bartlett respectivement), sinon le test de Kruskal-Wallis a été appliqué.

Le nombre de sons enregistrés par les hydrophones pour chaque réplicat et le contrôle a été testé en fonction des conditions (MPB, Phyto et MPB +Phyto) grâce au test exact de Fisher car les données sont qualitatives et les conditions d'application du test du chi-deux n'étaient pas respectées.

3. Résultats

3.1. Identification et comptage des microalgues

Le microphytobenthos retenu sur les plaques de Plexiglas® était constitué à 96 % de diatomées benthiques (Tableau 10). Les diatomées majoritaires sont *Cylindrotheca closterium* ou *Nitzschia longissima*, *Fragilaria* sp., *Navicula* sp. et *Nitzschia* sp. (abondance relative supérieure ou égale

à 5,9 % ; Tableau 10). Pour le phytoplancton, les diatomées benthiques ne représentaient que 2 % de l'abondance relative des microalgues. Le phytoplancton était très largement dominé par les diatomées pélagiques (96,3 % de l'abondance relative). Les diatomées pélagiques majoritaires étaient *Chaetoceros* sp. et *Skeletonema* sp., avec une abondance relative qui dépassait 29 % (Tableau 10). Le nombre total de cellules était plus important dans le microphytobenthos ($2,1 \times 10^7$ cellules l^{-1}) que dans le phytoplancton ($1,8 \times 10^7$ cellules l^{-1}).

Tableau 10 : Données d'abondance ($\times 10^5$, en nombre de cellules l^{-1}) des microalgues constituant le microphytobenthos (1) et le phytoplancton (2). Les données entre parenthèses indiquent le pourcentage d'abondance relative. Le type (benthique/tychopélagique ou pélagique) a été défini d'après Ricard (1987) (a), Guilloux et al. (2013) (b) et Kasim et Mukai (2006) (c).

	Type	1	2
Diatomées			
<i>Achnanthes</i> sp.	benthique (a)	2,5 (1,2)	
<i>Amphora</i> sp.	benthique (a)	1,4 (0,7)	
<i>Ardissonia</i> sp.	benthique (a)	1,4 (0,7)	
<i>Asterionellopsis</i> sp.	benthique (a)		0,9 (0,5)
<i>Bacillaria</i> sp.	benthique (b)	1,5 (0,7)	
<i>Chaetoceros</i> sp.	pélagique (a)		99 (55,0)
<i>Cocconeis</i> sp.	benthique (a)	3,7 (1,8)	
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reiman & Lewin / <i>Nitzschia longissima</i> (Brébisson) Ralfs	benthique (b)	60 (28,9)	1,3 (0,7)
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i> (Bergon) Hasle	pélagique (a)		0,7 (0,4)
<i>Ditylum brightwellii</i> (West) Grunow	pélagique (a)		0,01 (0,0)
<i>Entomoneis</i> sp.	benthique (a)	1,0 (0,5)	0,5 (0,3)
<i>Fragilaria</i> sp.	benthique (a)	33 (15,9)	0,2 (0,1)
<i>Grammatophora</i> sp.	benthique (a)	2,7 (1,3)	
<i>Licmophora</i> sp.	benthique (a)	4,6 (2,2)	0,007 (0,0)
<i>Melosira</i> sp.	benthique (a)	1,4 (0,7)	0,3 (0,2)
<i>Navicula</i> sp.	benthique (a)	71 (34,1)	0,2 (0,1)
<i>Nitzschia</i> sp.	benthique (b)	12 (5,9)	0,2 (0,1)
<i>Pleurosigma</i> sp. / <i>Gyrosigma</i> sp.	benthique (b)	0,03 (0,0)	
<i>Pseudonitzschia</i> sp.	pélagique (b)	1,4 (0,7)	
<i>Rhoicosphenia</i> sp.	benthique (c)	0,6 (0,3)	
<i>Skeletonema</i> sp.	pélagique (a)	1,0 (0,5)	71 (39,1)
<i>Striatella</i> sp.	benthique (a)	0,4 (0,2)	
<i>Synedra</i> sp.	benthique (a)	1,4 (0,7)	
<i>Thalassionema</i> sp.	pélagique (b) ou benthique (c)	4,2 (2,0)	
<i>Thalassiosira</i> sp.	pélagique (a)	0,5 (0,2)	3,2 (1,8)
Autres groupes			
<i>Dictyocha</i> sp.			0,3 (0,1)
<i>Protoperidinium</i> sp.			0,05 (0,0)
Autres flagellés et ciliés		0,9 (0,5)	2,3 (1,3)

3.2. Température et salinité

La température dans les bacs Phyto ou MPB + Phyto est restée stable durant les 24 heures d'expérimentation, quel que soit le réplicat (moyenne \pm écart type = $10,7 \pm 0,3$ °C, Fig. 44).

La salinité était stable dans les deux bacs (bac Phyto ou bac MPB + Phyto), mais elle différait suivant les réplicats (Fig. 44). La salinité était en moyenne de (\pm écart type) $31,6 \pm 1,4$ sur l'ensemble des bacs, des réplicats et du contrôle.

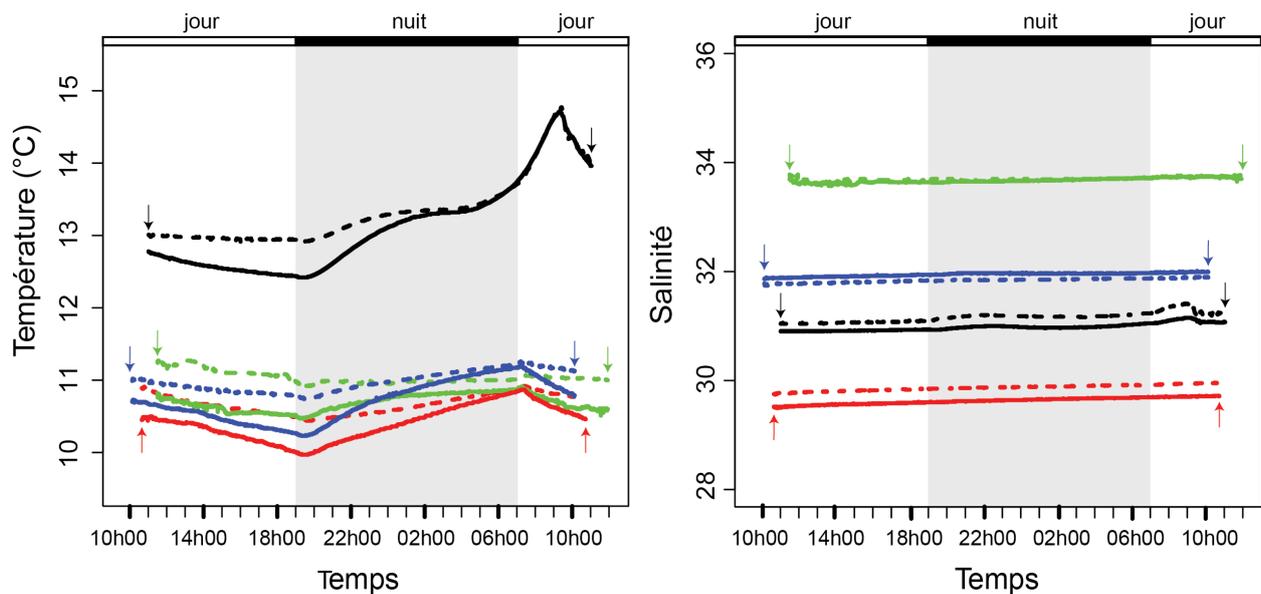


Fig. 44 : Température et salinité mesurées dans le bac avec uniquement du phytoplancton (traits en pointillé) et dans le bac avec du microphytobenthos et du phytoplancton (traits pleins), pour les trois réplicats d'expérience (1^{er} : vert, 2^{ème} : rouge, 3^{ème} : bleu) et pour le contrôle (noir). Les flèches indiquent le début et la fin de chaque manipulation (durée de 24 heures).

3.3. Chlorophylle a dans l'eau et sons enregistrés dans les bacs

La quantité de chlorophylle *a* mesurée dans l'eau pendant les 24 heures d'expérimentation n'est pas restée stable pour toutes les conditions et les réplicats comportant des coquilles Saint-Jacques contrairement au contrôle (Fig. 45). Des pics de chlorophylle *a* sont apparus à certaines périodes (augmentations de 0,5 à 6 $\mu\text{g l}^{-1}$) en quelques secondes (les données étant enregistrées toutes les cinq secondes). Ces pics coïncident avec des sons enregistrés pour chaque condition (Fig. 45). Cependant, certains sons enregistrés ne correspondent pas à des pics de chlorophylle *a*. La vidéo placée dans le bac MPB + Phyto dans les réplicats 2 et 3 a permis de montrer que les sons

coïncidant avec les pics de chlorophylle *a* correspondent à des claquements des valves de la coquille Saint-Jacques, entraînant le rejet d'un courant d'eau et le déplacement de l'individu. Les autres sons enregistrés correspondaient à des mouvements plus lents des valves mais sans claquement et sans déplacement de l'individu. En effet, dans le bac MPB + Phyto du réplicat 3 (Fig. 45C), sur les deux heures de vidéo, la coquille Saint-Jacques ne s'est pas déplacée alors que des sons ont été enregistrés mais aucun pic de chlorophylle *a* n'a été détecté. La distinction entre ces deux types de mouvement est également possible au niveau des sons enregistrés par l'hydrophone. Il a été observé que les claquements de valves ne sont pas induits par des perturbations extérieures et que, malgré la proximité des bassins expérimentaux, les coquilles Saint-Jacques ne s'influencent pas mutuellement. Lorsqu'une coquille claque, les autres individus ne claquent pas forcément. Aucun son n'a été enregistré lors de l'expérience de contrôle (Fig. 45).

Pour toutes les conditions et les réplicats avec des coquilles Saint-Jacques, la quantité de chlorophylle *a* a diminué, principalement au début de l'expérience. Dans l'expérience de contrôle, la concentration en chlorophylle *a* est restée stable sur 24 heures (Fig. 45D). La quantité de chlorophylle *a* était plus élevée pour la condition MPB + Phyto sur tous les réplicats puisque les deux sources de producteurs primaires ont été ajoutées. Pour les deux autres conditions (MPB uniquement et Phyto uniquement), cette quantité était identique entre les deux conditions pour chaque réplicat, excepté lorsque la coquille Saint-Jacques d'un des bacs a effectué un claquement de valves. La quantité de chlorophylle *a* était de $10 \mu\text{g l}^{-1}$ pour le premier réplicat et, au maximum, de $3,2 \mu\text{g l}^{-1}$ de chlorophylle *a* pour les autres.

Pour les réplicats 2 et 3, le nombre de sons enregistrés par les hydrophones, correspondant à des mouvements de valves, est significativement différent suivant la condition (test exact de Fisher : $p < 0,01$). Il est plus important lorsque le microphytobenthos est présent dans le bac (Tableau 11). Pour le premier réplicat, le nombre de sons correspondant à des mouvements de valves n'est pas significativement différent entre les conditions (test exact de Fisher : $p = 0,8$). La durée moyenne des sons enregistrés est de $0,66 \pm 0,04$ s.

Tableau 11 : Nombre de mouvements de valves enregistrés par les hydrophones sur les 24 heures d'expérimentation pour les différents réplicats (1, 2, 3 : avec coquilles Saint-Jacques. Contrôle : sans coquille Saint-Jacques) et pour les différentes conditions (MPB : uniquement microphytobenthos, Phyto : uniquement phytoplancton, MPB + Phyto : microphytobenthos et phytoplancton).

condition	1	2	3	contrôle
MPB	45	9	90	0
Phyto	50	3	19	0
MPB + Phyto	56	22	36	0

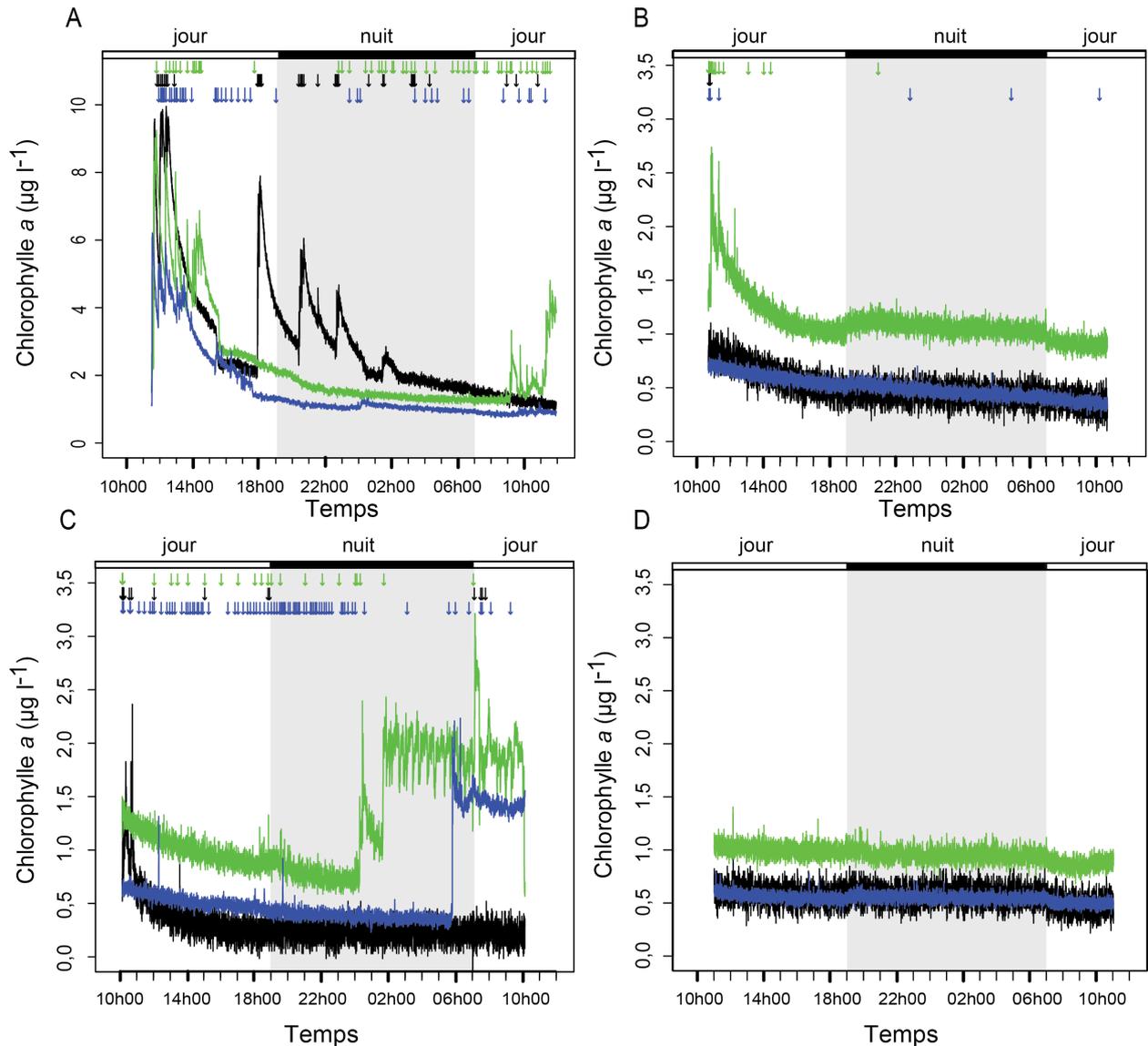


Fig. 45 : Chlorophylle a mesurée dans l'eau à l'aide de sondes YSI pendant les 24 heures d'expérience pour les différents réplicats (A, B, C : réplicats avec des coquilles Saint-Jacques. D : expérience contrôle, sans coquille Saint-Jacques) et pour les différentes conditions (noir : uniquement phytoplancton, bleu : uniquement microphytobenthos, vert : phytoplancton et microphytobenthos). Les flèches indiquent les sons détectés correspondant à des mouvements de valves pour chaque condition sur un intervalle minimal de cinq secondes.

3.4. Fluorescence sur la surface du sédiment

Dans l'expérience de contrôle (sans coquille Saint-Jacques), la fluorescence moyenne à la surface du sédiment a diminué significativement dans les trois bacs au bout de 24 heures par rapport à la fluorescence à T=0 (Fig. 46). Cette diminution de la fluorescence à T=24 est également visible dans les bacs MPB et MPB + Phyto du réplicat 1, Phyto et MPB + Phyto des réplicats 2 et 3 (Fig. 46). La fluorescence moyenne au bout de 24 heures dans les trois réplicats n'était pas différente de celle dans les bacs du contrôle ; elle dépend plutôt de la fluorescence à T=0 (variable suivant les réplicats ou le contrôle) que de la présence ou non de coquilles Saint-Jacques dans le bac (Fig. 46).

La fluorescence à un point fixe dans le bac a diminué au cours des 24 heures d'expérimentation, surtout lors de la première phase de jour (Fig. 47). La fluorescence sur le sédiment covarie avec la quantité de chlorophylle *a* dans l'eau du bac (Spearman : $r = 0,36$, $p < 0,01$). En effet, la quantité de chlorophylle *a* dans l'eau du bac a également diminué au cours du temps (Fig. 45). Autour de cette tendance générale de décroissance, de larges fluctuations de fluorescence sont observées à des pas de temps très variables (Fig. 47). Aucune augmentation et/ou diminution importante de la fluorescence à la surface du sédiment n'a été observée.

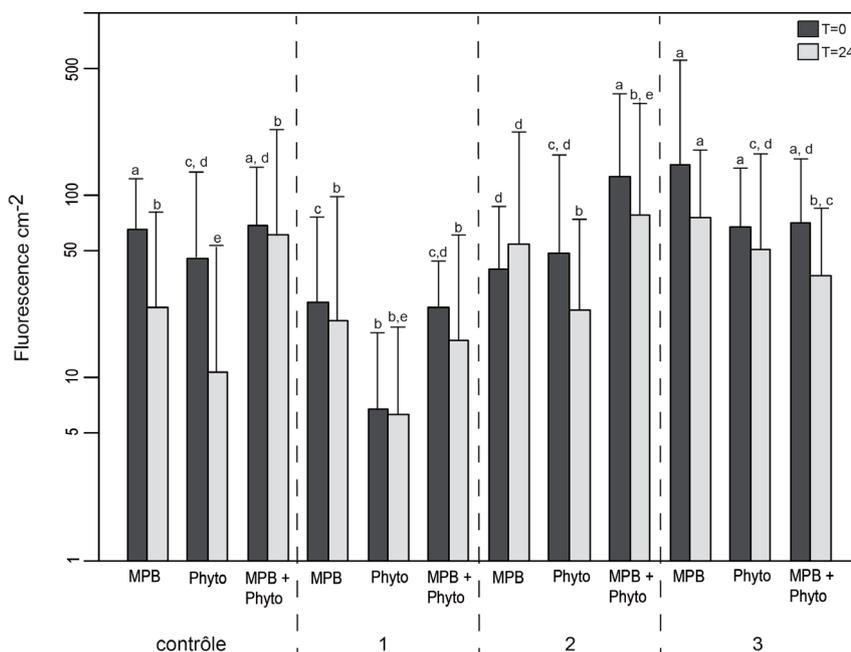


Fig. 46 : Moyenne (\pm écart type) de la fluorescence par cm^2 sur le sédiment contenue dans chaque bac, correspondant aux conditions avec uniquement du microphytobenthos (MPB), uniquement du phytoplancton (Phyto) ou avec du microphytobenthos et du phytoplancton (MPB + Phyto) pour chaque réplicat de l'expérience (1, 2, 3) et pour l'expérience contrôle (sans coquille Saint-Jacques). Gris foncé : début de l'expérience T=0. Gris clair : fin de l'expérience T=24. Les lettres indiquent les différences significatives entre les groupes (tests de Wilcoxon, $p < 0,05$). L'échelle des ordonnées est logarithmique. $n = 54$ mesures pour chaque condition et chaque réplicat.

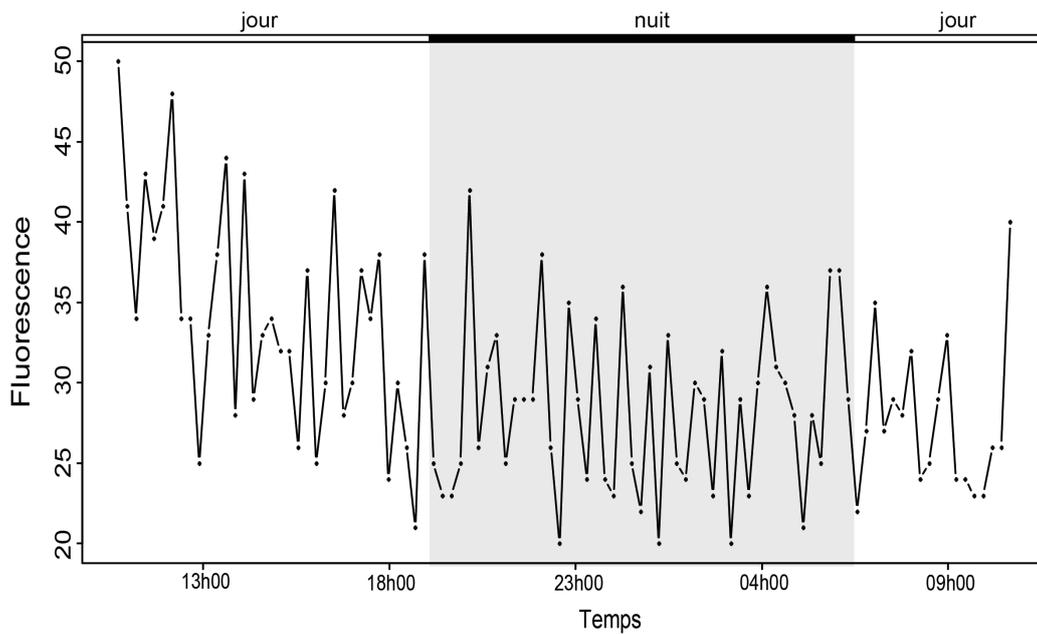


Fig. 47 : Fluorescence (unité arbitraire) mesurée toutes les 15 minutes pendant 24 heures sur le sédiment dans le bac MPB lors du deuxième réplikat de l'expérience.

3.5. Isotopes stables dans les sources de producteurs primaires, l'eau et le sédiment des bacs

Le microphytobenthos ajouté dans les bacs à chaque expérience (les trois réplikat et le contrôle) était très enrichi en ^{15}N , ce qui se traduit à la fois dans le pourcentage de ^{15}N et dans le $\delta^{15}\text{N}$ (Tableau 12). Les valeurs de pourcentage de ^{15}N et de $\delta^{15}\text{N}$ dans le microphytobenthos sont significativement plus élevées que dans le phytoplancton (Kruskal-Wallis : $p < 0,01$ pour le pourcentage de ^{15}N et le $\delta^{15}\text{N}$) et l'enrichissement ne diffère pas significativement d'une expérience à l'autre (Anova : $p = 0,92$ pour le pourcentage de ^{15}N et $p = 0,99$ pour le $\delta^{15}\text{N}$). Le phytoplancton était significativement enrichi en ^{13}C par rapport au microphytobenthos, comme en témoigne à la fois le pourcentage de ^{13}C et de $\delta^{13}\text{C}$ (Kruskal-Wallis : $p < 0,01$; Tableau 12). Le pourcentage de ^{13}C et le $\delta^{13}\text{C}$ du phytoplancton différait significativement en fonction des expérimentations (Anova : $p < 0,01$ pour le pourcentage de ^{13}C et le $\delta^{13}\text{C}$).

Tableau 12 : Moyenne (\pm écart type) du pourcentage de ^{15}N et ^{13}C , du $\delta^{15}\text{N}$ et du $\delta^{13}\text{C}$ dans le microphytobenthos (MPB) et dans le phytoplancton (Phyto) avant qu'ils ne soient placés dans les bacs pour chaque réplicat (1, 2, 3) et le contrôle ($n = 3$ échantillons).

		% ^{15}N	% ^{13}C	$\delta^{15}\text{N} \times 10^4$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
contrôle	MPB	23,1 \pm 0,9	1,1 \pm 0,0	8,1 \pm 0,4	-20,6 \pm 0,0
	Phyto	0,7 \pm 0,0	1,2 \pm 0,0	0,08 \pm 0,006	97,6 \pm 2,5
1	MPB	21,5 \pm 0,7	1,1 \pm 0,0	7,3 \pm 0,3	-20,4 \pm 0,2
	Phyto	0,5 \pm 0,0	1,3 \pm 0,0	0,02 \pm 0,01	199,3 \pm 2,2
2	MPB	15,5 \pm 1,2	1,1 \pm 0,0	4,9 \pm 0,5	-21,0 \pm 0,1
	Phyto	0,5 \pm 0,0	1,4 \pm 0,0	0,02 \pm 0,001	236,7 \pm 5,5
3	MPB	8,8 \pm 0,6	1,1 \pm 0,0	2,5 \pm 0,2	-21,1 \pm 0,1
	Phyto	0,8 \pm 0,0	1,3 \pm 0,0	0,1 \pm 0,004	163,4 \pm 7,0

Au bout de 24 heures d'expérimentation, il restait en moyenne 2 % de ^{15}N (par rapport au pourcentage initial dans le Tableau 12) dans les bacs MPB et MPB + Phyto que ce soit dans l'eau ou sur le sédiment pour l'expérience de contrôle (Fig. 48). Ce pourcentage était significativement plus important dans le bac avec uniquement du phytoplancton (Phyto ; Fig. 48) : il restait entre 57 et 60 % de ^{15}N dans l'eau et dans le sédiment. Le pourcentage de ^{15}N restant dans l'eau et dans le sédiment était significativement plus important lors des expériences en présence de coquilles Saint-Jacques par rapport au contrôle quelles que soient les conditions (sauf dans le sédiment du bac Phyto, Fig. 48).

Le pourcentage de ^{13}C restant était significativement différent suivant les conditions à la fois dans l'eau et dans le sédiment, que ce soit pour le contrôle ou les réplicats avec les coquilles Saint-Jacques (Fig. 48). Le pourcentage de ^{13}C restant était le plus important en présence uniquement du microphytobenthos (MPB) et ne différait pas entre le contrôle et les expériences avec les coquilles Saint-Jacques ; il restait ainsi 100 % du pourcentage de ^{13}C ajouté au départ dans l'eau et le sédiment (Fig. 48). Dans la condition avec uniquement du phytoplancton (Phyto), le pourcentage de ^{13}C restant était plus bas que dans la condition MPB (entre 80 et 90 % de ^{13}C restant). Il était également plus bas dans les réplicats avec les coquilles Saint-Jacques par rapport au contrôle à la fois dans l'eau et dans le sédiment (Fig. 48). Le pourcentage de ^{13}C restant était le plus faible pour la condition MPB + Phyto que ce soit dans l'eau ou le sédiment (entre 45 et 48 % de ^{13}C restant). Il était également légèrement plus important dans le contrôle par rapport aux expérimentations avec des coquilles Saint-Jacques (Fig. 48).

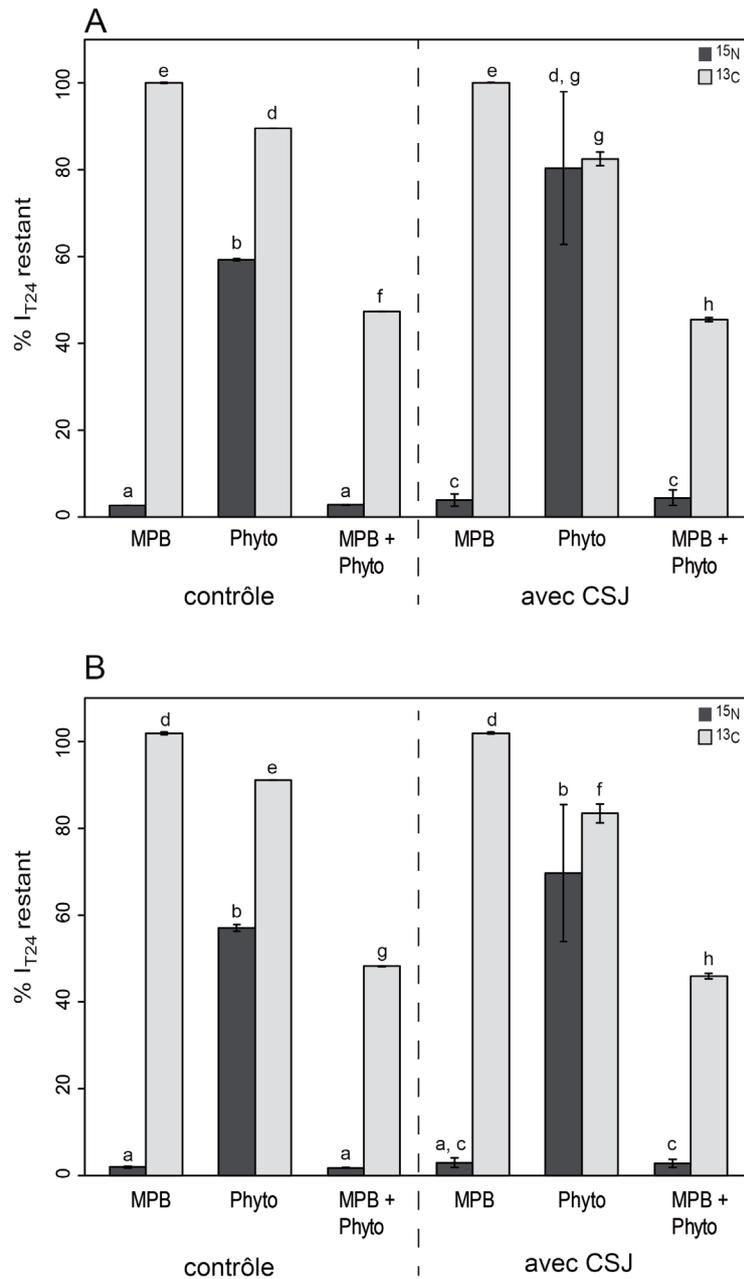


Fig. 48 : Pourcentage moyen (\pm écart type) de ^{15}N (gris foncé) ou ^{13}C (gris clair) restant dans l'eau (A) ou dans le sédiment (B) au bout de 24 heures par rapport au pourcentage initial, pour les trois conditions : microphytobenthos (MPB), phytoplancton (Phyto) ou avec les deux (MPB + Phyto). Les lettres indiquent les différences significatives entre les groupes (tests de Welch ou *t* de Student, $p < 0,05$). $n = 3$ pour la manipulation avec les coquilles Saint-Jacques (CSJ) et $n = 1$ pour l'expérience de contrôle.

3.6. Enrichissement isotopique dans le contenu digestif des coquilles Saint-Jacques

Comme les signatures isotopiques du microphytobenthos et du phytoplancton ajouté à T=0 ne différaient pas ou peu suivant les réplicats (voir 3.5), l'enrichissement en ^{15}N et ^{13}C (δ^E) dans les contenus digestifs des coquilles Saint-Jacques ont été moyennés sur les trois réplicats de l'expérience.

Les contenus digestifs des coquilles Saint-Jacques placées dans les bacs MPB et MPB + Phyto étaient enrichis en ^{15}N par rapport aux contenus digestifs de coquilles témoins (Fig. 49). Cependant, ces deux enrichissements ne sont pas significativement différents de 0 (t de Student : $p = 0,12$ pour le bac MPB et $p = 0,22$ pour le MPB + Phyto). L'enrichissement en ^{15}N dans ces deux bacs était significativement supérieur à celui dans le contenu digestif des coquilles du bac Phyto (Fig. 49). Ces coquilles Saint-Jacques dans le bac Phyto étaient significativement appauvries en ^{15}N par rapport aux coquilles Saint-Jacques témoins ($^{15}\text{N}-\delta^E$ significativement inférieur à zéro, t de Student : $p < 0,05$).

Les contenus digestifs des coquilles Saint-Jacques expérimentales étaient significativement enrichis en ^{13}C par rapport aux contenus digestifs des coquilles Saint-Jacques témoins (Fig. 49 ; t de Student pour comparer le $^{13}\text{C}-\delta^E$ par rapport à 0 : $p < 0,05$ pour chaque condition). Cet enrichissement est identique entre les trois conditions d'expérimentation (Fig. 49).

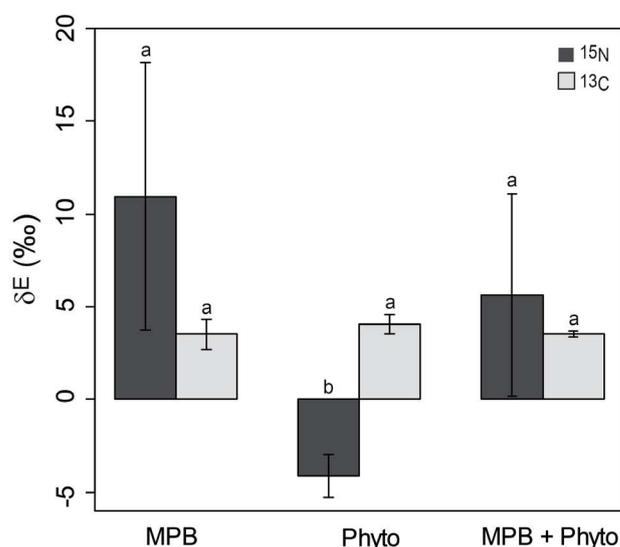


Fig. 49 : Moyenne (\pm écart type) de l'enrichissement en ^{13}C et ^{15}N (δ^E) dans les contenus digestifs des coquilles Saint-Jacques. MPB : bac avec uniquement du microphytobenthos. Phyto : bac avec uniquement du phytoplancton. MPB + Phyto : bac avec du microphytobenthos et du phytoplancton. Gris foncé : $^{15}\text{N}-\delta^E$. Gris clair : $^{13}\text{C}-\delta^E$. Les lettres indiquent les différences significatives entre les groupes (t de Student, $p < 0,05$). $n = 3$ individus.

4. Discussion

4.1. Bioresuspension active par les coquilles Saint-Jacques

Les organismes benthiques peuvent altérer la remise en suspension des particules à travers la bioresuspension indirecte. Certains de ces organismes modifient les propriétés physiques du sédiment par la production de pelotes fécales et de mucus, la construction de tubes, de trous ... (Graf et Rosenberg 1997). La bioresuspension active par les organismes benthiques a également été démontrée, principalement sur les déposivores de surface (Graf et Rosenberg 1997). Ces organismes éjectent de grandes quantités de fécès et pseudofécès dans la colonne d'eau. Davis (1993) a montré que *Yoldia limatula* était capable de rejeter des pelotes fécales toutes les 20-25 secondes. Cette bioresuspension active n'est donc pas négligeable. L'impact des bivalves sur le sédiment facilitant la remise en suspension des particules a également été démontré (e.g. Ciutat et al. 2007; Ubertini 2012; Porter et al. 2013). La grande majorité des études sur l'effet des organismes sur le sédiment et la remise en suspension des particules a été réalisée en présence d'hydrodynamisme. Il est donc difficile de faire ressortir les effets biotiques des effets abiotiques. Notre étude s'intéresse uniquement à la capacité d'un organisme à influencer sur la mise en suspension des particules.

Dans cette étude, la bioresuspension active de particules (photosynthétiques) par *Pecten maximus* a été mise en évidence. En effet, dans la majorité des bacs contenant des coquilles Saint-Jacques, des pics de chlorophylle *a* ont été enregistrés dans l'eau de mer (Fig. 45). Cette suspension de particules photosynthétiques n'est pas due à un phénomène physique puisqu'aucun courant n'a été appliqué dans les bacs. De plus, sans la présence de facteurs biotiques dans le bac (contrôle), la quantité de chlorophylle *a* dans l'eau est restée stable sur les 24 heures d'expérimentation. La quantité de chlorophylle *a* dans l'eau peut être multipliée par six (valeur maximale) lors de la mise en suspension des particules (Fig. 45). Cette bioresuspension active est provoquée par le claquement rapide des valves (durée du claquement en moyenne de 0,66 s) expulsant un jet d'eau et entraînant un déplacement de la coquille Saint-Jacques (concordance des sons enregistrés correspondant à un claquement de valves, visible par vidéo, et des pics de chlorophylle *a* mesurés dans l'eau). Davis et Marshall (1961) avaient également fait l'hypothèse d'une mise en suspension du sédiment par le claquement des valves de *Argopecten irradians* rendant disponible des sources de nourriture.

Ce comportement de claquement des valves entraînant un déplacement de l'organisme a été décrit notamment comme la réaction du bivalve face à un stress (prédateur par exemple ; Baird 1958; Thomas et Gruffydd 1971; Winter et Hamilton 1985). Dans nos expériences, le stress lié à la prédation n'existait pas. Les coquilles Saint-Jacques ont toutefois pu être perturbées par le déplacement entre le bac de stockage et le bac expérimental. En effet, beaucoup de pics de

chlorophylle *a* et de sons ont été enregistrés dans les premières heures après la manipulation des individus (Fig. 45).

D'autres sons enregistrés dans cette expérience correspondent à des mouvements de valves plus lents n'entraînant pas de déplacement de l'organisme. Un angle d'ouverture des valves supérieur à 50 % reflète l'ouverture de repos de la coquille Saint-Jacques (Wilkens 2006 ; également observé par vidéo lors de nos expériences où l'ouverture des valves est maximale la plupart du temps). Les mouvements de fermeture, même partiels, semblent être un comportement de *Pecten maximus* destiné à évacuer l'excès de sédiment du manteau (Szostek et al. 2013). Dans notre étude, ces mouvements de fermeture sans claquement interviennent après un claquement de valves et déplacement de l'organisme remettant en suspension de grosse quantité de sédiment, dont une partie sédimente rapidement (observation faite à partir des vidéos réalisées dans l'expérience). Ces mouvements de valves de la coquille Saint-Jacques peuvent également permettre d'éliminer les pseudofécès, de maintenir un courant d'eau dans les branchies ou peuvent être déclenchés par une perturbation liée à la température ou à la lumière (Thomas et Gruffydd 1971).

Le comportement général de mouvement des valves de la coquille Saint-Jacques peut être mis en relation avec la présence de microphytobenthos dans le milieu puisque le nombre de sons enregistrés est plus élevé dans les bacs contenant du microphytobenthos (bacs MPB et MPB + Phyto ; Tableau 11). Ces mouvements de valves ne sont pas des réponses à des perturbations de l'environnement et le claquement d'une coquille Saint-Jacques dans un bac n'induit pas de mouvements collectifs des autres coquilles (obs. pers. au niveau des sons enregistrés). Ils semblent donc liés au type de microalgues présent dans les bacs. Le mouvement des valves pourrait être aussi une réponse face à la quantité de la nourriture disponible. Szostek et al. (2013) ont mis en évidence une augmentation du mouvement des valves de juvéniles de *Pecten maximus* avec la concentration en matière particulaire en suspension. Ceci pourrait expliquer le résultat obtenu dans le réplikat 1 où le nombre de mouvements de valves est identique entre chaque condition (Tableau 11). Dans ce réplikat, le sédiment n'avait pas été passé sur un tamis de 63 µm. Lors de la mise en place des bacs, une forte quantité de particules fines a été mise en suspension et ces particules n'avaient pas sédimenté au bout d'une nuit. Les coquilles Saint-Jacques ont pu faire des mouvements de valves pour évacuer ces fines particules de leur branchie. D'autres paramètres pourraient également influencer le nombre de mouvements des valves. Le taux de fermeture des valves de juvéniles de *Placopecten magellanicus* est corrélé à la température (Manuel et Dadswell 1991). Cependant, dans notre étude, la température de l'eau n'a pas évolué pour les réplikats contenant la coquille Saint-Jacques (Fig. 44). Ces mouvements de valves ne sont pas anodins pour *Pecten maximus* puisque ces organismes ne passent que 0,1 % du temps à bouger leurs valves mais cela représente 16,8 % de leur dépense énergétique journalière pour des individus du milieu naturel et 41,8 % pour des individus en éclosion (Robson et al. 2012).

Les particules mises en suspension par les claquements des coquilles Saint-Jacques peuvent avoir un temps de résidence dans l'eau assez long (quelques heures à quelques jours ;

Grant et al. 1997). Les enregistrements de la chlorophylle *a* dans cette expérience indiquent que le temps de suspension (temps pour que la chlorophylle *a* revienne au niveau initial) des particules sédimentaires est très variable : de quelques minutes (Fig. 45C) à quelques heures (3-5 heures ; Fig. 45A). Par exemple, dans l'étude de Grant et al. (1997), les particules supérieures à 10 µm sont toujours en suspension au bout de 3,5 heures après leur mise en suspension. Ce temps assez long peut être bénéfique pour la nutrition des filtreurs. En effet, Davis et Marshall (1961) ont montré expérimentalement que le pétoncle *Argopecten irradians* sélectionnait la nourriture en faveur des microalgues benthiques à cause de leur petite taille et que les grandes formes de microalgues présentes dans le phytoplancton n'étaient pas ingérées.

4.2. Ingestion différentielle du phytoplancton et du microphytobenthos ?

Les coquilles Saint-Jacques semblent avoir ingéré des microalgues au cours des 24 heures d'expérimentation. La quantité de chlorophylle *a* dans l'eau des bacs contenant les bivalves et celle sur le sédiment dans le deuxième réplicat ont diminué, surtout dans les premières heures (diminutions visibles dans l'eau lorsqu'il n'y a pas de pic de chlorophylle *a*, par exemple dans le réplicat 2 : Fig. 45B ; Fig. 47). Cette diminution n'est pas observée dans l'expérience de contrôle (Fig. 45D). La perte de chlorophylle *a* dans l'eau pourrait être due à une sédimentation des microalgues sur le sédiment mais cela ne semble pas être le cas dans cette expérience. La fluorescence sur le sédiment au bout de 24 heures a diminué à la fois dans le contrôle et dans chaque réplicat et pour chaque condition (Fig. 46). En regardant uniquement l'évolution de la quantité de chlorophylle *a* dans l'eau et le sédiment, il est difficile de conclure à une assimilation préférentielle de l'une ou l'autre source de producteurs primaires.

Les deux sources de producteurs primaires (microphytobenthos et phytoplancton) ont été marquées au ¹⁵N pour la source benthique et au ¹³C pour la source pélagique. Lors de leur ajout dans les bacs expérimentaux, elles étaient significativement enrichies (Tableau 12) et peuvent donc être suivies au niveau du sédiment, dans l'eau et dans le contenu digestif des coquilles Saint-Jacques afin de savoir qu'elle était la source majoritairement ingérée par ces bivalves.

Les contenus digestifs des coquilles Saint-Jacques placées dans les bacs avec uniquement du microphytobenthos ou avec du microphytobenthos et du phytoplancton sont enrichis en ¹⁵N par rapport à des coquilles non manipulées (Fig. 49). Ce résultat pourrait signifier que ces bivalves ingèrent le microphytobenthos même en présence de phytoplancton, d'autant plus que les contenus digestifs des coquilles Saint-Jacques en présence de phytoplancton uniquement sont appauvris en ¹⁵N par rapport aux coquilles témoins (Fig. 49). De plus, l'enrichissement en ¹³C dans les contenus digestifs est identique dans les différentes conditions (Fig. 49), alors que le phytoplancton ajouté était significativement enrichi en ¹³C par rapport au microphytobenthos (Tableau 12). Cet enrichissement est faible, le δ¹³C des contenus digestifs des coquilles expérimentales étant légèrement plus élevé que celui des contenus digestifs des coquilles témoins (moyennes ±

écart type : $\delta^{13}\text{C}_{\text{coquilles expérimentales}} = -19,3 \pm 0,5 \text{ ‰}$; $\delta^{13}\text{C}_{\text{coquilles témoins}} = -22,9 \pm 0,4 \text{ ‰}$). Cette augmentation du $\delta^{13}\text{C}$ pourrait être la conséquence de phénomènes métaboliques dans l'organisme plutôt que l'ingestion d'une source très enrichie. En effet, cette différence de $\delta^{13}\text{C}$ a été observée dans les glandes digestives de *Mimachlamys varia* et de *Pecten maximus* au cours d'une saison (Chapitre II; Lorrain et al. 2002) et mise en relation avec le métabolisme de l'individu (reproduction ou stockage de l'énergie). Ce résultat d'une éventuelle ingestion préférentielle du microphytobenthos est en accord avec les résultats de Davis et Marshall (1961) qui ont observé les contenus digestifs d'*Argopecten irradians* prélevés en milieu naturel et ont identifié majoritairement des diatomées benthiques (*Melosira* sp. présent à 22,5 %, *Licmophora* sp. présent à 5,4 % et *Cocconeis* sp. présent à 58,8 %). Porter et al. (2013) ont également mis en évidence que *Mercenaria mercenaria* s'alimentait sur le microphytobenthos mis en suspension en mésocosme. Ces microalgues mises en suspension peuvent en effet être retenues par les Pectinidés (*Placopecten magellanicus*) avec une efficacité supérieure à 40 % (Grant et al. 1997). Néanmoins, nos résultats n'écartent pas l'idée d'une ingestion de phytoplancton par les coquilles Saint-Jacques puisque la quantité de chlorophylle *a* a également diminué dans l'eau des bacs Phyto. Cette ingestion est probablement moindre par rapport à celle du microphytobenthos.

Les pourcentages de ^{15}N et ^{13}C restant dans l'eau et sur le sédiment pourraient confirmer le résultat observé dans les contenus digestifs des coquilles Saint-Jacques. Ces valeurs sont comprises entre 45 et 90 % pour le ^{13}C dans les bacs contenant du phytoplancton alors qu'il reste environ 2 % de ^{15}N dans les bacs contenant du microphytobenthos (Fig. 48). Cependant, cette observation peut également être faite lors de l'expérience de contrôle, ce qui pourrait plutôt indiquer une possible décomposition de la matière organique particulaire par la voie microbienne (Grossart et Ploug 2001). Les bactéries peuvent en effet être présentes dans l'eau de mer filtrée à 1 μm . Vincent et al. (2007) ont également observé cette perte de marqueur isotopique pour des incubations en laboratoire supérieures à 12 heures. Ils évoquaient plusieurs hypothèses comme la mortalité de la source marquée, le recyclage du marqueur ou une adhésion du phytoplancton sur les parois d'une bouteille de culture. La respiration, la formation d'exsudats ou la croissance rapide des microalgues peuvent également être des sources d'explication de la perte des marqueurs. Dans nos résultats, le pourcentage de ^{15}N restant est plus bas que celui du ^{13}C restant, que ce soit dans l'eau ou le sédiment (Fig. 48). Les particules azotées sont préférentiellement dégradées par rapport aux particules carbonées (Grossart et Ploug 2001; Savoye et al. 2003). Enfin, le pourcentage de ^{15}N restant est significativement plus élevé dans les bacs contenant les coquilles Saint-Jacques par rapport aux bacs de l'expérience de contrôle (Fig. 48). L'ingestion et la production de fécès et pseudofécès par les coquilles Saint-Jacques pourraient retenir le ^{15}N dans l'eau et le sédiment. Ce résultat suggère une ingestion de microphytobenthos marqué au ^{15}N .

4.3. Perspectives pour améliorer le protocole

Cette expérience utilisant à la fois le son pour retracer les mouvements de valves des coquilles Saint-Jacques et les marqueurs isotopiques pour regarder l'ingestion d'une source de nourriture donne des résultats prometteurs. Cependant, certaines améliorations doivent être apportées au protocole pour obtenir des résultats permettant de répondre clairement aux objectifs initiaux.

L'utilisation des hydrophones pour enregistrer les mouvements des valves des bivalves donne des résultats convaincants (cette étude ; Di Iorio et al. 2012). Toutefois, certains mouvements de valves ne sont pas forcément enregistrés lorsque la coquille Saint-Jacques s'éloigne de l'hydrophone. L'utilisation d'un accéléromètre posé sur la valve supérieure des coquilles Saint-Jacques pourrait apporter plus de précision sur les mouvements des valves, comme ce qui a été fait par Robson et al. (2012) sur *Pecten maximus*.

La quantité de cellules dans le microphytobenthos et le phytoplancton n'était pas identique (Tableau 10) pouvant induire une ingestion différentielle des microalgues en fonction de leur abondance. Palmer et Williams (1980) ont montré que la rétention des particules comprises entre 1,7 et 3,4 μm par le pédoncle *Argopecten irradians* était plus efficace avec l'augmentation de la concentration du phytoplancton. Cependant, l'effet de la concentration en particule sur l'efficacité de rétention est très dépendant de l'espèce du filtreur (Ward et Shumway 2004). Pour pallier ce problème de concentration, on pourrait utiliser une culture de phytoplancton, ce qui éviterait d'avoir des grands volumes d'eau à filtrer. Cependant, le choix a été fait d'utiliser les microalgues naturelles pour représenter au mieux les conditions de vie de ces suspensivores. Le phytoplancton présent dans la matière organique particulaire pourrait être concentré par exemple par centrifugation.

Dans l'expérience de contrôle (sans coquille Saint-Jacques) et probablement dans les autres réplicats, il y a eu une perte des marqueurs isotopiques qui pourrait être due en partie à la consommation des microalgues par les bactéries. Ces bactéries pourraient être contenues entre autres dans l'eau de mer filtrée à 1 μm . Pour enlever ces bactéries, l'eau de mer filtrée devrait passer à l'autoclave comme le sédiment.

Le temps de stabilisation du milieu dans les bacs avant les expériences était de 12 heures. Ce temps est peut-être trop court pour que le microphytobenthos se stabilise sur le sédiment et fabrique des substances polymériques extracellulaires (EPS). Ces EPS ont tendance à stabiliser le sédiment (Yallop et al. 1994; Tolhurst et al. 2002) et pourraient donc affecter la mise en suspension du microphytobenthos par les coquilles Saint-Jacques. Le temps de 12 heures a été imposé par des contraintes logistiques.

Les fines particules sédimentaires ($< 63 \mu\text{m}$) peuvent poser des problèmes sur la physiologie des coquilles Saint-Jacques. Elles restent plus longtemps dans l'eau que les grosses particules chutant rapidement sur le sédiment (observation faite sur les vidéos). Elles favorisent la formation de pseudofécès et peuvent vraisemblablement finir par obstruer les branchies des filtreurs. Dans le premier répliat, ces particules n'ont pas été enlevées du sédiment, expliquant les fortes concentrations de chlorophylle *a* enregistrées par les sondes (Fig. 45). Les coquilles Saint-Jacques semblent perturbées par ces fines particules car elles bougent dans tous les bacs et le nombre de mouvements est assez important (surtout dans le bac Phyto comparé aux autres répliat). De plus, la coquille Saint-Jacques dans le bac MPB du répliat 1 s'est posée debout contre le bord du bac jusqu'à la fin de l'expérience. Ce comportement n'a pas été observé dans les autres répliat où le sédiment avait été tamisé sur $63 \mu\text{m}$. Il est donc fortement conseillé de tamiser le sédiment, notamment lorsque sa quantité n'est pas négligeable (sur 5 cm) et que le volume du bac, sans circulation de l'eau, est faible (25 l).

Herman et al. (2000), dans une étude de transfert trophique, ont montré l'intérêt d'utiliser un double marquage isotopique (^{15}N et ^{13}C) en laboratoire pour déterminer l'importance relative des algues benthiques et pélagiques dans le régime alimentaire de différentes espèces de macrobenthos. Dans notre étude, les deux sources ont bien été distinguées au départ par leur enrichissement en ^{15}N ou en ^{13}C , visible dans le $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ (Tableau 12). Il existe toutefois un problème au niveau du $\delta^{15}\text{N}$ dans le phytoplancton (enrichi en ^{13}C) avant son ajout dans les bacs puisque la valeur moyenne était de 588 ‰, très largement au-dessus des valeurs de la matière organique particulaire (entre -2 et 11 ‰ ; Peterson et Fry 1987). Ces valeurs pourraient être expliquées par une contamination avec l'isotope lourd lors de la filtration de l'eau. Les échantillons de matière organique particulaire dans l'eau ne contenaient pour la plupart pas assez de carbone par rapport aux standards, ce qui peut poser des problèmes sur les valeurs de ‰ ^{13}C et $\delta^{13}\text{C}$. Il en était de même pour le sédiment qui ne contenait pas assez d'azote. La quantité de matière encapsulée et analysée devra être bien supérieure à celle qui a été analysée dans cette étude (environ 5 mg pour le sédiment et 1 mg pour la matière organique particulaire).

L'identification et le comptage des microalgues des compartiments pélagiques et benthiques ont montré qu'ils étaient bien distincts l'un de l'autre en termes de composition spécifique (Tableau 10). Pour apporter des compléments d'information aux données isotopiques dans le sédiment et dans la matière organique particulaire en suspension (MOPS), un comptage pourrait être mené à T=24, à la fois sur le sédiment et sur la MOPS. Ces résultats permettraient de voir quelles espèces sont restées dans le bac et n'ont pas été ingérées et savoir si ce sont des espèces pélagiques ou benthiques par comparaison avec les résultats à T=0.

L'étude des rapports isotopiques dans les contenus digestifs apporte une vision sur les sources ingérées par l'organisme mais pas sur les sources assimilées. Le choix de n'utiliser que ces contenus digestifs et pas les autres tissus est dû au court temps d'expérimentation (24 heures). L'expérience devrait être maintenue sur plusieurs jours pour voir à la fois la dynamique

d'ingestion et d'assimilation des sources de nourriture dans la glande digestive et dans le muscle, ce qui permettrait également d'obtenir des informations sur le fractionnement isotopique et le turnover des tissus. De plus, l'enrichissement des contenus digestifs a été faible dans les différentes expériences. Néanmoins, la perte des isotopes lourds dans les sources de nourriture au bout de 24 heures ne permet pas de maintenir l'expérience au-delà de ce temps. Il faudrait apporter régulièrement du phytoplancton et du microphytobenthos enrichis dans les bacs pour maintenir un niveau d'enrichissement correct. Pour le phytoplancton, cela semble réalisable sans perturber le milieu mais l'ajout de microphytobenthos en cours d'expérience sans remise en suspension semble plus problématique

Enfin, lors de chaque réplicat, il manquait un bac avec une coquille Saint-Jacques mais sans apport de microalgue afin de suivre l'évolution des rapports isotopiques dans les contenus digestifs sans la présence de nourriture et également voir si la coquille Saint-Jacques présentait les mêmes mouvements de valves. Cette condition n'a pu être réalisée à cause de contraintes techniques.

5. Conclusion

Ces expériences en laboratoire ont montré que *Pecten maximus* était capable de mettre en suspension des particules sédimentaires telles que le microphytobenthos sans la présence de l'hydrodynamisme. Le claquement des valves de la coquille Saint-Jacques entraîne un déplacement de l'organisme et un rejet d'un courant d'eau permettant d'expliquer cette bioresuspension active. Elle réalise également des mouvements de valves plus lents, n'entraînant pas de déplacement, pouvant être lié à l'évacuation de fécès et pseudofécès. Ces mouvements de valves semblent être une réponse de l'organisme vis-à-vis de la présence du microphytobenthos dans le bac. L'utilisation des marqueurs isotopiques (^{15}N et ^{13}C) conforte cette hypothèse car les contenus digestifs des coquilles Saint-Jacques sont légèrement enrichis en ^{15}N qui est le marqueur du microphytobenthos. Les résultats de cette expérience sont prometteurs mais devraient être complétés par une nouvelle expérience respectant certaines conditions décrites dans la partie précédente et par des manipulations dans des conditions naturelles. Ces résultats amènent également une nouvelle vision sur le couplage benthopélagique puisque ces suspensivores semblent provoquer la remise en suspension de particules benthiques. Ils pourraient également complexifier la compréhension de la relation trophique entre les producteurs primaires et ces Pectinidés.

Conclusion générale et perspectives



Le schéma général des relations trophiques dans l'océan, qui va simplement du phytoplancton aux consommateurs primaires (benthiques ou pélagiques) puis aux consommateurs secondaires, doit être révisé pour les écosystèmes côtiers peu profonds (Chauvaud 2005). En effet, la lumière atteignant le sédiment dans ces systèmes, les producteurs primaires benthiques peuvent se développer et contribuer significativement à la production primaire totale (Miller et al. 1996). Les consommateurs primaires benthiques ont dès lors accès à diverses sources de nourriture (i.e. phytoplancton, microphytobenthos, macroalgues). La compréhension du couplage entre production primaire et consommateur dans ce type d'écosystème est importante pour ensuite élaborer des modèles de réseaux trophiques réalistes. L'étude de la relation trophique entre les producteurs primaires et les consommateurs primaires benthiques est complexe du fait des nombreux facteurs biotiques et abiotiques qui interviennent et de la difficulté à différencier les producteurs primaires microscopiques pélagiques et benthiques dans un mélange (la matière organique particulaire).

Cette thèse se proposait d'étudier ce couplage benthopélagique au niveau de la relation trophique entre les producteurs primaires et quelques consommateurs primaires benthiques. Des études expérimentales, à la fois en laboratoire et en milieu naturel, ont été mises en place afin de :

- comprendre l'évolution de la composition de la matière organique particulaire en suspension sur un cycle saisonnier et au niveau de l'interface eau-sédiment.
- caractériser les sources trophiques majeures des consommateurs primaires benthiques en fonction des variabilités spatio-temporelles des sources potentielles.

Dynamique saisonnière des producteurs primaires pélagiques et benthiques sur un gradient bathymétrique.

L'étude de l'abondance des microalgues et des débris de macroalgues dans la colonne d'eau (Chapitre I) a mis en exergue des variations saisonnières des producteurs primaires. La composition des sources de nourriture disponibles pour les consommateurs primaires n'est donc pas stable tout au long de l'année. La période estivale ressort très nettement dans l'étude statistique qui se caractérise par une dominance des diatomées pélagiques (principalement *Chaetoceros* sp.) sur toute la profondeur. Ce bloom de microalgues peut paraître étonnant à première vue car les nutriments provenant du stock hivernal dans la rade de Brest sont épuisés. Le brassage des masses d'eau par le vent et la marée pourrait toutefois induire une remise en suspension des nutriments présents dans le sédiment, notamment le phosphate qui peut être un facteur limitant du développement microalgal en rade de Brest (Chatterjee et al. 2013). L'augmentation

de la température dans l'eau et de l'irradiance sont également des paramètres influant sur le développement des diatomées pélagiques pendant l'été.

En période hivernale, les diatomées dominent également le peuplement de producteurs primaires dans la matière organique particulaire en suspension (MOPS). Ces diatomées sont majoritairement d'origine benthique contrairement au reste de l'année mais ces abondances sont faibles à cette période. L'intensité des facteurs physiques (vitesse du vent, débit des rivières par exemple) est plus forte en hiver, ce qui peut induire une instabilité de la colonne d'eau et limiter le développement algal malgré des concentrations en nutriments élevées. Le premier bloom printanier (majoritairement *Skeletonema* sp., *Thalassiosira* sp. et *Rhizosolenia* sp. dans cette étude) a été observé après l'apparition de conditions favorables dans le milieu, telles que la stabilisation de la colonne d'eau, une quantité de nutriments dans l'eau importante et une augmentation de la pénétration de la lumière photosynthétiquement active dans l'eau. A la suite des blooms printaniers et estivaux, les flagellés et ciliés et les débris de macroalgues voient leur abondance augmenter. Le changement saisonnier dans la composition des producteurs primaires est commun à d'autres écosystèmes côtiers tempérés (Wasmund et al. 2008; Cloern et Jassby 2010) et il est principalement gouverné par la climatologie annuelle et la disponibilité en nutriments. A l'intérieur des variations saisonnières, l'abondance des producteurs primaires varie à plus fine échelle (bimensuelle), liées à des modifications ponctuelles de l'environnement (Chapitre I).

Au niveau de la couche limite contenant la MOPS susceptible d'être assimilée prioritairement par les filtreurs benthiques (entre 0 et 10 cm au-dessus du sédiment), les analyses statistiques n'ont pas permis de déceler des différences dans l'abondance des différents types de producteurs primaires. Toutefois, la composition de la MOPS peut être hétérogène entre le fond et 5 m au-dessus du sédiment à certaines périodes de l'année. Ainsi, en hiver et immédiatement après les blooms des diatomées pélagiques, la MOPS à 5 m contient des flagellés et ciliés (*Prorocentrum* sp. notamment) qui sont bien moins abondants près du fond. Les comptages ont également pu révéler que les diatomées benthiques présentaient un gradient bathymétrique (en direction du fond) au cours de la période hivernale et en avril. De plus, les isotopes stables ont montré des différences de qualité de la MOPS entre l'interface et 5 m au-dessus du fond (Chapitre II). Le phytoplancton frais semble dominer la composition de la matière particulaire à 5 m du sédiment tandis que la matière détritique sédimentaire est un constituant primordial de la MOPS à proximité du fond à certaines périodes de l'année lorsque l'hydrodynamisme est important.

Afin que les microalgues benthiques soient disponibles comme source de nourriture pour les filtreurs, elles doivent être mises en suspension dans la MOPS. L'analyse statistique incluant les principaux paramètres environnementaux (Chapitre I) a montré que cette mise en suspension est la résultante de l'effet combiné de la vitesse du courant (dépendante elle-même de l'heure et du coefficient de marée au moment du prélèvement) et de la vitesse du vent modifiant l'hydrodynamisme local. Indépendamment de ces facteurs abiotiques, des bivalves benthiques comme nous l'avons montré chez la coquille Saint-Jacques sont capables de mettre en suspension

ces microalgues activement, par le biais de claquements des valves entraînant le déplacement de l'organisme et une mise en suspension du sédiment (Chapitre V).

Les résultats décrits précédemment méritent d'être approfondis par des expériences supplémentaires. L'échantillonnage régulier (bimensuel pour l'analyse isotopique et mensuel pour l'analyse des abondances microalgales) des producteurs primaires a mis en lumière des variations sur des échelles de temps ou d'espace assez grandes (plusieurs mois et plusieurs mètres). Cependant, cette fréquence d'échantillonnage pourrait masquer une stratification à fine échelle temporelle et spatiale (quelques centimètres au-dessus du sédiment) lors d'évènements ponctuels qui peuvent être très courts, de quelques minutes à quelques heures (MacIntyre et al. 1996). Le protocole d'échantillonnage devrait être mené à l'identique mais sur un cycle de marée, en prélevant toutes les heures afin de s'affranchir de la variation saisonnière des abondances des producteurs primaires qui peut entraver les fines variations bathymétriques dans les analyses statistiques. Au cours de cette thèse, les prélèvements ont été réalisés à différents moments de la marée, ce qui peut induire des problèmes de comparaison des données en fonction du temps et de la profondeur. Fegley et al. (1992) ont en effet montré que la concentration et la qualité nutritionnelle du seston était plus basse lors de la marée descendante (plus de matière détritique) par rapport à la marée haute. L'échantillonnage sur un cycle de marée permettrait également de montrer quel est le réel impact de la hauteur d'eau lors de l'échantillonnage sur la distribution des producteurs primaires dans la MOPS.

Afin de compléter cette étude sur l'abondance des producteurs primaires, une mesure des biovolumes par espèce pourrait être menée (selon les recommandations d'Hillebrand et al. 1999), ce type d'analyse proposant une vision différente des résultats précédents sur les données d'abondance. En effet, certaines espèces montrent une taille individuelle plus importante que d'autres tout en étant moins abondantes. Les résultats obtenus dans cette thèse vont plutôt dans le sens d'un rôle minime de ces espèces dans la MOP, bien que leur biomasse puisse être significative et influencerait sur le régime alimentaire des filtreurs. C'est le cas, par exemple, pour les débris de macroalgues qui ne sont pas abondants dans les prélèvements réalisés mais qui ont en général des tailles imposantes au regard de l'échelle considérée, supérieure à 100 μm (obs. pers.). Ce type d'étude permettrait d'estimer la part de carbone apportée par chaque espèce de producteur primaire et notamment la quantité de carbone provenant des diatomées benthiques par rapport à celle des diatomées pélagiques.

Enfin, cette étude sur les producteurs primaires a uniquement porté sur la matière organique particulaire en suspension mais elle pourrait être complétée par une analyse de la composition spécifique des microalgues dans la colonne sédimentaire. Cette étude permettrait de comparer la dynamique des producteurs primaires, notamment benthiques, entre les deux compartiments (sédiment et colonne d'eau). Des mesures de rapports isotopiques en carbone et azote sur les échantillons sédimentaires apporteraient de précieux éléments de comparaison avec ce qui a été observé dans la MOPS du fond, notamment lors des fortes diminutions du $\delta^{13}\text{C}$ observées dans la

MOPS. Les échantillonnages pourraient également être effectués sur d'autres sites de la rade de Brest où la vitesse du courant de marée est différente (par exemple au niveau du goulet où elle est beaucoup plus élevée, ou dans les fonds de baie du bassin sud où c'est le contraire), ce qui pourrait permettre d'observer d'éventuelles variations à la fois de la biomasse de producteurs primaires benthiques et de leur quantité mise en suspension.

L'approche écologique employée dans cette thèse sur les producteurs primaires visant à comprendre la distribution des espèces dans un écosystème me semble importante à utiliser et à développer. Les nouvelles technologies pour étudier les espèces microscopiques au niveau écologique se développent rapidement (puces à ADN, barcoding... ; e.g. Gescher et al. 2008; Moniz et Kaczmarzka 2009). Cependant, je pense que l'observation directe, quand elle est possible, doit être maintenue dans toutes les études du fonctionnement de l'écosystème en parallèle aux autres techniques complémentaires. L'observation directe est coûteuse en terme de temps d'analyse mais elle est loin d'être dérisoire, tant les résultats semblent être le point de départ de toute étude en écologie. Elle permet notamment d'observer concrètement les espèces évoluant dans le milieu. En outre, l'étude de leur forme permet d'apporter des informations précieuses sur leur mode de vie (benthique ou pélagique, solitaire ou colonial). Ainsi, via l'observation au microscope, on peut s'intéresser aux interactions entre les espèces de diatomées, notamment pour celles vivant dans la zone benthique où certaines sont accrochées à d'autres. Leur état physiologique peut également être analysé en observant par exemple la qualité physique des frustules (vides, abimés). La présence de cellules solitaires pour des diatomées qui sont habituellement en chaîne (par exemple *Chaetoceros* sp.) peut indiquer que les conditions du milieu ne sont pas favorables à leur développement (Beker com. pers.). Toute une gamme de constations et d'indicateurs ne peuvent pas être réalisées à partir des résultats obtenus par simple analyse moléculaire.

Sources trophiques des consommateurs primaires benthiques étudiés en fonction de variabilités temporelles, spatiales.

Les études réalisées dans cette thèse ont permis de montrer que les consommateurs primaires benthiques étudiés étaient à la fois couplés au système pélagique et au système benthique comme pouvait le suggérer Chauvaud (2005) pour une grande partie des filtreurs benthiques. L'analyse isotopique en carbone et azote dans les glandes digestives des pétoncles noirs (Chapitre II) semble indiquer que leur alimentation est basée essentiellement sur le phytoplancton et que les débris de macroalgues ne constituent pas une source de nourriture pour ces filtreurs. Les moules peuvent également s'alimenter sur la production primaire pélagique mais elles semblent aussi consommer des sources de diverses origines, résultats en cohérence avec les conclusions de Page et Lastra (2003), Lefebvre et al. (2009b) et Dubois et Colombo (2014). En effet, les analyses isotopiques dans les tissus des moules ont montré que le microphytobenthos contenu

dans le biofilm et/ou les détritiques de macroalgues pourrait contribuer significativement au régime alimentaire des moules, particulièrement lorsqu'elles sont situées à proximité immédiate du sédiment. Les microalgues benthiques pourraient également être une des sources de nourriture du pétoncle noir mais principalement en période hivernale pendant laquelle les diatomées benthiques sont majoritaires dans la matière organique particulaire en suspension (chapitre I). La différence de signature isotopique en carbone entre les pétoncles noirs placés au fond et ceux placés à 5 m du sédiment, est principalement marquée en période hivernale et conforte cette idée. Il en va de même pour la coquille Saint-Jacques d'après les résultats de l'étude des sources de carbone intégrées dans les carbonates de la coquille de cette espèce (Chapitre III) et du marquage isotopique du microphytobenthos (Chapitre V). Ce type de producteur primaire pourrait notamment soutenir le démarrage de la croissance de *Pecten maximus* au printemps et permettre une augmentation du métabolisme de l'organisme, qui se traduit donc indirectement par une augmentation du pourcentage de carbone métabolique intégré dans les carbonates. Nous avons observé que cette quantité de carbone n'augmente pas significativement lors de l'efflorescence du phytoplancton.

Les résultats décrits dans le paragraphe précédent, montrent clairement que la contribution des sources benthiques au régime alimentaire des trois filtreurs étudiés est variable en fonction des espèces et ne peut donc pas être généralisée à l'ensemble des filtreurs benthiques. Elle est également variable en fonction des périodes de l'année et est probablement étroitement liée à la dynamique des producteurs primaires via la matière organique particulaire en suspension. Enfin, elle pourrait être variable également à très fines échelles. Le $\delta^{13}\text{C}$ des glandes digestives des moules est plus élevé pour les individus vivant sur le côté sud (exposé directement au soleil) d'un support par rapport aux mesures observées dans les glandes digestives de moule vivant du côté nord, ce qui laisse supposer que les sources benthiques ($\delta^{13}\text{C}$ plus élevé que la MOPS) contribueraient plus fortement au régime alimentaire des moules au sud à certaines périodes de l'année. Mais ceci reste à confirmer par des études complémentaires et notamment par un suivi temporel serré.

Les variations du régime alimentaire des consommateurs primaires benthiques en fonction de l'espèce, du temps et de l'espace peuvent également être expliquées par l'effet âge. Les moules de petite taille vont s'alimenter préférentiellement sur du phytoplancton alors que les plus âgées présentent une alimentation plus diversifiée incluant notamment du biofilm. Pour les ormeaux, l'étude de la couleur de la coquille (Chapitre IV) indique que l'alimentation des jeunes ormeaux est très variable dans le temps ce qui est moins le cas pour les ormeaux plus âgés.

Comme décrit précédemment pour la moule, le régime alimentaire des ormeaux varie spatialement. Les ormeaux adultes semblent avoir une préférence pour les algues rouges en rade de Brest alors que l'alimentation des ormeaux de Molène est plus diversifiée, peut-être en lien avec une forte diversité algale et un milieu moins stable. Le régime alimentaire de l'ormeau ne semble pas limité aux algues benthiques. Les algues dérivantes en cours de dégradation peuvent aussi être consommées par les ormeaux, avec des conséquences sur la couleur des coquilles (intégration

de pigments chlorophylliens dégradés par exemple). Les ormeaux participent ainsi activement au recyclage de la matière macroalgale benthique, devenue pélagique suite à son arrachage et sont donc des acteurs du couplage benthopélagique.

Les résultats obtenus dans cette thèse ont permis de décrire des tendances mais l'étude du régime alimentaire des consommateurs primaires benthiques doit continuer à être développée, notamment à des échelles temporelles fines. L'échelle bimensuelle est appropriée pour un suivi saisonnier des sources assimilées alors qu'un effort hebdomadaire d'échantillonnage serait plus adéquat lors de la période productive des algues. Enfin, un suivi toutes les heures sur un cycle de marée et à différents coefficients de marée permet de caractériser l'impact de l'hydrodynamisme sur la mise en suspension du microphytobenthos, qui en retour conditionnerait l'alimentation des filtreurs benthiques. L'étude des pétoncles noirs sur un cycle saisonnier a permis de comprendre les liens entre la dynamique des sources assimilées, le métabolisme de l'individu et la dynamique des isotopes stables dans les tissus.

Enfin, l'étude de la relation trophique entre les producteurs primaires et les consommateurs primaires benthiques devrait être développée sur des organismes autres que les mollusques. Par exemple, l'ascidie *Phallusia mamillata* se développe de plus en plus en rade de Brest. C'est un filtreur très actif, qui par sa biomasse, pourrait impacter les relations trophiques et notamment le couplage benthopélagique dans cet écosystème.

L'ensemble des résultats acquis sur les producteurs primaires et les filtreurs benthiques amènent à proposer un schéma synthétique de la dynamique des relations trophiques qu'ils entretiennent avec les différents compartiments de producteurs primaires (Fig. 50). La période hivernale a été distinguée des autres saisons car les diatomées benthiques semblent y prendre une part non négligeable dans l'alimentation des filtreurs contrairement aux autres périodes. Ce schéma sera amené à évoluer avec des études complémentaires préconisées dans les parties précédentes et suivantes.

Intérêt de développer de nouveaux outils pour analyser les relations trophiques entre les producteurs primaires et les consommateurs primaires benthiques.

L'étude isotopique des tissus mous des consommateurs (Chapitre II) a révélé l'effet du métabolisme sur les signatures isotopiques des tissus. L'allocation de l'énergie est différente en fonction des tissus et suivant la période de l'année (Lorrain et al. 2002; Paulet et al. 2006). Ainsi suivant le tissu utilisé, les réponses aux questions posées (par exemple : origine des sources) pourront être différentes. Dans nos études, les isotopes stables des glandes digestives

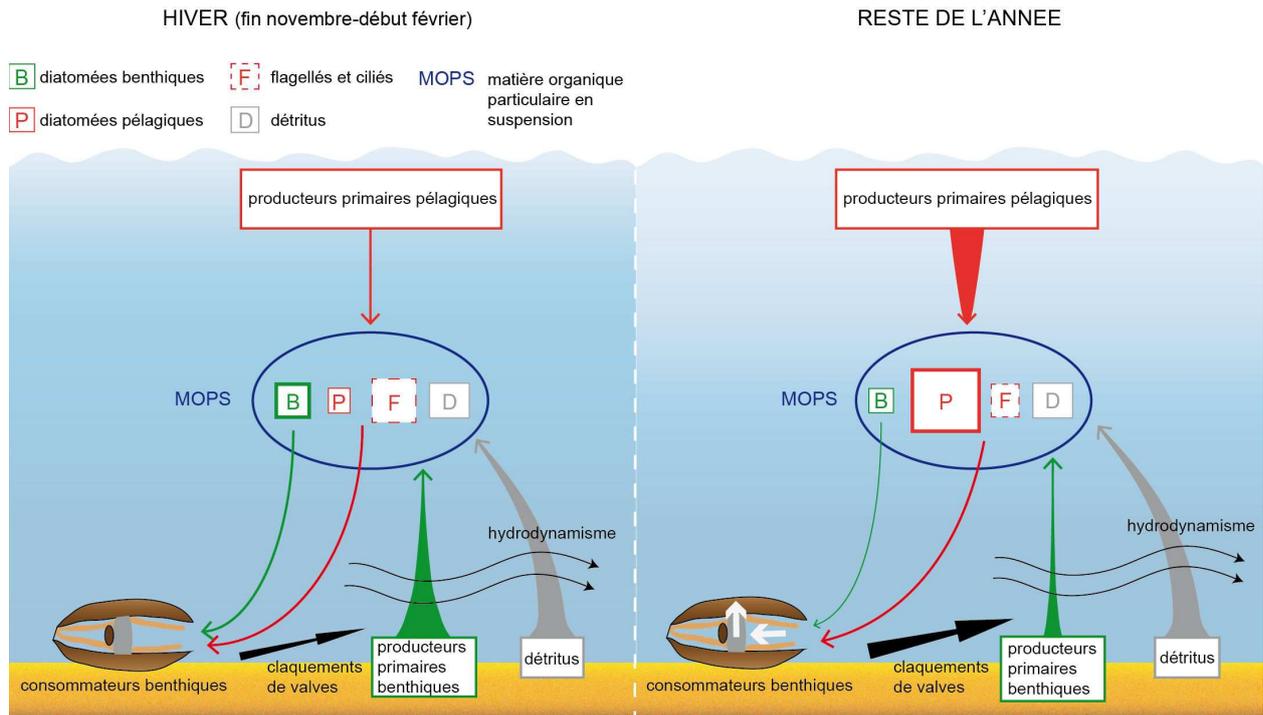


Fig. 50 : Schéma synthétique de la relation trophique producteurs primaires – filtreurs benthiques en hiver et pour le reste de l'année.

des pétoncles noirs indiquaient plutôt une incorporation de microalgues pélagiques alors que le muscle indiquait plutôt une assimilation de microalgues benthiques ($\delta^{13}\text{C}$ supérieur dans les muscles par rapport aux glandes digestives).

Pour retracer le régime alimentaire d'un consommateur à partir des signatures isotopiques de ses tissus, une valeur de fractionnement isotopique doit être connue. Cette valeur a été peu mesurée et dans la plupart des études, elle est commune aux espèces marines et terrestres. Quand elles existent (Dubois et al. 2007a; Yokoyama et al. 2008), ces valeurs sont acquises en laboratoire et calculées à partir d'une unique source de nourriture, ce qui ne reflète pas la situation naturelle. Il est donc nécessaire de développer des expériences afin de préciser cette valeur de fractionnement sur différentes espèces et préférentiellement en milieu naturel. Dans notre étude sur les pétoncles noirs et les moules, la valeur de fractionnement utilisée semble être la plus réaliste car elle a été obtenue à partir d'une modélisation DIB (Dynamic Isotope Budget ; Emmery et al. 2011) incluant une partie des différents facteurs qui peuvent la modifier. Le développement des modèles DIB pourrait apporter de meilleures informations sur ces valeurs de fractionnement avec des études sur des organismes reposant sur des prélèvements à haute fréquence temporelle. En effet, pour le moment, le point négatif de ces modèles est la mauvaise représentation des dynamiques temporelles de l'incorporation des isotopes des sources de nourriture dans les tissus. Cette valeur de fractionnement pourrait également être étudiée au niveau des différents constituants chimiques des tissus (lipides, protéines ou glucides) pour ensuite utiliser les isotopes stables dans ces constituants.

Les réponses temporelles vis-à-vis de l'incorporation des sources de nourriture dans les tissus de l'organisme ne sont pas identiques pour tous les tissus en raison de leurs taux de renouvellement différents (Lorrain et al. 2002). Les problèmes cités précédemment (couramment mis en avant dans la littérature), observés lors de l'utilisation d'un tissu mou pour caractériser le régime alimentaire d'un consommateur, peuvent être en partie éliminés en utilisant les squelettes carbonatés des mollusques. Une expérience en conditions contrôlées, réalisée dans cette thèse (Chapitre III), a mis en évidence qu'entre 4 et 7 % du carbone des carbonates de la coquille Saint-Jacques provenaient des sources de nourriture par voie métabolique. La piste de la caractérisation des sources de nourriture de ces filtreurs, qui pourrait donc être entreprise sur de multiples espèces de bivalves, semble prometteuse. Cette technique permettrait d'obtenir ces informations tout au long de la vie de l'animal et à haute fréquence temporelle (la coquille Saint-Jacques produit une strie de carbonate par jour en période de croissance ; Chauvaud et al. 1998). L'utilisation des exosquelettes des mollusques permettrait ainsi d'éviter le prélèvement d'organismes à intervalle régulier, coûteux en termes de temps et d'impact sur l'environnement.

Des études plus poussées devraient être menées sur l'influence du microphytobenthos et du phytoplancton sur le $\delta^{13}\text{C}$ des carbonates, en mesurant à la fois le $\delta^{13}\text{C}$ du microphytobenthos (extrait du sédiment ou sur des plaques posées au fond), du phytoplancton (matière organique particulaire, MOP, vers la surface) et du carbone inorganique dissous (CID). Des études en milieu naturel pourraient également être entreprises en utilisant des enceintes benthiques afin de contrôler la composition du milieu : une coquille Saint-Jacques serait placée dans cette enceinte puis des mesures de respiration, de croissance de la coquille, de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP, du CID, des fécès et pseudofécès et des tissus seraient effectuées afin d'obtenir la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ du carbone respiré par différence. Cette dernière valeur est actuellement une donnée manquante de la littérature. Elle pourrait indiquer le $\delta^{13}\text{C}$ du carbone assimilé et donc l'origine de la source de nourriture.

Les coquilles d'ormeau vont également dans le sens d'une possible utilisation des exosquelettes pour retracer les sources de nourriture. La couleur de ces coquilles est en effet un paramètre qui varie suivant les macroalgues assimilées (Chapitre IV). L'utilisation de cette propriété sur des ormeaux en milieu naturel reste à développer. Mais, il serait sans doute profitable d'exploiter cet indicateur potentiel via un suivi dans le milieu naturel de la composition des macroalgues fixées et dérivantes sur un périmètre restreint, pendant une période temporelle significative (année). En fin de suivi, la couleur des coquilles d'ormeaux pourra être caractérisée et les valeurs de teinte pourront être comparées avec l'abondance et la biomasse des macroalgues identifiées sur le site. Ce type d'étude est très important en rade de Brest car il n'existe pas, à notre connaissance, ces données d'abondance et de biomasse pour les macroalgues, ce qui rend difficile l'interprétation des résultats obtenus dans le Chapitre IV. Enfin, l'information contenue dans la coquille peut être perdue au cours du temps par dégradation des pigments ou érosion des coquilles. Ces phénomènes pourraient également être étudiés sur des coquilles d'ormeau.

Enfin, la quantification de la part des différentes sources de nourriture par les isotopes stables s'est révélée délicate pour des filtreurs qui s'alimentent sur un mélange de matière organique en suspension. La caractérisation des différentes sources a été très difficile et les résultats nous ont contraints dans la plupart des cas, à formuler des hypothèses. Afin de clarifier les choses, des protocoles devraient être développés pour séparer les différents constituants de la matière organique particulaire en suspension, ce qui permettrait par la suite d'appliquer un modèle de mélange isotopique et donc de mieux quantifier la part de chaque constituant dans l'alimentation du consommateur. De plus, des mesures isotopiques sur des composés spécifiques tels que les acides gras ou les acides aminés sont à développer car elles pourraient permettre une meilleure compréhension des relations trophiques (Boecklen et al. 2011). Les acides gras sont des marqueurs trophiques dans l'environnement marin et permettent de distinguer les diatomées des dinoflagellés et des bactéries (Dalsgaard et al. 2003). Cette distinction n'a pas été possible avec les approches classiques adoptées dans cette thèse.

L'utilisation des squelettes carbonatés semble, enfin, être un outil prometteur qu'il faudrait développer en parallèle d'approches pluridisciplinaires (suivis physiques, chimiques et biologiques à la fois dans la colonne d'eau et dans la zone benthique) dans le milieu naturel à des fréquences de prélèvements rapides pour mieux tracer les sources assimilées dans les tissus du consommateur.

Bibliographie

- Abreu , P. C., Bergesch, M., Proença, L. A., Garcia, C. A. et Odebrecht, C. 2010. Short-and long-term chlorophyll *a* variability in the shallow microtidal Patos Lagoon estuary, southern Brazil. *Estuaries and Coasts*, 33 (2): 554-569.
- Alber, M. et Valiela, I. 1995. Organic aggregates in detrital food webs: incorporation by bay scallops *Argopecten irradians*. *Marine Ecology Progress Series*, 121: 117-124.
- Alongi, D. M. (1998). Coastal ecosystem processes. In: *CRC Marine Science Series*. M. J. Kennish, P. L. Lutz, Book 3. CRC Press, Boca Raton, 419 p.
- Alpine, A. E. et Cloern, J. E. 1992. Trophic interactions and direct physical effects control phytoplankton biomass and production in an estuary. *Limnology and Oceanography*, 37 (5): 946-955.
- Altabet, M. A., Deuser, W. G., Honjo, S. et Stienen, C. 1991. Seasonal and depth-related changes in the source of sinking particles in the North Atlantic. *Nature*, 354 (6349): 136-139.
- Antonio, E. S., Kasai, A., Ueno, M., Kurikawa, Y., Tsuchiya, K., Toyohara, H., Ishihi, Y., Yokoyama, H. et Yamashita, Y. 2009. Consumption of terrestrial organic matter by estuarine molluscs determined by analysis of their stable isotopes and cellulase activity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86: 401-407.
- Arthur, M. A., Williams, D. F. et Jones, D. S. 1983. Seasonal temperature-salinity changes and thermocline development in the mid-Atlantic Bight as recorded by the isotopic composition of bivalves. *Geology*, 11: 655-659.
- Aya, F. A. et Kudo, I. 2007. Isotopic determination of Japanese scallop *Patinopecten (Mizuhopecten) yessoensis* (Jay) tissues shows habitat-related differences in food sources. *Journal of Shellfish Research*, 26 (2): 295-302.
- Baird, R. 1958. On the swimming behaviour of scallops (*Pecten maximus* L.). *Journal of Molluscan Studies*, 33 (2): 67-71.
- Barbier, E. B., Koch, E. W., Silliman, B. R., Hacker, S. D., Wolanski, E., Primavera, J., Granek, E. F., Polasky, S., Aswani, S. et Cramer, L. A. 2008. Coastal ecosystem-based management with nonlinear ecological functions and values. *Science*, 319 (5861): 321-323.

- Barillé, L., Prou, J., Héral, M. et Bourgrier, S. 1993. No influence of food quality, but ration-dependent retention efficiencies in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 171: 91-106.
- Barillé, L., Prou, J., Héral, M. et Razet, D. 1997. Effects of high natural seston concentrations on the feeding, selection, and absorption of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Journal of experimental marine biology and ecology*, 212 (2): 149-172.
- Barnard, W. et De Waal, D. 2006. Raman investigation of pigmentary molecules in the molluscan biogenic matrix. *Journal of Raman Spectroscopy*, 37 (1-3): 342-352.
- Bayne, B. L., Thompson, R. J. et Widdows, J. (1976). I: Physiology. In: *Marine mussel their ecology and physiology*. B.L. Bayne. Cambridge Scientific Press, Cambridge, 121-206.
- Beirne, E. C., Wanamaker Jr, A. D. et Feindel, S. C. 2012. Experimental validation of environmental controls on the $\delta^{13}\text{C}$ of *Arctica islandica* (ocean quahog) shell carbonate. *Geochimica et cosmochimica acta*, 84: 395-409.
- Belzile, C., Brugel, S., Nozais, C., Gratton, Y. et Demers, S. 2008. Variations of the abundance and nucleic acid content of heterotrophic bacteria in Beaufort Shelf waters during winter and spring. *Journal of Marine Systems*, 74 (3): 946-956.
- Beninger, P. G. et Le Penneec, M. (1991). Functional anatomy of scallops. In: *Scallops: biology, ecology and aquaculture*. S.E. Shumway, G. J. Parsons, Book 21. Elsevier, Amsterdam, 177-191.
- Beninger, P. G., St-Jean, S. D. et Poussart, Y. 1995. Labial palps of the blue mussel *Mytilus edulis* (Bivalvia: Mytilidae). *Marine Biology*, 123 (2): 293-303.
- Bianchi, T. S., Kautsky, L. et Argyrou, M. 1997. Dominant chlorophylls and carotenoids in macroalgae of the Baltic Sea (Baltic proper): their use as potential biomarkers. *Sarsia*, 82 (1): 55-62.
- Blanchard, G. F. et Cariou-Le Gall, V. 1994. Photo synthetic characteristics of microphytobenthos in Marennes-Oléron Bay, France: Preliminary results. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 182 (1): 1-14.

- Blanchet, A., Dubois, S., Hily, C., Rochette, S., Le Goaster, E. et Guillou, M. 2012. Multi-decadal changes in two co-occurring ophiuroid populations. *Marine Ecology Progress Series*, 460: 79-90.
- Bodin, N., Le Loc'h, F. et Hily, C. 2007. Effect of lipid removal on carbon and nitrogen stable isotope ratios in crustacean tissues. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 341 (2): 168-175.
- Boecklen, W. J., Yarnes, C. T., Cook, B. A. et James, A. C. 2011. On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42: 411-440.
- Borcard, D. et Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153 (1): 51-68.
- Borcard, D., Gillet, F. et Legendre, P. (2011). *Numerical ecology with R*. Robert Gentleman, Kurt Hornik, Giovanni G. Parmigiani. Springer. New York.
- Borkman, D. G. et Smayda, T. 2009. Multidecadal (1959–1997) changes in *Skeletonema* abundance and seasonal bloom patterns in Narragansett Bay, Rhode Island, USA. *Journal of sea research*, 61 (1): 84-94.
- Boudreau, B. P. 1997. A one-dimensional model for bed-boundary layer particle exchange. *Journal of Marine Systems*, 11 (3): 279-303.
- Brand, A. R. (2006). Scallop ecology: distributions and behaviour. In: *Scallops: biology, ecology and aquaculture*. Shumway S. E., Parsons G. J., Book 2nd Edition. Elsevier, Amsterdam, 12, 651-744.
- Bricelj, V. M. et Shumway, S. E. (1991). Physiology: energy acquisition and utilization. In: *Scallops: biology, ecology and aquaculture*. S. E. Shumway, G. J. Parsons, Book 21. Elsevier, Amsterdam, 305-346.
- Brzezinski, M. A. 1985. The Si: C: N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *Journal of Phycology*, 21 (3): 347-357.
- Buchaca, T. et Catalan, J. 2008. On the contribution of phytoplankton and benthic biofilms to the sediment record of marker pigments in high mountain lakes. *Journal of Paleolimnology*, 40 (1): 369-383.

- Budd, A., McDougall, C., Green, K. et Degnan, B. M. 2014. Control of shell pigmentation by secretory tubules in the abalone mantle. *Frontiers in Zoology*, 11 (1): 62.
- Buddenbrock, W. V. 1911. Untersuchungen über die Schwimmbewegungen und die Statocysten der Gattung *Pecten*. *Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 28: 1-24.
- Bui, T. H. H. et Lee, S. Y. 2014. Does 'you are what you eat' apply to mangrove grapsid crabs. *PloS one*, 9 (2): e89074.
- Burke, L., Kura, Y., Kassem, K., Revenga, C., Spalding, M., McAllister, D. et Caddy, J. (2001). Coastal ecosystems. *Pilot Analysis of Global Ecosystems*. Washington, DC. 77 p.
- Butler, P. G., Wanamaker Jr, A. D., Scourse, J. D., Richardson, C. A. et Reynolds, D. R. 2011. The stability of shell $\delta^{13}\text{C}$ with respect to biological age in mature specimens of the long-lived bivalve *Arctica islandica*. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeocology*, 302: 21-30.
- Cahoon, L. B. (1999). The role of benthic microalgae in neritic ecosystems. In: *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*. A. D. Ansell, R. N. Gibson, M. Barnes, Book 37. Taylor & Francis, London, 47-86.
- Carrier, A., Riera, P., Amouroux, J.-M., Bodiou, J.-Y. et Grémare, A. 2007. Benthic trophic network in the Bay of Banyuls-sur-Mer (northwest Mediterranean, France): an assessment based on stable carbon and nitrogen isotopes analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 72 (1): 1-15.
- Caron, L., Douady, D., De Martino, A. et Quinet, M. 2001. Light harvesting in brown algae. *Cahiers de Biologie Marine*, 42 (1-2): 109-124.
- Caut, S., Angulo, E. et Courchamp, F. 2009. Variation in discrimination factors ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*, 46 (2): 443-453.
- Charpy-Roubaud, C. et Sournia, A. 1990. The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans. *Marine Microbial Food Webs*, 4 (1): 31-57.

- Chatterjee, A., Klein, C., Naegelen, A., Claquin, P., Masson, A., Legoff, M., Amice, E., L'Helguen, S., Chauvaud, L. et Leynaert, A. 2013. Comparative dynamics of pelagic and benthic microalgae in a coastal ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 133: 67-77.
- Chauvaud, L. (1998). La coquille Saint-Jacques en rade de Brest: un modèle biologique d'étude des réponses de la faune benthique aux fluctuations de l'environnement. Thèse. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Chauvaud, L., Thouzeau, G. et Paulet, Y.-M. 1998. Effects of environmental factors on the daily growth rate of *Pecten maximus* juveniles in the Bay of Brest (France). *Journal of experimental marine biology and ecology*, 227 (1): 83-111.
- Chauvaud, L., Jean, F., Ragueneau, O. et Thouzeau, G. 2000. Long-term variation of the Bay of Brest ecosystem: benthic-pelagic coupling revisited. *Marine Ecology Progress Series*, 200: 38-45.
- Chauvaud, L., Donval, A., Thouzeau, G., Paulet, Y.-M. et Nézan, E. 2001. Variations in food intake of *Pecten maximus* (L.) from the Bay of Brest (France): Influence of environmental factors and phytoplankton species composition. *Life sciences*, 324: 743-755.
- Chauvaud, L. (2005). *La transdisciplinarité: pour une vision dynamique du couplage pelagos/benthos en milieu côtier*. Habilitation à Diriger des Recherches. Université de Bretagne Occidentale. Brest.
- Chauvaud, L., Lorrain, A., Dunbar, R. B., Paulet, Y.-M., Thouzeau, G., Jean, F., Guarini, J.-M. et Mucciarone, D. 2005. Shell of the Great Scallop *Pecten maximus* as a high-frequency archive of paleoenvironmental changes. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 6 (8): 1-15.
- Chauvaud, L., Thébault, J., Clavier, J., Lorrain, A. et Strand, Ø. 2011. What's hiding behind ontogenetic $\delta^{13}\text{C}$ variations in mollusk shells? New insights from the Great Scallop (*Pecten maximus*). *Estuaries and Coasts*, 34 (2): 211-220.
- Chauvaud, L., Patry, Y., Jolivet, A., Cam, E., Le Goff, C., Strand, Ø., Charrier, G., Thébault, J., Lazure, P. et Gotthard, K. 2012. Variation in size and growth of the great scallop *Pecten maximus* along a latitudinal gradient. *PloS one*, 7 (5): e37717.

- Choy, E. J., Richard, P., Kim, K. R. et Kang, C. K. 2009. Quantifying the trophic base for benthic secondary production in the Nakdong River estuary of Korea using stable C and N isotopes. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 382 (1): 18-26.
- Cifuentes, L. A., Sharp, J. H. et Fogel, M. L. 1988. Stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry in the Delaware estuary. *Limnology and Oceanography*, 33 (5): 1102-1115.
- Ciutat, A., Widdows, J. et Readman, J. W. 2007. Influence of cockle *Cerastoderma edule* bioturbation and tidal-current cycles on resuspension of sediment and polycyclic aromatic hydrocarbons. *Marine Ecology Progress Series*, 328: 51-64.
- Clavier, J. et Richard, O. 1982. Etude expérimentale du déplacement de l'ormeau (*Haliotis tuberculata*) dans le milieu naturel. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 46 (4): 315-326.
- Clavier, J. et Richard, O. 1986. Growth of juvenile *Haliotis tuberculata* (Mollusca: Gastropoda) in their natural environment. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 66 (2): 497-503.
- Clavier, J. et Chardy, P. 1989. Investigation into the ecology of the ormer (*Haliotis tuberculata* L.), factors influencing spatial distribution. *Aquatic Living Resources*, 2 (04): 191-197.
- Cloern, J. E. 1982. Does the benthos control phytoplankton biomass in South San Francisco Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 9 (2): 191-202.
- Cloern, J. E. 1996. Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: a review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California. *Reviews of Geophysics*, 34 (2): 127-168.
- Cloern, J. E. 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series*, 210 (223): 53.
- Cloern, J. E. et Jassby, A. D. 2010. Patterns and scales of phytoplankton variability in estuarine-coastal ecosystems. *Estuaries and Coasts*, 33 (2): 230-241.
- Cloern, J. E., Foster, S. Q. et Kleckner, A. E. 2013. Review: phytoplankton primary production in the world's estuarine-coastal ecosystems. *Biogeosciences Discussions*, 10 (11): 17725-17783.

- Coffin, R. B., Fry, B., Peterson, B. J. et Wright, R. T. 1989. Carbon isotopic compositions of estuarine bacteria. *Limnology and Oceanography*, 34 (7): 1305-1310.
- Cognie, B., Barillé, L. et Rincé, Y. 2001. Selective feeding of the oyster *Crassostrea gigas* fed on a natural microphytobenthos assemblage. *Estuaries and Coasts*, 24 (1): 126-134.
- Cognie, B., Barillé, L., Massé, G. et Beninger, P. G. 2003. Selection and processing of large suspended algae in the oyster *Crassostrea gigas*. *Marine Ecology Progress Series*, 250: 145-152.
- Coma, R., Ribes, M., Gili, J.-M. et Zabala, M. 2000. Seasonality in coastal benthic ecosystems. *Trends in ecology & evolution*, 15 (11): 448-453.
- Coma, R., Ribes, M., Gili, J. M. et Hughes, R. N. 2001. The ultimate opportunists: consumers of seston. *Marine Ecology Progress Series*, 219: 305-308.
- Comfort, A. 1951. The pigmentation of molluscan shells. *Biological Reviews*, 26 (3): 285-301.
- Compton, T. J., Kentie, R., Storey, A. W., Veltheim, I., Pearson, G. B. et Piersma, T. 2008. Carbon isotope signatures reveal that diet is related to the relative sizes of the gills and palps in bivalves. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 361 (2): 104-110.
- Coplen, T. B. 2011. Guidelines and recommended terms for expression of stable isotope ratio and gas ratio measurement results. *Rapid communications in mass spectrometry*, 25 (17): 2538-2560.
- Costanzo, S. D., O'Donohue, M. J., Dennison, W. C., Loneragan, N. R. et Thomas, M. 2001. A new approach for detecting and mapping sewage impacts. *Marine Pollution Bulletin*, 42 (2): 149-156.
- Craig, H. (1965) Measurement of oxygen isotope paleotemperatures, in: *Stable isotopes in oceanographic studies and paleotemperatures*. Tongiorni, E. (Ed.), . Cons. Naz. delle Ric., Spoleto, Italy, 161-182.
- Dalsgaard, J., St John, M., Kattner, G., Müller-Navarra, D. et Hagen, W. (2003). Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. In: *Advances in marine biology*. A. J. Southward, Paul A Tyler, C. M. Young, L. A. Fuiman, Book 46. Elsevier, Londres, 225-340.

- Dame, R. F. et Olenin, S. (2005). *The comparative roles of suspension-feeders in ecosystems: Proceedings of the NATO Advanced Research Workshop on the Comparative Roles of Suspension-Feeders in Ecosystems Nida, Lithuania, 4-9 October 2003*. NATO Sciences Series: IV. Earth and Environmental Sciences. 47. Springer. Dordrecht. 359 p.
- Dang, C., Sauriau, P. G., Savoye, N., Caill-Milly, N., Martinez, P., Millaret, C., Haure, J. et de Montaudouin, X. 2009. Determination of diet in Manila clams by spatial analysis of stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*, 387: 167-177.
- Dauphin, Y., Cuif, J.-P., Castillo-Michel, H., Chevillard, C., Farre, B. et Meibom, A. 2014. Unusual micrometric calcite–aragonite interface in the abalone shell *Haliotis* (Mollusca, Gastropoda). *Microscopy and Microanalysis*, 20 (1): 276-284.
- Davenport, C. B. 1938. Growth lines in fossil *Pectens* as indicators of past climates. *Journal of Paleontology*, 12 (5): 514-515.
- Davis, R. L. et Marshall, N. 1961. The feeding of the bay scallop, *Aequipecten irradians*. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*, 52: 25-29.
- Davis, W. R. 1993. The role of bioturbation in sediment resuspension and its interaction with physical shearing. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 171 (2): 187-200.
- Day, R. W. et Cook, P. 1995. Bias towards brown algae in determining diet and food preferences: the South African abalone *Haliotis midae*. *Marine and freshwater research*, 46 (3): 623-627.
- De Brabandere, L., Dehairs, F., Van Damme, S., Brion, N., Meire, P. et Daro, N. 2002. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ dynamics of suspended organic matter in freshwater and brackish waters of the Scheldt estuary. *Journal of sea research*, 48 (1): 1-15.
- De Brabandere, L., Brion, N., Elskens, M., Baeyens, W. et Dehairs, F. 2007. $\delta^{15}\text{N}$ dynamics of ammonium and particulate nitrogen in a temperate eutrophic estuary. *Biogeochemistry*, 82 (1): 1-14.
- De Cáceres, M. D. et Legendre, P. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90 (12): 3566-3574.

- De Jonge, V. N. et Van Beusekom, 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.
- De Jonge, V. N. et Van Beusekom, J. E. E. 1995. Wind and tide-induced resuspension of sediment and microphytobenthos from tidal flats in the Ems estuary. *Limnology and Oceanography*, 40 (4): 766-778.
- Decottignies, P., Beninger, P. G., Rincé, Y. et Riera, P. 2007. Trophic interactions between two introduced suspension-feeders, *Crepidula fornicata* and *Crassostrea gigas*, are influenced by seasonal effects and qualitative selection capacity. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 342 (2): 231-241.
- Del Amo, Y. (1996). Dynamique et structure des communautés phytoplanctoniques dans un écosystème côtier perturbé; cinétiques de l'incorporation de silicium par les diatomées. Thèse. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Del Amo, Y., Le Pape, O., Tréguer, P., Quéguiner, B., Ménesguen, A. et Aminot, A. 1997. Impacts of high-nitrate freshwater inputs on macrotidal ecosystems. I. Seasonal evolution of nutrient limitation for the diatom-dominated phytoplankton of the Bay of Brest (France). *Marine Ecology Progress Series*, 161: 213-224.
- Delmas, R. (1981). Etude de l'évolution saisonnière des sels nutritifs dans la rade de Brest en fonction des apports fluviaux et des échanges avec l'Iroise. Thèse. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Demers, S., Therriault, J.-C., Bourget, E. et Bah, A. 1987. Resuspension in the shallow sublittoral zone of a macrotidal estuarine environment: wind influence. *Limnology and Oceanography*, 32 (2): 327-339.
- DeNiro, M. J. et Epstein, S. 1976. You are what you eat (plus a few ‰) the carbon isotope cycle in food chains. *Geological Society of America*, 6: 834.
- DeNiro, M. J. et Epstein, S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 42 (5): 495-506.
- DeNiro, M. J. et Epstein, S. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 45 (3): 341-351.

- Dethier, M. N., Sosik, E., Galloway, A. W., Duggins, D. O. et Simenstad, C. A. 2013. Addressing assumptions: variation in stable isotopes and fatty acids of marine macrophytes can confound conclusions of food web studies. *Marine Ecology Progress Series*, 478: 1-14.
- Dettman, D. L., Reische, A. K. et Lohmann, K. C. 1999. Controls on the stable isotope composition of seasonal growth bands in aragonitic fresh-water bivalves (*Unionidae*). *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 63: 1049-1057.
- Di Iorio, L., Gervaise, C., Jaud, V., Robson, A. A. et Chauvaud, L. 2012. Hydrophone detects cracking sounds: Non-intrusive monitoring of bivalve movement. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 432: 9-16.
- Doiron, K., Linossier, I., Fay, F., Yong, J., Wahid, E. A., Hadjiev, D. et Bourgoignon, N. 2012. Dynamic approaches of mixed species biofilm formation using modern technologies. *Marine environmental research*, 78: 40-47.
- Dolenec, M., Žvab, P., Mihelčić, G., Lambaša Belak, Ž., Lojen, S., Kniewald, G., Dolenec, T. et Rogan Šmuc, N. 2011. Use of stable nitrogen isotope signatures of anthropogenic organic matter in the coastal environment: the case study of the Kosirina Bay (Murter Island, Croatia). *Geologia Croatica*, 64 (2): 143-152.
- Dray, S., Legendre, P. et Blanchet, G. 2011. packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p. 46). <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>. Accessed.
- Dubois, S., Jean-Louis, B., Bertrand, B. et Lefebvre, S. 2007a. Isotope trophic-step fractionation of suspension-feeding species: Implications for food partitioning in coastal ecosystems. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 351 (1-2): 121-128.
- Dubois, S., Orvain, F., Marin-Leal, J. C., Ropert, M. et Lefebvre, S. 2007b. Small-scale spatial variability of food partitioning between cultivated oysters and associated suspension-feeding species, as revealed by stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*, 336: 151-160.
- Dubois, S. F. et Colombo, F. 2014. How picky can you be? Temporal variations in trophic niches of co-occurring suspension-feeding species. *Food Webs*, 1: 1-9.
- Egge, J. K. et Aksnes, D. L. 1992. Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition. *Marine Ecology Progress Series*, 83 (2): 281-289.

- Emiliani, C. 1966. Isotopic paleotemperatures. *Science*, 154: 851-857.
- Emmery, A., Lefebvre, S., Alunno-Bruscia, M. et Kooijman, S. 2011. Understanding the dynamics of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in soft tissues of the bivalve *Crassostrea gigas* facing environmental fluctuations in the context of Dynamic Energy Budgets (DEB). *Journal of sea research*, 66 (4): 361-371.
- Epstein, S., Buchsbaum, R., Lowenstam, H. A. et Urey, H. C. 1953. Revised carbonate-water isotopic temperature scale. *Geological Society of America Bulletin*, 64: 1315-1326.
- Erez, J. 1978. Vital effect on stable-isotope composition seen in foraminifera and coral skeletons. *Science*, 273: 199-202.
- Evrard, V., Huettel, M., Cook, P. L., Soetaert, K., Heip, C. H. et Middelburg, J. J. 2012. Importance of phytodetritus and microphytobenthos for heterotrophs in a shallow subtidal sandy sediment. *Marine Ecology Progress Series*, 455: 13-31.
- Evrard, V. P. E. (2007). Assessing the fate of organic matter in subtidal sandy sediments using carbon and nitrogen stable isotopes as deliberate tracers. Thèse. Universiteit Utrecht, Utrecht.
- Fagerbakke, K. M., Heldal, M. et Norland, S. 1996. Content of carbon, nitrogen, oxygen, sulfur and phosphorus in native aquatic and cultured bacteria. *Aquatic Microbial Ecology*, 10 (1): 15-27.
- Fegley, S. R., MacDonald, B. A. et Jacobsen, T. R. 1992. Short-term variation in the quantity and quality of seston available to benthic suspension feeders. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 34 (4): 393-412.
- Fischer, H., Wanner, S. C. et Pusch, M. 2002. Bacterial abundance and production in river sediments as related to the biochemical composition of particulate organic matter (POM). *Biogeochemistry*, 61 (1): 37-55.
- Flach, E. C. 1996. The influence of the cockle, *Cerastoderma edule*, on the macrozoobenthic community of tidal flats in the Wadden Sea. *Marine Ecology*, 17 (1-3): 87-98.
- Fleming, A. E. 1995. Digestive efficiency of the Australian abalone *Haliotis rubra* in relation to growth and feed preference. *Aquaculture*, 134 (3-4): 279-293.

- Fouillaron, P., Claquin, P., L'Helguen, S., Huonnic, P., Martin-Jézéquel, V., Masson, A., Ní Longphuirt, S. N., Pondaven, P., Thouzeau, G. et Leynaert, A. 2007. Response of a phytoplankton community to increased nutrient inputs: a mesocosm experiment in the Bay of Brest (France). *Journal of experimental marine biology and ecology*, 351 (1): 188-198.
- Fox, D. L. (1966). Pigmentation of molluscs. In: *Physiology of mollusca*. Karl M Wilbur, C. M. Yonge, Book 2. Academic press, New York, 8, 249-274.
- France, R. L. 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series*, 124: 307-312.
- Fréchette, M., Butman, C. A. et Geyer, W. R. 1989. The importance of boundary-layer flow in supplying phytoplankton to the benthic suspension feeder, *Mytilus edulis* L. *Limnology and Oceanography*, 34 (1): 19-36.
- Fry, B. et Wainright, S. C. 1991. Diatom sources of ¹³C-rich carbon in marine food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 76 (2): 149-157.
- Fry, B. (2006). *Stable Isotope Ecology*. Springer. New York. 316 p.
- Fry, B. 2013. Alternative approaches for solving underdetermined isotope mixing problems. *Marine Ecology Progress Series*, 472: 1-13.
- Furla, P., Galgani, I., Durand, I. et Allemand, D. 2000. Sources and mechanisms of inorganic carbon transport for coral calcification and photosynthesis. *Journal of Experimental Biology*, 203: 3445-3457.
- Gannes, L. Z., Del Rio, C. M. n. et Koch, P. 1998. Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. *Comparative biochemistry and physiology Part A: Molecular & integrative physiology*, 119 (3): 725-737.
- Gearing, J. N., Gearing, P. J., Rudnick, D. T., Requejo, A. G. et Hutchins, M. J. 1984. Isotopic variability of organic carbon in a phytoplankton-based, temperate estuary. *Geochimica et cosmochimica acta*, 48 (5): 1089-1098.
- Geist, J., Auerswald, K. et Boom, A. 2005. Stable carbon isotopes in freshwater mussel shells: environmental record or marker for metabolic activity? *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 69: 3545-3554.

- Gescher, C., Metfies, K., Frickenhaus, S., Knefelkamp, B., Wiltshire, K. H. et Medlin, L. K. 2008. Feasibility of assessing the community composition of Prasinophytes at the Helgoland Roads sampling site with a DNA microarray. *Applied and environmental microbiology*, 74 (17): 5305-5316.
- Gillikin, D. P., De Ridder, F., Ulens, H., Elskens, M., Keppens, E., Baeyens, W. et Dehairs, F. 2005a. Assessing the reproducibility and reliability of estuarine bivalve shells (*Saxidomus giganteus*) for sea surface temperature reconstruction: Implications for paleoclimate studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 228 (1): 70-85.
- Gillikin, D. P., Dehairs, F., Baeyens, W., Navez, J., Lorrain, A. et André, L. 2005b. Inter- and intra-annual variations of Pb/Ca ratios in clam shells (*Mercenaria mercenaria*): A record of anthropogenic lead pollution? *Marine Pollution Bulletin*, 50 (12): 1530-1540.
- Gillikin, D. P., Lorrain, A., Bouillon, S., Willenz, P. et Dehairs, F. 2006. Stable carbon isotopic composition of *Mytilus edulis* shells: relation to metabolism, salinity, $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ and phytoplankton. *Organic geochemistry*, 37 (10): 1371-1382.
- Gillikin, D. P. et Bouillon, S. 2007. Determination of ^{18}O of water and ^{13}C of dissolved inorganic carbon using a simple modification of an elemental analyser isotope ratio mass spectrometer: an evaluation. *Rapid communications in mass spectrometry*, 21 (8): 1475-1478.
- Gillikin, D. P., Lorrain, A., Meng, L. et Dehairs, F. 2007. A large metabolic carbon contribution to the $\delta^{13}\text{C}$ record in marine aragonitic bivalve shells. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 71: 2936-2946.
- Gillikin, D. P., Hutchinson, K. A. et Kumai, Y. 2009. Ontogenic increase of metabolic carbon in freshwater mussel shells (*Pyganodon cataracta*). *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 114: 1-6.
- Gonzalez, L. A. et Lohmann, K. C. 1985. Carbon and oxygen isotopic composition of Holocene reefal carbonates. *Geology*, 13: 811-814.
- Goñi, M. A., Voulgaris, G. et Kim, Y. H. 2009. Composition and fluxes of particulate organic matter in a temperate estuary (Winyah Bay, South Carolina, USA) under contrasting physical forcings. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85 (2): 273-291.

- Gosling, E. M. (1992). Systematics and geographic distribution of *Mytilus*. In: *The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and culture*. E. M Gosling. Elsevier, Amsterdam, 1-20.
- Graf, G. 1992. Benthic-pelagic coupling: a benthic view. *Oceanography and Marine Biology*, 30: 149-190.
- Graf, G. et Rosenberg, R. 1997. Bioresuspension and biodeposition: a review. *Journal of Marine Systems*, 11 (3): 269-278.
- Grall, J. (2002). Biodiversité spécifique et fonctionnelle du maërl : réponse à la variabilité de l'environnement côtier. Thèse. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Grall, J. et Chauvaud, L. 2002. Marine eutrophication and benthos: the need for new approaches and concepts. *Global Change Biology*, 8 (9): 813-830.
- Grall, J., Le Loc'h, F., Guyonnet, B. et Riera, P. 2006. Community structure and food web based on stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) analysis of a North Eastern Atlantic maerl bed. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 338: 1-15.
- Grant, J., Cranford, P. et Emerson, C. 1997. Sediment resuspension rates, organic matter quality and food utilization by sea scallops (*Placopecten magellanicus*) on Georges Bank. *Journal of Marine Research*, 55 (5): 965-994.
- Gregg, W. W., Conkright, M. E., Ginoux, P., O'Reilly, J. E. et Casey, N. W. 2003. Ocean primary production and climate: Global decadal changes. *Geophysical Research Letters*, 30 (15): 1-4.
- Grenz, C., Cloern, J. E., Hager, S. W. et Cole, B. E. 2000. Dynamics of nutrient cycling and related benthic nutrient and oxygen fluxes during a spring phytoplankton bloom in South San Francisco Bay (USA). *Marine Ecology Progress Series*, 197: 67-80.
- Grippo, M. A., Fleeger, J. W., Rabalais, N. N., Condrey, R. et Carman, K. R. 2010. Contribution of phytoplankton and benthic microalgae to inner shelf sediments of the north-central Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research*, 30 (5): 456-466.
- Grossart, H.-P. et Ploug, H. 2001. Microbial degradation of organic carbon and nitrogen on diatom aggregates. *Limnology and Oceanography*, 46 (2): 267-277.

- Grossman, E. L. et Ku, T. L. 1986. Oxygen and carbon isotope fractionation in biogenic aragonite: temperature effects. *Chemical Geology: Isotope Geoscience Section*, 59: 59-74.
- Gruner, D. S., Smith, J. E., Seabloom, E. W., Sandin, S. A., Ngai, J. T., Hillebrand, H., Harpole, W. S., Elser, J. J., Cleland, E. E. et Bracken, M. E. 2008. A cross-system synthesis of consumer and nutrient resource control on producer biomass. *Ecology Letters*, 11 (7): 740-755.
- Gu, B., Chapman, A. D. et Schelske, C. L. 2006. Factors controlling seasonal variations in stable isotope composition of particulate organic matter in a soft water eutrophic lake. *Limnology and Oceanography*, 51 (6): 2837-2848.
- Guarini, J.-M., Gros, P., Blanchard, G., Richard, P. et Fillon, A. 2004. Benthic contribution to pelagic microalgal communities in two semi-enclosed, European-type littoral ecosystems (Marennes-Oléron Bay and Aiguillon Bay, France). *Journal of sea research*, 52 (4): 241-258.
- Guarini, J.-M., Chauvaud, L., Cloern, J. E., Clavier, J., Coston-Guarini, J. et Patry, Y. 2011. Seasonal variations in ectotherm growth rates: quantifying growth as an intermittent non steady state compensatory process. *Journal of Sea Research*, 65: 355-361.
- Guérin, L. (2004). La crépidule en rade de Brest: un modèle biologique d'espèce introduite proliférante en réponse aux fluctuations de l'environnement. Thèse. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Guest, M. A., Nichols, P. D., Frusher, S. D. et Hirst, A. J. 2008. Evidence of abalone (*Haliotis rubra*) diet from combined fatty acid and stable isotope analyses. *Marine Biology*, 153 (4): 579-588.
- Guilloux, L., Rigaut-Jalabert, F., Jouenne, F., Ristori, S., Viprey, M., Not, F., Vaultot, D. et Simon, N. 2013. An annotated checklist of marine phytoplankton taxa at the SOMLIT-Astan time series off Roscoff (Western English Channel, France): data collected from 2000 to 2010. *Cahier de Biologie Marine*, 54: 247-256.
- Hartnoll, R. G. 1967. An investigation of the movement of the scallop, *Pecten maximus*. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 15 (1-4): 523-533.
- Hasegawa, T., Koike, I. et Mukai, H. 2001. Fate of food nitrogen in marine copepods. *Marine Ecology Progress Series*, 210: 167-174.

- Hawkins, A. J. S., Bayne, B. L., Bougrier, S., Héral, M., Iglesias, J. I. P., Navarro, E., Smith, R. F. M. et Urrutia, M. B. 1998. Some general relationships in comparing the feeding physiology of suspension-feeding bivalve molluscs. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 219 (1): 87-103.
- Hedegaard, C., Bardeau, J.-F. et Chateigner, D. 2006. Molluscan shell pigments: an *in situ* resonance Raman study. *Journal of Molluscan Studies*, 72 (2): 157-162.
- Hégaret, H., Da Silva, P. M., Sunila, I., Shumway, S. E., Dixon, M. S., Alix, J., Wikfors, G. H. et Soudant, P. 2009. *Perkinsosis* in the Manila clam *Ruditapes philippinarum* affects responses to the harmful-alga, *Prorocentrum minimum*. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 371 (2): 112-120.
- Herman, P. M. J., Middelburg, J. J., Widdows, J., Lucas, C. H. et Heip, C. H. R. 2000. Stable isotopes' as trophic tracers: combining field sampling and manipulative labelling of food resources for macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, 204: 79-92.
- Hill, J. M., McQuaid, C. D. et Kaehler, S. 2006. Biogeographic and nearshore–offshore trends in isotope ratios of intertidal mussels and their food sources around the coast of southern Africa. *Marine Ecology Progress Series*, 318: 63-73.
- Hillebrand, H., Dürselen, C.-D., Kirschtel, D., Pollinger, U. et Zohary, T. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 35 (2): 403-424.
- Hillis, D. M. et Patton, J. C. 1982. Morphological and electrophoretic evidence for two species of *Corbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in North America. *American Midland Naturalist*, 108 (1): 74-80.
- Hily, C. 1991. Is the activity of benthic suspension feeders a factor controlling water quality in the Bay of Brest ? *Marine Ecology Progress Series*, 69 (1): 179-188.
- Horrigan, S. G., Montoya, J. P., Nevins, J. L. et McCarthy, J. J. 1990. Natural isotopic composition of dissolved inorganic nitrogen in the Chesapeake Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 30 (4): 393-410.
- Huggins, K., Frenette, J.-J. et Arts, M. T. 2004. Nutritional quality of biofilms with respect to light regime in Lake Saint-Pierre (Québec, Canada). *Freshwater Biology*, 49 (7): 945-959.

- Hughes, E. H. et Sherr, E. B. 1983. Subtidal food webs in a georgia estuary: $\delta^{13}\text{C}$ analysis. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 67 (3): 227-242.
- Ingram, B. L., Conrad, M. E. et Ingle, J. C. 1996. Stable isotope and salinity systematics in estuarine waters and carbonates: San Francisco Bay. *Geochimica et cosmochimica acta*, 60 (3): 455-467.
- Ino, T. (1953). *Biological studies on the propagation of Japanese abalone (genus Haliotis)*. Tokai Regional Fisheries Research Laboratory. Tokyo. 114 p.
- Iverson, R. L., Curl Jr, H. C., O'Connors Jr, H. B., Kirk, D. et Zakar, K. 1974. Summer phytoplankton blooms in Auke Bay, Alaska, driven by wind mixing of the water column. *Limnology and Oceanography*, 19 (27): 1-278.
- Jardine, T. D., McGeachy, S. A., Paton, C. M., Savoie, M. et Cunjak, R. A. (2003). *Stable isotopes in aquatic systems: sample preparation, analysis, and interpretation*. 2656. Fisheries and Oceans Canada.
- Jeffrey, S. W., Mantoura, R. F. C. et Wright, S. W. (1997). *Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines to modern methods*. 10. UNESCO. Paris.
- Jolivet, A., Chauvaud, L., Huchette, S., Legoff, C., Thébault, J., Nasreddine, K., Schöne, B. R. et Clavier, J. 2015. The ormer (*Haliotis tuberculata*): A new, promising paleoclimatic tool. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 427: 32-40.
- Kamermans, P. 1994. Similarity in food source and timing of feeding in deposit-and suspension-feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, 104: 63-75.
- Kang, C. K., Kim, J. B., Lee, K. S., Lee, P. Y. et Hong, J. S. 2003. Trophic importance of benthic microalgae to macrozoobenthos in coastal bay systems in Korea: dual stable C and N isotope analyses. *Marine Ecology Progress Series*, 259: 79-92.
- Karcher, D. E. et Richardson, M. D. 2003. Quantifying turfgrass color using digital image analysis. *Crop Science*, 43 (3): 943-951.
- Karleskind, P. 2004. Modélisation de l'écosystème de la rade de Brest. Mémoire de DEA Océanologie Biologie et Environnement Marin, Paramétrisation et Modélisation.

- Kasim, M. R. et Mukai, H. 2006. Contribution of benthic and epiphytic diatoms to clam and oyster production in the Akkeshi-ko estuary. *Journal of Oceanography*, 62 (3): 267-281.
- Kawamura, T. et Takami, H. 1995. Analysis of feeding and growth rate of newly metamorphosed abalone *Haliotis discus hannai* fed on four species of benthic diatom. *Fisheries Science*, 61 (2): 357-358.
- Killingley, J. S. et Berger, W. H. 1979. Stable isotopes in a mollusk shell: detection of upwelling events. *Science*, 205: 186-188.
- Klein, R. T., Lohmann, K. C. et Thayer, C. W. 1996. SrCa and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in skeletal calcite of *Mytilus trossulus*: covariation with metabolic rate, salinity, and carbon isotopic composition of seawater. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 60: 4207-4221.
- Koski, M. et Wexels Riser, C. 2006. Post-bloom feeding of *Calanus finmarchicus* copepodites: selection for autotrophic versus heterotrophic prey. *Marine Biology Research*, 2 (2): 109-119.
- Krantz, D. E., Williams, D. F. et Jones, D. S. 1987. Ecological and paleoenvironmental information using stable isotope profiles from living and fossil molluscs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 58 (3): 249-266.
- Kreeger, D. A. et Newell, R. I. 2001. Seasonal utilization of different seston carbon sources by the ribbed mussel, *Geukensia demissa* (Dillwyn) in a mid-Atlantic salt marsh. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 260 (1): 71-91.
- Kristensen, E., Penha-Lopes, G., Delefosse, M., Valdemarsen, T., Quintana, C. O. et Banta, G. T. 2011. What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series*, 446: 285-302.
- Kumar, S., Finlay, J. C. et Sterner, R. W. 2011. Isotopic composition of nitrogen in suspended particulate matter of Lake Superior: implications for nutrient cycling and organic matter transformation. *Biogeochemistry*, 103 (1-3): 1-14.
- Laing, I. 2000. Effect of temperature and ration on growth and condition of king scallop (*Pecten maximus*) spat. *Aquaculture*, 183 (3): 325-334.

- Lartaud, F., Emmanuel, L., De Rafelis, M., Pouvreau, S. et Renard, M. 2010. Influence of food supply on the $\delta^{13}\text{C}$ signature of mollusc shells: implications for palaeoenvironmental reconstitutions. *Geo-Marine Letters*, 30 (1): 23-34.
- Laruelle, G., Regnier, P., Ragueneau, O., Kempa, M., Moriceau, B., Longphurt, S. N., Leynaert, A., Thouzeau, G. et Chauvaud, L. 2009. Benthic-pelagic coupling and the seasonal silica cycle in the Bay of Brest (France): new insights from a coupled physical-biological model. *Marine Ecology Progress Series*, 385: 15-32.
- Lavaud, R., Flye-Sainte-Marie, J., Jean, F., Emmery, A., Strand, Ø. et Kooijman, S. A. 2014. Feeding and energetics of the great scallop, *Pecten maximus*, through a DEB model. *Journal of sea research*, 94: 5-18.
- Le Pape, O., Del Amo, Y., Menesguen, A., Aminot, A., Quequiner, B. et Treguer, P. 1996. Resistance of a coastal ecosystem to increasing eutrophic conditions: the Bay of Brest (France), a semi-enclosed zone of Western Europe. *Continental Shelf Research*, 16 (15): 1885-1907.
- Lefebvre, S., Harma, C. et Blin, J. L. 2009a. Trophic typology of coastal ecosystems based on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ratios in an opportunistic suspension feeder. *Marine Ecology Progress Series*, 390: 27-37.
- Lefebvre, S., Leal, J. C. M., Dubois, S., Orvain, F., Blin, J. L., Bataille, M. P., Ourry, A. et Galois, R. 2009b. Seasonal dynamics of trophic relationships among co-occurring suspension-feeders in two shellfish culture dominated ecosystems. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 82 (3): 415-425.
- Legendre, P. et Legendre, L. (1998). *Numerical ecology*. 20. Elsevier. Amsterdam.
- Legendre, P. et Gallagher, E. D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129 (2): 271-280.
- Legendre, P., Cáceres, M. D. et Borcard, D. 2010. Community surveys through space and time: testing the space-time interaction in the absence of replication. *Ecology*, 91 (1): 262-272.
- Legendre, P., Borcard, D., Blanchet, G. et Dray, S. 2012a. PCNM: MEM spatial eigenfunction and principal coordinate analyses. R package version 2.1-2/r106. <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>.

- Legendre, P., Borcard, D. et De Cáceres, M. 2012b. STI: Space-time ANOVA models without replications. <https://sites.google.com/site/miqueldecaceres/software>.
- Legendre, P. et Gauthier, O. 2014. Statistical methods for temporal and space–time analysis of community composition data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281 (1778): 20132728.
- Leguerrier, D., Niquil, N., Boileau, N., Rzeznik, J., Sauriau, P.-G., Le Moine, O. et Bacher, C. 2003. Numerical analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France. *Marine Ecology Progress Series*, 246: 17-37.
- Lehmann, M. F., Bernasconi, S. M., McKenzie, J. A., Barbieri, A., Simona, M. et Veronesi, M. 2004. Seasonal variation of the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of particulate and dissolved carbon and nitrogen in Lake Lugano: Constraints on biogeochemical cycling in a eutrophic lake. *Limnology Oceanography*, 49 (2): 415-429.
- Leighton, D. et Boolootian, R. A. 1963. Diet and growth in the black abalone, *Haliotis cracerodii*. *Ecology*, 44 (2): 228-238.
- Leighton, D. L. 1961. Observations of the effect of diet on shell coloration in the red abalone, *Haliotis rufescens* Swainson. *Veliger*, 4 (1): 29-32.
- Lejehan, S. et Tréguer, P. 1984. Evolution saisonnière de composés organiques dissous dans un écosystème eutrophe d'Europe Occidentale (rade de Brest). *Oceanologica Acta*, 7 (2): 181-190.
- Liu, X., Wu, F., Zhao, H., Zhang, G. et Guo, X. 2009. A novel shell color variant of the Pacific abalone *Haliotis discus hannai* Ino subject to genetic control and dietary influence. *Journal of Shellfish Research*, 28 (2): 419-424.
- Lopez, G. R. et Levinton, J. S. 1987. Ecology of deposit-feeding animals in marine sediments. *Quarterly Review of Biology*, 62 (3): 235-260.
- Lopez, L. M., Tyler, P. A. et Viana, M. T. 1998. The effect of temperature and artificial diets on growth rates of juvenile *Haliotis tuberculata* (Linnaeus, 1758). *Journal of Shellfish Research*, 17: 657-662.

- Lorenzen, C. J. 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography*, 12 (2): 343-346.
- Lorenzen, C. J. 1972. Extinction of light in the ocean by phytoplankton. *Journal du Conseil*, 34 (2): 262-267.
- Lorrain, A., Paulet, Y.-M., Chauvaud, L., Savoye, N., Nézan, E. et Guérin, L. 2000. Growth anomalies in *Pecten maximus* from coastal waters (Bay of Brest, France): relationship with diatom blooms. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 80 (4): 667-673.
- Lorrain, A. (2002). Utilisation de la coquille Saint-Jacques comme traceur environnemental: approches biologiques et biogéochimiques. Thèse. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Lorrain, A., Paulet, Y. M., Chauvaud, L., Savoye, N., Donval, A. et Saout, C. 2002. Differential $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures among scallop tissues: implications for ecology and physiology. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 275 (1): 47-61.
- Lorrain, A., Savoye, N., Chauvaud, L., Paulet, Y. M. et Naulet, N. 2003. Decarbonation and preservation method for the analysis of organic C and N contents and stable isotope ratios of low-carbonated suspended particulate material. *Analytica Chimica Acta*, 491 (2): 125-133.
- Lorrain, A., Paulet, Y. M., Chauvaud, L., Dunbar, R., Mucciarone, D. et Fontugne, M. 2004. $\delta^{13}\text{C}$ variation in scallop shells: Increasing metabolic carbon contribution with body size? *Geochimica et cosmochimica acta*, 68 (17): 3509-3519.
- MacIntyre, H. L., Geider, R. J. et Miller, D. C. 1996. Microphytobenthos: the ecological role of the "secret garden" of unvegetated, shallow-water marine habitats. I. Distribution, abundance and primary production. *Estuaries and Coasts*, 19 (2): 186-201.
- Maddi, P., Carman, K. R., Fry, B. et Wissel, B. (2006). Use of primary production by harpacticoid copepods in a Louisiana salt-marsh food web. In: *Functioning of microphytobenthos in estuaries*. J.C. Kromkamp, J.F.C. de Brouwer, G.F Blanchard, R.M. Forster, V. Créach. Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences, Amsterdam, 65-81.
- Mai, K., Mercer, J. P. et Donlon, J. 1995. Comparative studies on the nutrition of two species of abalone, *Haliotis tuberculata* L. and *Haliotis discus hannai* Ino. III. response of abalone to various levels of dietary lipid. *Aquaculture*, 134 (1): 65-80.

- Maire, O., Duchene, J. C., Rosenberg, R., De Mendonca, J. B. et Grémare, A. 2006. Effects of food availability on sediment reworking in *Abra ovata* and *A. nitida*. *Marine Ecology Progress Series*, 319: 135-153.
- Malet, N. (2005). *Ecologie alimentaire de l'huitre *Crassostrea gigas* : dynamiques des compositions isotopiques naturelles*. Thèse. Université de La Rochelle, La Rochelle.
- Malet, N., Sauriau, P.-G., Faury, N., Soletchnik, P. et Guillou, G. 2007. Effect of seasonal variation in trophic conditions and the gametogenic cycle on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ levels of diploid and triploid Pacific oysters *Crassostrea gigas*. *Marine Ecology Progress Series*, 346: 203-217.
- Maloy, A. P., Culloty, S. C. et Slater, J. W. 2009. Use of PCR-DGGE to investigate the trophic ecology of marine suspension feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, 381: 109-118.
- Mann, K. H. (1982). *Ecology of coastal waters. A Systems Approach*. Studies in ecology. 8. University of California press. Berkeley and Los Angeles. 322 p.
- Manuel, J. et Dadswell, M. J. 1991. Swimming behavior of juvenile giant scallop, *Placopecten magellanicus*, in relation to size and temperature. *Canadian journal of zoology*, 69 (8): 2250-2254.
- Marchais, V., Schaal, G., Grall, J., Lorrain, A., Nerot, C., Richard, P. et Chauvaud, L. 2013. Spatial variability of stable isotope ratios in oysters (*Crassostrea gigas*) and primary producers along an estuarine gradient (Bay of Brest, France). *Estuaries and Coasts*, 36 (4): 808-819.
- Marcus, N. H. et Boero, F. 1998. Minireview: the importance of benthic-pelagic coupling and the forgotten role of life cycles in coastal aquatic systems. *Limnology and Oceanography*, 43 (5): 763-768.
- Marin-Leal, J. C., Dubois, S., Orvain, F., Galois, R., Blin, J. L., Ropert, M., Bataille, M. P., Ourry, A. et Lefebvre, S. 2008. Stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) and modelling as tools to estimate the trophic ecology of cultivated oysters in two contrasting environments. *Marine Biology*, 153 (4): 673-688.
- Marin, F. et Luquet, G. 2004. Molluscan shell proteins. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences PALEVOL*, 3 (6): 469-492.

- Mariotti, A., Germon, J., Hubert, P., Kaiser, P., Letolle, R., Tardieux, A. et Tardieux, P. 1981. Experimental determination of nitrogen kinetic isotope fractionation: some principles; illustration for the denitrification and nitrification processes. *Plant and soil*, 62 (3): 413-430.
- Martoja, M. (1995). *Mollusques*. Institut océanographique. Paris.
- Matile, P., Hörtensteiner, S. et Thomas, H. 1999. Chlorophyll degradation. *Annual review of plant biology*, 50 (1): 67-95.
- McClelland, J. W., Valiela, I. et Michener, R. H. 1997. Nitrogen-stable isotope signatures in estuarine food webs : A record of increasing urbanization in coastal watersheds. *Limnology and Oceanography*, 42 (5): 930-937.
- McConnaughey, T. et McRoy, C. 1979. Food-web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. *Marine Biology*, 53 (3): 257-262.
- McConnaughey, T. 1989a. ^{13}C and ^{18}O isotopic disequilibrium in biological carbonates. 1. Patterns. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 53: 151-162.
- McConnaughey, T. 1989b. ^{13}C and ^{18}O isotopic disequilibrium in biological carbonates. 2. *in vitro* simulation of kinetic isotope effects. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 53: 163-171.
- McConnaughey, T. A., Burdett, J., Whelan, J. F. et Paull, C. K. 1997. Carbon isotopes in biological carbonates: respiration and photosynthesis. *Geochimica et cosmochimica acta*, 61 (3): 611-622.
- McConnaughey, T. A. et Gillikin, D. P. 2008. Carbon isotopes in mollusk shell carbonates. *Geo-Marine Letters*, 28 (5): 287-299.
- McQuoid, M. R. et Godhe, A. 2004. Recruitment of coastal planktonic diatoms from benthic *versus* pelagic cells: variations in bloom development and species composition. *Limnology and Oceanography*, 49 (4): 1123-1133.
- McShane, P. E., Gorfine, H. et Knuckey, I. 1994. Factors influencing food selection in the abalone *Haliotis rubra* (Mollusca: Gastropoda). *Journal of experimental marine biology and ecology*, 176 (1): 27-37.

- Mercer, J. P., Mai, K.-S. et Donlon, J. 1993. Comparative studies on the nutrition of two species of abalone, *Haliotis tuberculata* Linnaeus and *Haliotis discus hannai* Ino I. Effects of algal diets on growth and biochemical composition. *Invertebrate reproduction & development*, 23 (2-3): 75-88.
- Metref, S., Rousseau, D.-D., Bentaleb, I., Labonne, M. et Vianey-Liaud, M. 2003. Study of the diet effect on $\delta^{13}\text{C}$ of shell carbonate of the land snail *Helix aspersa* in experimental conditions. *Earth and Planetary Science Letters*, 211 (3): 381-393.
- Meybeck, M. 1982. Carbon, nitrogen, and phosphorus transport by world rivers. *American Journal of Science*, 282 (4): 401-450.
- Mgaya, Y. D. (1995). Synopsis of biological data on the European abalone (ormer), *Haliotis tuberculata* Linnaeus, 1758 (Gastropoda: Haliotidae) 156. *FAO Fisheries Synopsis*. Rome.
- Middelburg, J. J. et Nieuwenhuize, J. 1998. Carbon and nitrogen stable isotopes in suspended matter and sediments from the Schelde Estuary. *Marine Chemistry*, 60 (3): 217-225.
- Middelburg, J. J., Barranguet, C., Boschker, H. T. S., Herman, P. M. J., Moens, T. et Heip, C. H. R. 2000. The fate of intertidal microphytobenthos carbon: An in situ ^{13}C -labeling study. *Limnology and Oceanography*, 45 (6): 1224-1234.
- Middelburg, J. J. 2014. Stable isotopes dissect aquatic food webs from the top to the bottom. *Biogeosciences*, 11 (8): 2357-2371.
- Miller, D. C., Geider, R. J. et MacIntyre, H. L. 1996. Microphytobenthos: the ecological role of the "secret garden" of unvegetated, shallow-water marine habitats. II. Role in sediment stability and shallow-water food webs. *Estuaries*, 19 (2): 202-212.
- Minagawa, M. et Wada, E. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains : Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et cosmochimica acta*, 48 (5): 1135-1140.
- Moline, M. A. et Prezelin, B. B. 1996. Long-term monitoring and analyses of physical factors regulating variability in coastal Antarctic phytoplankton biomass, in situ productivity and taxonomic composition over subseasonal, seasonal and interannual time scales. *Marine Ecology Progress Series*, 145: 143.

- Moniz, M. B. J. et Kaczmarek, I. 2009. Barcoding diatoms: Is there a good marker? *Molecular Ecology Resources*, 9: 65-74.
- Montagnes, D. J. S., Berges, J. A., Harrison, P. J. et Taylor, F. R. 1994. Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll *a* from volume in marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 39 (5): 1044-1060.
- Mook, W. G. et Vogel, J. C. 1968. Isotopic equilibrium between shells and their environment. *Science*, 159: 874-875.
- Mook, W. G. 1971. Paleotemperatures and chlorinities from stable carbon and oxygen isotopes in shell carbonate. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 9: 245-263.
- Morse, D. E., Hooker, N., Duncan, H. et Jensen, L. 1979. γ -Aminobutyric acid, a neurotransmitter, induces planktonic abalone larvae to settle and begin metamorphosis. *Science*, 204 (4391): 407-410.
- Mortillaro, J.-M., Schaal, G., Grall, J., Nerot, C., Brind'Amour, A., Marchais, V., Perdriau, M. et Le Bris, H. 2014. Comparative study of isotopic trends in two coastal ecosystems of North Biscay: A multitrophic spatial gradient approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 136: 149-156.
- Moss, B. 1968. Studies on the degradation of chlorophyll *a* and carotenoids in freshwaters. *New Phytologist*, 67 (1): 49-59.
- Mottet, M. G. (1978). *A review of the fishery biology of abalones*. 37. State of Washington, Department of Fisheries. Washington. 81 p.
- Muschenheim, D. K. 1987. The dynamics of near-bed seston flux and suspension-feeding benthos. *Journal of Marine Research*, 45 (2): 473-496.
- Nadon, M.-O. et Himmelman, J. H. 2006. Stable isotopes in subtidal food webs: Have enriched carbon ratios in benthic consumers been misinterpreted? *Limnology and Oceanography*, 51 (6): 2828-2836.
- Nash, C. E. (1991). The production of abalone. In: *Production of aquatic animals: crustaceans, molluscs, amphibians and reptiles*. C. E. Nash. Elsevier, Amsterdam, 173-181.

- Nerot, C. (2011). Invertébrés benthiques et biomarqueurs : témoins du fonctionnement trophique des écosystèmes côtiers. Thèse. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Neumeier, U., Lucas, C. H. et Collins, M. 2006. Erodibility and erosion patterns of mudflat sediments investigated using an annular flume. *Aquatic Ecology*, 40 (4): 543-554.
- Nézan, E., Arzul, G., Bodennec, G., Erard-Le Denn, E., Gentien, P., Lassus, P., Marcaillou-Le Baut, C. et Ryckaert, M. (1996). Suivi du phytoplancton en rade de Brest et synthèse des connaissances sur les dinoflagellés nuisibles. Publications spéciales de la CUB, Brest. 68 p.
- Ni Longphuir, S. (2006). Rôle du microphytobenthos dans le cycle du silicium et le fonctionnement d'un écosystème côtier: la rade de Brest. Thèse. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Ni Longphuir, S., Leynaert, A., Guarini, J.-M., Chauvaud, L., Claquin, P., Herlory, O., Amice, E., Huonnic, P. et Ragueneau, O. 2006. Discovery of microphytobenthos migration in the subtidal zone. *Marine Ecology Progress Series*, 328: 143-154.
- Ni Longphuir, S., Clavier, J., Grall, J., Chauvaud, L., Le Loc'h, F., Le Berre, I., Flye-Sainte-Marie, J., Richard, J. et Leynaert, A. 2007. Primary production and spatial distribution of subtidal microphytobenthos in a temperate coastal system, the Bay of Brest, France. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 74: 367-380.
- Nixon, S. W., Oviatt, C. A., Frithsen, J. et Sullivan, B. 1986. Nutrients and the productivity of estuarine and coastal marine ecosystems. *Journal of the Limnological Society of Southern Africa*, 12 (1-2): 43-71.
- Nixon, S. W. et Buckley, B. A. 2002. "A strikingly rich zone"—nutrient enrichment and secondary production in coastal marine ecosystems. *Estuaries*, 25 (4): 782-796.
- Oksanen, J., Blanchet, G. F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, H. H. et Wagner, H. 2013. Vegan: Community ecology package. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olsen, D. A. 1968a. Banding patterns in *Haliotis*. II. Some behavioral considerations and the effect of diet on shell coloration for *Haliotis rufescens*, *Haliotis corrugata*, *Haliotis sorenseni*, and *Haliotis assimilis*. *Veliger*, 11 (2): 135-139.

- Olsen, D. A. 1968b. Banding patterns of *Haliotis rufescens* as indicators of botanical and animal succession. *Biological Bulletin*, 11 (2): 139-147.
- O'Neil, J. R., Clayton, R. N. et Mayeda, T. K. 1969. Oxygen isotope fractionation in divalent metal carbonates. *Journal of Chemical Physics*, 51: 5547-5557.
- Onitsuka, T., Kawamura, T., Ohashi, S., Horii, T. et Watanabe, Y. 2004. Morphological changes in the radula of abalone *Haliotis diversicolor aquatilis* from post-larva to adult. *Journal of Shellfish Research*, 23 (4): 1079-1086.
- Owen, G. et McCrae, J. 1976. Further studies on the latero-frontal tracts of bivalves. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*: 527-544.
- Owen, R., Kennedy, H. et Richardson, C. 2002a. Experimental investigation into partitioning of stable isotopes between scallop (*Pecten maximus*) shell calcite and sea water. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 185 (1-2): 163-174.
- Owen, R., Kennedy, H. et Richardson, C. 2002b. Isotopic partitioning between scallop shell calcite and seawater: effect of shell growth rate. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 66: 1727-1737.
- Page, H. M. et Lastra, M. 2003. Diet of intertidal bivalves in the Ria de Arosa (NW Spain): evidence from stable C and N isotope analysis. *Marine Biology*, 143 (3): 519-532.
- Palmer, R. E. et Williams, L. G. 1980. Effect of particle concentration on filtration efficiency of the bay scallop *Argopecten irradians* and the oyster *Crassostrea virginica*. *Ophelia*, 19 (2): 163-174.
- Pannard, A., Claquin, P., Klein, C., Le Roy, B. et Véron, B. 2008. Short-term variability of the phytoplankton community in coastal ecosystem in response to physical and chemical conditions' changes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 80 (2): 212-224.
- Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S. et Jackson, A. L. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PloS one*, 5 (3): e9672.
- Pastoureaud, A., Heral, M., Prou, J., Razet, D. et Russu, P. 1996. Particle selection in the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) studied by pigment HPLC analysis under natural food conditions. *Oceanologica Acta*, 19 (1): 79-88.

- Paulet, Y.-M., Lucas, A. et Gerard, A. 1988. Reproduction and larval development in two *Pecten maximus* (L.) populations from Brittany. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 119 (2): 145-156.
- Paulet, Y. M., Lorrain, A., Richard, J. et Pouvreau, S. 2006. Experimental shift in diet $\delta^{13}\text{C}$: A potential tool for ecophysiological studies in marine bivalves. *Organic geochemistry*, 37 (10): 1359-1370.
- Paulmier, G. 1997. Atlas des Diatomophycées des côtes françaises et des aires océaniques adjacentes. Direction des Ressources Vivantes de l'IFREMER RI-DRV: 97-14.
- Pazos, A. J., Román, G., Acosta, C. P., Abad, M. et Sánchez, J. L. 1997. Seasonal changes in condition and biochemical composition of the scallop *Pecten maximus* L. from suspended culture in the Ria de Arousa (Galicia, N.W. Spain) in relation to environmental conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 211: 169-193.
- Pernet, F., Malet, N., Pastoureaud, A., Vaguer, A., Quere, C. et Dubroca, L. 2012. Marine diatoms sustain growth of bivalves in a Mediterranean lagoon. *Journal of sea research*, 68: 20-32.
- Peterson, B. J. et Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual review of ecology and systematics*, 18: 293-320.
- Phillips, D. L. et Gregg, J. W. 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*, 136 (2): 261-269.
- Pinckney, J. L., Paerl, H. W. et Harrington, M. B. 1999. Responses of the phytoplankton community growth rate to nutrient pulses in variable estuarine environments. *Journal of Phycology*, 35 (6): 1455-1463.
- Pommepuy, M., Manaud, F., Monbet, Y., Allen, G., Salomon, J. C., Gentien, P. et L'Yavang, J. 1979. Etude océanographique appliquée au S.A.U.M. de la rade de Brest. Les côtes atlantiques d'Europe, évolution, aménagement, protection-Brest, France, Book Actes de colloques n°9 CNEXO
- Poore, A. G. B., Campbell, A. H., Coleman, R. A., Edgar, G. J., Jormalainen, V., Reynolds, P. L., Sotka, E. E., Stachowicz, J. J., Taylor, R. B. et Vanderklift, M. A. 2012. Global patterns in the impact of marine herbivores on benthic primary producers. *Ecology Letters*, 15 (8): 912-922.

- Porter, E. T., Mason, R. P. et Sanford, L. P. 2013. Effects of shear stress and hard clams on seston, microphytobenthos, and nitrogen dynamics in mesocosms with tidal resuspension. *Marine Ecology Progress Series*, 479: 25-45.
- Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83 (3): 703-718.
- Post, D. M., Layman, C. A., Arrington, D. A., Takimoto, G., Quattrochi, J. et Montana, C. G. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, 152 (1): 179-189.
- Poulain, C., Lorrain, A., Mas, R., Gillikin, D. P., Dehairs, F., Robert, R. et Paulet, Y.-M. 2010. Experimental shift of diet and DIC stable carbon isotopes: Influence on shell $\delta^{13}\text{C}$ values in the Manila clam *Ruditapes philippinarum*. *Chemical Geology*, 272 (1): 75-82.
- Prins, T. C., Smaal, A. C. et Dame, R. F. 1997. A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes. *Aquatic Ecology*, 31 (4): 349-359.
- Quéguiner, B. (1982). Variations qualitatives et quantitatives du phytoplancton dans un écosystème eutrophe fortement soumis aux effets des marées: la Rade de Brest. Thèse. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- R Core Team. 2012. R : a language and environment for statistical computing. <http://www.R-project.org/>. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raffaelli, D., Bell, E., Weithoff, G., Matsumoto, A., Cruz-Motta, J. J., Kershaw, P., Parker, R., Parry, D. et Jones, M. 2003. The ups and downs of benthic ecology: Considerations of scale, heterogeneity and surveillance for benthic–pelagic coupling. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 285: 191-203.
- Ragueneau, O. (1994). La dynamique du phytoplancton en écosystèmes côtiers macrotidaux: couplage avec l'hydrodynamique et le cycle biogéochimique du silicium. Thèse. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Ragueneau, O., Chauvaud, L., Leynaert, A., Thouzeau, G., Paulet, Y. M., Bonnet, S., Lorrain, A., Grall, J., Corvaisier, R. et Le Hir, M. 2002. Direct evidence of a biologically active coastal silicate pump: ecological implications. *Limnology and Oceanography*, 47 (6): 1849-1854.

- Raikow, D. F. et Hamilton, S. K. 2001. Bivalve diets in a midwestern US stream: a stable isotope enrichment study. *Limnology and Oceanography*, 46 (3): 514-522.
- Rau, G. H., Takahashi, T. et Des Marais, D. 1989. Latitudinal variations in plankton C: implications for CO and productivity in past oceans. *Nature*, 341 (5): 165.
- Ricard, M. (1987). *Atlas du phytoplancton marin*. II: Diatomophycées. Editions du CNRS. Paris.
- Richard, J. (2005). *Crepidula fornicata*: un modèle biologique pour l'étude du rôle de la variabilité des caractères phénotypiques (reproduction, croissance et nutrition) sur les processus de colonisation en milieu marin. Thèse. Université de Genève - Université de Bretagne Occidentale, Genève - Brest.
- Riera, P. et 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. et Nieuwenhuize, J. 2004. Utilization of food sources by invertebrates in a man-made intertidal ecosystem (Westerschelde, the Netherlands): a $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ study. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84: 323-326.
- Riera, P. 2007. Trophic subsidies of *Crassostrea gigas*, *Mytilus edulis* and *Crepidula fornicata* in the Bay of Mont Saint Michel (France): A $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ investigation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 72 (1): 33-41.
- Riisgård, H. U. et Larsen, P. S. 2010. Particle capture mechanisms in suspension-feeding invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 418: 255-293.
- Robson, A. A., Chauvaud, L., Wilson, R. P. et Halsey, L. G. 2012. Small actions, big costs: the behavioural energetics of a commercially important invertebrate. *Journal of The Royal Society Interface*: rsif20110713.
- Roditi, H. A., Fisher, N. S. et Sañudo-Wilhelmy, S. A. 2000. Uptake of dissolved organic carbon and trace elements by zebra mussels. *Nature*, 407 (6800): 78-80.
- Rolff, C. 2000. Seasonal variation in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of size-fractionated plankton at a coastal station in the northern Baltic proper. *Marine Ecology Progress Series*, 203: 47-65.

- Romanek, C. S., Grossman, E. L. et Morse, J. W. 1992. Carbon isotopic fractionation in synthetic aragonite and calcite: Effects of temperature and precipitation rate. *Geochimica et cosmochimica acta*, 56 (1): 419-430.
- Rosenberg, R. 2001. Marine benthic faunal successional stages and related sedimentary activity. *Scientia Marina*, 65 (S2): 107-119.
- Roussel, S., Huchette, S., Clavier, J. et Chauvaud, L. 2011. Growth of the European abalone (*Haliotis tuberculata* L.) in situ: Seasonality and ageing using stable oxygen isotopes. *Journal of sea research*, 65 (2): 213-218.
- Roussel, V., Charreyron, J., Labarre, S., Van Wormhoudt, A. et Huchette, S. 2013. First steps on technological and genetic improvement of European abalone (*Haliotis tuberculata*) based on investigations in full-sib families. *Open Journal of Genetics*, 3: 224-233.
- Roy, S., Llewellyn, C. A., Egeland, E. S. et Johnsen, G. (2011). *Phytoplankton pigments: characterization, chemotaxonomy and applications in oceanography*. Cambridge University Press. New York. 845 p.
- Salomon, J. C. et Breton, M. (1991). Numerical study of the dispersive capacity of the Bay of Brest, France, towards dissolved substances. In: *Environmental Hydraulics*. Lee, Cheung. Balkema, Rotterdam, 459-464.
- Saout, C., Quéré, C., Donval, A., Paulet, Y.-M. et Samain, J.-F. 1999. An experimental study of the combined effects of temperature and photoperiod on reproductive physiology of *Pecten maximus* from the Bay of Brest (France). *Aquaculture*, 172 (3): 301-314.
- Savoie, N. (2001). Origine et transfert de la matière organique particulaire dans les écosystèmes littoraux macrotidaux. Thèse. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Savoie, N., Aminot, A., Treguer, P., Fontugne, M., Naulet, N. et Kerouel, R. 2003. Dynamics of particulate organic matter $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (Bay of Seine, France). *Marine Ecology Progress Series*, 255: 27-41.
- Savoie, N., David, V., Morisseau, F., Etcheber, H., Abril, G., Billy, I., Charlier, K., Oggian, G., Derriennic, H. et Sautour, B. 2012. Origin and composition of particulate organic matter in a macrotidal turbid estuary: The Gironde Estuary, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 108: 16-28.

- Schaal, G., Riera, P., Leroux, C. et Grall, J. 2010. A seasonal stable isotope survey of the food web associated to a peri-urban rocky shore. *Marine Biology*, 157 (2): 283-294.
- Schaal, G., Riera, P. et Leroux, C. 2011. Microscale variations of food web functioning within a rocky shore invertebrate community. *Marine Biology*, 158 (3): 623-630.
- Schöne, B. R., Lega, J., Flessa, K. W., Goodwin, D. H. et Dettman, D. L. 2002. Reconstructing daily temperatures from growth rates of the intertidal bivalve mollusk *Chione cortezi* (northern Gulf of California, Mexico). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 184: 131-146.
- Schöne, B. R., Oschmann, W., Rössler, J., Castro, A. D. F., Houk, S. D., Kröncke, I., Dreyer, W., Janssen, R., Rumohr, H. et Dunca, E. 2003. North Atlantic Oscillation dynamics recorded in shells of a long-lived bivalve mollusk. *Geology*, 31 (12): 1037-1040.
- Schöne, B. R., Fiebig, J., Pfeiffer, M., Gleß, R., Hickson, J., Johnson, A. L., Dreyer, W. et Oschmann, W. 2005. Climate records from a bivalve Methuselah (*Arctica islandica*, Mollusca; Iceland). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 228: 130-148.
- Shackleton, N. J. 1967. Oxygen isotope analyses and Pleistocene temperatures re-assessed. *Nature*, 215: 15-17.
- Shackleton, N. J., Wiseman, J. D. H. et Buckley, H. A. 1973. Non-equilibrium isotopic fractionation between seawater and planktonic foraminiferal tests. *Nature*, 242: 177-179.
- Shafee, M. S. et Lucas, A. 1980. Quantitative studies on the reproduction of black scallop, *Chlamys varia* (L.) from lanveoc area (Bay of Brest). *Journal of experimental marine biology and ecology*, 42 (2): 171-186.
- Shafee, M. S. 1981. Seasonal-changes in the biochemical-composition and calorific content of the black scallop *Chlamys varia* (L.) from lanveoc, bay of brest. *Oceanologica Acta*, 4 (3): 331-341.
- Sharp, Z. (2006). Biogenic carbonates: Oxygen. In: *Principles of stable isotopes geochemistry*. Prentice-Hall. Upper Saddle River, N.J., New Jersey, 120-149.
- Shepherd, S. A. 1973. Studies on southern Australian abalone (genus *Haliotis*). I. Ecology of five sympatric species. *Marine and freshwater research*, 24 (3): 217-258.

- Shepherd, S. A. et Turner, J. A. 1985. Studies on southern Australian abalone (genus *Haliotis*). VI. Habitat preference, abundance and predators of juveniles. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 93 (3): 285-298.
- Shepherd, S. A. et Steinberg, P. D. (1992). Food preferences of three Australian abalone species with a review of the algal food of abalone. In: *Abalone of the world: biology, fisheries and culture*. S. A. Shepherd, M.J. Tegner, S. A. Guzman del Proo. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 169-181.
- Shumway, S. E., Cucci, T. L., Newell, R. C. et Yentsch, C. M. 1985. Particle selection, ingestion, and absorption in filter-feeding bivalves. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 91 (1): 77-92.
- Shumway, S. E., Selvin, R. et Schick, D. F. 1987. Food resources related to habitat in the scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791): a qualitative study. *Journal of Shellfish Research*, 6 (2): 89-95.
- Shumway, S. E., Cucci, T. L., Lesser, M. P., Bourne, N. et Bunting, B. 1997. Particle clearance and selection in three species of juvenile scallops. *Aquaculture International*, 5 (1): 89-99.
- Skov, T., Buchaca, T., Amsinck, S., Landkildehus, F., Odgaard, B., Azevedo, J., Gonçalves, V., Raposeiro, P., Andersen, T. et Jeppesen, E. 2010. Using invertebrate remains and pigments in the sediment to infer changes in trophic structure after fish introduction in Lake Fogo: a crater lake in the Azores. *Hydrobiologia*, 654 (1): 13-25.
- Smith, C. R., Mincks, S. et DeMaster, D. J. 2006. A synthesis of benthic-pelagic coupling on the Antarctic shelf: food banks, ecosystem inertia and global climate change. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53 (8): 875-894.
- Sotiropoulos, M. A., Tonn, W. M. et Wassenaar, L. I. 2004. Effects of lipid extraction on stable carbon and nitrogen isotope analyses of fish tissues: potential consequences for food web studies. *Ecology of Freshwater Fish*, 13 (3): 155-160.
- Souchu, P. (1986). Contribution à l'étude du cycle de l'azote en écosystème macrotidal. Thèse. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Stanton Jr, R. J. et Dodd, J. R. 1970. Paleoecologic techniques: comparison of faunal and geochemical analyses of Pliocene paleoenvironments, Kettleman Hills, California. *Journal of Paleontology*, 44 (6): 1092-1121.

- Stephenson, T. A. 1924. Notes on *Haliotis tuberculata*. I. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom (New Series), 13 (2): 480-495.
- Stott, A., Takeuchi, T., Koike, Y., Yamakawa, H. et Imada, O. 2002. Using micro particle diets to replace diatoms for feeding postlarval abalone *Haliotis discus discus* (Reeve.). Fisheries Science, 68 (5): 1088-1093.
- Stott, L. D. 2002. The influence of diet on the $\delta^{13}\text{C}$ of shell carbon in the pulmonate snail *Helix aspersa*. Earth and Planetary Science Letters, 195 (3-4): 249-259.
- Strohmeier, T., Strand, Ø., Alunno-Bruscia, M., Duinker, A. et Cranford, P. J. 2012. Variability in particle retention efficiency by the mussel *Mytilus edulis*. Journal of experimental marine biology and ecology, 412: 96-102.
- Swart, P. K. 1983. Carbon and oxygen isotope fractionation in scleractinian corals: a review. Earth-Science Reviews, 19: 51-80.
- Syväranta, J., Tirola, M. et Jones, R. I. 2008. Seasonality in lake pelagic $\delta^{15}\text{N}$ values: patterns, possible explanations, and implications for food web baselines. Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie, 172 (3): 255-262.
- Szostek, C. L., Davies, A. J. et Hinz, H. 2013. Effects of elevated levels of suspended particulate matter and burial on juvenile king scallops *Pecten maximus*. Marine Ecology Progress Series, 474: 155-165.
- Tahil, A. S. et Juinio Menez, M. A. 1999. Natural diet, feeding periodicity and functional response to food density of the abalone, *Haliotis asinina* L., (Gastropoda). Aquaculture Research, 30 (2): 95-107.
- Takai, N., Yorozu, A., Tanimoto, T., Hoshika, A. et Yoshihara, K. 2004. Transport pathways of microphytobenthos-originating organic carbon in the food web of an exposed hard bottom shore in the Seto Inland Sea, Japan. Marine Ecology Progress Series, 284: 97-108.
- Takami, H. et Kawamura, T. 2003. Dietary changes in the abalone, *Haliotis discus hannai*, and relationship with the development of the digestive organ. Japan Agricultural Research Quarterly, 37 (2): 89-98.

- Tanaka, N., Monaghan, M. C. et Rye, D. M. 1986. Contribution of metabolic carbon to mollusc and barnacle shell carbonate. *Nature*, 320: 520-523.
- Thébault, J., Chauvaud, L., L'Helguen, S., Clavier, J., Barats, A., Jacquet, S., Pécheyran, C. et Amouroux, D. 2009. Barium and molybdenum records in bivalve shells: Geochemical proxies for phytoplankton dynamics in coastal environments? *Limnology and Oceanography*, 54 (3): 1002-1014.
- Thébault, J. et Chauvaud, L. 2013. Li/Ca enrichments in great scallop shells (*Pecten maximus*) and their relationship with phytoplankton blooms. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 373: 108-122.
- Thomas, G. E. et Gruffydd, L. I. D. 1971. The types of escape reactions elicited in the scallop *Pecten maximus* by selected sea-star species. *Marine Biology*, 10 (1): 87-93.
- Thrusty, M. 2005. Use of digital colour analysis to assess variation within individual adult American lobsters (*Homarus americanus*) and the process of addition of colour in white lobsters. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 39 (3): 571-580.
- Tolhurst, J., Gust, G. et Paterson, D. 2002. The influence of an extracellular polymeric substance (EPS) on cohesive sediment stability. *Proceedings in Marine Science*, 5: 409-425.
- Treguer, P. et Queguiner, B. 1989. Seasonal-variations in conservative and nonconservative mixing of nitrogen-compounds in a west european macrotidal estuary. *Oceanologica Acta*, 12 (4): 371-380.
- Troade, P. et Le Goff, R. C. 1997. Etat des lieux et des milieux de la rade de Brest et de son bassin versant. Phase préliminaire du Contrat de Baie de la rade de Brest. Brest.
- Trommer, G., Leynaert, A., Klein, C., Naegelen, A. et Beker, B. 2013. Phytoplankton phosphorus limitation in a North Atlantic coastal ecosystem not predicted by nutrient load. *Journal of Plankton Research*, 35 (6): 1207-1219.
- Tutschulte, T. C. et Connell, J. H. 1988. Feeding behavior and algal food of three species of abalones (*Haliotis*) in southern California. *Marine Ecology Progress Series*, 49 (1): 57-64.
- Ubertini, M. (2012). Déterminisme de la remise en suspension des diatomées benthiques au travers du couplage benthos-pelagos dans les écosystèmes côtiers bas-normands. Thèse. Université de Caen Basse-Normandie, Caen.

- Ubertini, M., Lefebvre, S., Gangnery, A., Grangeré, K., Le Gendre, R. et Orvain, F. 2012. Spatial variability of benthic-pelagic coupling in an estuary ecosystem: consequences for microphytobenthos resuspension phenomenon. *PloS one*, 7 (8): e44155.
- Underwood, A. J. et Creese, R. G. 1976. Observations on the biology of the trochid gastropod *Austrocochlea constricta* (Lamarck) (Prosobranchia). II. The effects of available food on shell-banding pattern. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 23 (3): 229-240.
- Underwood, G. J. C. et Kromkamp, J. 1999. Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries. *Advances in ecological research*, 29: 93-153.
- Urey, H. C. 1947. The thermodynamic properties of isotopic substances. *Journal of Chemical Society*, 1947: 562-581.
- Utermöhl, H. 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik. *Mitt int Ver theor angew Limnol*, 9: 1-38.
- Utting, S. D. et Millican, P. F. 1998. The role of diet in hatchery conditioning of *Pecten maximus* (L.): a review. *Aquaculture*, 165 (3): 167-178.
- Vander Putten, E., Dehairs, F., Keppens, E. et Baeyens, W. 2000. High resolution distribution of trace elements in the calcite shell layer of modern *Mytilus edulis*: environmental and biological controls. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 64: 997-1011.
- Vander Zanden, M. J. et Rasmussen, J. B. 2001. Variation in ^{15}N and ^{13}C trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, 46 (8): 2061-2066.
- Vanderklift, M. A. et Ponsard, S. 2003. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, 136 (2): 169-182.
- Viera, M. P., Gómez Pinchetti, J. L., Courtois de Vicose, G., Bilbao, A., Suárez, S., Haroun, R. J. et Izquierdo, M. S. 2005. Suitability of three red macroalgae as a feed for the abalone *Haliotis tuberculata coccinea* Reeve. *Aquaculture*, 248 (1): 75-82.

- Vincent, D., Slawyk, G., L'Helguen, S., Sarthou, G., Gallinari, M., Seuront, L., Sautour, B. et Ragueneau, O. 2007. Net and gross incorporation of nitrogen by marine copepods fed on ^{15}N -labelled diatoms: Methodology and trophic studies. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 352 (2): 295-305.
- Vizzini, S., Savona, B., Do Chi, T. et Mazzola, A. 2005. Spatial variability of stable carbon and nitrogen isotope ratios in a Mediterranean coastal lagoon. *Hydrobiologia*, 550 (1): 73-82.
- Voss, M., Nausch, G. et Montoya, J. P. 1997. Nitrogen stable isotope dynamics in the central Baltic Sea: influence of deep-water renewal on the N-cycle. *Marine Ecology Progress Series*, 158: 11-21.
- Vuorio, K., Meili, M. et Sarvala, J. 2006. Taxon-specific variation in the stable isotopic signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of lake phytoplankton. *Freshwater Biology*, 51 (5): 807-822.
- Wanamaker Jr, A. D., Kreutz, K. J., Borns Jr, H. W., Introne, D. S., Feindel, S., Funder, S., Rawson, P. D. et Barber, B. J. 2007. Experimental determination of salinity, temperature, growth, and metabolic effects on shell isotope chemistry of *Mytilus edulis* collected from Maine and Greenland. *Paleoceanography*, 22 (2): 1-12.
- Ward, J. E., Levinton, J. S., Shumway, S. E. et Cucci, T. 1998. Particle sorting in bivalves: *in vivo* determination of the pallial organs of selection. *Marine Biology*, 131 (2): 283-292.
- Ward, J. E. et Shumway, S. E. 2004. Separating the grain from the chaff: particle selection in suspension and deposit-feeding bivalves. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 300 (1-2): 83-130.
- Wasmund, N., Göbel, J. et Bodungen, B. v. 2008. 100-years-changes in the phytoplankton community of Kiel Bight (Baltic Sea). *Journal of Marine Systems*, 73 (3): 300-322.
- Widdows, J. et Brinsley, M. 2002. Impact of biotic and abiotic processes on sediment dynamics and the consequences to the structure and functioning of the intertidal zone. *Journal of sea research*, 48 (2): 143-156.
- Wikfors, G. H. 2005. A review and new analysis of trophic interactions between *Prorocentrum minimum* and clams, scallops, and oysters. *Harmful Algae*, 4 (3): 585-592.

- Wilbur, K. M. et Saleuddin, A. S. M. (1983). Shell Formation. In: *The mollusca*. A. S. M. Saleuddin, Karl M Wilbur, Book 4, Physiology, Part 1. Academic Press, Inc., 6, 235-287.
- Wilkens, L. A. (2006). Neurobiology and behaviour of scallop. In: *Scallops: biology, ecology and aquaculture*. S. E. Shumway, G. J. Parsons, Book 35. Elsevier, Amsterdam, 317-356.
- Winter, M. A. et Hamilton, P. V. 1985. Factors influencing swimming in bay scallops, *Argopecten irradians* (Lamarck, 1819). *Journal of experimental marine biology and ecology*, 88 (3): 227-242.
- Wolff, M. et Garrido, J. 1991. Comparative study of growth and survival of two color morphs of the Chilean scallop *Argopecten purpuratus* (Lamarck) in suspended culture. *Journal of Shellfish Research*, 10 (1): 47-53.
- Wollast, R. (1991). The coastal organic carbon cycle: fluxes, sources and sinks. In: *Ocean margin processes in global change*. R.F.C. Mantoura, J. M Martin, R Wollast. Wiley, Chichester, 365-381.
- Won, N.-I., Kawamura, T., Takami, H., Noro, T., Musashi, T. et Watanabe, Y. 2010. Ontogenetic changes in the feeding habits of the abalone *Haliotis discus hannai*: field verification by stable isotope analyses. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67 (2): 347-356.
- Wood, A. D. et Buxton, C. D. 1996. Aspects of the biology of the abalone *Haliotis midae* (Linne, 1758) on the east coast of South Africa. 1. Feeding biology. *South African Journal of Marine Science*, 17 (1): 61-68.
- Xu, Q. et Yang, H. S. 2007. Food sources of three bivalves living in two habitats of Jiaozhou Bay (Qingdao, China): Indicated by lipid biomarkers and stable isotope analysis. *Journal of Shellfish Research*, 26 (2): 561-567.
- Yallop, M. L., de Winder, B., Paterson, D. M. et Stal, L. J. 1994. Comparative structure, primary production and biogenic stabilization of cohesive and non-cohesive marine sediments inhabited by microphytobenthos. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 39 (6): 565-582.
- Yokoyama, H., Tamaki, A., Harada, K., Shimoda, K., Koyama, K. et Ishihi, Y. 2005. Variability of diet-tissue isotopic fractionation in estuarine macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, 296: 115-128.

- Yokoyama, H., Ishihi, Y. et Yamamoto, S. 2008. Diet-tissue isotopic fractionation of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Marine Ecology Progress Series*, 358: 173-179.
- York, J. K., Tomasky, G., Valiela, I. et Repeta, D. J. 2007. Stable isotopic detection of ammonium and nitrate assimilation by phytoplankton in the Waquoit Bay estuarine system. *Limnology and Oceanography*, 52 (1): 144-155.

Table des matières

Introduction générale	1
1. Contexte général et problématiques de la thèse.....	3
1.1. Les écosystèmes côtiers	3
1.2. Le couplage benthopélagique	4
1.3. Les producteurs primaires pélagiques.....	5
1.4. Les producteurs primaires benthiques	5
1.5. Les consommateurs primaires.....	7
1.6. La problématique de la thèse.....	8
2. Les espèces étudiées de consommateurs primaires benthiques.....	10
2.1. Les suspensivores benthiques	10
2.2. Le mécanisme de filtration et d'assimilation des suspensivores benthiques étudiés.....	13
2.3. Le brouteur benthique.....	14
2.4. Le mécanisme de broutage par les espèces du genre <i>Haliotis</i> sp.	15
3. Un système côtier tempéré particulier : la rade de Brest.....	16
4. Les techniques pour l'analyse des relations trophiques	19
4.1. Les isotopes stables	19
4.2. Les pigments.....	22
5. Plan du manuscrit de thèse	23

Partie I : Relations trophiques au cours d'un cycle saisonnier 27

Chapitre I. Etude de la dynamique temporelle et de la distribution bathymétrique des producteurs primaires, en relation avec les paramètres environnementaux

29

1. Introduction	31
2. Matériel et méthodes	33
2.1. Site d'étude.....	33
2.2. Protocole d'échantillonnage	34
2.3. Comptage et identification des microalgues	36
2.4. Analyse de données	37

3. Résultats.....	41
3.1. Les paramètres environnementaux.....	41
3.2. Dynamique des diatomées, flagellés, ciliés et débris de macroalgues.....	44
3.1. Etude des communautés d'algues.....	46
3.2. Les facteurs influençant la distribution et l'abondance globale des algues.....	50
4. Discussion.....	55
4.1. La variabilité temporelle des producteurs primaires.....	55
4.1. Le couplage benthopélagique des abondances algales.....	59
5. Conclusion.....	61
Chapitre II. Relations trophiques entre les producteurs primaires et deux filtreurs benthiques (le pétoncle noir et la moule) : utilisation des isotopes stables en carbone et azote	63
1. Introduction.....	65
2. Matériel et méthodes.....	67
2.1. Echantillonnage de la matière organique particulaire en suspension.....	67
2.2. Echantillonnage du biofilm.....	67
2.3. Echantillonnage des pétoncles noirs.....	68
2.4. Echantillonnage des moules.....	70
2.5. Préparation des échantillons au laboratoire.....	71
2.6. Analyse isotopique de la matière organique particulaire en suspension, du biofilm, des muscles et glandes digestives des consommateurs.....	72
2.7. Analyse de la chlorophylle a du biofilm.....	72
2.8. Comptage et identification des algues contenues dans le biofilm.....	73
2.9. Analyse des données.....	73
3. Résultats.....	75
3.1. $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et rapport C/N de la matière organique particulaire en suspension (MOPS).....	75
3.2. $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, rapport C/N, quantité de chlorophylle a et comptage du microphytobenthos dans le biofilm.....	78
3.3. Identification et dénombrement des microalgues dans le biofilm.....	79
3.4. Variations temporelles et bathymétriques des rapports $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ dans les consommateurs.....	80
3.1. $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ dans les glandes digestives et les muscles des moules suivant un gradient bathymétrique et suivant l'exposition nord-sud.....	84

4. Discussion.....	87
4.1. Variabilité des rapports isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) dans la MOPS et le biofilm	87
4.2. Rapports isotopiques des consommateurs primaires benthiques (<i>Mimachlamys varia</i> et <i>Mytilus</i> sp.).....	94
5. Conclusion	101

Partie II : Utilisation des structures calcifiées pour retracer l'origine des sources de nourriture 105

Chapitre III. Contribution relative des sources de carbone dans les carbonates de la coquille Saint-Jacques..... 107

1. Résumé	109
2. Publication	112

Chapitre IV. Relation entre le régime alimentaire de l'ormeau *Haliotis tuberculata* (L.) et la couleur des coquilles..... 125

1. Introduction	127
2. Matériel et méthodes	129
2.1. Contrôle des sources de nourriture des ormeaux.....	129
2.2. Echantillonnage d'ormeaux en milieu naturel	131
2.3. Analyse de la couleur des coquilles d'ormeau	131
2.4. Analyse du rapport isotopique en oxygène des carbonates.....	133
2.5. Analyse des données.....	134
3. Résultats.....	138
3.1. Longueur des coquilles d'ormeau après l'expérimentation	138
3.2. Teintes des ormeaux expérimentaux	139
3.3. Luminosité de la partie des coquilles correspondant au stade juvénile.....	141
3.4. Caractérisation du stade juvénile sur les ormeaux du milieu naturel.....	142
3.5. Caractérisation du régime alimentaire des ormeaux du milieu naturel à partir de la teinte des coquilles	144
3.6. Datation des zones marrons des coquilles expérimentales à l'aide du $\delta^{18}\text{O}$.	144
4. Discussion.....	148
4.1. Teinte spécifique de la coquille par rapport aux macroalgues assimilées.....	148
4.2. Caractérisation du régime alimentaire des ormeaux dans différents milieux naturels.....	150
5. Conclusion	153

Partie III : Bioresuspension de la production primaire benthique..155

Chapitre V. Bioresuspension active et ingestion du microphytobenthos et phytoplancton par *Pecten maximus* 157

1. Introduction	159
2. Matériel et méthodes	161
2.1. Marquage du microphytobenthos au ¹⁵ N	161
2.2. Marquage du phytoplancton au ¹³ C.....	161
2.3. Mise en place de l'expérience en laboratoire	161
2.4. Mesures réalisées.....	162
2.5. Echantillonnage	164
2.6. Analyse isotopique (% ¹⁵ N, % ¹³ C, δ ¹⁵ N et δ ¹³ C).....	165
2.7. Identification et comptage des microalgues.....	166
2.8. Analyse des données.....	166
3. Résultats.....	167
3.1. Identification et comptage des microalgues	167
3.2. Température et salinité.....	169
3.3. Chlorophylle a dans l'eau et sons enregistrés dans les bacs.....	169
3.4. Fluorescence sur la surface du sédiment.....	172
3.5. Isotopes stables dans les sources de producteurs primaires, l'eau et le sédiment des bacs	173
3.6. Enrichissement isotopique dans le contenu digestif des coquilles Saint-Jacques	176
4. Discussion.....	177
4.1. Bioresuspension active par les coquilles Saint-Jacques	177
4.2. Ingestion différentielle du phytoplancton et du microphytobenthos ?	179
4.3. Perspectives pour améliorer le protocole.....	181
5. Conclusion	183

Conclusion générale et perspectives..... 185

Bibliographie 197

Annexes 257

Annexe A : dbMEM..... 259

Annexe B : comparaison des modèles de correction des δ¹³C des glandes digestives 261

Annexe C: photographies des coquilles d'ormeau 265
Annexe D: publication sur la relation trophique entre les producteurs primaires et l'huître creuse le long d'un gradient estuarien sur des zones intertidales rocheuses. 269

Liste des figures

- Fig. 1 : Production primaire annuelle du milieu marin (1997 - milieu 2002) en $g\ C\ m^{-2}\ an^{-1}$, projet SeaWIFS. D'après Gregg et al. 2003.....4
- Fig. 2 : Photographies des suspensivores benthiques étudiés dans cette thèse. A- la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*), B- le pétoncle noir (*Mimachlamys varia*) et C- la moule (*Mytilus* sp.). Source : Erwan Amice.....12
- Fig. 3 : Photographie au microscope électronique à balayage d'un filament branchial de *Mytilus edulis* comportant les cils latéraux pompant l'eau (lc) et les cirres latérofrontaux capturant les particules (lfc). Photographie de Peter Funch, d'après Riisgård et Larsen (2010).....14
- Fig. 4 : Photographies de l'ormeau *Haliotis tuberculata*. Sources : A-Sébastien Hervé, B-Erwan Amice.....15
- Fig. 5 : Photographies au microscope électronique à balayage du changement ontogénique de la radula d'un ormeau (*Haliotis discus hannai*). A : post-larve (0,47 mm) avec des dents centrales très inclinées et peu de dents latérales. B : juvénile (29,9 mm) avec des dents centrales aplaties et plus de dents latérales. R : dents centrales. L1, L2, L3, L4 : dents latérales. M : dents marginales. D'après Takami et Kawamura (2003).....16
- Fig. 6 : Carte du Finistère nord (Bretagne, France). Les points en rouge indiquent les sites expérimentaux ou d'échantillonnage. Les trois zones de la rade de Brest sont délimitées par des traits pointillés noirs.....19
- Fig. 7 : Schéma illustrant les différentes parties de la thèse. Les points d'interrogation indiquent les hypothèses de ce travail de thèse. MOPS : matière organique particulaire en suspension. CID : carbone inorganique dissous.....25
- Fig. 8 : Localisation de la rade de Brest (Finistère, France), du site d'échantillonnage à Lanvéoc (48°17'39" N, 4°27'13" O), et du site de la station SOMLIT (Service d'Observation en Milieu Littoral) à Sainte-Anne du Portzic (48°21'32" N, 4°33'07" O) fournissant des données sur la concentration des nutriments et de PAR.....34
- Fig. 9 : Cycle journalier de la hauteur d'eau à chaque date de prélèvement. Les points rouges

indiquent l'heure de prélèvement. Les chiffres à la marée haute indiquent le coefficient de marée (données du SHOM : <http://maree.info/82>).....36

Fig. 10 : Echantillonneur d'eau de mer pour réaliser des prélèvements à 0, 1, 3, 6 et 10 cm du sédiment. Le volant permet de tirer les cinq pistons en même temps pour remplir simultanément les seringues.....36

Fig. 11 : Profils de température en °C (A), de salinité (B), de PAR (Photosynthetically Active Radiation) en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (C) mesurés par une sonde CTD lors de chaque échantillonnage d'eau de mer à Lanvéoc. Profil du courant en m s^{-1} (D), valeurs (issues du modèle MARS3D) moyennées sur une heure (une demi-heure avant et une demi-heure après l'heure du prélèvement) pour chaque date d'échantillonnage. L'échelle des valeurs du PAR est en logarithme. Les croix sont les mesures enregistrées par la sonde CTD (A, B et C) ou les valeurs de vitesse de courant données par le modèle MARS3D (D).....42

Fig. 12 : Evolution temporelle du moment de la marée (A), de la pression atmosphérique (B), du maximum de précipitation sur trois cycles de marée (C), du débit de l'Aulne (D), de la vitesse moyenne du vent (E), de la vitesse maximale du vent sur trois cycles de marée (F), de l'orientation du vent est-ouest (G) et nord-sud (H), de la concentration des silicates à Lanvéoc (I), celles des nitrates (J) et des phosphates (K) à la station SOMLIT, celles des silicates (L), des nitrates (M) et des phosphates (N) dans l'Aulne, des flux de silicates (O), des nitrates (P) et des phosphates (Q) dans l'Aulne pour chaque échantillonnage.....43

Fig. 13 : Abondance (nombre de cellules par litre) des diatomées (A), des flagellés et ciliés (B) et des débris de macroalgues (C). L'échelle de la profondeur est en $\log(x+1)$ et l'échelle pour les abondances en logarithme (échelle de couleur). Les croix représentent les prélèvements effectués.....45

Fig. 14 : Abondance relative (%) des diatomées (A), des flagellés et ciliés (B) et des débris de macroalgues (C) par rapport à l'abondance totale du peuplement algal. L'échelle des profondeurs est en $\log(x+1)$. Les croix représentent les prélèvements effectués.....47

Fig. 15 : Abondance des diatomées benthiques (A) et des diatomées pélagiques (C) en nombre de cellules par litre, abondance relative (%) des diatomées benthiques (B) et des diatomées pélagiques (D) par rapport à l'abondance totale des diatomées. L'échelle des profondeurs est en $\log(x+1)$. L'échelle des abondances (cellules l^{-1}) est logarithmique. Les croix représentent les prélèvements effectués.....48

Fig. 16 : Classification hiérarchique (par la méthode de Ward) sur les données d'abondance des

espèces de diatomées, de flagellés et ciliés et des débris de macroalgues (transformées par la distance d’Hellinger). Analyse de similarité (ANOSIM) : $R = 0,58$, $p < 0,01$49

Fig. 17 : Résultat du partitionnement de la variance entre les paramètres environnementaux (température, salinité, PAR et courant de marée ; en haut à gauche), le temps (les dates, en haut à droite) et la profondeur (en bas) par rapport aux données d’abondance des cellules phytoplanctoniques et des détritiques de macroalgues pour les échantillons prélevés à 0 cm et 5 m du sédiment. Les chiffres correspondent aux R^2_{adj}51

Fig. 18 : Représentation des scores des échantillons de la RDA (RDA sur les données d’abondance globale des algues contrainte par les cinq vecteurs de corrélation temporelle positive obtenus par l’analyse dbMEM et par une sélection pas à pas) sur l’axe 1 (A), l’axe 2 (B) et l’axe 3 (C) de la RDA (axes significatifs $p < 0,05$) en fonction des dates de prélèvement. L’axe 1 explique 39,3 % de la variance totale, l’axe 2 explique 8,9 % de cette variance et l’axe 3 explique 4,3 % de cette variance.....52

Fig. 19 : Partitions de la variance pour chaque axe significatif de la RDA. Les catégories (nutriments, vent et paramètres physiques) regroupent les paramètres environnementaux sélectionnés dans les régressions linéaires multiples, effectuées sur les scores des échantillons de chaque axe significatif de la RDA.....53

Fig. 20 : Schéma récapitulatif des variations temporelles au niveau de l’abondance des producteurs primaires (unité relative) sur les échantillons prélevés à 0 cm, 10 cm et 5 m du sédiment : diatomées (benthiques = gris foncé, pélagiques = gris clair), flagellés et ciliés (hachuré), débris de macroalgues (pointillés). Les variations des échantillons prélevés à 1, 3 et 6 cm n’ont pas été représentées car elles étaient identiques à celles des prélèvements à 0 cm. En haut figurent les espèces de diatomées ou flagellés les plus abondantes pendant la période entre deux lignes pointillées.....57

Fig. 21 : Schéma de la zone de prélèvement du biofilm et des moules en fonction de l’orientation nord ou sud et de la profondeur au niveau d’un pilier à Lanvéoc (rade de Brest). Les hauteurs indiquées ont été calculées à partir du sédiment.....68

Fig. 22 : Localisation géographique du site d’échantillonnage, Lanvéoc (rade de Brest, Finistère) et des différentes zones de prélèvements des moules et du biofilm sur le pilier, des mouillages contenant les casiers avec les pétoncles noirs et de la matière organique particulaire en suspension (MOPS). Cercle rouge : banc de Keraliou où ont été prélevés les pétoncles noirs.....69

Fig. 23 : A gauche, schéma et photographies sous-marines (source : Erwan Amice) des casiers à

pétoncles noirs sur un mouillage, aux différentes profondeurs (0 cm, 10 cm et 5 m au-dessus du sédiment). La photographie du haut, à gauche, illustre le nettoyage des casiers (exemple du casier à 5 m) par les plongeurs. A droite, schéma et photographie de la zone de prélèvement pour le suivi temporel et bathymétrique des moules.....70

Fig. 24 : $\delta^{13}\text{C}$ (A), $\delta^{15}\text{N}$ (B) et rapport C/N (C) de la matière organique particulaire en suspension, échantillonnée toutes les deux semaines et pour différentes profondeurs : interface eau-sédiment (noir), 1 cm (gris), 3 cm (orange), 6 cm (rouge), 10 cm (bleu) et 5 m (vert) au-dessus du sédiment....77

Fig. 25 : $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, rapport C/N et concentration en chlorophylle *a* sur quatre mois du biofilm ayant poussé sur des plaques. Ces plaques ont été posées à différentes hauteurs sur un pilier : en surface (niveau intertidal ; rouge), au milieu (niveau subtidal ; violet) et au fond (niveau subtidal ; noir) et suivant l'exposition nord ou sud. La plaque « surface nord » avait disparu lors de l'échantillonnage. n = 3 échantillons par hauteur et exposition.....79

Fig. 26 : $\delta^{13}\text{C}$ (A) et $\delta^{15}\text{N}$ (B) (\pm écart type) dans le muscle (triangle) et la glande digestive (cercle) des pétoncles noirs, $\delta^{13}\text{C}$ (C) et $\delta^{15}\text{N}$ (D) (\pm écart type) dans le muscle (triangle) et la glande digestive (cercle) des moules. Le $\delta^{13}\text{C}$ des glandes digestives est corrigé d'après les équations 3 et 4. Le rectangle gris indique la remise en place des casiers à pétoncles. Noir : pétoncles noirs et moules à 0 cm et au fond. Bleu : pétoncles noirs à 10 cm. Vert : pétoncles noirs à 5 m du sédiment. Rouge : moules du niveau « surface ». Traits pleins : lissage temporel sur les données des glandes digestives. Traits pointillés : lissage temporel sur les données des muscles. Les numéros indiquent les différentes périodes temporelles.....86

Fig. 27 : Photographies des plaques de Plexiglas® contenant le biofilm, posées pendant quatre mois sur un pilier à Lanvéoc à différentes profondeurs (fond et milieu en zone subtidale et surface en zone intertidale) et à différentes expositions (nord et sud).....93

Fig. 28 : $\delta^{15}\text{N}$ en fonction du $\delta^{13}\text{C}$ pour différentes sources (matière organique particulaire, biofilm et macroalgues *Ulva* sp.) de deux filtreurs benthiques (les pétoncles noirs *M. varia* et les moules *Mytilus* sp.). Les données sont les moyennes \pm écart type pour les quatre périodes temporelles définies à partir des rapports isotopiques dans la glande digestive des pétoncles noirs. Les macroalgues ont été prélevées sur le pilier en surface côté sud le 6 août 2013 (*Ulva* sp. : $\delta^{13}\text{C} = -19,0 \pm 0,1$ ‰ et $\delta^{15}\text{N} = 7,2 \pm 0,1$ ‰). A partir de la période 3, le $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS est celui de la MOPS échantillonnée à la station SOMLIT (« Service d'Observation en Milieu Littoral, INSU-CNRS, station de Sainte-Anne du Portzic »). Les variations du $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS à la station SOMLIT encadrent les variations du $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS prélevée à Lanvéoc pendant les périodes 1 et 2 (données non montrées). Le biofilm du fond côté nord et le biofilm du milieu côté sud n'ont pas été intégrés à cette figure à cause de leur $\delta^{15}\text{N}$ très élevé. Le fractionnement isotopique utilisé est de 1,85 à 3,01 ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et de 2,94 à 5,46 ‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$ (Emmery et al. 2011).....96

Fig. 29 : $\delta^{15}\text{N}$ en fonction du $\delta^{13}\text{C}$ pour différentes sources (moyenne sur toute la durée de l'échantillonnage temporel de la MOPS à 0 cm, 1 cm, 3 cm, 6 cm, 10 cm et 5 m du sédiment ; biofilm au fond en exposition sud, biofilm au milieu en exposition nord, biofilm en surface en exposition sud ; macroalgues présentes sur le pilier en surface et en exposition sud : *Ulva* sp.) et pour les moules *Mytilus* sp., prélevées à différentes profondeurs (noir : fond, violet : milieu, rouge : surface) et à différentes expositions (nord : triangle, sud : rond) sur un pilier à Lanvéoc. Estimation des signatures isotopiques des sources assimilées uniquement pour les moules où le $\delta^{13}\text{C}$ diffère de manière importante entre le fond nord et le fond sud (rectangle gris : à partir des données de la glande digestive, rectangle hachuré : à partir des données du muscle). Les valeurs de fractionnement sont les mêmes que pour la Fig. 28.....99

Fig. 30 : Vue schématique d'une coupe de coquille de mollusque, indiquant les différentes origines et voies de transfert du carbone (en rouge) intégré dans les carbonates de la coquille.....111

Fig. 31 : Localisation du site expérimental à la sortie de l'Aber Wrac'h (Finistère Nord, France), de l'entreprise France Haliotis qui a fourni les ormeaux et la logistique, et des zones de prélèvement des ormeaux naturels (île Vierge, Molène et île des Morts dans la rade de Brest).....130

Fig. 32 : Photographies des cages « abblox » (A) contenant les coupelles (B) où les ormeaux peuvent s'abriter (source : France Haliotis).....131

Fig. 33 : Explication du codage TSL : teinte (A), saturation (B) et luminosité (C). L'association de ces trois couches permet de former des couleurs sur des pixels.....132

Fig. 34 : Détermination des zones vertes et marron dans la partie expérimentale des coquilles des ormeaux à partir de l'observation visuelle et des valeurs de teinte (A : coquille d'ormeau où des bandes vertes apparaissent, exemple d'un ormeau nourri avec *Laminaria digitata* ; B : coquille d'ormeau où le changement de couleur n'est pas clairement visible, exemple d'un ormeau nourri avec *Palmaria palmata*). Pour les coquilles de type A, les zones vertes et marron ont été ajustées en fonction des valeurs de teinte (exemples d'ajustement pour les numéros des zones entourées en rouge).....135

Fig. 35 : Luminosité calculée avec l'équation 2 le long de la longueur spiralée indiquée en rouge pour un ormeau nourri avec *Laminaria digitata*. La zone grise indique la période juvénile visible sur la coquille.....136

Fig. 36 : Teinte des coquilles d'ormeau (au niveau de la partie expérimentale) pour les zones vertes (en vert) et pour les zones marron (en marron) pour chaque traitement. Les lettres indiquent les différences significatives entre les zones (Wilcoxon : $p < 0,01$). $n = 5$ coquilles par traitement.....140

Fig. 37 : Luminosité des coquilles d'ormeau pour la partie définie comme stade juvénile et pour chaque traitement, luminosité des coquilles de juvénile récolté à l'écloserie. Les lettres indiquent les différences significatives entre les traitements (Wilcoxon : $p < 0,01$). $n = 5$ coquilles par traitement et 10 coquilles pour les juvéniles.....142

Fig. 38 : Luminosité le long de la longueur spiralée (traits rouges sur les photographies) pour chaque ormeau prélevé dans le milieu naturel (A : rade de Brest, B : Molène, C : île Vierge). Les différents individus sont indiqués par des couleurs (noir : individu 1, bleu : individu 2, orange : individu 3). Les lignes grises indiquent les valeurs minimales et maximales de luminosité trouvées pour le stade juvénile défini sur les ormeaux expérimentaux et les juvéniles échantillonnés (Fig. 37). Les flèches rouges indiquent le changement du stade juvénile au stade adulte défini lorsque la luminosité des coquilles est inférieure à la valeur minimale (trait gris).....143

Fig. 39 : Valeurs de teinte (points) et moyenne mobile de la teinte (traits, moyenne sur 150 points) de la coquille des ormeaux prélevés dans la rade de Brest (A), à Molène (B) et à l'île Vierge (C) le long d'un axe spiralé de l'apex jusqu'au bord de la coquille. Les différents individus sont distingués par la couleur (noir : individu 1, bleu : individu 2, orange : individu 3). Les flèches grises indiquent le stade juvénile défini à partir de la luminosité (Fig. 38). Les bandes horizontales indiquent les intervalles de confiance à 95 % des teintes des coquilles d'ormeau correspondant aux différents traitements expérimentaux (Tableau 9) pour les zones vertes (en vert) et pour les zones marron (en marron). a : *Saccharina* sp. b : *Laminaria digitata*. c : *Ulva* sp. 1. d : *Ulva* sp. 2. e : *Laminaria hyperborea*. f : *Gracilaria* sp. g : *Palmaria palmata*. Algues brunes : contour tiret, algues vertes : contour plein, algues rouges : contour pointillé.....145

Fig. 40 : Moyenne journalière de la température mesurée dans l'eau (noir), du $\delta^{18}\text{O}$ et de la température calculée dans les carbonates des ormeaux nourris avec *Laminaria digitata* (bleu : individu 1, vert : individu 4, orange : individu 5). Les flèches grises indiquent le début et la fin de l'expérience (respectivement le 09/02/12 et le 18/12/12).....146

Fig. 41 : Datation des zones marron (bandes marron sur les graphiques et traits rouges sur les photographies des ormeaux) des coquilles des ormeaux nourris avec *Laminaria digitata* (A : individu 1, B : individu 4, C : individu 5). Les flèches indiquent les jours de nourrissage des ormeaux. Les croix sur les photographies montrent les zones de prélèvements des carbonates, correspondant aux points sur les graphiques.....147

Fig. 42 : Quadrillage pour la mesure de la fluorescence sur le sédiment à l'aide du Diving PAM. La surface du quadrillage correspond à celle du bac. Les points rouges indiquent les zones de sédiment où la fluorescence a été mesurée. Ils ont été choisis selon un espacement régulier d'environ 3,5 cm163

Fig. 43 : A : Photographie des trois bacs (25 l) correspondant aux trois conditions expérimentales, avec chacun une sonde YSI et un microphone. B : photographie des aquariums contenant soit le phytoplancton pour le marquage au ^{13}C ou les plaques de microphytobenthos pour le marquage au ^{15}N , et du Diving PAM fixé dans un bac.....164

Fig. 44 : Température et salinité mesurées dans le bac avec uniquement du phytoplancton (traits en pointillé) et dans le bac avec du microphytobenthos et du phytoplancton (traits pleins), pour les trois réplicats d'expérience (1^{er} : vert, 2^{ème} : rouge, 3^{ème} : bleu) et pour le contrôle (noir). Les flèches indiquent le début et la fin de chaque manipulation (durée de 24 heures).....169

Fig. 45 : Chlorophylle *a* mesurée dans l'eau à l'aide de sondes YSI pendant les 24 heures d'expérimentation pour les différents réplicats (A, B, C : réplicats avec des coquilles Saint-Jacques. D : expérience contrôle, sans coquille Saint-Jacques) et pour les différentes conditions (noir : uniquement phytoplancton, bleu : uniquement microphytobenthos, vert : phytoplancton et microphytobenthos). Les flèches indiquent les sons détectés correspondant à des mouvements de valves pour chaque condition sur un intervalle minimal de cinq secondes.....171

Fig. 46 : Moyenne (\pm écart type) de la fluorescence par cm^2 sur le sédiment contenue dans chaque bac, correspondant aux conditions avec uniquement du microphytobenthos (MPB), uniquement du phytoplancton (Phyto) ou avec du microphytobenthos et du phytoplancton (MPB + Phyto) pour chaque réplicat de l'expérience (1, 2, 3) et pour l'expérience contrôle (sans coquille Saint-Jacques). Gris foncé : début de l'expérience T=0. Gris clair : fin de l'expérience T=24. Les lettres indiquent les différences significatives entre les groupes (tests de Wilcoxon, $p < 0,05$). L'échelle des ordonnées est logarithmique. $n = 54$ mesures pour chaque condition et chaque réplicat.....172

Fig. 47 : Fluorescence (unité arbitraire) mesurée toutes les 15 minutes pendant 24 heures sur le sédiment dans le bac MPB lors du deuxième réplicat de l'expérience.....173

Fig. 48 : Pourcentage moyen (\pm écart type) de ^{15}N (gris foncé) ou ^{13}C (gris clair) restant dans l'eau (A) ou dans le sédiment (B) au bout de 24 heures par rapport au pourcentage initial, pour les trois conditions : microphytobenthos (MPB), phytoplancton (Phyto) ou avec les deux (MPB + Phyto). Les lettres indiquent les différences significatives entre les groupes (tests de Welch ou t de Student, $p < 0,05$). $n = 3$ pour la manipulation avec les coquilles Saint-Jacques (CSJ) et $n = 1$ pour l'expérience de contrôle.....175

Fig. 49 : Moyenne (\pm écart type) de l'enrichissement en ^{13}C et ^{15}N (δ^E) dans les contenus digestifs des coquilles Saint-Jacques. MPB : bac avec uniquement du microphytobenthos. Phyto : bac avec uniquement du phytoplancton. MPB + Phyto : bac avec du microphytobenthos et du phytoplancton. Gris foncé : $^{15}\text{N}-\delta^E$. Gris clair : $^{13}\text{C}-\delta^E$. Les lettres indiquent les différences significatives entre les

groupes (t de Student, $p < 0,05$). $n = 3$ individus.....176

Fig. 50 : Schéma synthétique de la relation trophique producteurs primaires – filtreurs benthiques en hiver et pour le reste de l’année.....193

Liste des figures de la publication

Fig. 1: Location of Tinduff bivalve hatchery, Sainte-Anne du Portzic where *Pecten maximus* scallops were raised for their first year, Argenton shellfish laboratory where the experiment was conducted, and of the Lanvéoc site where “field” scallops were collected.....114

Fig. 2: Seawater parameters recorded for the three treatments during the experiment: (A) seawater temperatures into the three tanks, (B) number of algal cells measured within (solid lines) and at the inlet of the experimental tanks (dashed lines), and (C) $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ interpolated (dashed lines) between measured values (solid points) from linear regression ($\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}} = -1.32 \times 10^5 \times (\text{algal concentration at tank inlet}) + 0.068$, $R^2 = 0.68$, $p < 0.01$, $n = 23$). Light grey: 15 °C treatment (T15), grey: 21 °C treatment (T21), black: 25 °C treatment (T25). 1: beginning of laboratory experiment, 2: beginning of water temperature increase, 3: water temperature stable for T21, 4: water temperature stable for T25, 5: end of experiment.....115

Fig. 3: Average $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}} \pm \text{S.D.}$ ($n = 3$ individuals per treatment and $n = 9$ before onset of experimental temperature conditions) and $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ inside the tanks during the experiment. Dashed line: $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ of scallops under natural conditions, solid lines: $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ from laboratory experiment, dotted lines: $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$. Light grey: 15 °C treatment (T15), grey: 21 °C treatment (T21), black: 25 °C treatment (T25). Arrows: end of shell growth. 1: beginning of laboratory experiment, 2: beginning of water temperature increase, 3: water temperature stable for T21, 4: water temperature stable for T25, 5: end of experiment.....117

Fig. 4: $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ values for three “field” scallops growing throughout the year 2011 along with surface seawater $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ at Lanvéoc station. The three “field” scallops were collected on October 24th, 2011. Black solid circles: $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ of “field” scallops, grey dashed line: $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$. Arrows: end of shell growth118

Fig. 5: (A) $\delta^{13}\text{C}_{\text{shell}}$ versus $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ values plotted relative to the empirically determined relationship between inorganic calcite and bicarbonate (black line; Romanek et al., 1992). (B) Isotopic fractionation between calcite and DIC versus daily growth rate. Open circles: “field” scallops, solid

circles: laboratory experiment scallops during steady-state period (from July 19th, 2011 to August 16th, 2011), light grey: T15 treatment, grey: T21 treatment, crosses: centre of each scatter plot on graph A.....119

Fig. 6: Field scallop data compiled in order to estimate percentage of organic carbon integrated into the shell over four periods of the year (2011), defined according to variation in food sources: (1) periods of very low food concentration, from January to the end of February and from mid-October to the end of December, (2) period when microphytobenthos bloomed and phytoplankton were present, from March to the end of April, (3) period during which phytoplankton bloomed and microphytobenthos were still productive, from May to the end of May and (4) period when only phytoplankton were present, from June to mid-October. (a) Chlorophyll *a* data (microphytobenthos and phytoplankton) sampled at Lanvéoc in 2011 (Chatterjee et al., 2013). (b) Daily growth rate for class I great scallop shells (grey line, average \pm confidence interval at 5%, $n = 22$ individuals) sampled October 24th, 2011 at Lanvéoc, sea surface temperature (dashed grey line) measured at Sainte-Anne du Portzic (see Fig. 1), data provided by Marel buoy (IUEM-IFREMER/UBO/INSU-CNRS, agreement n° 11/2-210922) and C_M (black line, average \pm S.D.) estimated by Eq. (2) using $\delta^{13}C_{\text{muscle}}$ as a proxy for $\delta^{13}C_R$. (c) Surface water $\delta^{13}C_{\text{DIC}}$ and $\delta^{13}C_{\text{shell}}$ of great scallops (age class I; average \pm S.D.) sampled in 2011 at Lanvéoc (from Fig. 4) for each of the four periods. (d) $\delta^{13}C_{\text{muscle}}$ (annual average \pm S.D.) of age class III great scallop sampled at Roscanvel (Bay of Brest) in 2000 (data from Lorrain et al., 2002). (e) $\delta^{13}C_{\text{POM}}$ (average \pm S.D.) of sub-surface water sampled at Sainte-Anne du Portzic (Fig. 1) for each of the four periods (data from Service d'Observation en Milieu Littoral (SOMLIT), INSU-CNRS, station de Brest). (f) C_M (average \pm S.D.) estimated from Eq. (2) using $\delta^{13}C_{\text{DIC}}$ and $\delta^{13}C_{\text{shell}}$ from 2011 and $\delta^{13}C_{\text{muscle}}$ (as proxy for $\delta^{13}C_R$) from 2000. (g) C_M (average \pm S.D.) estimated from Eq. (2) using $\delta^{13}C_{\text{DIC}}$, $\delta^{13}C_{\text{shell}}$ and $\delta^{13}C_{\text{POM}}$ (as proxy for $\delta^{13}C_R$) from 2011. White boxes: data, grey boxes: estimates from data.....120

Liste des tableaux

Tableau 1 : Groupes de microalgues identifiés (diatomées, flagellés et ciliés) par microscopie optique inversée dans les échantillons d'eau de mer prélevés à Lanvéoc et leur pourcentage d'abondance totale sur l'ensemble des échantillons. Le type des diatomées (benthique/tychopélagique ou pélagique) a été établi d'après Ricard (1987) (a) et Guilloux et al. (2013) (b).....38

Tableau 2 : Résultats de la sélection pas à pas avec la méthode du critère AIC des paramètres environnementaux sur des régressions linéaires multiples (scores des échantillons sur chacun des axes significatifs de la RDA en fonction des paramètres environnementaux). * : paramètres environnementaux sélectionnés ($p < 0,05$), ns : paramètres environnementaux non sélectionnés.....54

Tableau 3 : Coefficients de corrélation de Spearman (r) entre le $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}}$ et le $\delta^{15}\text{N}_{\text{MOPS}}$, entre le $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOPS}}$ et le rapport C/N et entre le $\delta^{15}\text{N}_{\text{MOPS}}$ et le rapport C/N pour les six profondeurs échantillonnées (interface eau-sédiment (0 cm), 1 cm, 3 cm, 6 cm, 10 cm et 5 m au-dessus du sédiment). Les probabilités associées sont entre parenthèses ainsi que le nombre de valeurs prises en compte. Les coefficients en gras sont significatifs.....76

Tableau 4 : Données d'abondance ($\times 10^7$, en nombre de cellules m^{-2} ou en nombre de détritiques m^{-2}) des algues (diatomées, flagellés et ciliés, détritiques de macroalgues) présentes sur les plaques fixées à différentes hauteurs et à différentes expositions sur un pilier à Lanvéoc : fond nord, fond sud, milieu nord, milieu sud, surface sud. Les données entre parenthèses indiquent le pourcentage d'abondance des algues pour chaque niveau et exposition. Le type de diatomées (benthique/tychopélagique et pélagique) a été établi d'après Ricard (1987) (a), Guilloux et al. (2013) (b) et Kasim et Mikai (2006) (c).....81

Tableau 5 : Comparaison des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des glandes digestives et des muscles des pétoncles noirs *M. varia* et des moules *Mytilus* sp. F : statistique du test de l'ANOVA. K : statistique du test de Kruskal-Wallis. t : statistique du test de Student. We : statistique du test de Welch. Wi : statistique du test de Wilcoxon. ddl : le nombre de degré de libertés. p : probabilité que la différence observée soit due au hasard.....85

Tableau 6 : Moyenne (\pm écart type) du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ dans les muscles et les glandes digestives des moules *Mytilus* sp. prélevées le 4 avril 2013 à différentes profondeurs et expositions sur un pilier à Lanvéoc. Le nombre d'individu pris en compte est indiqué entre parenthèses.....87

Tableau 7 : Pourcentage de croissance d'un ormeau *Haliotis tuberculata* d'un an suivant différentes périodes annuelles.....137

Tableau 8 : Moyenne des longueurs (en mm) apex-bord de la coquille des ormeaux prélevés à la fin de l'expérience pour chaque traitement. n = 5 individus par traitement.....139

Tableau 9 : Moyennes et intervalles de confiance à 95 % de la teinte (°) des zones vertes et des zones marron des coquilles d'ormeau (au niveau des parties de coquille correspondant à la zone d'expérimentation) pour les différents traitements.....141

Tableau 10 : Données d'abondance ($\times 10^5$, en nombre de cellules l^{-1}) des microalgues constituant le microphytobenthos (1) et le phytoplancton (2). Les données entre parenthèses indiquent le pourcentage d'abondance relative. Le type (benthique/tychopélagique ou pélagique) a été défini d'après Ricard (1987) (a), Guilloux et al. (2013) (b) et Kasim et Mukai (2006) (c).....168

Tableau 11 : Nombre de mouvements de valves enregistrés par les hydrophones sur les 24 heures d'expérimentation pour les différents réplicats (1, 2, 3 : avec coquilles Saint-Jacques. Contrôle : sans coquille Saint-Jacques) et pour les différentes conditions (MPB : uniquement microphytobenthos, Phyto : uniquement phytoplancton, MPB + Phyto : microphytobenthos et phytoplancton).....170

Tableau 12 : Moyenne (\pm écart type) du pourcentage de ^{15}N et ^{13}C , du $\delta^{15}N$ et du $\delta^{13}C$ dans le microphytobenthos (MPB) et dans le phytoplancton (Phyto) avant qu'ils ne soient placés dans les bacs pour chaque réplicat (1, 2, 3) et le contrôle (n = 3 échantillons).....174

Liste des tableaux de la publication

Table 1: Average carbon isotopic ratio ($\delta^{13}C$) in four scallop tissues (muscle, mantle, gills and digestive gland) and phytoplankton for each treatment, and contribution (in percentage) of metabolic carbon (% C_M) in $\delta^{13}C_{shell}$ calculated with $\delta^{13}C_{tissues}$ and $\delta^{13}C_{phytoplankton}$ as $\delta^{13}C_R$ estimates. All values were calculated when $\delta^{13}C_{tissues}$ was in steady-state with $\delta^{13}C_{algae}$ (from July 19th to August 16th, 2011). The sample size is given in brackets.....117



Annexes



Annexe A : dbMEM

Illustration de la méthode dbMEM (distanced-based I Moran's eigenvector mapping) utilisée dans le Chapitre I et du choix des vecteurs propres issus de cette analyse. Ces vecteurs propres décomposent les variations temporelles des abondances algales dans la matière organique particulaire en suspension.

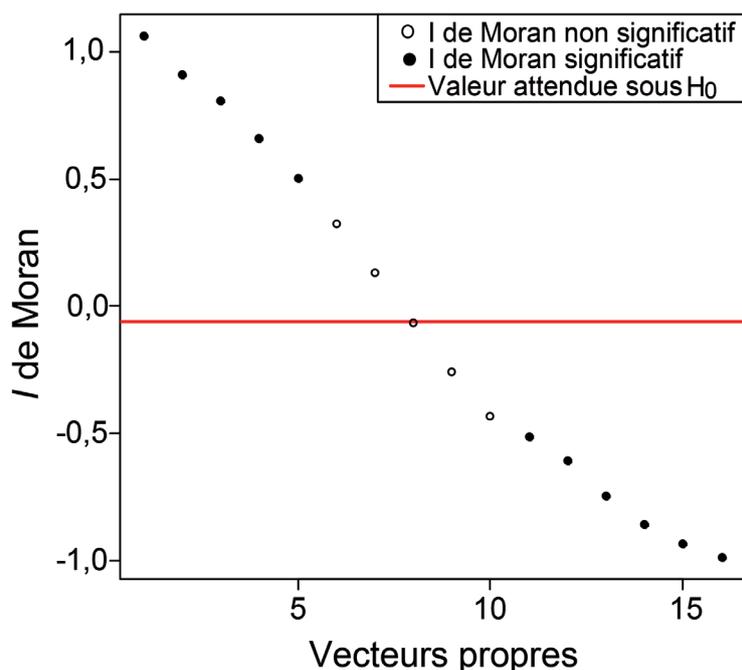


Fig. 1 : Valeurs du I de Moran pour chaque vecteur propre décomposant les variations temporelles des abondances algales grâce à l'analyse dbMEM (distanced-based I Moran's eigenvector mapping). Seuls les sept vecteurs propres qui ont un I de Moran positif (en noir) ont été conservés pour la suite des analyses statistiques.



Conservation uniquement des vecteurs propres qui ont un I de Moran positif (variation temporelle générale, Fig. 1). Sélection des vecteurs propres pour réduire leur nombre. Décomposition des variations temporelles des abondances algales avec les vecteurs propres sélectionnés (Fig. II).



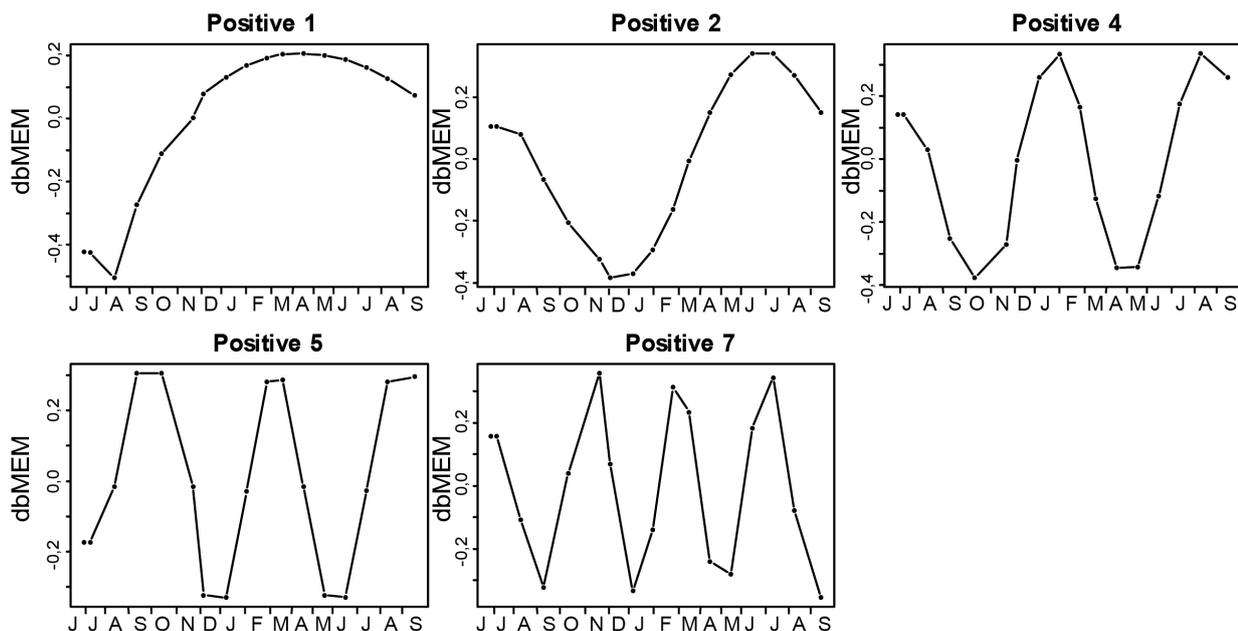


Fig. II : Décomposition temporelle des données d'abondance des producteurs primaires par les cinq vecteurs propres de la dbMEM sélectionnés (sélection « forward ») parmi les sept vecteurs propres ayant un I de Moran positif.



Transformation de certains paramètres environnementaux qualitatifs en valeurs quantitatives pour les utiliser dans les régressions linéaires multiples du chapitre I afin d'expliquer les variations temporelles issues de l'analyse dbMEM:

- moment de la marée = (hauteur d'eau au moment du prélèvement – hauteur d'eau à marée basse) / marnage

Les valeurs du moment de la marée après transformation sont comprises entre 0 et 1 avec le 0 pour la marée basse et le 1 pour la marée haute.

- origine du vent : placé sur un cercle trigonométrique avec le nord correspondant à 0 (en radian), le nord-est à $\pi/4$, l'est à $\pi/2$, le sud-est à $3\pi/4$, le sud à π , le sud-ouest à $5\pi/4$, l'ouest à $3\pi/2$ et le nord-ouest à $7\pi/4$. Il a ensuite été codé en deux composantes : l'une pour l'orientation nord-sud et l'autre pour l'orientation est-ouest. Le sinus de l'angle (en radian), défini précédemment, traduit l'orientation du vent dans la composante est-ouest (-1 pour l'ouest, 1 pour l'est et 0 pour des vents d'origine du nord ou du sud), tandis que le cosinus de l'angle le traduit dans la composante nord-sud (-1 pour le sud, 1 pour le nord et 0 pour des vents d'origine est-ouest).

Annexe B : comparaison des modèles de correction des $\delta^{13}\text{C}$ des glandes digestives

Le rapport C/N est fortement corrélé au $\delta^{13}\text{C}$ des glandes digestives (notamment pour le pétoncle noir, Fig. III). Le rapport reflète la quantité de lipides contenue dans les organes. Ces lipides peuvent influencer le $\delta^{13}\text{C}$. Au vu de ces résultats, il a été nécessaire de corriger les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des glandes digestives des pétoncles noirs et des moules.

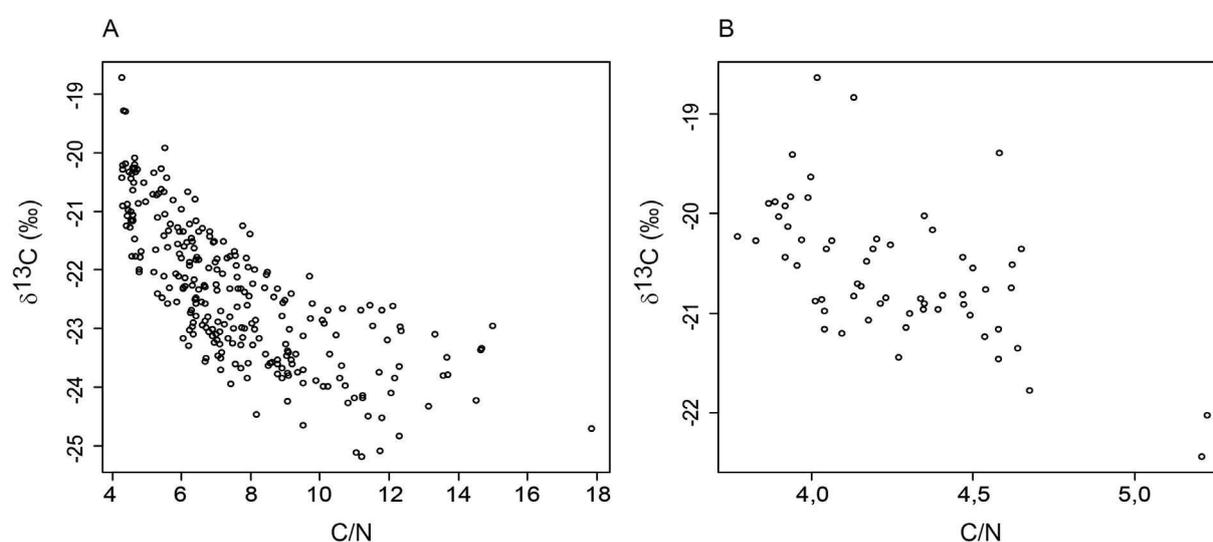


Fig. III : $\delta^{13}\text{C}$ en fonction du rapport C/N dans les glandes digestives des pétoncles noirs (A) et des moules (B).

Différents modèles de correction existent : McConnaughey et McRoy (1979), Richard (2005) et Post et al. (2007). McConnaughey et McRoy (1979) et Post et al. (2007) utilisent des équations généralistes, construites sur des organismes terrestres ou marins. L'équation de Richard (2005) a été élaborée sur des données de glandes digestives de coquille Saint-Jacques. Un pourcentage de lipides dans la glande digestive a été calculé pour chaque modèle et les résultats ont été comparés avec des données de la littérature.

Modèle de McConnaughey et McRoy (1979) :

$$\% \text{lipide} = 93 / (1 + (0,246 * \text{C/N} - 0,775)^{-1})$$

Modèle de Post et al. (2007) :

$$\% \text{lipide} = -20,54 + 7,24 * C/N$$

Modèle de Richard (2005) :

$$\% \text{lipide} = 30,31 * \ln(C/N) - 38,25$$

Après calcul, les modèles de McConnaughey et McRoy (1979) et de Post et al. (2007) indiquent un pourcentage de lipides dans la glande digestive des pétoncles noirs en moyenne (\pm écart type) de $46,1 \pm 12,4$ % et de $35,7 \pm 18,1$ %, respectivement (Fig. IV). Avec le modèle de Richard (2005), on obtient un pourcentage de lipides pour le pétoncle noir de $22,4 \pm 9,3$ %. Dans la littérature, il a été montré que les tissus somatiques des pétoncles noirs contiennent entre 6 et 10 % de lipides avec un maximum de 15 % pour la gonade (Shafee (1981). Les deux premiers modèles surestiment très largement le pourcentage de lipides contenu dans la glande digestive. Pour les moules, le pourcentage de lipides dans les glandes digestives de moules en milieu naturel est compris entre 2 et 31,8 % (Hawkins et al. 1985 ; Martínez-Pita et al. 2012). Les pourcentages des lipides obtenus avec les trois modèles sont dans cette gamme de valeur (Fig. IV). Cependant, les valeurs sont les plus basses avec le modèle de Richard (2005) et semblent plus réalistes.

Au vu de ces résultats, il a été décidé d'utiliser le modèle de Richard (2005) pour corriger les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des glandes digestives des pétoncles noirs et des moules. L'équation utilisée est la suivante :

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{corrigé}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{mesuré}} - 0,0515 \times (- \% \text{ lipides})$$

La différence entre le $\delta^{13}\text{C}_{\text{corrigé}}$ et le $\delta^{13}\text{C}_{\text{mesuré}}$ pour la glande digestive des pétoncles noirs est en moyenne de $1,2 \pm 0,5$ ‰, et elle est de $0,3 \pm 0,1$ ‰ pour la glande digestive des moules.

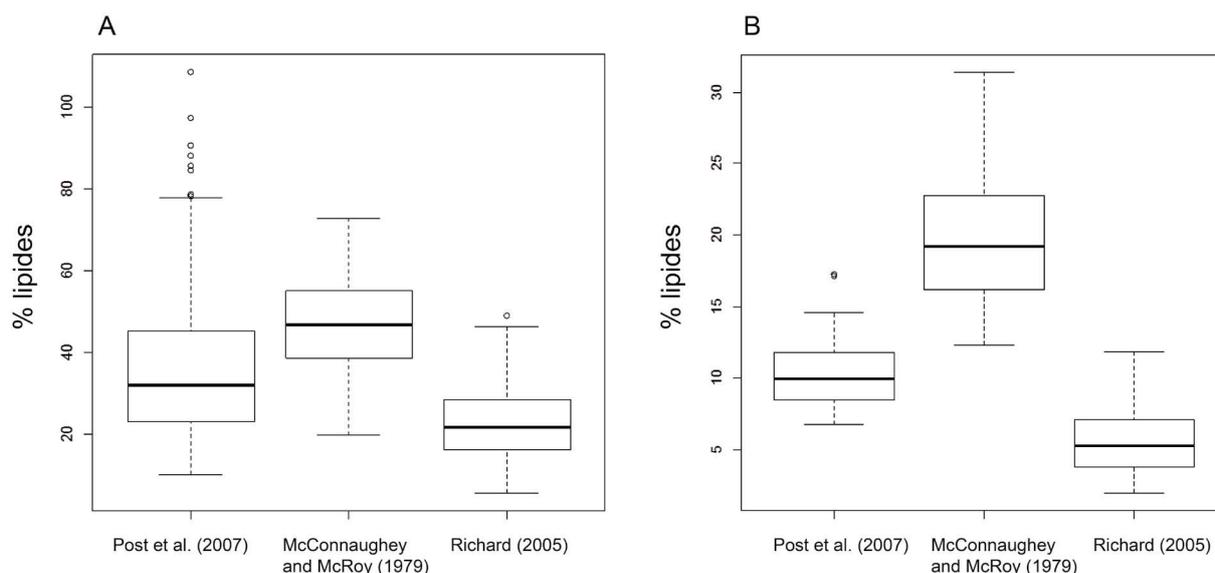


Fig. IV : Pourcentages de lipides dans les glandes digestives des pétoncles noirs (A) et des moules (B) calculés par les différents modèles.

Références :

- Hawkins, A., Salkeld, P., Bayne, B., Gnaiger, E. et Lowe, D. 1985. Feeding and resource allocation in the mussel *Mytilus edulis*: Evidence for time-averaged optimization. *Marine ecology progress series Oldendorf* 20 (3): 273-287.
- Martínez-Pita, I., Sánchez-Lazo, C., Ruíz-Jarabo, I., Herrera, M. et Mancera, J. M. 2012. Biochemical composition, lipid classes, fatty acids and sexual hormones in the mussel *Mytilus galloprovincialis* from cultivated populations in south Spain. *Aquaculture* 358: 274-283.
- McConnaughey, T. et McRoy, C. 1979. Food-web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. *Marine Biology* 53 (3): 257-262.
- Post, D. M., Layman, C. A., Arrington, D. A., Takimoto, G., Quattrochi, J. et Montana, C. G. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152 (1): 179-189.
- Richard, J. 2005. *Crepidula fornicata*: un modèle biologique pour l'étude du rôle de la variabilité des caractères phénotypiques (reproduction, croissance et nutrition) sur les processus de colonisation en milieu marin. Thèse. Université de Genève - Université de Bretagne Occidentale, Genève - Brest.
- Shafee, M. S. 1981. Seasonal-changes in the biochemical-composition and calorific content of the black scallop *Chlamys varia* (L) from lanveoc, bay of brest. *Oceanologica Acta* 4 (3): 331-341.

Annexe C: photographies des coquilles d'ormeau

Algues vertes

Ulva sp. 1 (1)



Ulva sp. 1 (2)



Ulva sp. 1 (3)



Ulva sp. 1 (4)



Ulva sp. 1 (5)



Ulva sp. 2 (1)



Ulva sp. 2 (2)



Ulva sp. 2 (3)



Ulva sp. 2 (4)



Ulva sp. 2 (5)



Algues brunes

Laminaria digitata (1)



Laminaria digitata (2)



Laminaria digitata (3)



Laminaria digitata (4)



Laminaria digitata (5)



Laminaria hyperborea
(1)



Laminaria hyperborea
(2)



Laminaria hyperborea
(3)



Laminaria hyperborea
(4)



Laminaria hyperborea
(5)



Saccharina sp. (1)



Saccharina sp. (2)



Saccharina sp. (3)



Saccharina sp. (4)



Saccharina sp. (5)



Algues rouges

Palmaria palmata (1)



Palmaria palmata (2)



Palmaria palmata (3)



Palmaria palmata (4)



Palmaria palmata (5)



Gracilaria sp. (1)



Gracilaria sp. (2)



Gracilaria sp. (3)



Gracilaria sp. (4)



Gracilaria sp. (5)



Juveniles



Milieu naturel

Rade de Brest (1)



Rade de Brest (2)



Rade de Brest (3)



Molène (1)



Molène (2)



Molène (3)



Plouguerneau



Annexe D: publication sur la relation trophique entre les producteurs primaires et l'huître creuse le long d'un gradient estuarien sur des zones intertidales rocheuses.

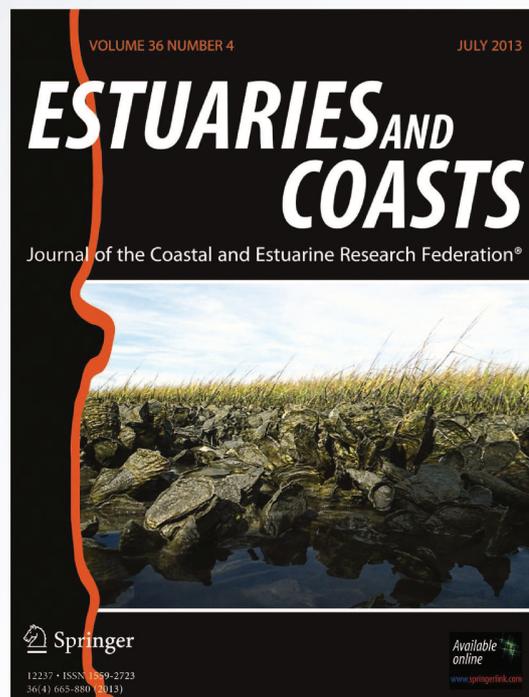
Spatial Variability of Stable Isotope Ratios in Oysters (Crassostrea gigas) and Primary Producers Along an Estuarine Gradient (Bay of Brest, France)

Violette Marchais, Gauthier Schaal, Jacques Grall, Anne Lorrain, Caroline Nerot, Pierre Richard & Laurent Chauvaud

Estuaries and Coasts
Journal of the Coastal and Estuarine
Research Federation

ISSN 1559-2723
Volume 36
Number 4

Estuaries and Coasts (2013) 36:808-819
DOI 10.1007/s12237-012-9584-x



 Springer

Spatial Variability of Stable Isotope Ratios in Oysters (*Crassostrea gigas*) and Primary Producers Along an Estuarine Gradient (Bay of Brest, France)

Violette Marchais · Gauthier Schaal · Jacques Grall ·
Anne Lorrain · Caroline Nerot · Pierre Richard ·
Laurent Chauvaud

Received: 5 June 2012 / Revised: 21 December 2012 / Accepted: 21 December 2012 / Published online: 15 January 2013
© Coastal and Estuarine Research Federation 2013

Abstract This study aimed at characterizing the diet of the oyster *Crassostrea gigas* along an estuarine gradient in the Bay of Brest (France), through stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) measurements in primary producers and wild oysters. The contribution of different potential food sources to the diet of *C. gigas* was estimated at high spatial resolution (over a gradient of 40 km with samplings every 2 km) to identify ecological transition zones and highlighted the dominance of resuspended biofilm in oysters diet. Although the different primary producers did not display any obvious pattern along the estuarine gradient, the stable isotope signatures of *C. gigas* differed among estuarine, inner Bay, and open sea sites. In particular, a striking ^{15}N depletion pattern was found along the gradient which allowed to identify seven homogeneous groups. Moreover, some unexpected values found at two stations within the estuary revealed localized anthropogenic disturbances. Overall, our results suggest that suspension feeders might be better indicators of ecosystem functioning than primary producers and reflect the different ecological processes occurring along estuarine gradients, including localized anthropogenic inputs.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s12237-012-9584-x) contains supplementary material, which is available to authorized users.

V. Marchais (✉) · G. Schaal · A. Lorrain · C. Nerot · L. Chauvaud
UMR 6539, LEMAR, Institut Universitaire Européen de la Mer,
Place Nicolas Copernic,
29280 Plouzané, France
e-mail: violette.marchais@univ-brest.fr

J. Grall
UMS 3113, UBO, Observatoire du domaine côtier,
Place Nicolas Copernic,
29280 Plouzané, France

P. Richard
UMR 6250, LIENSs, Université de la Rochelle, Bât. Marie Curie,
rue Paul-Emile Victor,
17000 La Rochelle, France

We suggest that the usefulness of suspension feeders as indicators of ecosystem functional typology lies in the dominance of benthic material in their diet, which results in locally occurring processes being reflected in oysters' stable isotope ratios.

Keywords Biofilm · Carbon · Nitrogen · Food web · Estuary · Bay of Brest

Introduction

Coastal environments are extremely productive ecosystems that receive nutrients of both terrestrial and marine origin and host high animal biomasses (Mann 1982). The use of coastal benthic invertebrates to infer different aspects of ecosystem functioning has been developed recently (Deegan and Garritt 1997; Lefebvre et al. 2009a). In particular, suspension feeders are usually considered as good indicators of ecosystem functioning (Lefebvre et al. 2009a), because as primary consumers, they directly reflect ecological processes occurring at the lowest levels of food webs.

Several authors have used stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) in suspension feeders as markers of ecological processes occurring along estuarine gradients (Hughes and Sherr 1983; Riera and Richard 1996; Deegan and Garritt 1997). Because stable isotopes usually strongly differ among primary producers of freshwater, estuarine, and marine origin (Currin et al. 1995), and are time-integrated markers in macroinvertebrates, they allow to track the relative influence of different sources to the diet of suspension feeders. $\delta^{13}\text{C}$ is typically variable among different primary producers and is therefore often used as an indicator of basal food sources (Riera and Richard 1996), whereas $\delta^{15}\text{N}$ is usually indicative of consumers trophic level (Post 2002) but can also be used to infer food sources assimilated by primary consumers (Riera 1998). Moreover, anthropogenic

activities along the coast and in catchments often result in ^{15}N -enriched stable isotope ratios in producers and consumers (Costanzo et al. 2001). $\delta^{15}\text{N}$ can therefore also be used as a marker of anthropogenic influence on natural communities.

The Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, has been introduced in France in the 1970s for aquaculture (Mann 1982) and is now a common component of rocky shore communities along the coastline of Brittany (Lejart 2009). Previous stable isotope studies have shown that this species is a good tracer of temporal and spatial variations of organic matter sources (Malet 2005; Lefebvre et al. 2009a). In particular, *C. gigas* has been used to infer spatial variability occurring in the trophic functioning of estuarine systems (Riera and Richard 1996; Riera et al. 2000; Lefebvre et al. 2009a). For instance, the contribution of terrestrial material to the diet of oysters inhabiting upper estuarine zones of the Charente river estuary (French Atlantic coast) has been highlighted by Riera and Richard (1996). High anthropogenic inputs on estuarine food webs have also been reported to result in ^{15}N -enriched stable isotope ratios in the community inhabiting the Westerschelde (Netherlands) (Riera et al. 2000). Lefebvre et al. (2009a) concluded that oysters could be used as indicators of coastal typology, due to the plasticity of their diet (Riera 2009) and their capacity to withstand highly variable environmental conditions (Le Berre et al. 2009). Moreover, suspension feeders stable isotope ratios display a relative temporal stability (muscle $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ varied seasonally of 1‰ (Lorrain et al. 2002) in the Bay of Brest, although higher variability (up to 3‰) has been observed for other ecosystems (Fertig et al. 2010)), which is an advantage compared to particulate organic matter (POM)-based indicators, which can experience highly chaotic variability (values differed by more than 6‰ (Savoye 2001)). However, in order to fully understand ecological transitions occurring along estuarine gradients, studies involving high-resolution sampling are necessary. Up to now, these studies are quite scarce (Fertig et al. 2009); there is therefore a need for such studies to assess the usefulness of suspension feeders as natural markers for functional ecosystem typology (sensu Lefebvre et al. 2009a).

This study aimed to determine the diet of the oyster *C. gigas* at high spatial resolution along a 40-km gradient in an estuarine bay (Bay of Brest, France). To identify the functional transition zones as well as the extent of terrestrial (including anthropogenic) influence, we measured stable isotope values of the intertidal suspension feeder *C. gigas*, together with the stable isotope ratios of the potential food sources (suspended particular organic matter, biofilm, and macroalgae) along an estuarine gradient from upstream to marine conditions. The objectives of this study were to evaluate along this gradient (1) the relative contributions of benthic vs. pelagic sources, (2) terrestrial vs. marine

influences on this semi-enclosed ecosystem, and (3) the ability of stable isotopes to reveal potentially localized anthropogenic inputs to coastal environments.

Material and Methods

Sampling Sites

The Bay of Brest (Brittany, France) is a shallow semi-enclosed 180 km² embayment connected to oceanic water (Iroise Sea) by a narrow (1.8 km of wide) and deep (40 m) channel (Le Pape 1996). Strong tidal currents (5 knots in the channel and 2.5 knots inside the Bay) allow exchange of waters between the Bay and the Iroise Sea. Forty percent of the bay is renewed at each tide cycle through the channel (Le Pape et al. 1996). The shallowness of the bay and the water mixing induced by tidal currents prevent the ecosystem from vertical stratification and nutrient accumulation, and therefore limit eutrophication of the system (Le Pape et al. 1996). Nutrients input from the Elorn River are nevertheless important and have been estimated of 550 μmolL^{-1} year⁻¹ on average since the early 2000s (Bretagne environnement 2009). In the intertidal zone, substrates are dominated by rocky shore whereas sediments in subtidal zone range from muds to coarse gravel and maerl beds depending on local hydrodynamics conditions (Grall et al. 1996).

Sampling

Sampling was performed at 19 stations along an estuarine gradient, from the Elorn River estuary down to Le Conquet (Fig. 1) in November 2009 at low tide. At each station, five living adult oysters (*C. gigas*) (size ranging from 50 to 100 mm) were collected around low tide in the mediolittoral zone and frozen ($-20\text{ }^{\circ}\text{C}$) until dissection. Adductor muscles were then dissected and frozen until further processing.

The most abundant macroalgae (*Fucus* spp., *Ascophyllum nodosum*, *Himantalia elongata*, *Bifurcaria bifurcata*, *Ulva* spp., *Vertebrata lanosa*, *Mastocarpus stellatus*, *Osmundea pinnatifida*, *Chondrus crispus*, *Palmaria palmata*, *Calliblepharis jubata*, *Lomentaria articulata*, *Dilsea carnosa*, *Gelidium* sp.) were also collected for stable isotope analysis. Their apex part was briefly washed with distilled water to remove epiphytes, and they were stored frozen ($-20\text{ }^{\circ}\text{C}$) until further processing. For suspended particulate organic matter (SPOM) sampling, water samples were also collected at each station, prefiltered on 63 μm to remove zooplankton and large particles, and then filtered (volume depending on particle concentration) on precombusted (450 $^{\circ}\text{C}$, 4 h) GF/F filters. Biofilm was sampled by gently brushing the rocks with a toothbrush, which was then resuspended in filtered (0.7 μm) seawater. This operation is

Fig. 1 Localization of sampling stations along the estuarine gradient in the Bay of Brest (48°10'–48°25'N, 4°10'–4°35'W). Station 1 was used as a reference to measure distances in the estuarine/open sea gradient



renewed several times for each station. Water-containing biofilm was then filtered following the SPOM protocol.

A total of 89 oysters, as well as 46 SPOM, 19 biofilm, and 83 macroalgae samples were analyzed for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ during this study (see table in [Electronic supplementary material](#) with values of oysters and sources at each station).

Isotopic Analysis

Oyster muscles and macroalgae were freeze-dried and ground into powder. Three hundred micrograms (oysters) and 1 mg (macroalgae) were then weighed in tin capsules. Biofilm and SPOM filters were dried (60 °C, 12 h), decarbonated 4 h with HCl vapors (Lorrain et al. 2003), and dried again overnight. The colored matter of filters (SPOM and biofilm) was then scraped with a clean scalpel and introduced in tin cups.

Samples were analyzed using an elemental analyzer (Flash EA 1112, Thermo Scientific, Milan, Italy) coupled to an isotope ratio mass spectrometer (Delta V Advantage with a ConFlo IV interface, Thermo Scientific, Bremen, Germany). Results are expressed in the δ unit notation as deviations from standards (Vienna Pee Dee Belemnite for $\delta^{13}\text{C}$ and N_2 in air for $\delta^{15}\text{N}$) following the formula: $\delta^{13}\text{C}$ or $\delta^{15}\text{N} = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 10^3$, where R is $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Reference gas calibration was done using reference materials (USGS-24, IAEA-CH6, IAEA-600 for carbon;

IAEA-N1, IAEA-N2, IAEA-N3, IAEA-600 for nitrogen). Analytical precision based on isotope values of the acetanilide (Thermo Scientific) used to estimate C and N content for each sample series was $<0.1\%$ both for carbon and nitrogen. Values are mean \pm S.D.

Data Analysis

All statistical analyses were performed under the R software (R development Core Team 2005). Normal distribution of data and homogeneity of variances were checked using Shapiro–Wilk tests and Bartlett tests. When these tests were nonsignificant, one-factor ANOVAs were conducted (one-way test if the homoscedasticity is invalid). Otherwise, Kruskal–Wallis tests were used. If differences were highlighted, a pairwise test was conducted with Holm method.

A hierarchical clustering was realized on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of oyster muscles, using Euclidean dissimilarity and Ward's minimum variance method. Obtained groups significance had been tested by an analysis of similarity (ANOSIM) with Euclidean distances.

The composition of SPOM at each site, as well as the contribution of the different food sources to the diet of *C. gigas* was estimated using Stable Isotope Analysis with R (SIAR; Parnell et al. 2010) using Bayesian inference. This model is the currently considered as more relevant than traditional linear mixing models (e.g., Isosource, Phillips and Gregg 2003) to characterize the diet of consumers

because it incorporates the variability in the stable isotope ratios of both sources and consumers, as well as in the isotopic fractionation (Parnell et al. 2010). For SIAR modeling, we considered different isotopic fractionations, to cope with the inherent variability of this factor: (1) the isotopic fractionation determined by Dubois et al. (2007a) for the whole body of *C. gigas* ($\Delta\delta^{13}\text{C}=1.9\pm 0.2\text{‰}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N}=3.8\pm 0.2\text{‰}$), (2) the fractionation from Lefebvre et al. (2009a) ($\Delta\delta^{13}\text{C}=2.9\pm 0.5\text{‰}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N}=4.7\pm 0.5\text{‰}$), and (3) the fractionation of Dubois et al. (2007a) corrected by the muscle-to-whole body factor of Yokoyama et al. (2008) ($\Delta\delta^{13}\text{C}=2.3\pm 0.2\text{‰}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N}=7.1\pm 0.2\text{‰}$). Because SPOM sampled at each station is a heterogeneous pool that already includes terrestrial POM, marine phytoplankton, macroalgae detritus, and resuspended benthic biofilm, it has not been considered as a potential contributor when modeling the diet of *C. gigas*. We considered only pure food sources: benthic biofilm and macroalgae that were collected on each site, as well as terrestrial POM (TPOM) and marine POM (MPOM). Macroalgae were regarded as the average of the stable isotope ratios measured for the three to seven dominant species (see table in Electronic supplementary material). TPOM was considered as the average of measurements carried out in 2008 and 2009 (Nérot 2011) in Landerneau, which is the upper limit of tides influence in the Elorn river ($\delta^{13}\text{C}=-27.5\pm 1.2\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N}=5.9\pm 2.0\text{‰}$). MPOM was considered as the average of different measurements carried out in 2008 and 2009 in the Iroise Sea that displayed C/N ratios comprised between 6 and 8, indicative of phytoplankton dominance (Savoye 2001) ($\delta^{13}\text{C}=-23.1\pm 0.9\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N}=5.7\pm 1.1\text{‰}$).

Results

Isotopic Ratios of Oyster Muscles

Along the gradient, the $\delta^{13}\text{C}$ of oysters ranged from -18.2‰ (station 6) to -17‰ (station 12) (Fig. 2). Although no significant pattern could be highlighted, estuarine and open sea sites displayed values around -17.5‰ , while inner bay sites were slightly ^{13}C enriched, around -17‰ . Two estuarine stations (5 and 6) displayed the lowest $\delta^{13}\text{C}$, below -18‰ . For $\delta^{15}\text{N}$, a decreasing pattern was observed along the gradient, from values around 12‰ in the upstream estuary, down to less than 10‰ at le Conquet (station 19). The hierarchical clustering performed on the stable isotope ratios of oysters identified two main groups (Fig. 3) that corresponded to estuarine (stations 1 to 9) and open sea stations (stations 10 to 19). Seven significant (ANOSIM, $R=0.998$, $p<0.001$) subgroups could also be identified: upstream estuary, middle estuary, downstream estuary, inner bay, channel, outside bay, and station 18. Sampling stations were

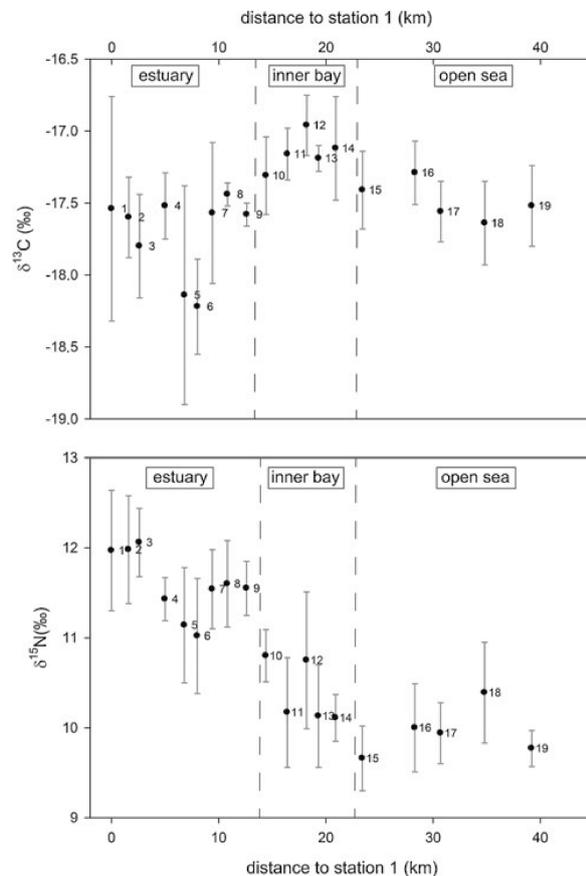


Fig. 2 $\delta^{13}\text{C}$ (upper panel) and $\delta^{15}\text{N}$ (lower panel) ($\pm\text{SD}$) of oyster muscles at each station expressed in terms of distance to station 1

aggregated according to this grouping for further analysis. The $\delta^{15}\text{N}$ of oysters was significantly correlated to biofilm's $\delta^{15}\text{N}$ ($R^2=0.73$; $p<0.01$) (Table 1). This was not the case, however, for $\delta^{13}\text{C}$, nor for any of the other sources (neither for $\delta^{13}\text{C}$ nor for $\delta^{15}\text{N}$) (see Table 1).

Isotopic Ratios of Food Sources

In spite of high variability along the gradient, no decreasing or increasing trend could be identified in the stable isotope ratios of SPOM (Fig. 4). No statistically significant difference was found for $\delta^{15}\text{N}$ (between 6.8 and 7.7‰) (Table 2), and although some differences were observed for $\delta^{13}\text{C}$ (see Table 2), they were mostly due to middle estuary stations (i.e., stations 5 and 6) that displayed ^{13}C -enriched values. Upstream sites were slightly ^{13}C depleted compared to other sites (-23.1‰ compared to $\delta^{13}\text{C}$ ranging from -22.3 to -20.5‰ for other groups). Biofilm $\delta^{13}\text{C}$ did not vary significantly (ranging from -21.9 to -18.6‰ with strong intra-zone variability). Besides, a clear ^{15}N depletion gradient was observed along the gradient, with values close to 9‰

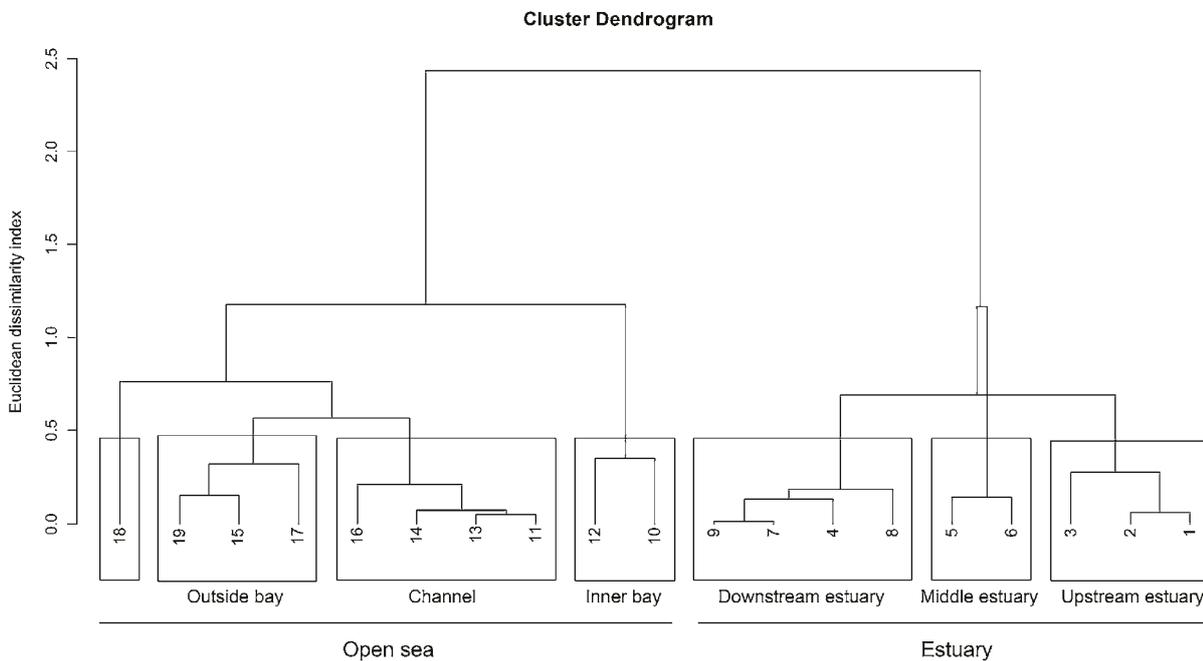


Fig. 3 Hierarchical clustering (Euclidean dissimilarity) based on stable isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of oysters muscles for the 19 stations. Analysis of similarities (ANOSIM) indicated that the seven groups are significantly different ($R=0.896$ and $p<0.001$)

in the upstream estuary and close to 6‰ outside the bay (see Table 2 and Fig. 4). For macroalgae as well, no trend could be highlighted along the estuarine gradient, neither for $\delta^{13}\text{C}$ nor for $\delta^{15}\text{N}$.

Contribution of Each Food Source

All along the gradient, benthic biofilm was the dominant contributor to the diet of *C. gigas* (Fig. 5), its average contribution ranging from 47 to 85 %. In the middle estuary, the diet of oysters was more balanced, biofilm, MPOM, and macroalgae displaying quite similar contributions. The contribution of macroalgae ranged from 9 % (channel) to 33 % (upper estuary) and MPOM contributed between 4 and 35 %. The contribution of TPOM was negligible all along the gradient, even for upper estuary sites.

Table 1 Linear regressions between stable isotope ratios of oyster muscles and food sources. $n=19$ for each regression

Sources	$\delta^{13}\text{C}$ of oyster			$\delta^{15}\text{N}$ of oyster		
		R^2	p		R^2	p
Biofilm	$\delta^{13}\text{C}$	0.05	0.39	$\delta^{15}\text{N}$	0.73	<0.01
SPOM	$\delta^{13}\text{C}$	0.01	0.34	$\delta^{15}\text{N}$	0.02	0.61
Macroalgae	$\delta^{13}\text{C}$	0.03	0.48	$\delta^{15}\text{N}$	0.01	0.86

Bold value indicates significant differences

The sensibility analysis showed little variation among the different fractionation factors considered (Table 3). The contribution of biofilm was always higher than 40 %, and the contribution of TPOM stayed negligible. Most of the variability induced by the different factors considered concerned macroalgae and MPOM contribution in the estuarine area. The importance of MPOM was higher for this area considering the factors of Lefebvre et al. (2009a), while macroalgae were estimated to contribute more the diet of *C. gigas* using the factors of Dubois et al. (2007a) corrected by Yokoyama et al. (2008).

Discussion

Primary Producers

Most of stable isotope ratios measured on primary producers in this study fell into the range commonly reported for SPOM, macroalgae, and biofilm along the French Atlantic coast (Riera and Richard 1996; Schaal et al. 2010b). Surprisingly, none of the sources sampled reflected the commonly observed ^{13}C enrichment pattern along the estuarine gradient. Due to the predominance of ^{13}C -depleted C3 plants in catchments, freshwater and upstream estuary primary producers usually display low $\delta^{13}\text{C}$ values (Peterson and Fry 1987). Although measurement carried out upstream the Elorn River showed characteristic $\delta^{13}\text{C}$ ($-27.5.3\pm 1.2\text{‰}$,

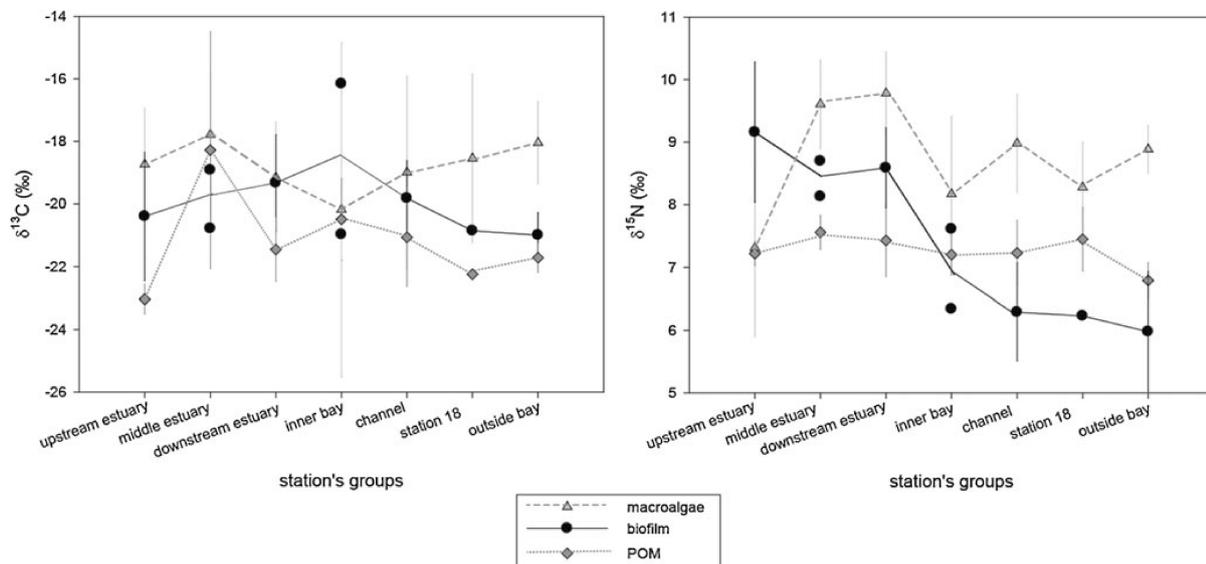


Fig. 4 $\delta^{13}\text{C}$ (left) and $\delta^{15}\text{N}$ (right) ($\pm\text{SD}$) of potential food sources (macroalgae, SPOM, and biofilm) along the estuarine gradient

Nérot 2011), this was not observed in other sampling stations of the estuary. For upper estuary sites, TPOM contribution to the SPOM reached 22 % (see [Electronic supplementary material](#)) but was already negligible at mid-estuary sites and all along the gradient. Tidal flushing (40 % of the Bay is renewed at each tidal cycle (Le Pape et al. 1996)) is likely to play an important role in the immediate dilution of ^{13}C -depleted freshwater in the estuary, hence limiting the effects of terrestrial nutrients and pollutants brought to the estuary and the bay by rivers. Similar results were reported by York et al. (2007). They suggested that phytoplankton that acquired its isotopic signature upstream maintained it while its downstream transport, thereby masking any isotopic gradient along estuaries. This explanation is however unlikely to be relevant to the Elorn River estuarine system because the stable isotope ratios measured for phytoplankton are not characteristic of upper estuarine systems

Table 2 Results of Kruskal–Wallis tests on food sources data and seven groups of station

	H	<i>p</i>
$\delta^{13}\text{C}$		
Groups of station \times $\delta^{13}\text{C}$ of macroalgae	2.3147	0.8886
Groups of station \times $\delta^{13}\text{C}$ of biofilm	5.2053	0.5178
Groups of station \times $\delta^{13}\text{C}$ of POM	28.4824	<0.01
$\delta^{15}\text{N}$		
Groups of station \times $\delta^{15}\text{N}$ of macroalgae	23.3049	<0.01
Groups of station \times $\delta^{15}\text{N}$ of biofilm	15.4833	<0.05
Groups of station \times $\delta^{15}\text{N}$ of POM	11.6830	0.0694

Bold values indicate significant differences

and the tidal flow results in strong mixing of waters in the estuary during high tide. The absence of estuarine signal in macroalgae, neither for carbon nor for nitrogen, seems to contradict some studies that found that macroalgae were good indicators of anthropogenic inputs (Costanzo et al. 2001) and could also be explained by the importance of tidal flow. Fertig et al. (2009) found that stable isotopes in macroalgae failed to identify fine-scale pattern, which supports our finding. Contrarily to other food sources, biofilm displayed a marked ^{15}N depletion pattern along the estuarine gradient. $\delta^{15}\text{N}$ of biofilm values in the estuary were similar to those measured by Costanzo et al. (2001) probably indicating some influence of wastewater originating from human activities ($\delta^{15}\text{N}$ between 7 and 9‰). The same values (around 8‰) have been reported for epilithic biofilm within the harbor of Brest, on a site strongly impacted by human-derived inputs (Schaal et al. 2010b). The catchment of the Elorn River is characterized by intensive pig, cattle, and poultry farming, as well as vegetables production (Grall and Glémarec 1997) that produces wastes that are transferred to coastal ecosystems through riverine discharge. Yet, out of the three primary producers sampled, only epilithic benthic biofilms reflected the typical ^{15}N depletion pattern along the estuary. Although some resuspension occurs with upcoming flow (Takai et al. 2004), benthic biofilms are not entirely exported, contrarily to SPOM, that is almost entirely renewed at each tide cycle. Hence, benthic biofilms are more likely to integrate terrestrial nutrients brought from the catchment by rivers. Moreover, because biofilms are mainly constituted of unicellular organisms (i.e., bacteria, diatoms), their turnover is likely to be higher than macroalgae. Riverine inputs are typically episodic,

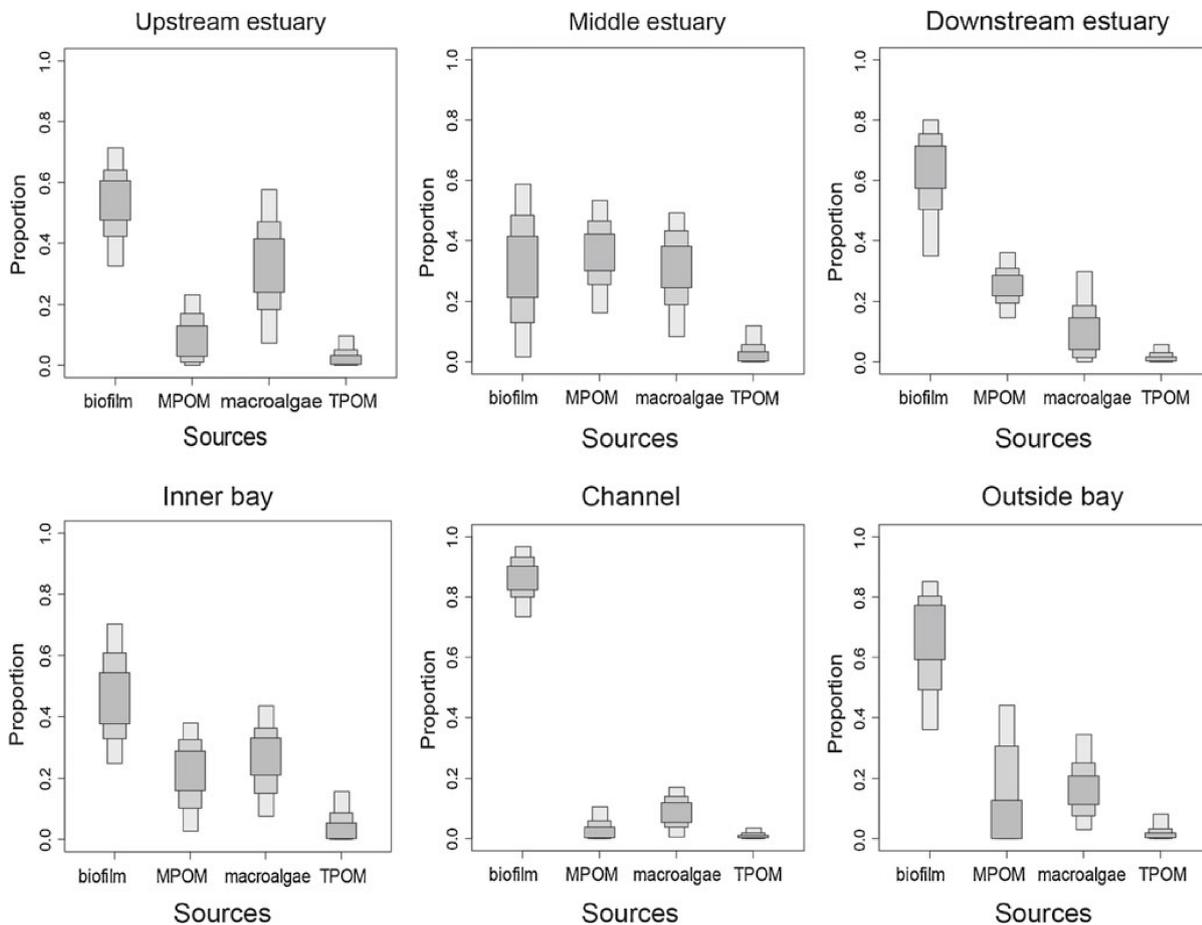


Fig. 5 Results of Stable Isotope Analysis with R (SIAR) oysters diet modeling along the estuarine gradient. Station 18 was excluded of this analysis because of the lack of sufficient data for this station. Confidence intervals are 95 % (in dark gray), 75 % (in medium gray), and

50 % (in light gray). MPOM marine particular organic matter, TPOM terrestrial particular organic matter (see section “Data analysis” in material and methods for more details on how values were calculated)

depending on rain events. We can therefore hypothesize that the absence of terrestrial signal in macroalgae is due to the fact that they integrate nutrients over a time scale that buffers the effects of episodic nutrient pulses on their stable isotope ratios. The absence of clear $\delta^{13}\text{C}$ pattern in any source is surprising because ^{15}N depletion pattern observed in benthic biofilms suggests that riverine inputs are assimilated in benthic primary producers. The amount of nitrates brought to the Bay of Brest by the Elorn River is extremely high (around $550 \mu\text{molL}^{-1}\text{year}^{-1}$, Bretagne Environnement 2009). In comparison, larger rivers, such as the Potomac River (USA) or the Zaire River (Democratic Republic of Congo) release respectively 110 and $8 \mu\text{molL}^{-1}\text{year}^{-1}$ to their nearby coastal environment (Rajagopal 1997). Consequently, although to global freshwater inflow to the Bay of Brest is low ($176.10^6\text{m}^3\text{year}^{-1}$), it is still affecting primary producers $\delta^{15}\text{N}$. In contrast, lower dissolved inorganic

carbon concentrations brought by the river do not result in significant $\delta^{13}\text{C}$ pattern. Stable isotope measurements carried out on dissolved organic matter would help answer this question. Overall, these results suggest that, among co-occurring estuarine primary producers, epilithic benthic biofilms are the best indicators of terrestrial inputs in the Bay of Brest.

Composition of *C. gigas* Diet

Isotopic ratios measured for oysters were consistent with previous studies carried out on estuarine systems along the French Atlantic coast (Riera and Richard 1996; Riera 1998; Lefebvre et al. 2009a). Similarly to what was observed for the different primary producers, the typical ^{13}C -enrichment gradient was not found in *C. gigas* (Fig. 4), supporting the finding that particulate organic matter inputs from the Elorn

Table 3 Estimates of food sources contribution to oysters diet using different trophic-step fractionation values

Groups	Ref.	Contribution (%)			
		Biofilm	MPOM	Macroalgae	TPOM
Upstream estuary	(1)	52	11	33	4
	(2)	32	30	34	4
	(3)	5	28	64	4
Middle estuary	(1)	30	36	30	4
	(2)	28	50	17	5
	(3)	36	28	29	7
Downstream estuary	(1)	60	25	13	2
	(2)	45	47	6	2
	(3)	52	20	25	3
Inner bay	(1)	47	21	26	6
	(2)	43	43	9	6
	(3)	47	29	17	7
Channel	(1)	86	4	9	1
	(2)	79	16	3	2
	(3)	85	5	8	2
Outside bay	(1)	63	16	18	3
	(2)	82	5	12	1
	(3)	56	7	35	2

(1) Dubois et al. (2007a): $\Delta\delta^{13}\text{C}=1.9\text{‰}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N}=3.8\text{‰}$; (2) Lefebvre et al. (2009a): $\Delta\delta^{13}\text{C}=2.9\text{‰}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N}=4.7\text{‰}$; (3) fractionation values of Dubois et al. (2007a) modified by muscle-to-whole body fractionation (0.4‰ for $\Delta\delta^{13}\text{C}$ and 3.3‰ for $\Delta\delta^{15}\text{N}$) of Yokoyama et al. (2008). $\Delta\delta^{13}\text{C}=2.3\text{‰}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N}=7.1\text{‰}$

River have a low influence on benthic organisms inhabiting the Bay of Brest. Although the $\delta^{13}\text{C}$ variability was quite low along the gradient (excepted for stations 5 and 6, see below), seven different groups could be identified which can be aggregated into two geographic zones (estuary and open sea). For $\delta^{15}\text{N}$, a striking ^{15}N depletion pattern was found along the gradient that correlated with the pattern observed for benthic biofilms (Table 1). Overall, although none of the food sources allowed the identification of the different hydrographic bodies (except for biofilm $\delta^{15}\text{N}$ which differed among the seven groups), the stable isotope ratios measured in oysters did so (Fig. 2). This necessarily raises some questions about the nature of the food assimilated by oysters. Oysters feed within a composite pool of organic suspended material and have been observed in previous studies to assimilate extremely variable dietary sources (Riera and Richard 1996; Schaal et al. 2008; Lefebvre et al. 2009b). The use of isotopic mixing models is extremely sensitive to the choice of end members (Phillips and Gregg 2003). In the case of suspension feeders, although a wide array of food items has been reported to contribute to their diet, they first need to be transferred to the water column to become physically available to these consumers. Hence, SPOM

samples collected on the different study sites are already constituted of a mix of all different “pure” food sources and should not be considered as end members. Here, four potential food sources were considered for SIAR calculations: epilithic benthic biofilms, macroalgae (regarded as the average of locally dominant macroalgae), marine POM (assimilated to pure marine phytoplankton), and terrestrial POM (isotopic signature measured at the upper limit of tidal influence in the Elorn River).

Reliable use of isotopic mixing models requires accurate trophic-step fractionation factors which are unfortunately rarely available for marine consumers. This fractionation is likely to vary according to the tissue analyzed, the environment considered, or the age of the specimen (Vander Zanden and Rasmussen 2001; McCutchan et al. 2003). Here, we used various factors from the literature to estimate the variability induced in the diet estimation by this uncertainty. A low variability was observed among the different fractionation considered; benthic biofilm remained the most important contributor to the diet of *C. gigas* (Table 3). The diet of oysters in the upper estuarine zone differed considering the fractionation of Dubois et al. (2007a) modified according to Yokoyama et al. (2008), through a dominant contribution of macroalgae. Fractionation factors from Lefebvre et al. (2009a) increased the contribution of MPOM, but only for estuarine stations, which is quite unlikely, because phytoplankton is supposed to be less available to suspension feeders in this area than in open sea stations. For other zones, the different fractionations yielded similar results, which support the robustness of our estimations. Consequently, the rest of the analysis is based on Dubois et al. (2007a) factors, which do not significantly differ from those corrected by Yokoyama et al. (2008), and are more likely, for this particular system, than those from Lefebvre et al. (2009a).

Previous studies investigating the diet of *C. gigas* found that SPOM and/or epipelagic benthic biofilms were predominant, their respective contributions depending on the location and/or the season of sampling (Riera and Richard 1996; Kang et al. 1999; Page and Lastra 2003; Piola et al. 2006; Marin-Leal et al. 2008). Surprisingly, in our study, marine SPOM did not contribute significantly to the diet of oysters in any of the 19 stations sampled (Fig. 5). The predominance of benthic biofilms in the diet of *C. gigas*, already suggested by the correlation between biofilms and oysters stable isotope ratios (Table 1), was largely confirmed by SIAR modeling. This is in accordance with the findings of Takai et al. (2004), who concluded that epilithic biofilm was an important trophic resource for wild oysters, due to the importance of epilithic biofilm resuspension with incoming tide flow. Microphytobenthos, which constitutes an important part of benthic biofilms, has long been known to be important for oysters production (Riera and Richard 1996;

Dubois et al. 2007b). On rocky shores, benthic biofilms can be dominated by diatoms and also include bacteria and algal spores embedded in a matrix of extracellular substance (Hawkins et al. 1989). Once resuspended, all these components can easily be assimilated by suspension feeders, which make benthic biofilms a highly nutritive food source. The results of this study are in apparent contradiction with the conclusions of a previous study carried out by Alunno-Bruscia et al. (2011). These authors found that the annual growth of *C. gigas* matched the seasonal variability of phytoplankton biomass in the bay and concluded that they primarily relied on this source for diet. However, in this study, the sources were not identified, and we can therefore hypothesize that benthic diatoms follow the same seasonal trend as phytoplankton because the same factors (i.e., temperature, light, nutrients) drive their productivity. Consequently, oysters assimilating a mix of phytoplankton and microphytobenthos would display the same seasonal pattern as oysters feeding on phytoplankton. Another explanation that could explain the differences between the conclusions of Alunno-Bruscia et al. (2011) and ours is based on the accurate localization of sampling areas within the bay. While our study took place in the northern basin, where hydrodynamics is quite important, the study of Alunno-Bruscia et al. (2011) was carried out on cultivated oysters sampled in the southern basin, where hydrodynamics is more reduced, and resuspension events probably less important.

Apart from the large dominance of benthic biofilms to the diet of *C. gigas*, macroalgae appeared to be a non-negligible component of oysters diet, in particular in upstream and middle estuary. Although remaining secondary dietary items, macroalgae can represent up to 30 % of the diet of oysters in upper and mid-estuary, where the highest biomasses of algae observed (personal observations). These estimations are quite similar with the ones reported by Marin-Leal et al. (2008) for several sites in Normandy. Special care must however be taken in the analysis of macroalgal contribution to the diet of oysters. To quantify the importance of macroalgae in the diet of oysters, we used the stable isotope ratios of fresh macroalgae as a proxy for detritus. Although decomposition can alter the isotopic composition of algae (Hill and McQuaid 2009), most studies have shown that this modification mostly affected nitrogen, in an unpredictable way, and that $\delta^{13}\text{C}$ remained quite stable (Stephenson et al. 1986; Fenton and Ritz 1988; Schaal et al. 2010a). There is therefore of source of uncertainty in the actual contribution of macroalgae because the effects of decomposition on the stable isotope ratios cannot be accurately determined. Macroalgal particles that are ingested by oysters are indeed microscopic because oysters ingest particles within the 2–20 μm range (Barillé et al. 1997) that cannot be efficiently sorted out of the pool of suspended

material for isotopic analysis. We are however confident in the robustness of our diet estimations because the strong correlation between $\delta^{15}\text{N}$ of oysters and biofilms (Table 1) makes unlikely any dominance of macroalgae in the diet of oysters. Moreover, no correlation could be found between stable isotope ratios of oysters and macroalgae at the species level (data not shown). Finally, oysters have been proven to be capable of substantial selectivity when faced a composite pool of organic matter (Harris et al. 2010). Fresh particles (e.g., phytoplankton, benthic diatoms) are known to be of better nutritive value for consumers than decayed macroalgal particles (Hughes and Sherr 1983). It is therefore quite unlikely that macroalgae would make the major part of their diet in an environment where other sources (i.e., microalgae of benthic and pelagic origins) are present and abundant. Based on a single time study, we can hardly integrate our conclusions to a temporal perspective. Some of the patterns found here can indeed be quite seasonal (consumption of macroalgae, low phytoplankton contribution). The consumption of macroalgae has for example been reported to be especially important for suspension feeders during periods of low phytoplankton productivity (Marin-Leal et al. 2008; Grippo et al. 2010). Moreover, our sampling was performed in winter, which does correspond to the lowest abundances of phytoplankton (Chauvaud et al. 2001). Complementary seasonal sampling, in particular during spring, when phytoplankton biomass is maximal, would help understand the seasonal dynamics of oysters trophic ecology along this estuarine gradient. Our study nevertheless depicts benthic biofilm as a key component of the trophic functioning of intertidal rocky shore-associated suspension feeders during autumn in the Bay of Brest.

Atypical Stations: Witnesses of Anthropogenic Influence?

Unexpectedly, ^{13}C -depleted values were obtained for oysters at stations 5 and 6 (middle estuary). The estimation of oysters diet for these stations indicated homogeneous contribution of biofilm, marine POM, and macroalgae (Fig. 5). Although most of the Elorn River southern bank is uninhabited, small groups of houses are located at the vicinity of these two sampling stations (personal observation). Surveys have shown that this area is characterized by high bacteria (*Escherichia coli*) concentrations (up to 2,000 cells/100 mL (IDHESA 2011)) which is much higher than what can be found elsewhere. It could be explained by the lack of connection to sewage treatment plants of most of buildings around there (BMO, city water treatment unit). Bacteria can display extremely wide ranges of $\delta^{13}\text{C}$ (Coffin et al. 1989), which might explain the differences observed between these two stations and the other ones. Indeed, the consumption of bacteria by oysters has recently been supported by fatty acid data by Pernet et al. (2012).

Conclusions

Our results fit a commonly observed pattern of trophic functioning for temperate coastal ecosystems; benthic sources represent the major part of the diet of suspension feeders (Riera and Richard 1996; Page and Lastra 2003; Schaal et al. 2008). The contribution of phytoplankton was low (typically less than 20 %), even on open sea sites. Overall, the diet of *C. gigas* did not vary much along the gradient, the main difference being the contribution of macroalgae detritus. Although oysters are known to be able to select among the different available food sources (Harris et al. 2010), this relative consistency suggests that the availability of food sources remains quite constant all along the gradient and emphasizes the paramount importance of epilithic benthic biofilms for the general functioning of rocky shores in the Bay of Brest. The stability of SPOM composition along the gradient is furthermore confirmed by SIAR runs carried out to estimate the contribution of TPOM, MPOM, macroalgae, and benthic biofilms along the gradient (Electronic supplementary material). Some studies, carried out on cultured oysters, have found contrasted results, phytoplankton being the most important contributor to the diet of oysters (Riera 2007; Lefebvre et al. 2009b). A possible explanation would be that cultivated oysters are usually reared on tables around 1 m above the sediment, which can potentially limit the availability of benthic sources, while wild oysters are directly in contact with the substrate and can therefore readily ingest resuspended sources. Other factors, such as the topology of the coastline (open marine environments vs coastal embayments), have also been proven to affect the reliance of oysters toward benthic vs pelagic sources (Lefebvre et al. 2009b). Special care must therefore be taken before extending the conclusions of this study to other coastal ecosystems.

A good marker of ecosystem functioning must integrate the spatial and temporal variability that occurs naturally as well as be sensitive enough not to buffer small-scale variability. In a recent study, Lefebvre et al. (2009a) suggested that cultivated oysters could be reliable indicators of ecosystem functioning because, as sessile consumers, they are subject to the variations in quality and quantity of the suspended organic matter pool and reflect local differences in the availability of the different food sources. In fact, several studies have used cultivated oysters in the past to infer ecosystem functioning (Piola et al. 2006; Marin-Leal et al. 2008; Lefebvre et al. 2009b), and few have used wild oysters (but see (Riera and Richard 1996; Fertig et al. 2009)). Our results suggest that wild oysters might better reflect benthic processes than cultivated because their reliance toward benthic sources seems to be higher, due to closer relationship with the substrate.

In macrotidal ecosystems, strong tidal currents result in spatial homogenization of waters, and it could be expected

that suspension feeders' stable isotope ratios would provide few information on small-scale variability of ecosystem functioning. Our results show that this is not the case and that even at relatively small scale, the use of oysters allows identifying different geographical entities, and localized anthropogenic disturbances. Because, as revealed in our results, oysters in the Bay of Brest mainly feed on benthic sources (i.e., epilithic benthic biofilms and macroalgae), they reflect local processes occurring in the different rocky shore zones of the bay, making them particularly relevant as functional typology indicators.

In the present study, we only analyzed adductor muscles, which proved to be suitable to reflect the variability of ecological processes occurring along this gradient. Due to the longer integration time of muscles, they can however buffer the effect of episodic nutrient pulses that can be frequent and have strong effects in estuarine systems (Antonio et al. 2010). Using different tissues, such as gills or digestive glands, which have shorter integration times, would help characterize small-scale temporal variability and be of particular interest for highly dynamic systems such as estuaries (Piola et al. 2006).

Acknowledgments The project was supported by the INSU EC2CO program ISOBENT and by the GIS-Europole Mer. We thank J.-M. Munaron, E. Morize, E. Dabas, C. Oudard, and A. Aguirre Velarde for their help in oyster sampling and preparation. We also thank E. Moreau-Haug of IDHESA Bretagne Océane for providing a model of bacteria concentrations. We would like to thank the two anonymous reviewers for their helpful comments.

References

- Alunno-Bruscia, M., Y. Bourlès, D. Maurer, S. Robert, J. Mazurié, A. Gangnery, P. Gouilletquer, and S. Pouvreau. 2011. A single bioenergetics growth and reproduction model for the oyster *Crassostrea gigas* in six Atlantic ecosystems. *Journal of Sea Research* 66: 340–348.
- Antonio, E.S., A. Kasai, M. Ueno, N. Won, Y. Ishihi, H. Yokoyama, and Y. Yamashita. 2010. Spatial variation in organic matter utilization by benthic communities from Yura River-Estuary to offshore of Tango Sea, Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86: 107–117.
- Barillé, L., J. Prou, M. Héral, and D. Razet. 1997. Effects of high natural seston concentrations on the feeding, selection, and absorption of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 212: 149–172.
- Bretagne environnement. 2009. FICHE DE SYNTHÈSE - Concentrations en nitrates. www.bretagne-environnement.org/content/.../Rade-Elorn-29.pdf. Accessed 23 May 2012.
- Chauvaud, L., A. Donval, G. Thouzeau, Y.M. Paulet, and E. Nézan. 2001. Variations in food intake of *Pecten maximus* (L.) from the Bay of Brest (France): influence of environmental factors and phytoplankton species composition. *Life Sciences* 324: 743–755.
- Coffin, R.B., B. Fry, B.J. Peterson, and R.T. Wright. 1989. Carbon isotopic compositions of estuarine bacteria. *Limnology and Oceanography* 34: 1305–1310.

- Costanzo, S.D., M.J. O'Donohue, W.C. Dennison, N.R. Loneragan, and M. Thomas. 2001. A new approach for detecting and mapping sewage impacts. *Marine Pollution Bulletin* 42: 149–156.
- Curran, C.A., S.Y. Newell, and H.W. Paerl. 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.
- Deegan, L.A., and R.H. Garritt. 1997. Evidence for spatial variability in estuarine food webs. *Marine ecology progress series Oldendorf* 147: 31–47.
- Dubois, S., B. Jean-Louis, B. Bertrand, and S. Lefebvre. 2007a. Isotope trophic-step fractionation of suspension-feeding species: implications for food partitioning in coastal ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 351: 121–128.
- Dubois, S., F. Orvain, J.C. Marin-Leal, M. Ropert, and S. Lefebvre. 2007b. Small-scale spatial variability of food partitioning between cultivated oysters and associated suspension-feeding species, as revealed by stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* 336: 151–160.
- Fenton, G.E., and D.A. Ritz. 1988. Changes in carbon and hydrogen stable isotope ratios of macroalgae and seagrass during decomposition. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 26: 429–436.
- Fertig, B., T.J.B. Carruthers, W. Dennison, A. Jones, F. Pantus, and B. Longstaff. 2009. Oyster and macroalgae bioindicators detect elevated $\delta^{15}\text{N}$ in Maryland's Coastal Bays. *Estuaries and Coasts* 32: 773–786.
- Fertig, B., T.J.B. Carruthers, W.C. Dennison, E.J. Fertig, and M.A. Altabet. 2010. Eastern oyster (*Crassostrea virginica*) $\delta^{15}\text{N}$ as a bioindicator of nitrogen sources: observations and modeling. *Marine Pollution Bulletin* 60: 1288–1298.
- Grall, J., L. Chauvaud, G. Thouzeau, S. Fifas, M. Glemarec, and Y.M. Paulet. 1996. Distribution de *Pecten maximus* (L.) et de ses principaux compétiteurs et prédateurs potentiels en rade de Brest. Comptes rendus de l'Académie des sciences Série 3. *Sciences de la vie* 319: 931–937.
- Grall, J., and M. Glemarec. 1997. Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbations in the Bay of Brest. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44: 43–53.
- Grippo, M.A., J.W. Fleeger, N.N. Rabalais, R. Condrey, and K.R. Carman. 2010. Contribution of phytoplankton and benthic microalgae to inner shelf sediments of the north-central Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research* 30: 456–466.
- Harris, J.K., J.W. Sahl, T.A. Castoe, B.D. Wagner, D.D. Pollock, and J.R. Spear. 2010. Comparison of normalization methods for construction of large, multiplex amplicon pools for next-generation sequencing. *Applied and Environmental Microbiology* 76: 3863–3868.
- Hawkins, S., D. Watson, A. Hill, S. Harding, M. Kyriakides, S. Hutchinson, and T. Norton. 1989. A comparison of feeding mechanisms in microphagous, herbivorous, intertidal, prosobranchs in relation to resource partitioning. *Journal of Molluscan Studies* 55: 151–165.
- Hill, J.M., and C.D. McQuaid. 2009. Variability in the fractionation of stable isotopes during degradation of two intertidal red algae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82: 397–405.
- Hughes, E.H., and E.B. Sherr. 1983. Subtidal food webs in a georgia estuary: $\delta^{13}\text{C}$ analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 67: 227–242.
- IDHESA. 2011. Plage du Passage, commune du Relecq-Kerhuon Finistère, profil des eaux de baignades. In. IDHESA Brest métropole océane, Brest
- Kang, C., P. Sauriau, P. Richard, and G. Blanchard. 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): 1999.
- Le Berre, I., C. Hily, M. Lejart and R. Gouill. 2009. Analyse spatiale de la prolifération de *C. gigas* en Bretagne. <http://cybergeco.revues.org/22818>. Accessed 07 May 2012.
- Le Pape, O. 1996. Modélisation des cycles biogéochimiques des éléments limitant la production phytoplanctonique en rade de Brest. Thesis. Ecole nationale supérieure d'agronomie de Rennes, Rennes
- Le Pape, O., Y. Del Amo, A. Menesguen, A. Aminot, B. Quequiner, and P. Treguer. 1996. Resistance of a coastal ecosystem to increasing eutrophic conditions: the Bay of Brest (France), a semi-enclosed zone of Western Europe. *Continental Shelf Research* 16: 1885–1907.
- Lefebvre, S., C. Harma, and J.L. Blin. 2009a. Trophic typology of coastal ecosystems based on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ratios in an opportunistic suspension feeder. *Marine Ecology Progress Series* 390: 27–37.
- Lefebvre, S., J.C.M. Leal, S. Dubois, F. Orvain, J.L. Blin, M.P. Bataille, A. Ourry, and R. Galois. 2009b. Seasonal dynamics of trophic relationships among co-occurring suspension-feeders in two shellfish culture dominated ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82: 415–425.
- Lejart, M. 2009. Etude du processus invasif de *Crassostrea gigas* en Bretagne: Etat des lieux, dynamique et conséquences écologiques. Thesis. Université de Bretagne occidentale, Brest
- Lorrain, A., Y.M. Paulet, L. Chauvaud, N. Savoye, A. Donval, and C. Saout. 2002. Differential $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures among scallop tissues: implications for ecology and physiology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 275: 47–61.
- Lorrain, A., N. Savoye, L. Chauvaud, Y.M. Paulet, and N. Naulet. 2003. Decarbonation and preservation method for the analysis of organic C and N contents and stable isotope ratios of low-carbonated suspended particulate material. *Analytica Chimica Acta* 491: 125–133.
- Malet, N. 2005. Ecologie alimentaire de l'huître *Crassostrea gigas*: Dynamiques des compositions isotopiques naturelles. Thesis. Université de La Rochelle, La Rochelle
- Mann, K.H. 1982. *Ecology of coastal waters. a systems approach, Vol 8*. Berkeley: University of California Press.
- Marin-Leal, J.C., S. Dubois, F. Orvain, R. Galois, J.L. Blin, M. Ropert, M.P. Bataille, A. Ourry, and S. Lefebvre. 2008. Stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) and modelling as tools to estimate the trophic ecology of cultivated oysters in two contrasting environments. *Marine Biology* 153: 673–688.
- McCutchan, J.H., W.M. Lewis, C. Kendall, and C.C. McGrath. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102: 378–390.
- Nérot, C. 2011. Invertébrés benthiques et biomarqueurs: Témoins du fonctionnement trophique des écosystèmes côtiers. Thesis, Brest
- Page, H., and M. Lastra. 2003. Diet of intertidal bivalves in the Ria de Arosa (NW Spain): evidence from stable C and N isotope analysis. *Marine Biology* 143: 519–532.
- Parnell, A.C., R. Inger, S. Bearhop, and A.L. Jackson. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS One* 5: e9672.
- Pernet, F., N. Malet, A. Pastoureaud, A. Vaguer, C. Quere, and L. Dubroca. 2012. Marine diatoms sustain growth of bivalves in a Mediterranean lagoon. *Journal of Sea Research* 68: 20–32.
- Peterson, B.J., and B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 293–320.
- Phillips, D.L., and J.W. Gregg. 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* 136: 261–269.
- Piola, R.F., S.K. Moore, and I.M. Suthers. 2006. Carbon and nitrogen stable isotope analysis of three types of oyster tissue in an impacted estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66: 255–266.

Author's personal copy

Estuaries and Coasts (2013) 36:808–819

819

- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83: 703–718.
- R development Core Team. 2005. R: a language and environment for statistical computing. In R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Rajagopal, M. D. 1997. Some aspects on the interrelationships between nutrients and plankton in the estuarine and nearshore regions of Goa. Thesis. Cochin University of Science and Technology, Cochin
- Riera, P. 1998. $\delta^{15}\text{N}$ of organic matter sources and benthic invertebrates along an estuarine gradient in Marennes-Oleron Bay (France): implications for the study of trophic structure. *Marine Ecology Progress Series* 166: 143–150.
- Riera, P. 2007. Trophic subsidies of *Crassostrea gigas*, *Mytilus edulis* and *Crepidula fornicata* in the Bay of Mont Saint Michel (France): a $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ investigation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72: 33–41.
- Riera, P. 2009. Trophic plasticity in similar habitats: an example which severely limits generalization among ecosystems. *Marine Biodiversity Records* 2: e47.
- Riera, P., and P. Richard. 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., L.J. Stal, and J. Nieuwenhuize. 2000. Heavy $\delta^{15}\text{N}$ in intertidal benthic algae and invertebrates in the Scheldt Estuary (The Netherlands): effect of river nitrogen inputs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51: 365–372.
- Savoie, N. 2001. Origine et transfert de la matière organique particulaire dans les écosystèmes littoraux macrotidaux. Thesis. Université de Bretagne Occidentale, Brest
- Schaal, G., P. Riera, and C. Leroux. 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.
- Schaal, G., P. Riera, and C. Leroux. 2010a. Trophic ecology in a Northern Brittany (Batz Island, France) kelp (*Laminaria digitata*) forest, as investigated through stable isotopes and chemical assays. *Journal of Sea Research* 63: 24–35.
- Schaal, G., P. Riera, C. Leroux, and J. Grall. 2010b. A seasonal stable isotope survey of the food web associated to a peri-urban rocky shore. *Marine Biology* 157: 283–294.
- Stephenson, R., F. Tan, and K. Mann. 1986. Use of stable carbon isotope ratios to compare plant material and potential consumers in a seagrass bed and a kelp bed in Nova Scotia, Canada. *Marine Ecology Progress Series* 30: 1–7.
- Takai, N., A. Yoroza, T. Tanimoto, A. Hoshika, and K. Yoshihara. 2004. Transport pathways of microphytobenthos-originating organic carbon in the food web of an exposed hard bottom shore in the Seto Inland Sea, Japan. *Marine Ecology Progress Series* 284: 97–108.
- Vander Zanden, M.J., and J.B. Rasmussen. 2001. Variation in ^{15}N and ^{13}C trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* 46: 2061–2066.
- Yokoyama, H., Y. Ishihi, and S. Yamamoto. 2008. Diet-tissue isotopic fractionation of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Marine Ecology Progress Series* 358: 173–179.
- York, J.K., G. Tomasky, I. Valiela, and D.J. Repeta. 2007. Stable isotopic detection of ammonium and nitrate assimilation by phytoplankton in the Waquoit Bay estuarine system. *Limnology and Oceanography* 52: 144–155.

Abstract

In coastal euphotic areas, primary producers grow both in the pelagic (water column) and in the benthic zone (in or near the sediment). In these ecosystems, benthic-pelagic coupling is an important process which must be well described. Benthic primary consumers modify this coupling through their diet. Trophic relationships between primary producers and benthic primary consumers are not thoroughly understood. To gain additional information, this thesis was focused on the spatial and temporal dynamic of primary producers in suspended particulate organic matter (SPOM), especially at water-sediment interface. This study highlighted a seasonal variation of microalgal populations at all depths, and a relative dominance of benthic diatoms in SPOM near sediment and in winter. The second objective of the thesis was focused on the trophic relationships between benthic primary consumers (great scallop, black scallop, mussel and ormer) and primary producers in SPOM. Stable isotope analysis in soft tissues of black scallops and mussels showed a predominance of assimilated phytoplankton and the potential contribution of microphytobenthos in their diet (more important for mussel), especially in winter and near the sediment. However, this study highlighted the impact of metabolism on stable isotopic values of soft tissues. An innovative aspect of this thesis was the use of exoskeleton of great scallops and ormers to characterize their diet in natural environment and thus overcome problems related to the utilization of stable isotopes in soft tissues. Experiments in controlled conditions validated food sources integration through metabolic carbon in carbonates of great scallops and shell color for ormer but complementary studies are required on mollusk shell utilization. The last part of this thesis was focused on the ability of great scallops to achieve resuspension of benthic particles by valve movements.

Keywords: food web – phytoplankton – microphytobenthos – benthic filters – grazer – stable isotopes

Résumé

Dans les zones euphotiques des écosystèmes côtiers, les producteurs primaires se développent à la fois dans l'espace pélagique (colonne d'eau) et benthique (sur ou près du fond). Dans ces écosystèmes, le couplage benthopélagique prend une place non négligeable qu'il convient d'étudier. Les consommateurs primaires benthiques en sont des acteurs à travers leur activité alimentaire. La relation trophique entre les différents producteurs primaires et les consommateurs primaires benthiques reste toutefois mal élucidée. Pour apporter des éléments d'informations, cette thèse s'est focalisée dans un premier temps sur la dynamique spatio-temporelle des producteurs primaires au sein de la matière organique particulaire en suspension (MOPS), notamment au niveau de l'interface eau-sédiment. Cette étude a permis de montrer une forte variation saisonnière de ce peuplement algal à toutes les profondeurs, mais également une importante contribution relative des diatomées benthiques dans la MOPS près du fond en hiver. Le second axe de recherche s'est concentré sur la relation trophique entre des consommateurs primaires benthiques (coquille Saint-Jacques, pétoncle noir, moule et ormeau) et les producteurs primaires présents dans la MOPS. L'analyse des isotopes stables dans les tissus mous des pétoncles noirs et des moules a indiqué une prédominance du phytoplancton assimilé et une potentielle contribution du microphytobenthos dans leur régime alimentaire (plus importante pour la moule), notamment en période hivernale et près du fond. Cependant, ces études ont mis en lumière l'effet du métabolisme sur les valeurs isotopiques dans les tissus mous. Un aspect novateur de cette thèse a été d'utiliser les exosquelettes des coquilles Saint-Jacques et des ormeaux pour caractériser leur régime alimentaire dans le milieu naturel, afin de s'affranchir des problèmes liés à l'utilisation des isotopes stables dans les tissus mous. Des études en conditions contrôlées ont validé l'intégration des sources d'alimentation à travers le carbone métabolique dans les carbonates de la coquille Saint-Jacques et la couleur de la coquille pour l'ormeau. Des études complémentaires doivent toutefois être menées. Enfin, une dernière étude s'est focalisée sur la capacité de la coquille Saint-Jacques à remettre en suspension les particules benthiques par leurs mouvements de valves.

Mots clés : réseau trophique – phytoplancton – microphytobenthos – filtreurs benthiques – brouteur – isotopes stables