



HAL
open science

Structures et variations des réseaux trophiques des poissons en zones côtières : approche comparative par isotopes stables en milieux contrastés, l'estuaire de la Canche (Nord de la France) et la lagune de Mellah (Nord de l'Algérie)

Rym Bouaziz

► **To cite this version:**

Rym Bouaziz. Structures et variations des réseaux trophiques des poissons en zones côtières : approche comparative par isotopes stables en milieux contrastés, l'estuaire de la Canche (Nord de la France) et la lagune de Mellah (Nord de l'Algérie). *Ecosystèmes*. Université du Littoral Côte d'Opale; Université Badji Mokhtar-Annaba, 2022. Français. NNT : 2022DUNK0612 . tel-03687242

HAL Id: tel-03687242

<https://theses.hal.science/tel-03687242>

Submitted on 3 Jun 2022

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 de Doctorat

Spécialité : Biologie de l'environnement, des organismes, des populations, écologie

présentée à l'*Ecole Doctorale en Sciences Technologie et Santé (ED 585)* de
l'**Université du Littoral Côte d'Opale**

et

A l'Université Badji Mokhtar – Annaba, Algérie

par

Rym BOUAZIZ

pour obtenir le grade de Docteur de l'Université du Littoral Côte d'Opale

Structures et variations des réseaux trophiques des poissons en zones côtières : approche comparative par isotopes stables en milieux contrastés, l'estuaire de la Canche (Nord de la France) et la lagune de Mellah (Nord de l'Algérie)

Soutenue le 24 janvier 2022, après avis des rapporteurs, devant le jury d'examen :

M^{me} Amel Ben Rejeb Jenhani, Professeure, INAT, Tunisie
M. Samir Grimes, Professeur, ENSSMAL, Algérie
M^{me} Feriel Louanchi, Professeur, ENSSMAL, Algérie
M. Sébastien Monchy, Professeur, ULCO, France
M. Dorothée Kopp, Cadre de Recherche Ifremer, France
M. Borhane DJEBAR, Professeur, UBMA, Algérie

M^{me} Frida Lasram, MC, ULCO

M. Rachid Amara, Professeur, ULCO

M. François Le Loc'h, DR, IRD

Rapporteuse
Rapporteur
Examinatrice
Examinateur
Examinatrice
Co-directeur de thèse
Co-directrice de thèse
Co-directeur de thèse
Invité



Remerciements

Mes remerciements vont d'abord aux président et membres du jury qui m'ont fait l'honneur de juger mon travail.

Cette aventure a commencé en Algérie entre le laboratoire de Bioressources Marines et l'EMMAL tous deux rattachés à l'Université Badji Mokhtar d'Annaba et s'est terminée le long des côtes de la Manche Orientale, au Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences et à l'Université du Littoral Côte d'Opale en France.

Je tiens à exprimer toute ma gratitude à mes deux universités, l'Université Badji Mokhtar et l'ULCO qui ont financé cette thèse et qui m'ont accordé une prolongation due à la pandémie de COVID et à mon congé maternité.

Je souhaite tout d'abord remercier les personnes formidables avec qui tout a commencé, les deux directeurs des laboratoires du Pr. Hichem Kara et du Pr. Mourad Bensouilah, merci pour vos conseils précieux, pour votre bonne humeur et vos encouragements.

Pr. Borhane Djebar, la personne la plus optimiste que je connaisse, toujours souriant, merci pour votre écoute, pour votre joie de vivre, de m'avoir permis de relativiser et de me remotiver à chaque fois que j'en avais besoin.

Pendant ces années de thèse, j'ai eu l'immense privilège d'être entouré par mes deux directeurs de thèse du LOG, Pr. Rachid Amara et Madame Frida Ben Rais Lasram. Merci de m'avoir toujours fait profiter de votre savoir, de m'avoir soutenue et d'avoir répondu présents quand moi je ne l'étais pas...

J'ai eu l'énorme chance de travailler avec M. François Le Loc'h, qui m'a énormément appris et m'a accordé de son temps malgré un emploi du temps très chargé, c'est grâce à lui que j'ai pu mettre toute la rigueur dans mon travail.

Je témoigne également ma reconnaissance à Jérémy Denis, d'abord ATER puis postdoc au LOG, qui a largement contribué à la réussite de cette thèse en participant significativement à l'interprétation des données sur la lagune Mellah. Merci également à son étudiant en M1, Maxence Dumortier, qui a fait un excellent travail d'appui à notre recherche.

Je voudrais exprimer ici ma plus grande reconnaissance à Khalef Rabhi, qui m'a aidée à effectuer un travail de terrain considérable, et qui m'a extirpée de nombreuses fois de la vase dans l'estuaire de la Canche. Merci pour tout, pour ta rigueur « militaire » au travail, pour ta bonne humeur communicative et toutes les conversations que nous avons pu avoir.

Merci à Vincent Cornille pour les sorties en zodiaque, pour ton professionnalisme, et pour ton sang-froid quand un pneu de la remorque s'est détaché à la sortie de l'autoroute !

J'aimerais remercier chaleureusement Jean Marie Munaron pour son accueil à Brest, pour tous les échantillons analysés, pour toutes les heures de travail, pour son efficacité et sa patience.

Pendant ces années d'apprentissage, en master et en thèse, j'ai eu la chance de travailler dans un contexte propice aux discussions, au développement des idées et aux remarques constructives. Merci aux Professeurs Brahim Draredja et Hayet Beldi pour avoir partagé avec moi vos connaissances si nombreuses sur les écosystèmes méditerranéens et particulièrement les systèmes paraliques et le benthos. Le temps que vous avez passé avec moi m'a été très précieux, et je vous en serai toujours reconnaissante.

Merci à Céline et à Alice pour m'avoir formée à l'identification et au tri du benthos et du zooplancton, sans vous deux cela aurait pris beaucoup plus de temps et aurait été plus fastidieux, je vous témoigne toute ma reconnaissance.

Une partie des échantillons et de leur traitement ont été acquis par le travail de Guillaume Veillet, Amina Zallen et Amin Djebbar durant leur stage de Master 1 et 2. Merci pour votre aide sur le terrain et dans le laboratoire, ce fut un véritable plaisir de travailler avec vous !

Merci à tous les thésards des trois laboratoires, tous vous citer me prendrait plus d'une page mais vous vous reconnaîtrez sûrement dans ces quelques lignes. Merci particulièrement à Maria Kazour, tu as rendu cette thèse loin de chez moi plus supportable, grâce à toi je me suis sentie bien au LOG.

Je tenais aussi à dire un mot pour tous mes amis qui m'ont entourée durant ces années pas si faciles à vivre, à commencer par Noussa, la personne que je pouvais déranger à n'importe quel moment et qui n'hésitait pas à débarquer dans la foulée.

Rima mon amie, qui n'a pas hésité à me donner un coup de main pour disséquer plus de 500 poissons dans une chaleur étouffante de plus de 40°C sans climatisation, et a trié avec moi je ne sais combien d'invertébrés, je te suis redevable. J'espère que ces petites lignes t'apporteront du baume au cœur.

Anis mon cousin, mon ami, mon grand frère, on a fait du chemin ensemble. J'aurais pu remplir ces pages avec des anecdotes nous concernant ! Merci pour tous les coups de main que tu as pu me donner.

Je remercie du plus profond de mon cœur mon mari, El Hadi Mesrati, la personne qui m'a appris la patience, qui m'a soutenue de façon inconditionnelle dans toutes mes décisions. Il me supporte chaque jour et dieu sait combien je suis difficile. Ces blagues et son amusement ont rendu ma vie plus facile. Et je remercie notre petit ange Youcef qui m'a permis de traverser cette année si particulière.

Pour finir, MERCI aux personnes les plus formidables que porte cette terre : à ma famille, mes racines, les personnes qui ont fait de moi ce que je suis aujourd'hui. Je m'excuse d'avance de ne pouvoir nommer tout le monde individuellement mais en écrivant ce paragraphe sachez que je pense à chacun d'entre vous, mes tantes, mes oncles mon grand-père, mes grand-mères.

Merci maman Fouzia et papa Mourad, mes deux rocs qui m'ont permis de surmonter des tempêtes, maman si forte dans toutes les situations de la vie, si un jour j'arrive à te

ressembler un tout petit peu, je pourrais dire que j'ai réussi, sans toi mes années de thèse auraient été insupportables. Merci d'être là pour moi.

Papa mon exemple de rigueur, de travail et de réussite, chef de service de neurochirurgie et doyen de la faculté de médecine, je crois bien que ma plus grande peur dans la vie était de te décevoir un jour, j'espère que j'ai réussi grâce à ce document à te rendre fier.

A ma sœur Yasmine, calme et mature qui a toujours une critique constructive à apporter, ou une remarque d'une logique implacable, heureusement que tu étais là au bout du fil quand j'étais loin et cela m'a permis d'avoir une attache de me sentir chez moi à chaque fois. Je te témoigne toute ma reconnaissance.

Et le meilleur pour la fin le petit dernier de la famille mon petit frère à moi, ma joie, Amir, ta présence illumine mes journées !

Résumé

Les estuaires et les lagunes, milieux paraliques à l'interface terre-mer, sont des écosystèmes très dynamiques, fournissant un large éventail de services écosystémiques mais fortement impactés par les changements climatiques et les activités anthropiques. Les estuaires sont connus pour leur fonction de nourricerie et sont largement étudiés pour leur capacité trophique et leur « paradoxe estuarien ». Les lagunes quant à elles représentent un milieu tampon pour certaines espèces de poissons migrateurs d'origine marine et dulcicole et constituent un abri pour les espèces résidentes. Dans ces écosystèmes fluctuants, l'identification de l'origine de la matière organique, les compartiments qui soutiennent le réseau trophique, l'accès à la ressource et sa disponibilité sont des éléments importants à étudier afin de comprendre leurs fonctionnements.

En prenant comme cas d'étude deux écosystèmes contrastés, l'estuaire de la Canche au nord de la France et la lagune de Mellah en Algérie, cette thèse est dédiée à l'étude des réseaux trophiques par isotopes stables.

Concernant l'estuaire de la Canche, nos résultats ont révélé que la matière organique d'origine terrestre a peu d'influence sur le fonctionnement du réseau trophique de l'estuaire, à l'exception des flets dans la zone amont de l'estuaire. A l'inverse, le microphytobenthos et la matière organique particulaire marine contribuent le plus au réseau trophique des poissons de l'estuaire. Notre étude a également révélé que certaines espèces de poissons visitent l'estuaire pour des raisons autres que l'alimentation, par exemple pour éviter la prédation. Ce travail a confirmé la pertinence de l'utilisation des isotopes stables pour suivre la fidélité des poissons à des zones d'alimentation distantes de moins de 10 km.

Concernant la lagune de Mellah, cette thèse constitue une première étude du réseau trophique de cet écosystème et une des premières approches par isotopes stables dans les lagunes sud méditerranéennes. Nos résultats ont montré une structuration spatiale des communautés benthiques et de poissons, une contribution significative de la matière organique d'origine marine dans le fonctionnement du réseau trophique de la lagune, l'importance des herbiers de *Ruppia sp.* pour les espèces de poissons détritivores comme les Chelons et le rôle mineur des apports d'eau douce dans le fonctionnement du réseau trophique.

Mots clés : isotopes stables, estuaire de la Canche, lagune Mellah, poissons, réseau trophique

Abstract

Estuaries and lagoons, paralic environments at the land-sea interface, are very dynamic ecosystems, providing a wide range of ecosystem services but strongly impacted by climate change and anthropogenic activities. Estuaries are known for their nursery function and are widely studied for their trophic capacity and their "estuarine paradox". Lagoons are a buffer for certain migratory fish species of marine and freshwater origin and provide shelter for resident species. In these fluctuating ecosystems, the identification of the origin of organic matter, the compartments that support the food web, access to the resource and its availability are important elements to study in order to understand their functioning.

Taking as case studies two contrasting ecosystems, the Canche estuary in northern France and the Mellah lagoon in Algeria, this thesis is dedicated to the study of food webs by stable isotopes.

In the Canche estuary, our results revealed that organic matter of terrestrial origin has little influence on the functioning of the estuary food web, with the exception of flounder in the upstream zone of the estuary. In contrast, microphytobenthos and marine particulate organic matter contribute most to the food web of fish in the estuary. Our study also revealed that some fish species visit the estuary for reasons other than feeding, for example to avoid predation. This work confirmed the relevance of using stable isotopes to monitor the fidelity of fish to feeding areas less than 10 km away.

Concerning the Mellah lagoon, this thesis constitutes a first study of the food web of this ecosystem and one of the first stable isotope approaches in southern Mediterranean lagoons. Our results showed a spatial structuring of the benthic and fish communities, a significant contribution of organic matter of marine origin in the functioning of the lagoon food web, the importance of *Ruppia sp.* beds for detritivores fish species such as Chelons and the minor role of freshwater inputs in the functioning of the food web.

Keywords: stable isotopes, Canche estuary, Mellah lagoon, fish, food web

مصبات الأنهار والبحيرات، تشكل البيئات الموازية على السطح البيئي بين اليابسة والبحر، هي أنظمة إيكولوجية ديناميكية، وتوفر مجموعة واسعة من خدمات النظم البيئية ولكنها تتأثر بشدة بتغير المناخ والأنشطة البشرية. تُعرف مصبات الأنهار بوظيفة الحضانة الخاصة بها وتتم دراستها على نطاق واسع لقدرتها الغذائية و "مفارقة مصبات الأنهار". تمثل البحيرات بيئة عازلة لأنواع معينة من الأسماك المهاجرة ذات منشأ المياه العذبة والبحرية وتوفر المأوى للأنواع المقيمة. في هذه النظم الإيكولوجية المتقلبة، يعد تحديد أصل المادة العضوية، والمقصورات التي تدعم شبكة الغذاء، والوصول إلى المورد وتوافره عناصر مهمة للدراسة من أجل فهم كيفية عملها.

مع الأخذ في الاعتبار كنظامين بيئيين متناقضين، مصب كانش في شمال فرنسا وبحيرة الملاح في الجزائر، فإن هذه الأطروحة مخصصة لدراسة شبكات الغذاء بواسطة النظائر المستقرة.

فيما يتعلق بمصب مصب نهر كانش، كشفت نتائجنا أن المواد العضوية ذات الأصل الأرضي لها تأثير ضئيل على عمل الشبكة الغذائية لمصب المصب، باستثناء المتخلفين في منطقة المنبع من المصب. وعلى العكس من ذلك، فإن القاع الصغير والجسيمات العضوية البحرية تساهم بشكل أكبر في الشبكة الغذائية لأسماك المصب. وجدت دراستنا أيضاً أن بعض أنواع الأسماك تزور المصب لأسباب أخرى غير الطعام، على سبيل المثال لتجنب الافتراس. أكد هذا العمل أهمية استخدام النظائر المستقرة لرصد إخلاص الأسماك لتغذية المناطق التي تبعد أقل من 10 كم.

فيما يتعلق ببخيرة الملاح، تشكل هذه الأطروحة أول دراسة للشبكة الغذائية لهذا النظام الإيكولوجي ونهجاً أولياً للنظائر المستقرة في بحيرات جنوب البحر الأبيض المتوسط. أظهرت نتائجنا هيكلاً مكانياً للمجتمعات القاعية والسكنية و

LISTE DES FIGURES

<u>N° figures</u>	<u>Titres</u>	<u>Pages</u>
Chapitre 1 Généralités		
Figure 1	Position géographique de l'estuaire de la Canche.	10
Figure 2	Position géographique de la lagune Mellah (Parc national d'El-Kala – Algérie).	11
Chapitre 2 Structure and seasonal variability in fish food webs in a small macrotidal estuary (Canche estuary, Eastern English Channel) based on stable carbon and nitrogen isotope analysis		
Figure 1	Map of the Canche estuary showing the sampling sites (stars) inside the estuary (upstream, middle, and downstream) and outside the estuary (surf zone (Sainte Cécile and Le Touquet beaches) and subtidal site).	35
Figure 2	Mean (\pm standard deviation) $\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{15}\text{N}$ biplots of the food sources (\square), invertebrates (O), and fish (Δ) inside the Canche estuary in the fall (A: upstream, B: middle, C: downstream) and spring (D: upstream, E: middle, F: downstream). See Tables 2 and 4 for abbreviations.	36
Figure 3	Mean (\pm standard deviation) $\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{15}\text{N}$ biplots of the food sources (\square), invertebrates (O), and fish (Δ) outside the Canche estuary in the fall (A: Sainte Cecile beach, B: Le Touquet beach, C: subtidal site). See Tables 2 and 4 for abbreviations.	37
Figure 4	Convex hull polygons and corrected Standard Ellipse Areas (SEAc) of the fish community. Each convex hull is a measure of the total area, while each SEAc is a proxy of the mean isotopic niche of the core population, which is insensitive to sample size (A: inside the Canche estuary in the fall, B: inside the Canche estuary in spring, C: outside the Canche estuary in spring).	38
Sous chapitre 3.1 Diversité et fonctionnement trophique de la lagune de Mellah		
Figure 3	Situation géographique de la zone d'étude et localisation des stations d'échantillonnage dans la lagune Mellah	56
Figure 4	Variation spatiale de la richesse spécifique et de la densité (ind. m^{-2}) de la macrofaune benthique dans la lagune de Mellah	57
Figure 5	Dominances (%) des espèces de la macrofaune benthique dans la lagune de Mellah (Voir les abréviations tableau 2).	58
Figure 6	Analyse factorielle de correspondances représentant la densité du macrozoobenthos et les stations 1, 2, 3 et 4 de la lagune de Mellah contribuant aux deux premières dimensions (Voir les abréviations	

	tableau 2). Ici sont retenues uniquement les observations et les variables dont la contribution est supérieure à 10%.	61
Figure 7	Analyse en composantes principales représentant l'influence des conditions environnementales (voir tableau 1) sur la densité du macrozoobenthos pour les quatre stations de la lagune de Mellah contribuant aux deux premières composantes principales. Ici sont retenues uniquement les observations et les variables dont la contribution est supérieure à 5% (Voir les abréviations tableau 2).	61
Figure 8	Variation spatiale de la richesse spécifique et de la densité (ind. 100m ⁻²) de l'ichtyofaune dans la lagune de Mellah.	62
Figure 9	Dominances (%) moyennes des principales espèces de l'ichtyofaune dans la lagune de Mellah (Voir les abréviations tableau 3).	63
Figure 10	Boxplot de la longueur totale (cm) en fonction des quatre stations des 3 espèces les plus abondantes de la lagune de Mellah. A : <i>Atherina boyeri</i> , B : <i>Chelon ramada</i> , C : <i>Chelon saliens</i> . Le nombre d'individus analysés est indiqué au-dessus du boxplot.	62

Sous chapitre 3.2 Étude de la structure du réseau trophique des poissons d'une lagune du sud de la Méditerranée (lagune El Mellah, Algérie) par analyses des isotopes stables

Figure 1	Location of the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean.	109
Figure 2	Canonical correspondence analyses on the abundance of fish species in the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring 2019 constrained by selected environmental (depth, transparency water, distance to channel and wadis, and substrate) parameters. The categories of functional groups of ecological guilds (top right) and feeding mode (bottom right). See Table 2 for fish species abbreviations. For ecological guilds: MM: Marine migrants, LS: Lagoon species, D: Diadromous species. For feeding modes: DV: Detritivores, HZ: Hyperbenthivores/Zooplanktivores, OV: Omnivores, HP: Hyperbenthivores/Piscivores, BMI: Microbenthivores, BMI/BMA: Micro- and Macrobenthivores.	110
Figure 3	The mean ± standard deviation of the δ ¹³ C and δ ¹⁵ N (‰) biplots of the fish, benthic and pelagic invertebrates and food sources collected inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring 2019. A is δ ¹³ C and δ ¹⁵ N values for all species. B is a zoom on the stable isotope values of fish. See Tables 3 for abbreviations.	111
Figure 4	The mean ± standard deviation of the δ ¹³ C and δ ¹⁵ N biplots (‰) of the fish, benthic and pelagic invertebrates and food sources collected in the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring of 2019. See Tables 3 for abbreviations.	112

LISTE DES TABLEAUX

<u>N° tableaux</u>	<u>Titres</u>	<u>Pages</u>
Chapitre 2 Structure and seasonal variability in fish food webs in a small macrotidal estuary (Canche estuary, Eastern English Channel) based on stable carbon and nitrogen isotope analysis		
Tableau 1	Mean Biomass (B) (mg m ⁻²) and Density (D) (ind m ⁻²) of each benthic species inside and outside the Canche estuary in spring. (Abbreviations correspond to species analysed for stable isotope composition.)	22
Tableau 2	Total length (mean ± standard error, cm) and samples size (n) of the nine fish species collected in the Canche estuary in two seasons (fall and spring) analysed for carbon and nitrogen stable isotope composition.	25
Tableau 3	Carbon and nitrogen stable isotope compositions (mean ± standard error, h) of particulate organic matter (POM), sediment organic matter (SOM) and microphytobenthos (MPB) inside (Upstream, Middle, Downstream) and outside (Sainte Cécile and Le Touquet beaches, Subtidal) the Canche estuary in fall and spring.	27
Tableau 4	The core isotopic niche area (SEAc, %), carbon range (CR) and nitrogen range (NR) for fish species sampled inside and outside the Canche estuary in fall and spring.	29
Tableau A.1	Macrobenthic carbon and nitrogen stable isotope compositions (mean ± standard error, h), and number of individuals analysed (N) in spring.	39
Tableau A.2	Macrobenthic carbon and nitrogen stable isotope compositions (mean ± standard error, h), and the number of individuals analysed (N) in the fall.	40
Tableau A.3	Fish carbon and nitrogen stable isotope compositions (mean ± standard error, h) in fall and spring.	41
Sous chapitre 3.1 Diversité et fonctionnement trophique de la lagune de Mellah		
Tableau 1	Descriptions et caractéristiques environnementales des stations échantillonnées dans la lagune de Mellah, Algérie. La bathymétrie (en m), la profondeur Secchi (Ps en m), la distance au chenal (en m), la distance aux oueds (en m) et la nature du substrat sont représentés.	54
Tableau 2	Composition des espèces de la macrofaune benthique, densité moyenne (ind. m ⁻²) ± écart type, pourcentage de dominance (%).	55
Tableau 3	Composition en espèce, densité moyenne (ind. 100 m ⁻²), nombre d'individus capturés (n), poids (g), longueur totale (cm), et le pourcentage de dominance (%). Le statut écologique (SE) et le régime trophique (RT) est indiqué pour chaque espèces. Espèces	

lagunaires (EL), migratrices marines (MM), espèces amphihalines (D). Omnivores (Ov), hyperbenthivores/zooplanctivores (HZ), détritivores (DV), microbenthivores (Bmi), macrobenthivores (Bma), hyperbenthivores/piscivores (HP). 60

Sous chapitre 3.2 Étude de la structure du réseau trophique des poissons d'une lagune du sud de la Méditerranée (lagune El Mellah, Algérie) par analyses des isotopes stables

Tableau 1	Environmental parameters (depth (m), water transparency (m), distance of channel and wadis (m) and substrate) in the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring 2019.	102
Tableau 2	Number of fish individuals captured (n) and their mean abundance (ind. 100 m ⁻²), total length (cm) and weight (g) ± standard deviation, percentage of dominance, ecological guilds and feeding modes on the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring 2019. For ecological guilds: MM: Marine migrants, LS: Lagoon species, D: Diadromous species. For feeding modes: DV: Detritivores, HZ: Hyperbenthivores/Zooplanktivores, HP: Hyperbenthivores/Piscivores, OV: Omnivores, BMI: Microbenthivores, BMI/BMA: Micro- and Macrobenthivores.	102
Tableau 3	Number of fish individuals analysed (n) and their isotopic metrics with mean ± standard deviation of δ13C and δ15N (‰) of fish, benthic and pelagic invertebrates and food sources in the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring 2019.	103
Tableau 4	Mean ± standard deviation of trophic position of fish and benthic and pelagic invertebrates in the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring 2019.	105
Tableau 5	Isotopic metrics with mean ± standard deviation of δ13C and δ15N (‰), carbon range (CR), nitrogen range (NR), total convex hull area (TA, %), standard ellipse areas (SEA, %) and corrected standard ellipse areas (SEAc, %) of fish and benthic and pelagic invertebrates in the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring 2019.	106
Tableau 6	Isotopic niche region overlap (%) estimates with 95% Bayesian credible intervals of fish in the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring 2019. Bold characters indicate significantly high values (>60%).	108

Conclusion et perspectives

Tableau 4	Tableau comparatif des caractéristiques géographiques, environnementales, des compartiments trophiques échantillonnés dans cette thèse et des principaux résultats obtenus pour l'estuaire
-----------	--

SOMMAIRE

CHAPITRE 1 INTRODUCTION 1

1. Les milieux paraliques.....	1
2. Étude des réseaux trophiques.....	4
2.1. Importance de l'étude des réseaux trophiques	4
2.3 Approches trophiques en estuaires	6
2.4 Approches trophiques en lagunes	7
3. Zones d'étude	8
3.1. Estuaire de la Canche	9
3.2. Lagune Mellah.....	10
4. Objectifs et organisation de la thèse	11

CHAPITRE 2 FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DE L'ESTUAIRE DE LA CANCHE 13

1. Résumé étendu relatif à Bouaziz et al. 2021	13
2. Bouaziz et al. 2021: Structure and seasonal variability in fish food webs in a small macrotidal estuary (Canche estuary, Eastern English Channel) based on stable carbon and nitrogen isotope analysis	13

CHAPITRE 3 DIVERSITE ET FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DE LA LAGUNE DE MELLAH 48

SOUS CHAPITRE 3.1 CARACTERISATION DES PEUPEMENTS ICHTYOLOGIQUES DE LA LAGUNE DE MELLAH ET DES PARAMETRES QUI LES STRUCTURENT	48
1. Introduction.....	48
2. Matériel et méthode.....	49
2.1. Zone d'étude.....	49
2.1.1. Morphométrie et climatologie.....	50
2.1.2. Caractères physico-chimique	51
2.1.3 Hydrodynamisme.....	51
2.1.4. Nature du fond.....	51
2.1.5. Aménagement et exploitation	52
2.2 Echantillonnage.....	52
2.2.1 Paramètres environnementaux	52
2.2.2 Macrofaune benthique	52
2.2.3 Ichtyofaune	53
2.3. Caractérisation des peuplements	53
2.3.1. Paramètres descriptifs	53
2.3.2. Analyses statistiques.....	53
3. Résultats.....	54
3.1. Caractéristiques environnementales	54
3.2. Macrofaune benthique	55
3.2.1 Composition du peuplement	55
3.2.2 Densité et diversité spécifique.....	55
3.2.3 Analyse spatiale	57
3.3. Environnement biotique et abiotique de la lagune	58
3.4. Ichtyofaune.....	59
3.4.1 Composition du peuplement	59
3.4.2 Densité et diversité spécifique.....	60
3.4.3 Longueurs et biomasses.....	62
3.4.4 Analyse spatiale	63
4. Discussion	65
4.1. Composition du peuplement ichtyologique.....	65
4.2 Influence de l'environnement abiotique et biotique sur la répartition spatiale des peuplements ichtyologiques	67
5. Conclusion.....	69

SOUS CHAPITRE 3.2 ÉTUDE DE LA STRUCTURE DU RESEAU TROPHIQUE DES POISSONS D'UNE LAGUNE DU SUD DE LA MEDITERRANEE (LAGUNE EL MELLAH, ALGERIE) PAR ANALYSES DES ISOTOPES STABLES.....	71
STUDY OF THE FISH FOOD WEB STRUCTURE OF A SOUTHERN MEDITERRANEAN LAGOON (EL MELLAH LAGOON, ALGERIA) USING STABLE ISOTOPE ANALYSIS.....	71
CONCLUSION ET PERSPECTIVES	113
PERSPECTIVES	118
RÉFÉRENCES	121

Chapitre 1 : Introduction

Chapitre 1 Introduction

1. Les milieux paraliques

Les milieux paraliques décrivent essentiellement des zones littorales en relation plus ou moins étroite avec la mer. Ces milieux, représentant une valeur patrimoniale et un intérêt majeur pour les activités anthropiques et la biodiversité, ont été définis pour la première fois par Nauman (1954) puis en 1975 par Perthuisot.

Le terme «écosystèmes paraliques» englobe une variété de milieux côtiers de formation et de morphologie diverses (Perthuisot et Guelorget, 1992), tels que les lagunes, estuaires, bahiras (dépressions continentales subfermées), fjords ou rias, deltas et mangroves.

À l'interface terre-mer, ces écosystèmes remarquables, sont comme le signale La Jeunesse et al. (2015), impactés par le changement climatique et par les activités anthropiques. Leur proximité des agglomérations urbaines, menace ; comme le montrent Brook et al. (2008a) leur pérennité et modifient leurs structures et leurs fonctionnements et par conséquent les biens et services qu'ils pourvoient.

Parmi les milieux paraliques les plus représentés en Europe figurent les estuaires et les lagunes. Les estuaires, de par leur configuration entre terre et mer, sont des milieux complexes et fluctuants (McLusky et Elliott, 2004). Ils ont des fonctionnements physico-chimique et hydrodynamique particuliers, structurés en grande partie par les fleuves qui les forment.

Fairbridge (1980) définit les estuaires comme un bras de mer pénétrant une vallée fluviale jusqu'à la limite amont de propagation de la marée. Hopkinson et Hoffman (1984) élargissent cette définition en y incluant dans la zone côtière l'influence directe des eaux fluviales, c'est-à-dire la zone où l'eau marine est diluée par l'eau douce. La limite aval est déterminée par l'affluence des régimes tidal et fluvial. Une autre classification a été proposée par Hayes en 1975 basée sur le critère de la marée, où 4 types d'estuaires sont classés en fonction du marnage : microtidal (marnage < 2 m), mésotidal (marnage entre 2 et 4 m), macrotidal (marnage entre 4 et 6 m) et hypertidal (marnage > à 6 m).

La classification communément utilisée pour décrire les estuaires français est celle de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE), qui distingue neuf types de milieux en croisant sept critères qui sont : la salinité, le marnage, le mélange des masses d'eau, le pourcentage de la masse d'eau couverte par la zone intertidale, le débit, la surface du bassin versant et la turbidité.

Une autre classification a été mise en place par Hume et al. (2007) afin de préciser celle de la DCE, il s'agit de l'Estuarine Environment Classification (EEC). Cette méthode est basée sur 10 caractères physiques de l'estuaire, impliquant : la latitude, le réchauffement et le refroidissement, les précipitations, l'évaporation, les apports et les exports des eaux

continentales et océaniques au sein de l'estuaire, la stratification, l'écoulement, la circulation, le mélange et la sédimentation (érosion et dépôt).

Les estuaires, considérés comme sites de transition privilégiés des poissons migrants cycliques, tels que les anguilles (Bultel et al., 2014) et comme aire de nourricerie pour les juvéniles de poissons tels que la sole commune (Cabral et al., 2021), ont fait l'objet de nombreuses études à travers le monde tant pour leur caractéristiques fonctionnelles que biologiques. De la synthèse de ces différentes études, une nouvelle notion spécifique à ces écosystèmes a émergé, celle du « paradoxe écologique ».

Différents auteurs (Dauvin et al., 2007; Elliott et al., 2007), ont montré que dans ces écosystèmes contrastés, soumis à un stress constant dû entre autre à la contrainte hydro-morpho-sédimentaire, à la géomorphologie ou encore à la marée, les assemblages biologiques sont caractérisés par un petit nombre d'espèces et par une forte abondance de celles adaptées à ces milieux, associées à une importante production de biomasse (Costanza et al., 1997). C'est ce constat qui a permis à Lobry et al., (2008) de s'interroger sur le lien entre biodiversité et processus écosystémiques.

Le lien supposé entre biodiversité et processus écosystémiques, implique un raisonnement basé sur des fondements théoriques solides dans l'évaluation des systèmes estuariens (Ulanowicz, 2004 ; Hering et al., 2010). C'est pour cette raison que Hillebrand et Matthiessen (2009), ont estimé qu'une définition précise du lien entre biodiversité/structure et processus/fonctionnement à l'échelle des écosystèmes était nécessaire.

Dans ce contexte, un cadre basé sur l'interprétation des indices décrivant le fonctionnement des réseaux trophiques a été proposé par différentes études. Ce cadre repose principalement sur l'écologie trophique et les indicateurs associés à différentes échelles du réseau en les inscrivant dans leur contexte écologique.

En France, les plus grands estuaires sont ceux de la Seine, de la Gironde et de la Loire. Par exemple le fonctionnement de l'estuaire de Seine (qui correspond au dernier 170 km du fleuve de la Seine), est influencé par les interactions entre l'hydrologie de son bassin versant, les conditions marines de la baie de Seine et l'activité anthropique. L'estuaire de la Gironde qui représente 635 km² du fleuve, abrite 17,5 millions de personnes et 40% de l'activité économique nationale (Fisson, 2014). Cet estuaire fournit de nombreux biens et services écosystémiques traduits par des services primaires. Il fournit les ressources en poissons et des services intermédiaires, en servant de nourriceries offrant ainsi, un support de vie pour les juvéniles de poissons plats comme la sole *Solea solea*. Les premières analyses de la production de cette macrofaune benthique montrent sa diminution dans l'estuaire de la Seine, l'étude du transfert d'énergie dans le réseau trophique corrélée au paramètre changement global permettrait de mieux appréhender l'adaptation des écosystèmes estuariens à ses effets (Brind'Amour et al., 2021). De très nombreuses études consacrées à tous les compartiments biologiques et abiotiques ont été menées dans l'estuaire de la Seine on cite: pour les poissons (Desroy et al., 2007), le benthos (Dauvin et al., 2007), les communautés de mesozooplankton (Mouny and Dauvin, 2002), le contrôle environnemental de l'estuaire (Guézennec et al., 1999), l'hydrodynamisme des particules sédimentaires en suspension (Rybarczyk et al. 2003 ;

Dauvin et Desroy 2005) et des réseaux trophiques (Dauvin et Desroy 2005 ; Tecchio et al. 2015).

Quant aux lagunes, elles ont été définies par Phleger (1969) comme «un environnement dynamique particulier, où différentes énergies interfèrent pour apporter et répartir des sédiments terrigènes et marins. Le lieu d'interférence de ces énergies avec le sédiment, intervient dans une tranche d'eau peu profonde qui se trouve partiellement fermée par un cordon littoral, et ayant une communication éphémère ou restreinte avec la mer à travers une passe ».

Les lagunes paraliques sont des zones peu profondes reliées à la mer par un chenal. Les formations lagunaires représentent environ 13% du littoral mondial (Kennish et Paerl, 2010). Ces lagunes sont pourvues de spécificités écologiques particulières, c'est autour des mers comme la Méditerranée, la Mer Baltique ou encore le Golfe du Mexique, où le marnage est généralement plus faible que sur les côtes océaniques, que se situe la majorité des milieux lagunaires d'origine naturelle ou artificielle.

Les lagunes d'origine naturelle se forment selon Kennish et Paerl, (2010) de 3 manières distinctes :

- Lagunes de **submersion** formées par inondation de l'arrière d'un cordon dunaire. Ce processus est lié à une remontée rapide du niveau marin suivie d'une légère régression.
- Lagunes d'origine **sédimentaire**, ce type de lagune se crée sous des conditions de montée lente du milieu marin, et d'apports sédimentaires importants.
- Lagunes **tectoniques** formées par l'effondrement d'une partie de la zone côtière alors envahie d'eau c'est les plus profondes.

Les lagunes artificielles sont quant à elles aménagées par l'humain en creusant un chenal artificiel entre une étendue d'eau littorale et la mer, souvent pour des logiques économiques (création de port, tourisme, ...etc.).

Les lagunes sont des milieux très fluctuants fortement soumis aux pressions anthropiques et aux changements climatiques et sont donc amenées à évoluer aussi bien sur les plans morphologique et sédimentaire que biologique et écologique. Deux processus évolutifs sont alors envisageables en fonction de la vitesse de remontée du niveau marin et de la rapidité avec laquelle la sédimentation a lieu dans le milieu (Martin et Dominguez, 1994). Dans le cas où la montée du niveau marin est inférieure au taux de sédimentation, la lagune tendra vers un comblement qui la transformera en plaine littorale, dans le cas contraire, on assiste à une submersion du milieu qui fera reculer la surface des terres émergées et transformera la lagune en biotope marin. Dans les deux cas, aussi bien la structure que le fonctionnement écologique de l'écosystème seront affectés avec des impacts sur la fourniture de services écosystémiques et patrimoniales.

Les lagunes et les zones humides attenantes représentent un patrimoine écologique exceptionnel caractérisées par une riche biodiversité protégée par la convention de Ramsar (1971). La disparition de ces milieux pourrait affecter cette biodiversité, car ces dernières servent généralement de nourriceries pour les juvéniles de poissons marins qui peuvent y passer une partie significative de leur vie avant de repartir vers les eaux marines (Carruesco, 1989).

Thau est la plus grande lagune de France, située au sud, elle s'étale sur 75 km² avec une profondeur moyenne de 5 m. Elle fournit de nombreux biens et services aussi bien écosystémiques, telle que la production d'huîtres et de moules qu'économiques comme le tourisme. Les macro et microalgues représentent le compartiment biologique le plus étudié (Laugier et al., 1999 ; Verlaque, 2001), avec un suivi rigoureux de la qualité de ses eaux depuis de longtemps (Brocard et al., 2010).

En Afrique du Nord, l'une des lagunes les plus étudiée est celle de Bizerte dans le nord de la Tunisie. Anthropisée par la présence de deux zones industrielles et plusieurs zones agricoles et urbaines, cette lagune abrite une activité conchylicole. L'ensemble de ces activités génèrent une importante pollution. Plusieurs études ont été menées notamment sur le phytoplancton et la biodiversité des poissons (Sakka Hilali et al., 2008 ; Sahraoui et al., 2009).

Les estuaires et les lagunes font la transition entre la biodiversité des eaux marines et des eaux douces. Les fortes variations hydrologiques et principalement des gradients de salinité définissent des caractères spécifiques aux espèces qui y résident et celles qui y transitent ou migratrices. La compréhension et la prise en compte de plus en plus fine de leurs structures et de leurs fonctionnements notamment trophiques, semblent essentielles à des fins de gestion et de conservation efficaces.

2. Étude des réseaux trophiques

2.1. Importance de l'étude des réseaux trophiques

Il a été établi depuis un certain temps que les relations alimentaires entre les différentes espèces créent une multitude de chaînes alimentaires qui, en interagissant, forment des réseaux trophiques complexes. À l'intérieur de ces réseaux trophiques, les organismes qui les composent ont un ordre bien précis selon leur rôle dans le transfert d'énergie qui leur octroie une position nommée niveau trophique (Bowen, 1997 ; Layman et al., 2012). En se basant sur ces études, les espèces d'un réseau trophique sont souvent regroupées en catégorie fonctionnelle (Trites, 2003).

Plus simplement, la hiérarchie trophique se compose de producteur primaire (1^{er} niveau), de consommateur primaire (2^{ème} niveau) et de consommateur secondaire (3^{ème} niveau). En réalité, ce schéma linéaire n'est pas représentatif des réseaux trophiques et de leur complexité avec, comme exemple des organismes qui peuvent se nourrir sur plusieurs niveaux trophiques ou les omnivores.

Dans un réseau trophique, l'identification de l'origine de la matière organique et de sa minéralisation, permet de comprendre les compartiments qui soutiennent ce réseau. Les flux de matières organiques, notamment son export, mettent en évidence les caractéristiques fonctionnelles de l'écosystème ainsi que les liens trophiques. En outre, ces flux permettent de mesurer l'importance relative des différents transferts d'énergie pouvant exister entre les compartiments biologiques et de comprendre le fonctionnement trophique des écosystèmes. En effet, l'accès à la nourriture et sa disponibilité conditionne la stabilité et la maturité d'un écosystème. En 1927, Elton stipulait déjà que les relations entre les organismes d'une

communauté sont essentiellement d'ordre trophique. Puis, en 1942, Lindeman montre que les flux d'énergie entre les niveaux trophiques d'une chaîne alimentaire constituent la principale caractéristique de l'organisation des écosystèmes.

Ces deux dernières décennies ont été marquées par d'importantes avancées et de nombreux concepts trophiques ont vu le jour, on peut citer les fonctions de contrôle « bottom-up », « top-down » et « wasp waist », la notion d'espèces clés au sein des réseaux trophiques (Power et al., 1996), les phénomènes de cascades trophiques (Pace et al., 1999 ; Polis et al., 2000) et l'importance et/ou les conséquences de l'omnivorie dans un réseau trophique (Vandermeer, 2006). La compréhension des interactions trophiques entre les différents compartiments d'un réseau trophique dans un écosystème et la mise en évidence des différents processus pouvant avoir lieu, sont des étapes clés dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes.

2.2. Pour étudier les réseaux trophiques, il existe trois approches : l'approche directe, l'approche indirecte et l'approche modélisatrice pouvant être construite à partir des deux précédentes. Cette dernière consiste en la mise en place de modèles écosystémiques permettant d'appréhender les interactions trophiques et évaluer les flux de matière et d'énergie au sein des écosystèmes. Le modèle trophique le plus utilisé dans le monde est Ecosim with Ecosim (Polovina, 1984 ; Larkin, 1996 ; Christensen et Pauly, 1992). Il permet d'avoir une vision intégrée en considérant les données de biomasse et de productivité des différents compartiments biologiques ainsi que les régimes alimentaires, la pêche et certaines variables environnementales. Les approches directes et indirectes, permettent d'acquérir des données sur le régime alimentaire. Les approches directes consistent en l'étude des contenus stomacaux. Cette méthode traditionnelle permet d'avoir une précision taxonomique des proies consommées et de leur gamme de taille. Sa pratique requiert une bonne connaissance et beaucoup de temps, car elle peut être facilement biaisée par une digestion des différentes proies réellement consommées ne représentant que la nourriture ingérée à un temps donné et non l'alimentation réellement assimilée à des échelles de temps plus importantes. La tâche est encore plus difficile chez les petits consommateurs comme les petits poissons pélagiques planctonophages, car l'identification des proies de petite taille ou ne possédant pas de pièces dures est très limitée.

Pour pallier à certaines limites des méthodes directes, des méthodes indirectes d'analyse du régime alimentaire ont été développées. Nous pouvons citer :

- les analyses d'ADN des restes de proies plus ou moins digérées, retrouvées dans les tractus digestifs ou les fèces (Jarman et al., 2002 ; Deagle et al., 2005),
- les analyses dérivées de l'immunologie (consistant à comparer les protéines spécifiques de certaines proies à celles provenant des restes de proies récupérés (Pierce et al., 1990),
- l'analyse de paramètres biochimiques dans les tissus biologiques des proies et des tissus des consommateurs eux-mêmes. Cette dernière approche inclut :
 - l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote,
 - l'analyse de lipides (ex. profils d'acides gras), ou encore
 - l'analyse de contaminants (ex. métaux, polluants organiques) accumulés dans les tissus biologiques.

Dans cette thèse, nous avons eu recours à l'analyse des isotopes stables qui sont des atomes ayant un nombre de neutrons différent et qui ne se désintègrent pas au cours du temps.

Ils sont énergétiquement stables et ne subissent aucune modification de leur structure nucléaire, d'où la constance de leurs concentrations dans un système isolé et leur non-radioactivité. Bien que faible, la masse des neutrons ($1,675 \times 10^{-27} \text{kg}$), induit une petite différence entre deux isotopes d'un même élément chimique permettant de distinguer 2 catégories : les isotopes légers abondants et les isotopes lourds souvent rares (Fry, 2006). Le même nombre d'électrons que possèdent les isotopes d'un même élément leur confèrent des propriétés chimiques identiques. En revanche, étant donné que le noyau ne comporte pas le même nombre de neutrons, la masse des isotopes d'un même élément varie, engendrant des séparations partielles entre les isotopes légers et lourds lors des réactions cinétiques ou d'équilibre. Les isotopes légers étant moins stables que les isotopes lourds, ils réagissent plus vite et sont mobilisés plus rapidement (Ghashghaie et al., 2001 ; Fry, 2006). Par conséquent, la proportion des isotopes lourds par rapport aux légers va augmenter (Peterson et Fry, 1987).

Les atomes qui constituent les êtres vivants proviennent de leur alimentation. Dans l'objectif de tracer les flux énergétiques dans les réseaux trophiques DeNiro et Epstein, (1977) ont analysé les relations entre la signature isotopique de la nourriture et celle du consommateur. Cette étude a montré que la composition isotopique de la nourriture se reflète dans la composition isotopique du consommateur et cela se traduit avec un enrichissement moyen du $\delta^{13}\text{C}$ de 1,1‰ de la proie du prédateur et donc le $\delta^{13}\text{C}$ du prédateur fournit une information sur le $\delta^{13}\text{C}$ de la proie. Avec cette première étude, les bases de l'approche isotopique des réseaux trophiques ont été établies, mettant en exergue un lien de transmission de la signature isotopique en carbone le long de la chaîne trophique. À partir de là, des études ont été menées concernant le fractionnement de l'azote et sa circulation avec le carbone de la proie au prédateur (la matière organique est majoritairement composée de C, H, O, N). L'analyse des isotopes stables du carbone est alors très souvent couplée à celles de l'azote, puisque le fractionnement isotopique de l'azote dans le réseau trophique $\delta^{15}\text{N}$, montre un enrichissement similaire à chaque niveau trophique (Minagawa et Wada, 1984). Ce processus est appelé fractionnement isotopique, responsable de la distribution uniforme des isotopes stables dans notre environnement et entre les divers niveaux trophiques de la chaîne alimentaire, il sert de base à l'utilisation de ces éléments comme traceurs trophiques (Owens, 1987 ; Ghashghaie et al., 2001).

2.3 Approches trophiques en estuaires

Les estuaires ont une fonction de nourricerie importante (Costanza et al., 1998). La notion de paradoxe de la qualité estuarienne estime que seules les espèces adaptées à cet écosystème stressé peuvent y survivre avec en général une abondance importante (Lobry et al., 2008). La capacité d'accueil d'un estuaire est sous l'influence de plusieurs facteurs : des facteurs stables dans le temps comme la nature du sédiment (Rijnsdorp et al., 1992 ; Rochette et al., 2010), mais aussi des facteurs qui fluctuent de nature abiotique (ex. température, salinité) et biotique (ex. la prédation) (Kostecki et al., 2010). De ce fait, la capacité trophique dans les estuaires évolue dans le temps (Nash et al., 2007). En revanche, le rôle joué par le facteur trophique fait l'objet de débats (Gibson, 1994). La question dans ces milieux est alors de savoir si les ressources alimentaires sont limitantes, et jouent un rôle de régulation dans l'abondance des juvéniles de poissons et donc, sur la capacité d'accueil trophique de la

nourricerie. Pour cela, il est nécessaire de connaître le fonctionnement de chaque niveau trophique et les interactions que peuvent avoir les différents niveaux entre eux.

Les approches trophiques en estuaire sont basées sur la compréhension du fonctionnement du réseau trophique dans son intégralité (Dauvin et Desroy, 2005 ; Akin et Winemiller, 2006). Ces approches peuvent aussi répondre à des questions bien spécifiques comme celle de l'origine de la matière organique qui soutient les réseaux trophiques (Hoffman et al., 2008), de comprendre la connectivité entre le milieu estuarien et le milieu maritime (Conway-Cranos et al., 2015), ou encore de connaître les différences saisonnières du réseau trophique (Sooria et al., 2015). Enfin, l'utilisation de modèles tels que «Ecopath with Ecosim» s'avère utile afin de comprendre les évolutions, d'identifier les espèces clés de voûte par habitat fonctionnel, et de corrélérer cela avec différents stress (ex. anthropisation) engendrés dans les environnements estuariens (Tecchio et al., 2015).

2.4 Approches trophiques en lagunes

Les lagunes représentent un milieu tampon pour certaines espèces de poissons migrateurs d'origine marine et dulcicole, elles constituent un abri pour les espèces résidentes en raison du peu de prédation qui s'y trouve (Franco et al., 2008). Les apports en nutriments et en matière organique issus de leurs bassins versant induisent une productivité primaire élevée (Nixon, 1981). Cette richesse en matière organique, mais également la faible profondeur d'eau qui les caractérise surtout en méditerranée, sont à l'origine d'une forte diversité de producteurs primaires. L'importante production primaire, ainsi que les apports allochtones en matière organique soutiennent une production secondaire élevée.

Les besoins alimentaires de nombreuses espèces de poissons marins d'intérêt économique ou écologiques dans les lagunes sont bien documentés (ex. la daurade *Sparus aurata* dans la lagune Mellah au sein du parc national d'El Kala en Algérie (Chaoui et al. 2006). Sur la rive nord de la Méditerranée, le fonctionnement des réseaux trophiques internes aux lagunes est bien étudié et on arrive à comprendre les interactions entre les différents niveaux, c'est le cas de la lagune de Venise en Italie (Libralato et Solidoro, 2009), ou encore la lagune de La Palme en France (Carlier al., 2007), ce qui n'est pas le cas dans le sud de la Méditerranée. En effet, la majorité des études menées dans cette région s'intéressent à la biodiversité du phytoplancton (Draedja et al., 2019 et 2020), de zooplancton (Belkahia et al., 2021), benthiques (Magni et al., 2015) et ichtyologiques (Ameur et al., 2013).

Dans les milieux paraliques, il est établi que pour faire face à la forte variabilité spatio-temporelle qui régit ces écosystèmes, les espèces les plus communes se dispersent ou migrent (Chalant et al., 2019). Les migrations entre les différents écosystèmes existent chez les poissons, en raison des différences de disponibilité en nourriture entre les milieux (Jensen et al., 2019). Ainsi, les migrations permettraient aux poissons d'avoir une meilleure croissance comparée à celle qu'ils auraient s'ils restaient dans leur milieu d'origine.

Ainsi, certaines espèces figurant dans cette thèse transitent entre eau saumâtre et eau marine. Dans les estuaires du nord de la France nous pouvons citer la plie *Pleuronectes platessa*, qui pond au large entre décembre et février (Rijnsdorp et al., 1992), puis les larves sont

transportées par les courants et les marées au niveau des plages sableuses le long du littoral. Tout juste métamorphosés, les juvéniles y restent environ trois mois, de mars à début juin, avant de regagner la zone subtidale et les eaux côtières.

Une autre espèce capturée est le flet *Platichthys flesus*. Très abondant en estuaire, il y passe une très grande partie de son cycle de vie, si ce n'est la totalité. Cette espèce occupe tout le gradient de salinité des estuaires et les juvéniles se concentrent dans leur partie amont pendant plusieurs mois. Le pic de la période de reproduction pour cette espèce est classiquement observé en février, avec un regroupement des flets adultes en ponte à l'embouchure des estuaires. Les larves pélagiques issues de cette reproduction se métamorphosent en juvéniles recrutés dans les estuaires au mois de mai, pour une taille de 2 à 3 cm (Borcier et al., 2020).

Le sprat *Sprattus sprattus* et le bar *Dicentrarchus labrax* sont aussi pêchés et ils occupent les estuaires respectivement au cours de l'été et durant l'hiver. Concernant la sole *Solea solea*, elle a un cycle de vie complexe qui comporte une période larvaire pélagique dispersive puis des périodes juvéniles et adultes benthiques souvent dans les estuaires. Par la suite, la maturité sexuelle se produit de manière générale à trois ans (au plus tôt à deux ans) et s'accompagne pour les individus matures d'une migration vers les frayères pour participer à la reproduction. Dans le sud de la Méditerranée, et notamment dans les lagunes confinées, il existe une faible variation de la distribution spatio-temporelle de l'assemblage ichthyologique qui est caractéristique de ces milieux. La diversité des espèces dans ces lagunes est faible et est constituée presque exclusivement de résidents et de migrants marins, qui sont des espèces opportunistes avec une large tolérance aux changements extrêmes des paramètres abiotiques, les rendant ainsi capables d'explorer tout le bassin lagunaire (Manzo et al., 2016 ; Pérez-Ruzafa et al., 2007).

Les espèces migrantes au sein des lagunes sud méditerranéennes, sont principalement les mugilidés, se déplaçant souvent entre la mer et la lagune à des fins trophiques et reproductrices. Les lagunes constituent notamment des zones de nourriceries essentielles pour ces poissons. Leur période de reproduction, très étalée, varie en fonction des espèces : *Chelon auratus* d'octobre à février, *Chelon ramada* de novembre à janvier, *Chelon labrosus* de février à avril et enfin *Chelon saliens* de juin à octobre. À l'approche de la période de frai, les géniteurs vivant dans les lagunes et les estuaires se rassemblent en bancs reproducteurs et regagnent la mer. Un à deux mois après la ponte d'œufs pélagiques, les larves des différentes espèces, mesurant entre 15 et 20 mm (longueur totale), vont coloniser lagunes et estuaires (Koutrakis et Sinis, 1994). Le renouvellement des stocks de mullets dépendra donc de la capacité des adultes à regagner le milieu marin pour se reproduire et du succès de colonisation des nourriceries par les alevins.

3. Zones d'étude

Le présent travail est consacré à l'étude des structures des réseaux trophiques dans deux milieux côtiers contrastés : l'estuaire de la Canche au nord de la France et la lagune Mellah au sud de la Méditerranée.

3.1. Estuaire de la Canche

L'estuaire de la Canche est connu pour être un petit estuaire côtier macrotidal peu anthropisé (Amara et al., 2007), long de 10 km environ et large de 1,5 km en son embouchure. Il est situé dans le département du Pas de Calais, est bordé par la ville d'Étaples au nord et du Touquet au sud. Le fleuve Canche, long de 85 km, draine un bassin versant de 1274 km². Il fait partie, comme l'estuaire de l'Authie et de la Somme, des estuaires Picards et se jette dans la Manche orientale (Fig. 1).

Caractérisé par une forte amplitude de marée, il peut être décrit comme macrotidal, voire mégatidal (marnage > 4 m). Le débit fluvial de l'estuaire de la Canche est faible avec une moyenne annuelle inférieure à 35 m³.s⁻¹ (Selleslagh et al., 2009). Le fort hydrodynamisme lié aux faibles débits fait de l'estuaire de la Canche un système bien mélangé contrairement aux estuaires Picards peu turbides (turbidités moyennes < 60 NTU), en comparaison à d'autres estuaires tels que la Seine, la Loire ou la Gironde. De manière générale, l'estuaire de la Canche se caractérise par son gradient de salinité, avec des valeurs halines nulles en amont et des valeurs «marines» en aval > 35 (Selleslagh et al., 2012). Le gradient granulométrique est également marqué avec des sédiments fins plus en amont et des sédiments sablonneux sableux en aval, il présente également un phénomène d'accrétion en rive nord (poulier) et d'érosion en rive sud (musoir).

De nombreuses études dans les différents domaines (hydrologie, biologie, télédétection, etc.), ont été menées dans cet estuaire, ce qui nous permet d'avoir une vision globale de son fonctionnement. Les études écologiques et biologiques qui se sont déroulées entre 1933 (Dutertre, 1933) et 2017 (Francescangeli et al., 2017), se sont focalisées sur les inventaires faunistiques ainsi que, l'écologie de certaines espèces. Une première étude trophique à l'aide de la méthode directe (contenus stomacaux) réalisée par Selleslagh et Amara, en 2015 montre que les poissons adoptent une stratégie d'alimentation opportuniste, se nourrissant d'organismes qu'ils sélectionnent en fonction de leur disponibilité. À notre connaissance, aucune étude utilisant les isotopes stables n'a été menée dans cet estuaire, afin de comprendre le fonctionnement, même si l'hypothèse de son rôle de nourricerie pour les juvéniles de poissons a été rapportée par de nombreux auteurs (Amara, 2003 ; Selleslagh et Amara, 2015).



Figure 1: Position géographique de l'estuaire de la Canche.

3.2. Lagune Mellah

Mellah est une lagune semi-fermée, située au nord-est algérien (Fig. 2), elle est reliée à la mer par un long (environ 900 m) et étroit chenal (5-10 m). Depuis 2004, la lagune Mellah est protégée par la Convention de Ramsar et elle est une partie intégrante du Parc National d'El-Kala (PNEK) depuis sa création en 1983. Éloignée de toutes sources anthropiques, la lagune Mellah se distingue par une importante biodiversité qui dépasse celle de nombreuses lagunes de la Mer Méditerranée (Draredja et al., 2019).

D'après Guelorget et al. (1989), la lagune Mellah à une dépression endoréique lacustre envahie par la mer. D'un autre côté et selon Morel (1967), les mouvements tectoniques seraient à l'origine de la formation de la lagune, car elle se trouve insérée dans des collines d'alluvions quaternaires.

Le chenal est responsable en partie du caractère saumâtre de la lagune, qui est un atout car les zones de front tels que les estuaires sont connues pour contenir une biodiversité riche. Selon Draredja (2007), la lagune se comporte comme un bassin de dilution ce qui la rend unique par rapport aux autres lagunes méditerranéennes qui sont en majorité des bassins de concentration.

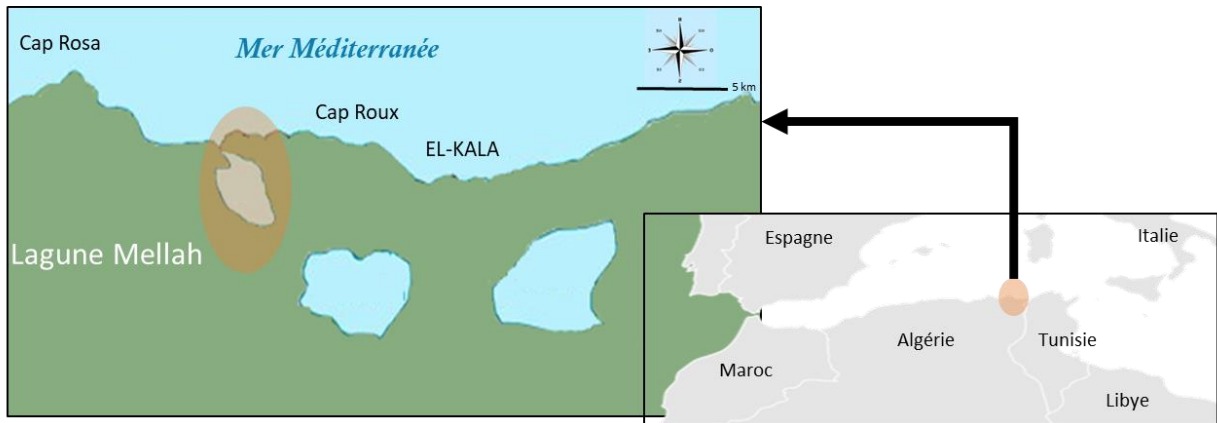


Figure 2 : Position géographique de la lagune Mellah (Parc national d'El-Kala, Algérie).

De nombreuses études ont été consacrées à la lagune Mellah depuis 1907 (Bounhiol, 1907) jusqu'au plus récent travail de Draredja et al.(2020), en passant par Gauthier-Lièvre (1931), Seurat (1940), Arrignon(1963), Semroud (1983), Refes (1994), Grimes (1994), Ounissi et al.(2002), Draredja et al.(2006), Draredja et al. (2019). Les travaux menés depuis les années 2000, signalent un colmatage (ensablement) progressif du chenal induisant une réduction des échanges hydriques entre la lagune et la côte adjacente qui se répercute sur le bon fonctionnement de cet écosystème unique en Algérie. Même si ces nombreuses études analysent et expliquent les propriétés environnementales et la biodiversité de la lagune, elles ne considèrent pas le fonctionnement trophique, d'où l'intérêt de la présente étude.

4. Objectifs et organisation de la thèse

Ce travail s'est basé sur des études antérieures qui ont établi une fréquentation intensive des juvéniles de poissons dans les deux sites retenus, l'estuaire de la Canche (France) et la lagune Mellah (Algérie), d'où la nécessité d'étudier les réseaux trophiques des juvéniles de poissons dans ces deux écosystèmes.

Cette thèse est structurée en deux grands volets, un premier volet (Chapitre 2) consacré à l'estuaire de la Canche et un second volet (Chapitre 3) consacré à la lagune Mellah, deux écosystèmes contrastés.

Le premier volet a pour principaux objectifs de : (i) distinguer l'origine des sources dans le réseau trophique des poissons juvéniles marins de l'estuaire de la Canche, (ii) étudier les variations saisonnières de la structure du réseau trophique des poissons et (iii) évaluer la fidélité des zones d'alimentation des juvéniles de poissons marins colonisant l'estuaire de la

Canche et les zones de reproduction côtières adjacentes. Ce chapitre a fait l'objet d'une publication "Bouaziz, R., Le Loc'h, F., Rolet, C., Veillet, G., Munaron, J.M., Rabhi, K., Djebar, A.B., Amara, R. & Ben Rais Lasram, F. (2021) *Structure and seasonal variability in fish food webs in a small macrotidal estuary (Canche estuary, Eastern English Channel) based on stable carbon and nitrogen isotope analysis. Regional Studies in Marine Science, 44: 101694*".

Le deuxième volet a pour principaux objectifs : (i) la caractérisation des peuplements ichthyologiques de la lagune Mellah et une mise en relation spatiale avec les paramètres environnementaux et biotiques (macrobenthos), (ii) la détermination de la composition en isotopes stables ($\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$) des espèces de poissons dominantes et l'identification de l'origine de leurs sources alimentaires et (iii) la caractérisation de la structure du réseau trophique des poissons.

Ce volet se présente sous la forme de deux sous chapitres, le premier répondant à l'objectif (i) cité ci-dessus et le deuxième sous la forme d'un article scientifique répondant aux objectifs (ii) et (iii) intitulé « *Study of the fish food web structure of a southern Mediterranean lagoon (El Mellah lagoon, Algeria) using stable isotope analysis* » et que nous comptons publier dans le journal Mediterranean Marine Science.

Enfin, le chapitre IV, sous la forme d'une conclusion, dresse le comparatif des deux écosystèmes étudiés et donne les perspectives futures d'un tel travail.

Chapitre 2 : Fonctionnement trophique de l'estuaire de la Canche

Chapitre 2 Fonctionnement trophique de l'estuaire de la Canche

1. Résumé étendu relatif à Bouaziz et al. 2021

Les estuaires sont des habitats de reproduction très importants pour beaucoup d'espèces de poissons car ils offrent un refuge et de la nourriture, en particulier pour les juvéniles. Toutefois, l'importance de certaines zones adjacentes à habitats peu profonds et salinité très variable (zones subtidales et de déferlement) pour l'alimentation des poissons est mal connue, en particulier dans les petits estuaires macrotidaux. En prenant l'exemple de l'estuaire de la Canche, qui est considéré comme une référence pour les petits estuaires macrotidaux en France, et en utilisant l'analyse des isotopes stables de carbone et d'azote, les principaux objectifs de cette étude étaient de (i) distinguer l'origine des sources dans le réseau alimentaire des poissons juvéniles marins, (ii) d'étudier les variations saisonnières de la structure du réseau trophique des poissons et (iii) d'évaluer la fidélité aux zones d'alimentation des poissons juvéniles marins qui habitent l'estuaire de la Canche et les zones de reproduction côtières adjacentes.

Basée sur un échantillonnage exhaustif de tous les compartiments trophiques (matière organique particulaire, matière organique sédimentaire, microphytobenthos, macrobenthos, poissons) durant l'automne 2017 et le printemps 2018, cette étude a fourni une nouvelle vision de l'estuaire de la Canche, qui a été considéré comme une zone d'alimentation majeure pour tous les poissons marins qui y séjournent.

En effet, sur la base des résultats du $\delta^{13}\text{C}$, nos résultats ont révélé que la matière organique d'origine terrestre a peu d'influence sur le fonctionnement du réseau trophique de la Canche, à l'exception des flets dans la zone amont de l'estuaire. A l'inverse, le microphytobenthos et la matière organique particulaire marine contribuent le plus au réseau alimentaire des poissons de l'estuaire. Notre étude a également révélé que certaines espèces de poissons visitent l'estuaire pour des raisons autres que l'alimentation, par exemple pour éviter la prédation. Ce travail a confirmé la pertinence de l'utilisation des isotopes stables pour suivre la fidélité des poissons à des zones d'alimentation distantes de moins de 10 km.

2. Bouaziz et al. 2021: Structure and seasonal variability in fish food webs in a small macrotidal estuary (Canche estuary, Eastern English Channel) based on stable carbon and nitrogen isotope analysis

Abstract

Estuaries are highly important nursery habitats for a range of fish species because they provide refuge and food, especially for juveniles. However, the importance of specific salinity zones and adjacent shallow marine habitats (subtidal and surf zones) for fish feeding is not well understood, particularly in small macrotidal estuaries. Using the example of the Canche estuary, which is considered a reference for small macrotidal estuaries in France, we investigated the structure and seasonal variability in fish food webs based on stable carbon and nitrogen isotope analysis. Our results provide a new vision of the Canche estuary, which has been considered a major feeding ground for all marine fish that spend time there. Based on $\delta^{13}\text{C}$ results, our results revealed that organic matter of terrestrial origin has little influence on functioning of the Canche food web, except for flounders in the upstream area of the estuary. Conversely, microphytobenthos and marine particulate organic matter contribute most to the food web of fish in the estuary. Our study also revealed that some fish species visit the estuary for reasons other than feeding, such as to avoid predation or because they are carried by the tide. This work confirmed the suitability of using stable isotopes to trace fish fidelity to feeding grounds less than 10 km apart.

Keywords

Food web, macrotidal estuary, stable isotopes, seasonal variations, nursery

1. Introduction

Using shallow marine coastal zones and estuaries as nursery areas is an important phase in the life history of many marine organisms, including commercially valuable species (Amara, 2003; Vasconcelos et al., 2007). In temperate ecosystems, juvenile fish concentrate in nursery grounds from late spring to early fall, which is the peak of macrobenthic prey biomass (Amara and Paul, 2003; Pasquaud et al., 2010; Selleslagh et al., 2015). Refuge and feeding areas for young fish in estuaries are considered important for fish survival and replenishing coastal fish stocks (McLusky and Elliott, 2004). However, many authors have shown that estuaries are only one component of broader nursery-use patterns and that shallow marine coastal areas and estuaries may provide a mosaic of vital nursery habitat types for juvenile marine fish (Beck et al., 2001). Although opportunism is widely reported for estuary-associated fish, as well as for fish in general (Amara et al., 2001; Elliott et al., 2007; Elliott and Hemingway, 2002), the importance of these different habitats (specific salinity zones inside estuaries and adjacent marine subtidal and surf zones) for fish feeding is not well understood (Selleslagh et al., 2015; Vinagre et al., 2008). In addition, there is still a lack of information and confusing conclusions about the main origin of the organic matter that sustains juvenile fish food webs in nursery grounds (Le Pape et al., 2013). For estuaries, some studies (Darnaude et al., 2004; Leakey et al., 2008; Vinagre et al., 2008) indicated that allochthonous organic matter of terrestrial origin predominated, while other studies suggested that marine organic matter predominated (Pasquaud et al., 2008; Selleslagh et al., 2015). Most of these studies were conducted in large estuaries (e.g. Tagus, Gironde, Thames, Rhone, Vilaine). However, in small estuaries with little freshwater influence, *in situ* primary production can override other food sources and contribute significantly to juvenile food webs (Kostecki et al., 2012). Understanding the main ecological processes in ecosystems (e.g. food sources, trophic transfer through the food web) and identifying juvenile fish feeding areas and their spatial use of shallow nursery habitats are fundamental issues for effective conservation and management of these essential fish habitats (Hobson et al., 1999).

Reconstructing marine food webs is largely limited by methodological difficulties. A traditional approach to describe fish feeding ecology and determine their feeding niche has been stomach content analysis (Amara et al., 2001; Besyst et al., 1999). Although it may provide high taxonomic resolution, this method can be biased due to the difficulty in determining the origin of partially digested food items. Previous studies of estuarine fish food webs highlighted that stable isotope analysis (SIA), based on nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) and carbon ($\delta^{13}\text{C}$) signatures of various food-web compartments, can be a powerful tool. This technique,

which identifies trophic pathways and energy sources in a variety of ecosystems (Fry, 2006; Peterson and Fry, 1987), is particularly successful in coastal and estuarine systems, in which the fate of different sources of both freshwater and marine particulate organic matter (POM) can be distinguished (Fry, 1999; Riera et al., 1999; Yokoyama et al., 2008).

$\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ are typically increased from prey to consumers by 3‰–4‰ for $\delta^{15}\text{N}$ and 1‰ for $\delta^{13}\text{C}$ (De Niro and Epstein, 1981; Minagawa and Wada, 1984; Cabana and Rasmussen, 1994). Thus, $\delta^{15}\text{N}$ can indicate the trophic position of an organism within the food web and $\delta^{13}\text{C}$ values of the food sources (primary producers as phytoplankton or microphytobenthos) are also responsible for differences in the isotopic compositions of their consumers (Riera et al. 1999), allowing distinctions to be made between pelagic and benthic food webs (Hobson et al. 2002) or fresh vs marine waters (Fry, 2006). Consequently, $\delta^{13}\text{C}$ can be used as a tracer of organic trophic sources for benthic consumers (Peterson, 1999).

Given the diversity of juvenile nursery habitats, an isotopic approach to tracing fish movement is particularly appealing as it increases the likelihood of finding habitat-specific isotopic signatures (Herzka, 2005). Several authors have successfully used stable isotopes to study, for example, the connectivity of habitats (Fry et al., 2003; Selleslagh et al., 2015; Vinagre et al., 2008).

In the present study, we analysed for the first time the fish food web in a small macrotidal estuary on the French coast of the Eastern English Channel (EEC) – the Canche estuary – based on stable carbon and nitrogen isotopes analysis. The Canche estuary is considered a reference for small macrotidal estuaries because it is subject to low human disturbance and is an important fish nursery ground (Selleslagh et al., 2009; Selleslagh and Amara, 2015) that supports species with high commercial and recreational value during their juvenile stage. The role and importance of small macrotidal estuaries as feeding grounds for marine juvenile fish is not well understood. Along the French coast of the EEC, juvenile marine fish are known to use both estuaries and shallow marine coastal waters, but the exact areas where they feed remain unknown (Amara and Paul, 2003; Selleslagh and Amara, 2015).

The main objectives of the present study were to i) distinguish the origin of sources in the marine juvenile fish food web, ii) investigate seasonal variations in fish food-web structure and iii) assess the feeding-ground fidelity of marine juvenile fish that inhabit the Canche estuary and adjacent coastal nursery grounds.

2. Materials and Methods

2.1 Study area

The Canche estuary (50°50'-50°56' N, 1°57'-1°67' E) is located in northern France along the coast of the Eastern English Channel (EEC). The Canche estuary is 12 km long and has a maximum width of 1 km at its mouth. The estuary has a semi-diurnal tide, with an average tidal range of ca. 1 m at neap tides and 6 m at spring tides, and is considered a macro/hyper-tidal estuary according to the McLusky and Elliott (2004) classification. Water circulation depends mainly on the tide and small freshwater inputs, with a mean annual rate of ca. 13 m³.s⁻¹. The Canche estuary is little impacted by human disturbances (Amara et al., 2007), it belongs to the special conservation zone “Bay of Canche and corridor of the 3 estuaries” and is classified as a “Natura 2000” site because it accounts as a major area of hosting juvenile fish in the Eastern English Channel.

2.2 Sampling strategy

Samples of particular organic matter (POM), sediment organic matter (SOM), microphytobenthos (MPB) as well as fish and their main potential prey (i.e. benthic organisms, shrimp and crabs) were collected in the fall (October-November 2017) and spring (May-June 2018) at three sites inside the Canche estuary along a salinity gradient (upstream, middle and downstream).

To better understand the estuary’s feeding role and connectivity with adjacent marine habitats, three additional sites were sampled outside the Canche estuary: two in the surf zone on both sides of the mouth of the estuary (Sainte Cécile beach and Le Touquet beach, respectively) and one in the subtidal zone in the plume of the estuary (Figure 1). For technical reasons, these sites were sampled only in spring (May-June 2018). We also described benthic communities and their biomass at all six sites only in spring (May-June 2018).

The sampling sites consist of a variety of habitats. The middle part of the Canche estuary is a muddy-sand shore that contains polychaetes and bivalves (EUNIS classification A2.24; Rolet et al., 2015). The downstream part is characterized by a medium fine-sand benthic community (EUNIS classification A2.223) and is dominated by amphipods and *Scolecipis* spp. (Rolet et al., 2015) such as the surf zone (Sainte Cécile and Le Touquet beaches). The subtidal site is muddy fine sand and contains polychaetes (*Magelona johnsoni*, *Nephtys* spp.) and bivalves (*Donax vittatus*) (Desroy et al., 2003).

2.3 Particulate organic matter and sediment organic matter sampling

The POM was sampled at the surface at high tide using sterile pots and then was conserved in a cool box. In the laboratory, the water was filtered through pre-combusted Whatman GF/F filters (0.45 μm pore size, 47 mm diameter), with 3 replicates per site. The SOM was sampled at low tide by scraping the top first cm of sediment. Three replicates were performed at each site. The POM and SOM samples were conserved at $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ in the laboratory until transfer for SIA.

2.4 Microphytobenthos sampling

Benthic diatoms were collected at the sites inside the estuary and in the surf zone at low tide by scraping the surface of the sediment and were then extracted according to the protocol of Riera et al. (1999). In the laboratory, we allowed MPB to migrate by leaving the sediment containing benthic diatoms in flat trays to form a layer 1 cm thick. A nylon screen (60 μm mesh) was placed on top of the sediment and covered with a layer of combusted sand powder (60-200 μm) 5 mm thick. The trays were illuminated until the first dense brown mats appeared on the surface. Meanwhile, the sand was kept moist by spraying filtered (GF/F) seawater from the sampling site. The top 2 mm of sand were removed and sieved over a 60 μm mesh nylon screen to separate the diatoms from the remaining sand and nematodes or copepods. The benthic diatoms were then collected on precombusted GF/F filters. Samples were conserved at $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ until transfer for SIA.

2.5 Benthic organism sampling

In the surf zone (on both sides) and inside the estuary, macrobenthic fauna was sampled during low tide with a hand corer (0.025 m^2 area, 20 cm depth, 10 replicates for density and biomass, and as many as needed for SIA). At the subtidal site, macrobenthic organisms were sampled using a Van Veen grab (sampling an area of 0.1 m^2 , 10 replicates for density and biomass and as many as needed for SIA). Samples were washed, sieved through a 1 mm mesh size and then washed again with milli-Q water to avoid contamination. In the laboratory, benthic fauna was sorted and identified to the species level when is possible. Ash-free dry weight (AFDW) of benthic invertebrates was determined using the method recommended by the Benthos Ecology Working Group of the ICES (Hamilton and Kingston, 1985). The fauna was dried in an oven at $60 \pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$ for at least 48 hours until a constant weight was obtained. It

was then weighed (with 10^{-1} mg precision) and placed in an oven at $520 \pm 20^\circ\text{C}$ for 6 h to calcinate the organic matter completely without altering the mineral matter, and the calcinated fauna was weighed again. The AFDW equalled the difference between the two weights.

2.6 Fish, crab and shrimp sampling

Fish, crabs and shrimps were sampled during daylight hours using a 1.5 m beam trawl, with one tickler chain and 5 mm mesh size in the cod end, towed by a semi-rigid boat against the current at 2 knots for 15 min. Fish, crabs and shrimp were identified to the species level, counted, and then measured (total length, with 1 mm precision).

2.7 Stable isotope analyses

Species selected for SIA were dominant in both abundance and biomass to obtain a synthetic image of the trophic structure within each community. As lipids are depleted in $\delta^{13}\text{C}$ compared to carbohydrates and proteins (DeNiro and Epstein, 1977; Griffiths, 1991), which indicates that fatty tissues tend to be isotopically lighter than leaner ones, trophic interpretations based on $\delta^{13}\text{C}$ composition may be confounded by lipid effects (Bodin et al., 2007; Wada et al., 1993). To minimize these effects, mega- and macrofaunal (except for polychaetes) low-lipid muscle tissue was used for SIA. Polychaetes were analysed after removing their viscera by dissection. The valve muscle of bivalves, the abdomen muscle of shrimp, the muscle in crab pincers and the white dorsal muscle of fish (even small ones) were dissected and analysed for SIA. For other benthic organisms, the entire organism was analysed after removing the digestive tract, jaws and cerci. The tissues were then washed with milli-Q water to prevent contamination and freeze-dried before being encapsulated. For small benthic organisms (*Bathyporeia pilosa*, *Eurydice pulchra*, *Gastrosaccus spinifer*, *Haustorius arenarius*), each sample represented a combination of 2-4 individuals.

As fish size can influence isotope values, especially $\delta^{15}\text{N}$, due to ontogeny (Galván et al., 2010; Wilson et al., 2009), we carefully selected individuals of similar size across species in order to be sure that we select G0 juveniles. Before $\delta^{13}\text{C}$ analyses, POM and MPB filters were divided into two subsamples: one was exposed to HCl vapour for 4 h to remove residual carbonates (Cresson et al., 2012) before being placed in tin cups (Lorrain et al., 2003), while the other was not treated and was used to measure $\delta^{15}\text{N}$. Sediment samples were dried at 60°C for 24 h. They were divided into two subsamples: one was treated with HCl, to remove

carbonate, then rinsed three times with distilled water, and freeze-dried for 48 hours before encapsulation, while the other was encapsulated immediately after drying.

$\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were measured using an elemental analyser Flash EA 2000 (Thermo Scientific), connected to an Isotope Ratio Mass Spectrometer (Delta V+) with a ConFlo IV interface (Thermo Scientific) at the Pôle Spectrométrie Océan in Plouzané, France. Replicate analyses of international IAEA and laboratory USGS standards provided analytical errors $<0.20\text{‰}$ for both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. Stable isotope ratios were expressed as parts per mil (‰) in the δ notation relative to the Pee Dee Belemnite standard for carbon and atmospheric N_2 for nitrogen using the formula:

$$\delta X(\text{‰}) = [(R \text{ sample}/R \text{ standard}) - 1] \times 1000$$

where X is ^{13}C or ^{15}N , and R is the ratio of $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$.

2.8 Data analysis

2.8.1 Statistical analysis

We first tested the hypothesis that potential sources and prey for fish had significantly different isotopic compositions along the salinity gradient, and then that compositions at sites inside vs. outside of the estuary differed significantly. For all samples, two-way ANOVAs were performed separately for each ratio, factors are sites and seasons (after verifying that the assumptions of parametric tests were met). ANOVA was used to test differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in the POM from the water sources, considering site and season effects. Biplots of $\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{15}\text{N}$ were used to represent graphically means and standard deviations of isotopic compositions of all compartments of the entire food web in each habitat. Besides, we performed a Kruskal-Wallis test to test for fish species length homogeneity between sites and seasons.

2.8.2 Layman metrics

We assessed isotopic niches of fish by calculating the three Layman metrics (Layman et al., 2007): nitrogen range (NR), carbon range (CR) and total area (TA). We used a Bayesian approach based on multivariate ellipse-based metrics (Jackson et al., 2011), in which the location of the centroid represents the centre of the trophic niche in isotopic space. To describe the spread of data points, we calculated the parameters developed by Layman et al. (2007). We constructed convex hulls to estimate the smallest TA that contained all individuals

in the isotopic space. The TA can be interpreted as a measure of the total isotopic niche of a population (Layman et al., 2007). We estimated the niche width in each season using multivariate ellipse-based metrics (Jackson et al., 2011). The analysis generates standard ellipse areas (SEA), which are bivariate equivalents of standard deviations in univariate analyses.

3. Results

3.1 Benthic communities and biomass

The upstream site was too muddy to sample benthic organisms. Among the five sites sampled in spring, we identified 1288 individuals that belonged to 51 taxa (Table 1). Mean macrobenthic species richness, abundance and biomass were higher outside than inside the estuary (Wilcoxon test, $p < 0.0001$). Species richness was lowest in the middle of the estuary (6 species) but higher at the downstream site (16), Sainte Cécile beach (13), Le Touquet beach (11) and the subtidal site (32). The main species observed in the middle of the estuary were the polychaetes *Hedistes diversicolor* (326 ind.m⁻²; 2 011 mg.m⁻²) and the bivalve *Scorbicularia plana* (565 mg.m⁻²). The polychaete *Scoelepis squamata* (823 ind.m⁻²; 3 445 mg.m⁻²) and the bivalves *Limecola balthica* (1 282 mg.m⁻²) and *Cerastoderma edule* (640 mg.m⁻²) dominated the downstream site. The two surf zone sites (Le Touquet and Sainte Cécile) were characterized by the polychaetes *S. squamata* (48-300 ind.m⁻²; 145-835 mg.m⁻²), *Nephtys cirrosa* (124-160 ind.m⁻²; 559-831 mg.m⁻²) and *Lanice conchylega* (1 022 mg.m⁻² at Sainte Cécile) and the bivalves *M. balthica* (153-1336 mg.m⁻²), *C. edule* (693 mg.m⁻² at Sainte Cécile) and *Fabulina fabula* (706 mg.m⁻² at Le Touquet). More diverse taxa (N = 32) and huge benthic biomass were observed at the subtidal site, which was dominated mainly by the bivalves *D. vittatus* (516 ind.m⁻²; 108 035 mg.m⁻²), *F. fabula* (412 ind.m⁻²; 12 906 mg.m⁻²) and *Ensis leei* (36 ind.m⁻²; 9 064 mg.m⁻²).

Table 1. Mean Biomass (B) (mg.m⁻²) and Density (D) (ind.m⁻²) of each benthic species inside and outside the Canche estuary in spring. (Abbreviations correspond to species analysed for stable isotope composition)

Species	Inside the Canche estuary				Outside the Canche estuary						
	Middle		Downstream		Sainte Cécile beach		Le Touquet beach		Subtidal		
	B	D	B	D	B	D	B	D	B	D	
<i>Hediste diversicolor</i> (H div)	2011.7	326									
<i>Scrobicularia plana</i> (S pla)	565.8	14									
<i>Carcinus maenas</i> (C mae)	108.6	2	85.5	1							
Oligochaeta	9.1	2	1.4	5							
<i>Gammarus zaddachi</i>	2.4	2									
<i>Bathyporeia pilosa</i>	0.4	2	15.1	61							
<i>Scolelepis squamata</i> (S squ)			3445.6	823	835.8	300	145.9	48			
<i>Limecolabalthica</i> (L bal)			1282.7	21	153.6	4	1336.6	12	8990.1	72	
<i>Cerastoderma edule</i> (C edu)			640.5	1	693.6	4			2709.8	4	
<i>Eurydice pulchra</i> (E pul)			246.5	3			3.3	16			
<i>Nephtys cirrosa</i> (N cir)			146.2	19	559.4	124	831.72	160			
<i>Heteromastus filiformis</i>			29.1	32							
<i>Bathyporeia sarsi</i>			4.5	36							
<i>Eteone longa</i> (E lon)			11.6	8							
<i>Glycera tridactyla</i>			8.5	3	62.1	4			7.8	4	
<i>Haustorius arenarius</i> (H are)			4.1	4	42.4	28	9.5	4			
<i>Urothoe poseidonis</i>			0.5	4	17.0	40	3.4	8	2.7	4	
<i>Pygospio elegans</i>			0.4	4							
<i>Mytilus edulis</i>			0.3	1							
<i>Lanice conchilega</i> (L con)					1022.8	16			416.2	4196	
<i>Portumnus latipes</i>					447.9	8	257.4	8			
<i>Nephtys hombergi</i>					295.6	24			981.6	124	
<i>Gastrosaccus spinifer</i> (G spi)					57.7	28	59.6	16			
<i>Crangon crangon</i> (C cra)					28.0	52	1.8	4	2.2	4	
<i>Spio martinensis</i>					7.1	16					
<i>Fabulinafabula</i> (F fab)							706.4	12	12906.6	412	
<i>Cumopsis goodsiri</i>							0.4	4			
<i>Donax vittatus</i> (D vit)									108035.2	516	
<i>Ensis leei</i> (E lee)									9604.8	36	
<i>Tritia reticulata</i>									2630.4	40	
<i>Ophiura albida</i>									898.6	8	
<i>Abra alba</i> (A alb)									603.6	68	
<i>Arenicola marina</i> (A mar)									586.0	24	

<i>Liocarcinus vernalis</i>						465.9	36			
<i>Sigalion squamosus</i>						443.1	44			
<i>Anapagurus hyndmanni</i>						377.4	12			
<i>Nephtys assimilis</i>						244.3	4			
<i>Lagis koreni</i>						218.7	36			
<i>Phyllodoce mucosa (P muc)</i>						144.4	244			
Planarian						118.8	4			
<i>Pinnotheres pisum</i>						74.6	12			
Nemertians						42.2	32			
<i>Eteone picta</i>						9.7	4			
<i>Schistomysis kervillei</i>						8.4	4			
<i>Diastylis rugosa</i>						5.8	4			
<i>Capitella capitata (C cap)</i>						2.8	20			
<i>Leucothoe incisa</i>						2.4	8			
<i>Eumida sanguinea</i>						1.1	8			
<i>Nototropis swammerdamei</i>						0.6	4			
<i>Pariambus typicus</i>						0.5	4			
TOTAL	2 698.1	348	5 922.4	1 404	4 223.0	648	3 356.0	292	150 536.3	5 992

3.2 Fish sampled for stable isotope analyses

Nine fish species (eight in spring and six in fall) were collected for SIA: *Buglossidium luteum*, *Dicentrarchus labrax*, *Limanda limanda*, *Platichthys flesus*, *Pleuronectes platessa*, *Solea solea*, *Sprattus sprattus*, *Pomatoschistus microps* and *Pomatoschistus minutus* (Table 2). Most individuals were G0 juveniles, except *P. microps*, *P. minutus*, *S. solea* and *P. platessa* (at the subtidal site in spring) and *P. flesus* (at Sainte Cécile beach in spring). *S. solea*, *L. limanda* and *B. luteum* were collected only outside the Canche estuary.

In the fall, fish of the same species did not differ significantly in size among sites, except *P. flesus* ($p = 0.020$,) and *S. sprattus* ($p = 0.006$), which were smaller in the middle of the estuary than upstream or downstream. In spring, *P. platessa* were significantly longer at the subtidal site ($p < 0.0001$). *P. flesus* were also significantly longer at Sainte Cécile than at the other sites ($p = 0.003$). Inside the estuary, fish size varied between the two seasons for the four species caught in both spring and fall (*D. labrax*, *P. flesus*, *S. sprattus* and *P. platessa*; $p < 0.0001$).

Table 2. Total length (mean \pm standard error, cm) and samples size (n) of the nine fish species collected in the Canche estuary in two seasons (fall and spring) analysed for carbon and nitrogen stable isotope composition.

Species	Season	Upstream		Middle		Downstream		Sainte Cécile beach		Le Touquet Beach		Subtidal	
		Length	n	Length	n	Length	n	Length	n	Length	n	Length	n
<i>Dicentrarchus labrax (D lab)</i>	Fall	5.9 \pm 0.9	10	5.2 \pm 0.9	10	6.3 \pm 0.5	11						
<i>Platichthys flesus (P fle)</i>		6.0 \pm 3.0	11	3.8 \pm 0.2	10	6.9 \pm 1.3	9						
<i>Pleuronectes platessa (P pla)</i>						6.6 \pm 1.3	5						
<i>Sprattus sprattus (S spr)</i>		6.9 \pm 2.8	11	3.9 \pm 0.2	6	6.4 \pm 1.2	9						
<i>Pomatoschistus microps (P mic)</i>		4.4 \pm 0.2	5	3.8 \pm 0.2	5	4.6 \pm 0.7	5						
<i>Pomatoschistus minutus (P min)</i>		5.3 \pm 0.5	5	4.1 \pm 0.1	5	5.9 \pm 0.3	5						
<i>Dicentrarchus labrax (D lab)</i>	Spring			8.2 \pm 1.1	4	8.4 \pm 0.5	3						
<i>Platichthys flesus (P fle)</i>		7.8 \pm 2.8	4	6.4 \pm 2.8	5	8.7 \pm 5.2	4	13.0 \pm 1.2	6	10.6 \pm 3.1	5	7.0 \pm 5.4	10
<i>Pleuronectes platessa (P pla)</i>				3.9 \pm 4.8	5	4.6 \pm 1.0	4	5.5 \pm 7.4	5	7.1 \pm 0.9	9	14.5 \pm 5.2	4
<i>Sprattus sprattus (S spr)</i>		4.3 \pm 3.0	10	4.8 \pm 3.7	5	4.5 \pm 0.4	3			6.4 \pm 1.5	5		
<i>Pomatoschistus sp. (P sp)</i>				4.3 \pm 2.8	4	4.8 \pm 2.5	5						
<i>Solea solea (S sol)</i>								3.5 \pm 2.4	7	3.7 \pm 2.2	7	13.1 \pm 2.1	8
<i>Buglossidium luteum (B lut)</i>								7.6 \pm 3.8	5	4.1 \pm 2.3	5	5.9 \pm 4.2	5
<i>Limanda Limanda (L lim)</i>												13.4 \pm 1.0	6

3.3 Results of stable isotope analyses

3.3.1 Food sources

The stable isotope composition of POM ranged from -29.70‰ to -20.15‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 5.20-7.30‰ for $\delta^{15}\text{N}$ (Table 3). POM $\delta^{13}\text{C}$ differed significantly among sites ($F = 9.536$; $p < 0.0001$, ANOVA) and between seasons ($F = 9.448$; $p < 0.0001$, ANOVA). In spring, mean POM $\delta^{13}\text{C}$ was significantly lower inside the estuary ($F = 9.536$; $P < 0.0001$) and higher at the subtidal site ($-20.89 \pm 0.10\text{‰}$) (Table 3). Mean $\delta^{15}\text{N}$ also differed significantly among sites ($F = 3.745$; $P < 0.0001$) and between seasons ($F = 3.762$; $P < 0.0001$). POM $\delta^{15}\text{N}$ was significantly higher at Le Touquet beach ($7.30 \pm 0.01\text{‰}$ $P = 0.144$, Kruskal-Wallis) (Table 3). The stable isotope composition of SOM ranged from -24.18‰ to -19.62‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 4.67-7.19‰ for $\delta^{15}\text{N}$ (Table 3) and differed significantly among sites and between seasons for both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. The ANOVA revealed a site effect on $\delta^{15}\text{N}$, as well as a season effect, with the lowest values in spring, and a significant effect of the site \times season interaction ($F = 10.548$, $p < 0.0001$). SOM $\delta^{13}\text{C}$ showed significant enrichment from upstream to downstream along the estuary in both spring ($F = 9.352$, $p < 0.0001$) and fall ($F=4.531$, $p < 0.0001$) (Table 3). The MBP had the most depleted $\delta^{15}\text{N}$ ratios of the food sources sampled. The stable isotope composition of MPB ranged from -17.1‰ to -13.1‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 3.66-6.44‰ for $\delta^{15}\text{N}$ (Table 3). MBP $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ did not differ significantly among sites or between seasons.

Table 3. Carbon and nitrogen stable isotope compositions (mean \pm standard error, ‰) of particulate organic matter (POM), sediment organic matter (SOM) and microphytobenthos (MPB) inside (Upstream, Middle, Downstream) and outside (Sainte Cécile and Le Touquet beaches, Subtidal) the Canche estuary in fall and spring. *only one replicate.

season	Upstream		Middle		Downstream		Sainte Cécile beach		Le Touquet beach		Subtidal	
	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
<i>POM</i>	6.61*	-29.70*	6.00 \pm 0.05	-24.20 \pm 0.14	6.96 \pm 0.35	-27.43 \pm 1.37						
<i>SOM</i> Fall	6.00 \pm 0.96	-24.18 \pm 0.46	7.19 \pm 0.62	-23.04 \pm 0.36	6.07 \pm 0.57	-22.09 \pm 0.80						
<i>MPB</i>	6.44 \pm 1.90	-17.11 \pm 0.85	3.66 \pm 1.75	-16.18 \pm 0.44	5.94 \pm 0.75	-16.12 \pm 0.48						
<i>POM</i>	5.20 \pm 0.66	-29.16 \pm 0.21	6.57 \pm 0.07	-20.89 \pm 0.10	5.96 \pm 1.24	-22.43 \pm 1.24	6.08 \pm 0.72	-20.15 \pm 0.23	7.30 \pm 0.01	-20.89 \pm 0.10	6.50 \pm 0.40	-20.50 \pm 0.17
<i>SOM</i> Spring	5.46 \pm 0.01	-24.18 \pm 0.16	5.39 \pm 0.06	-19.62 \pm 0.05	4.67 \pm 0.94	-19.98 \pm 0.20	4.80 \pm 0.72	-19.95 \pm 0.92				
<i>MPB</i>			6.40 \pm 0.59	-16.13 \pm 0.34	5.12 \pm 0.37	-15.71 \pm 1.41	6.42 \pm 0.16	-15.52 \pm 0.65	4.88 \pm 0.49	-13.14 \pm 0.56		

3.3.2 Isotopic compositions of benthic communities

Inside the estuary, the benthic invertebrate community followed the same isotopic trend in both seasons. The bivalve *Scrobicularia plana* and polychaetes *H. diversicolor* and *N. cirrosa* had the lowest $\delta^{13}\text{C}$ values (-20‰ to -18‰), while the crustaceans *Carcinus maenas* and *Crangon crangon* had the highest $\delta^{13}\text{C}$ values (-16‰ to -15‰) (Figures 2 and 3). The suspension feeder *L. balthica* (7.9-9.9‰) and the deposit feeders *S. squamata* (8.2-10.2‰) and *S. plana* (8.4-9.2‰) had the lowest $\delta^{15}\text{N}$ values, while the crustaceans *C. crangon* and *C. maenas* (11.3-12.6‰) had the highest $\delta^{15}\text{N}$ values (Appendix 1, Appendix 2).

Outside the estuary, *S. squamata* (-18.8‰), *L. conchylega* (-18.6±0.4‰) and *E. pulchra* (-20.4±0.9‰) had the lowest $\delta^{13}\text{C}$ values, while the predatory *C. maenas*, *C. crangon* and *N. cirrosa* (-17.1‰ to -15.2‰) had the highest $\delta^{13}\text{C}$ values (Appendix 1). The suspension feeders *D. vittatus*, *L. balthica* and *L. conchylega* had the lowest $\delta^{15}\text{N}$ values (7.1-9.6‰), while the predatory shrimp *C. crangon* had the highest $\delta^{15}\text{N}$ values (13.6‰) (Appendix 1).

In spring, the mean $\delta^{13}\text{C}$ values for *C. crangon* and *C. maenas* were significantly lower inside the estuary (*C. crangon*: -18.3±0.9‰ at the upstream site to -15.5±0.7‰ at Sainte Cécile beach; *C. maenas*: -17.4±0.5‰ at the upstream site to -15.2±0.2‰ at the intertidal site).

3.3.3 Isotopic composition of fish

Inside the estuary in both seasons, *P. flesus* had the lowest $\delta^{13}\text{C}$ values (-24.2‰ to -16.8‰), while in the fall, *P. microps* had the highest $\delta^{13}\text{C}$ values (-15.9‰ to -14.8‰). Inside the estuary in the fall, all $\delta^{15}\text{N}$ values exceeded 13‰, except for *P. flesus* (12.5±0.6‰) and *P. platessa* (12.4±0.2‰), both downstream. Fish $\delta^{15}\text{N}$ was lower in spring (11.5-13.1‰), except for *D. labrax* (ca. 14‰). Thus, inside the estuary we observed enrichment of organisms from upstream to downstream (Figure 2). Outside the estuary in spring, carbon ratios displayed the same patterns, with $\delta^{13}\text{C}$ values lowest for *P. flesus* (-20.7‰ to -17.2‰) and highest for *P. microps* (-15.6±0.3‰). Fish had a wider range of $\delta^{15}\text{N}$ (10.2-13.8‰) outside the estuary than inside.

3.3.4 Fish isotopic niches

Inside the estuary, isotopic niches overlapped strongly in fall, except for *P. platessa*, which occupied a distinct isotopic space (Figure 4A). All niches overlapped in spring, except for two pelagic fish (*S. sprattus* and *D. labrax*), which had distinct isotopic niches (Figure 4B). Inside

the estuary, total fish SEAc (corrected SEA) were larger in spring (21.79%) than in fall (13.96%). In spring, fish isotopic niches were smaller outside the estuary than inside.

Table 4. The core isotopic niche area (SEAc, %), carbon range (CR) and nitrogen range (NR) for fish species sampled inside and outside the Canche estuary in fall and spring.

Species	Fall			Spring					
	Inside			Inside			Outside		
	SEAc	CR	NR	SEAc	CR	NR	SEAc	CR	NR
Pomatoschistus minutus	17.58	9.01	2.63						
Platichthys flesus	16.41	7.67	3.59	23.49	8.50	4.74	12.79	4.77	3.95
Pomatoschistus microps	14.74	7.62	3.10						
Dicentrarchus labrax	13.28	7.19	2.68	17.60	7.30	4.17			
Pleuronectes platessa	5.45	6.99	2.86	25.04	8.86	4.67	14.65	6.50	3.59
Pomatoschistus sp				20.05	7.95	4.56			
Sprattus sprattus				18.92	8.43	3.89			
Buglossidium luteum							12.95	5.26	3.84
Limanda limanda							12.44	5.06	3.99
Solea solea							14.14	5.09	4.29
Total	13.96	8.00	2.39	21.79	8.34	4.42	12.75	5.41	3.55

4. Discussion

4.1 Origin of and variability in organic matter in the Canche estuary

As estuaries are complex and changing ecosystems, it is challenging to distinguish the sources of organic matter at the base of food webs (Pasquaud et al., 2008; Selleslagh and Amara, 2015). Organic matter is a major component of suspended particles and fine sediment particles that determine many biogeochemical processes in marine environments (Bernasconi et al., 1997; Chen et al., 2012). Two natural sources of organic matter are generally considered in coastal ecosystems: allochthonous inputs and autochthonous production (Antonio and Richoux, 2014; Luo et al., 2016). Major sources of autochthonous organic matter include phytoplankton and aquatic macrophytes (Dalu and Froneman, 2016; Pearson et al., 2015). In estuarine ecosystems, organic matter of terrestrial origin is a major contributor to allochthonous organic matter (Duan et al., 2014; Lu et al., 2013). Analysis of the carbon and nitrogen stable isotopic compositions of estuarine organic matter can identify their contributions to the food web (Darnaude et al., 2004; Evans et al., 2019). Generally, POM in estuaries is composed of river POM (mixture of terrestrial POM and freshwater phytoplankton), estuarine-produced and marine phytoplankton, resuspended microphytobenthos and diverse detritus (e.g. faeces, macrophytes), which can make interpretation difficult (Kang et al., 2006).

In the Canche estuary, the POM stable isotopic signatures indicated a mixed organic matter composition that included freshwater/estuarine phytoplankton ($\delta^{13}\text{C}$ ranging from -29‰ to -20‰), with a clear increase in POM $\delta^{13}\text{C}$ values from fresh to marine waters, similar to previous estuarine studies in the Bay of Marennes-Oléron (Riera and Richard, 1996), the Vilaine estuary (Kostecki et al., 2010) and the Gironde estuary (Selleslagh et al., 2015). In the Canche estuary, salinity exhibits short-term changes, with a large amplitude from 0-35 due to the small size of the estuary, tide conditions, season and weather conditions (Amara et al., 2009; Selleslagh and Amara, 2008). MPB that live in intertidal flats in estuaries can contribute much of the total primary production in estuaries (Underwood and Kromkamp, 1999). MPB on intertidal flats is composed mainly of benthic diatoms (Méléder et al., 2007) and several studies have emphasised its key role in sustaining intertidal food webs (Christianen et al., 2017; Herman et al., 2000; Thrush et al., 2012). In the Canche estuary, the MPB is one of the main primary producers and could therefore be an important source of organic matter for benthic invertebrates. As in other European estuaries, the Canche MPB had the highest enriched carbon ratios (-17‰ to -15‰) among food sources, which allowed it to

be traced in its consumers (Moens et al., 2002; Moncreiff and Sullivan, 2001; Riera and Richard, 1996). SOM is a mixture of benthic and deposited pelagic microalgae, bacteria, aquatic and terrestrial plant debris and meiofauna. In the Canche estuary, SOM and POM $\delta^{13}\text{C}$ followed the same trend, with the lowest values upstream and highest values downstream due to the presence of freshwater phytoplankton, as measured in other nearby estuaries (Lambert et al., 2017; Middelburg and Nieuwenhuize, 1998).

In estuaries, variations in amounts and origins of nutrients such as nitrogen are common along salinity gradients, with a decrease in concentrations from fresh to marine waters due to mixing, which can be traced in food webs (Baeta et al., 2009; Connolly et al., 2013). The extent of nutrient mixing in estuaries varies spatially according to estuary size, and temporally at the seasonal and daily scales due to changing tides, wind, precipitation and temperature (Baeta et al., 2009; Hoeinghaus et al., 2011; Lautenschlager et al., 2014). $\delta^{15}\text{N}$ can be an accurate tracer for nitrogen inputs that originate from untreated domestic, industrial and/or agricultural activities that are incorporated in the food web through assimilation by primary producers (Fry, 2002). In the Canche estuary, POM, SOM and MPB $\delta^{15}\text{N}$ were similar along the salinity gradient during the same season, highlighting the relatively low nitrogen input from the watershed (Guelinckx et al., 2006) due to the short length of the Canche river and the low human modification of its catchment (Amara et al., 2007; Durou et al., 2007).

4.2 Structure of invertebrate communities

Two benthic communities were found in the Canche estuary: i) *S. squamata*/*E.pulchra*/*Bathyporeia* spp. (EUNIS A2.223), which corresponds to estuarine mid-shore medium-fine sand, and ii) *H. diversicolor*/*S. plana* on the upper shore mud banks (EUNIS A2.24; Rolet et al., 2015). Outside the estuary, Sainte Cécile and Le Touquet beaches were characterized by a low-shore fine sand *N. cirrosa*/*S. squamata* community (EUNIS A2.23), while the subtidal site had a muddy fine sand *Abra alba*/*D. vittatus*/*F. fabula* community (Desroy et al., 2003; Rolet et al., 2015). This distribution of benthic invertebrate communities is also present in the nearby estuaries of the Authie and Somme Rivers (Rolet et al., 2015). Biomasses inside the estuary and on adjacent beaches were lower (2.6-6.0 g AFDW.m⁻²) than in the subtidal *A. alba* community (150 g AFDW.m⁻²) dominated by the bivalve *D. vittatus*. In the EEC, benthic biomass within the *A. alba* community is heterogeneous, with a mean of 8.1 g AFDW.m⁻² (Desroy et al., 2003), and a higher biomass ranging from 23.5-27.5 g AFDW.m⁻² in the Seine Bay (Thiébaud et al., 1997) and from 45-

3 000 g AFDW.m⁻² in Gravelines (Desroy et al., 2003; Dewarumez et al., 1992; Ghertsos et al., 2000). This high subtidal biomass of potential flatfish prey (mainly bivalves) outside the estuary created a major feeding ground for flatfish species.

One objective of the study was to assess the origin of the food source consumed by potential prey throughout the estuary, from the intertidal zone upstream of the Canche estuary, with low benthic species diversity and biomass, to the subtidal zone outside the estuary, with higher species diversity and biomass. In the Canche estuary, suspension and deposit feeders dominated the benthic invertebrate biomass. Their feeding activity is an important connection between suspended and sedimented organic matter originating from POM, SOM or MPB (Little, 2000; Mann and Wetzel, 2000). However, it is often difficult to distinguish food sources of macrozoobenthos in estuaries due to spatio-temporal variability in the isotopic compositions of food sources along the salinity gradient, and because macrofauna feed on different food sources and have plastic feeding behaviour depending on the environmental conditions (Daggers et al., 2020; Herman et al., 2000). Nevertheless, benthic primary consumers had higher $\delta^{13}\text{C}$ (around -20 to -16‰) than fresh water POM (around -30‰), revealing the latter's low contribution to the trophic functioning of the estuary. This finding, even in the upstream of the estuary, may be due to the relatively weak flow of the Canche River and consequently the small amount of organic matter that it carries (Selleslagh and Amara, 2008). Thus, we can hypothesize that the marine POM, SOM and MPB which $\delta^{13}\text{C}$ composition are around -22 to -15‰ are the main food sources for the benthic community inside the estuary. However, it may be difficult to distinguish suspension and deposit feeders isotopically as their feeding behaviour does not provide information about the origin of their food; for example, suspension feeders can consume resuspended MPB, while deposit feeders can consume sediment POM (Kang et al., 2015).

4.3 Fish structure and seasonal variations

Two fish assemblages were observed, one inside the Canche estuary (*P. minutus*, *P. microps* and *D. Labrax* juveniles) and the other outside the estuary (*B. luteum*, *S. solea* and *L. limanda* juveniles). *P. flesus* and *P. platessa* juveniles occurred in both assemblages (Selleslagh and Amara, 2008). In both seasons in upstream Canche, *P. flesus* juveniles had the lowest $\delta^{13}\text{C}$ values, 5 to 8% away from that of the freshwater POM, revealing a slight contribution of organic matter from freshwater. This could be due to the diet of *P. flesus* juveniles, which is composed of meiofauna (nematodes, harpacticoides and ostracods (Aarnio et al., 1996;

Selleslagh and Amara, 2015)) that may consume SOM. Conversely, *P. microps* had the highest $\delta^{13}\text{C}$ values, which were similar to those of MPB, revealing the contribution of MPB to the feeding of *P. microps* prey. Previous studies indicated that *P. microps* feeds mainly on amphipods, polychaetes and meiofauna (Leclerc et al., 2014; Selleslagh and Amara, 2015). MPB production is high on the intertidal mud banks of the Canche estuary and provides food for the potential prey of *P. microps*. Inside the estuary, the other fish species (e.g. *D. labrax*, *P. minutus* or *S. sprattus*) had $\delta^{13}\text{C}$ values from -19 to -17‰ upstream to -16‰ downstream, close to those of marine POM (around -20‰) and MPB (-16‰) revealing a food source originating from both marine POM and MPB.

The seasonal comparison of fish SEA in the Canche estuary is informative, as the isotopic space occupied is smaller in spring than in fall. Thus, a wider range of prey appears to be consumed in the fall. This could be due to the higher biomass and diversity of coastal benthic invertebrates at the end of summer compared to the lower benthic biomass in spring (Rauch and Denis, 2008). In the fall, SEA of the two *Pomatoschistus* sp. did not overlap, unlike *Platichthys flesus* and *Pleuronectes platessa* that inhabit the Canche estuary, which confirms that their diet may differ (Salgado et al., 2004; Selleslagh and Amara, 2015). Conversely, the SEA of *P. flesus* and *P. platessa* overlapped in spring, perhaps due to the smaller amount of available prey (Pape and Bonhommeau, 2015).

Outside the estuary, the $\delta^{13}\text{C}$ values of flatfish juveniles (*B. luteum*, *S. solea*, *L. limanda*) were ca. -16‰, revealing MPB and POM to be a major basic food source, except for *P. platessa*, which had much lower $\delta^{13}\text{C}$ values, similar to those found in the estuary. This suggests that *P. platessa* individuals caught outside the Canche estuary did not feed exclusively in the habitat in which they were collected, which indicates that this species has high mobility and habitat connectivity.

Flatfish SEA indicates a slight isotopic niche overlap of *S. solea*, *B. luteum* and *L. limanda*, which suggests trophic segregation of the three species. Conversely, the SEA of *P. flesus* completely overlapped those of juveniles of these flatfish species, which indicates that *P. flesus* consumes a wider range of prey and may have trophic competition with the three other flatfish species. Juvenile fish in estuaries usually follow an opportunistic feeding strategy, which is driven by intra- and inter-specific competition (Brown et al., 2019; Post et al., 1999) and prey availability.

5. Conclusion

We showed a significant difference in invertebrate biomass between subtidal and intertidal sites, which influences the quality of the feeding ground for juvenile fish. This is a classic situation in European estuaries (Dubois et al., 2014). This result provides a new vision of the Canche estuary, which has been considered an important feeding ground for marine fish.

Our study revealed that ~~these~~ continental inputs have a minor role in the functioning of the Canche estuary and that fish species might visit the estuary for reasons other than feeding, such as to avoid predation or because they are carried by the tide. We highlighted the need to take into account the whole small macrotidal estuary and adjacent ecosystems to better describe the flatfish nursery. This work demonstrated that potential prey and feeding sources for fish had habitat-specific compositions, which confirms the suitability of SIA for tracing fish movements, fidelity and connectivity inside and outside the Canche estuary for sites less than 10 km apart. Estuarine nursery feeding grounds, even in small estuaries, appear to be complex due to the mosaic of benthic communities (potential prey), which are related to the habitat (e.g. sediment type, foreshore position, salinity fluctuations) and to trophic competition and predation.

Acknowledgements

The authors would like to acknowledge the University of Littoral Opal Coast, the University of Badji Mokhtar Annaba and the Parc Naturel Marin des Estuaires Picards et de la Mer d'Opale that funded this work.

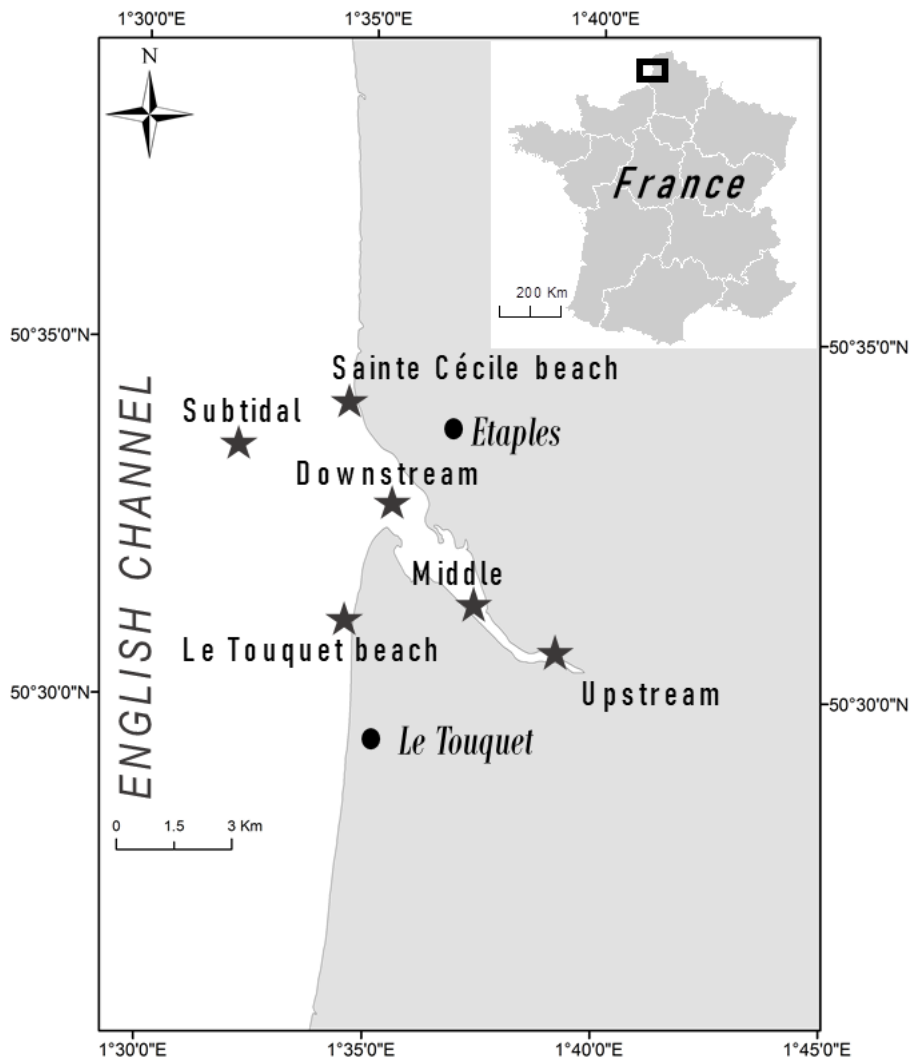


Figure 1. Map of the Canche estuary showing the sampling sites (stars) inside the estuary (upstream, middle, and downstream) and outside the estuary (surf zone (Sainte Cécile and Le Touquet beaches) and subtidal site).

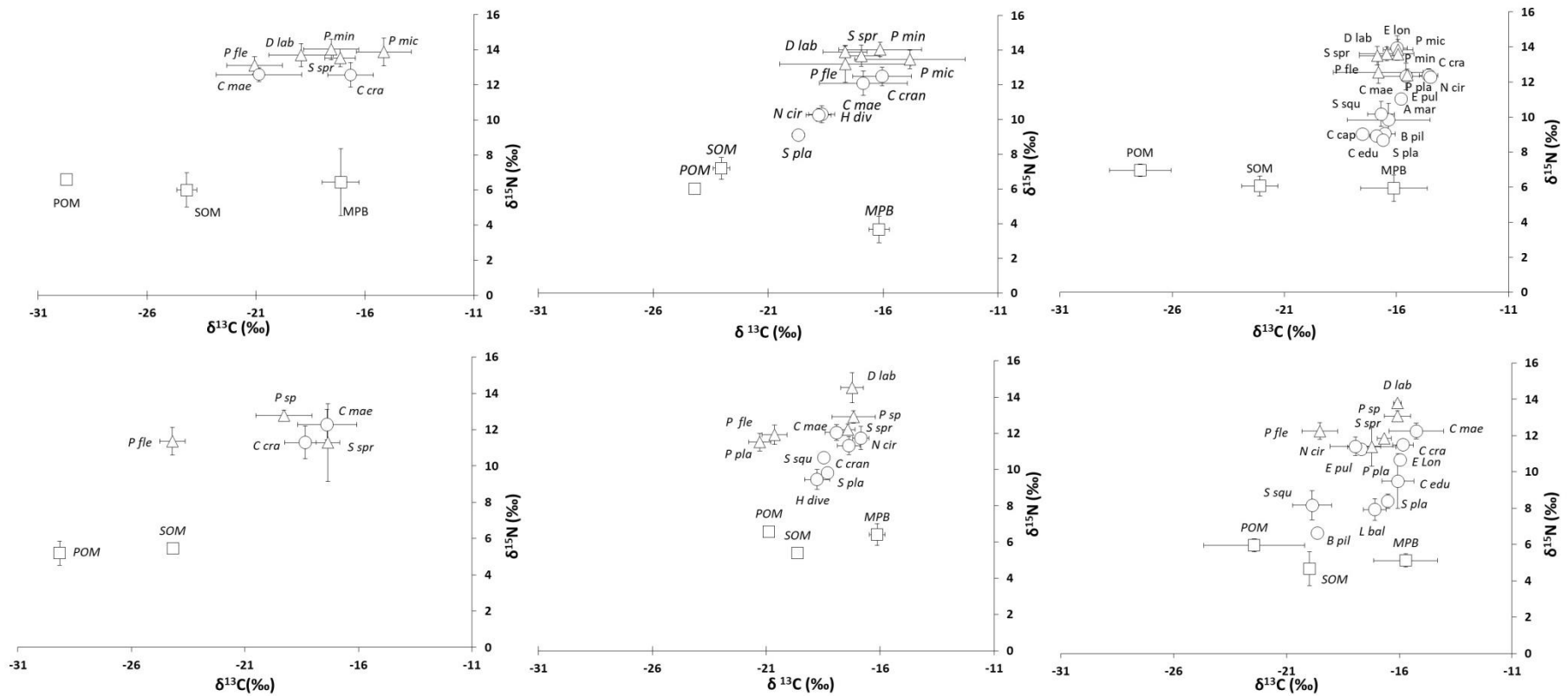


Figure 2. Mean (\pm standard deviation) $\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{15}\text{N}$ biplots of the food sources (\square), invertebrates (\circ), and fish (Δ) inside the Canche estuary in the fall (A: upstream, B: middle, C: downstream) and spring (D: upstream, E: middle, F: downstream). See Tables 2 and 4 for abbreviations.

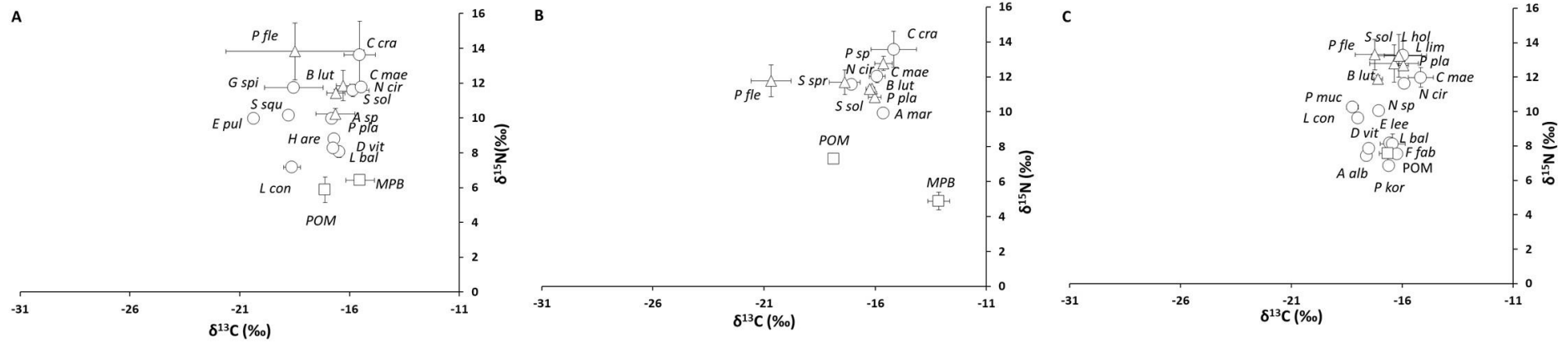


Figure 3. Mean (\pm standard deviation) $\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{15}\text{N}$ biplots of the food sources (\square), invertebrates (\circ), and fish (Δ) outside the Canche estuary in the fall (A: Sainte Cecile beach, B: Le Touquet beach, C: subtidal site). See Tables 2 and 4 for abbreviations.

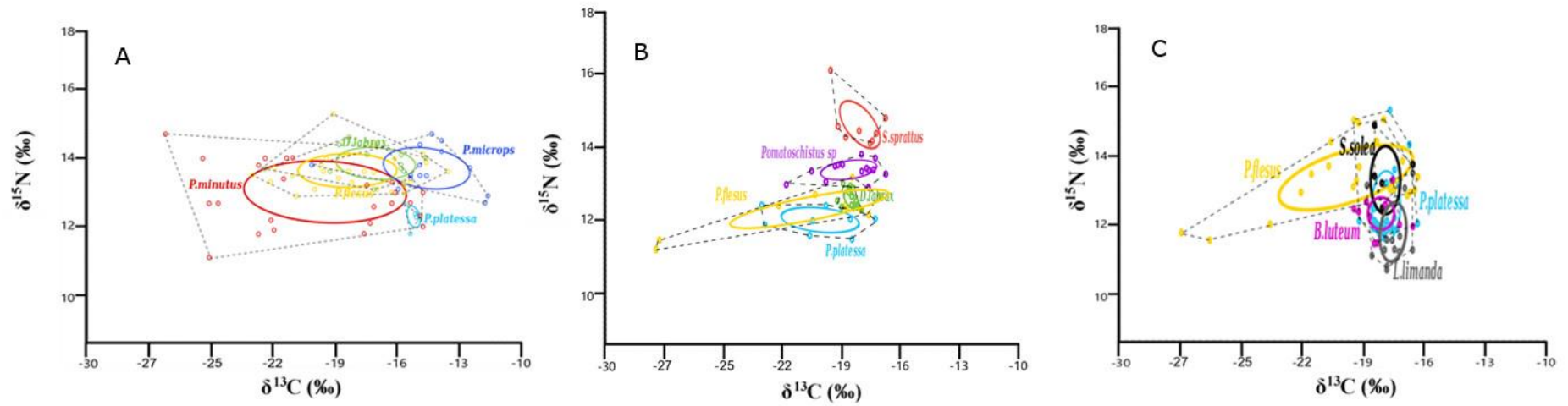


Figure 4. Convex hull polygons and corrected Standard Ellipse Areas (SEAc) of the fish community. Each convex hull is a measure of the total area, while each SEAc is a proxy of the mean isotopic niche of the core population, which is insensitive to sample size (A: inside the Canche estuary in the fall, B: inside the Canche estuary in spring, C: outside the Canche estuary in spring).

Appendix 1 (A.1) Macrobenthic carbon and nitrogen stable isotope compositions (mean \pm standard error, ‰), and number of individuals analysed (N) in spring

Species	Upstream			Middle			Downstream			Saint Cécile Beach			Le Touquet Beach			Subtidal		
	N	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	N	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	N	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	N	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	N	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	N	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
Scorbicularia plana (S pla)				3	9.2 \pm 0.1	-18.9 \pm 0.1	3	8.4 \pm 0.4	-16.5 \pm 0.1									
Hediste diversicolor (H div)				3	9.4 \pm 0.5	-18.8 \pm 0.5												
Scolecopsis squamata (S squ)				2	10.7	-18.4	4	8.2 \pm 0.8	-19.9 \pm 0.8	2	10.2	-18.8						
Limecola balthica (L bal)							4	7.9 \pm 0.6	-17.1 \pm 0.5	2	8.2	-16.7				3	8.1 \pm 0.6	-16.4 \pm 0.3
Cerastoderma edule (Cedu)							5	9.5 \pm 1.5	-16.1 \pm 0.7									
primary consumers Lanice conchilega (L con)										4	7.1 \pm 0.1	-18.6 \pm 0.4				2	9.6	-18.0
Donax vittatus (D vit)										5	8.1 \pm 1.3	-16.5 \pm 0.5				3	7.8 \pm 0.2	-17.5 \pm 0.3
Haustorium arenarium (H are)										2	8.8	-16.7						
Arenicola marina (A mar)										2	9.9	-16.8	1	9.9	-15.6			
Abra alba (A alb)																2	7.4	-17.6
Fabulina fabula (F fab)																3	7.5 \pm 0.1	-16.2 \pm 0.2
Ensis leei (E lee)																5	8.2 \pm 0.2	-16.6 \pm 0.2
Crangon crangon (C cra)	6	11.3 \pm 0.9	-18.3 \pm 0.9	5	11.3 \pm 0.5	-17.4 \pm 0.5	5	11.5 \pm 0.2	-15.8 \pm 0.5	6	13.6 \pm 1.9	-15.5 \pm 0.7	7	13.6 \pm 1.0	-15.6 \pm 0.3			
Carcinus maenas (C mae)	6	12.3 \pm 1.3	-17.4 \pm 0.5	5	12.0 \pm 0.4	-17.9 \pm 1.1	5	12.3 \pm 0.4	-15.3 \pm 1.2	4	11.6 \pm 0.3	-15.8 \pm 0.7	4	12.0 \pm 0.3	-15.9 \pm 1.0	5	11.9 \pm 0.5	-15.2 \pm 0.2
Nephtys cirrosa (N cir)				3	11.7 \pm 0.6	-16.8 \pm 0.4	2	11.4	-17.9	2	11.8	-15.5	2	11.6	-17.1	1	11.6	-15.9
Eteone longa (E lon)							1	10.7	-15.9									
secondary consumers Eurydice pulchra (E pul)							3	11.3 \pm 0.1	-21.9 \pm 0.6	3	9.1 \pm 0.9	-20.4 \pm 0.9						
Gastrosaccus spinifer (G spi)											11.7 \pm 0.1	-18.5 \pm 1.3						
Nemertes sp																3	10.0 \pm 0.2	-17.0 \pm 0.5
Phyllodoce mucosa (P muc)																5	10.2 \pm 0.3	-18.2 \pm 1.5

Appendix 2 (A.2) Macrobenthic carbon and nitrogen stable isotope compositions (mean \pm standard error, ‰), and the number of individuals analysed (N) in the fall

Trophic position	Species	Upstream			Middle			Downstream		
		N	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	N	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	N	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
primary consumers	<i>Scrobicularia plana</i> (<i>S pla</i>)				5	9.1 \pm 0.2	-19.7 \pm 0.2	3	8.7 \pm 0.2	-16.6 \pm 0.1
	<i>Hediste diversicolor</i> (<i>H div</i>)				10	10.3 \pm 0.5	-18.7 \pm 0.6			
	<i>Scolecopsis squamata</i> (<i>S squ</i>)							4	10.2 \pm 0.7	-16.7 \pm 0.6
	<i>Limecola balthica</i> (<i>L bal</i>)							5	9.9 \pm 0.3	-16.1 \pm 0.5
	<i>Cerastoderma edule</i> (<i>C edu</i>)							7	8.9 \pm 0.1	-16.9 \pm 0.3
secondary consumers	<i>Crangon crangon</i> (<i>C cra</i>)	10	12.6 \pm 0.7	-16.7 \pm 1.0	9	12.5 \pm 0.5	-16.0 \pm 1.2	8	12.4 \pm 0.9	-14.6 \pm 0.4
	<i>Carcinus maenas</i> (<i>C mae</i>)	5	12.7 \pm 0.4	-20.9 \pm 1.9	6	12.1 \pm 0.7	-16.9 \pm 2	7	12.3 \pm 0.8	-15.6 \pm 1.0
	<i>Nephtys cirrosa</i> (<i>N cir</i>)				5	10.3 \pm 0.4	-18.8 \pm 0.5	3	12.3 \pm 1.1	-14.5 \pm 1.2
	<i>Eteone longa</i> (<i>E lon</i>)							2	13.9	-15.9
	<i>Eurydice pulchra</i> (<i>E pul</i>)							4	11.0 \pm 0.3	-15.8 \pm 0.2

Appendix 3 (A.3) Fish carbon and nitrogen stable isotope compositions (mean ± standard error, ‰) in fall and spring

Species (abbreviation)	Inside												Outside					
	Upstream				Middle				Downstream				Saint Cécile Beach		Le Touquet Beach		Subtidal	
	fall		spring		fall		spring		fall		spring		spring		spring		spring	
	δ ¹³ C	δ ¹⁵ N	δ ¹³ C	δ ¹⁵ N	δ ¹³ C	δ ¹⁵ N	δ ¹³ C	δ ¹⁵ N	δ ¹³ C	δ ¹⁵ N	δ ¹³ C	δ ¹⁵ N	δ ¹³ C	δ ¹⁵ N	δ ¹³ C	δ ¹⁵ N	δ ¹³ C	δ ¹⁵ N
<i>Pomatoschistus microps (P mic)</i>	-15.1 ± 1.2	13.9 ± 0.8			-14.8 ± 2.4	13.4 ± 0.5			13.8 ± 0.5	13.8 ± 0.6								
<i>Sprattus sprattus (S spr)</i>	-17.1 ± 0.7	13.5 ± 0.5	-17.3 ± 0.5	11.3 ± 2.1	-16.6 ± 0.8	13.7 ± 0.6	-17.4 ± 0.3	12.2 ± 0.3	-16.8 ± 0.8	13.5 ± 0.8	-16.7 ± 0.3	11.9 ± 0.1			-17.4 ± 0.6	11.7 ± 0.7		
<i>Pomatoschistus minutus (P min)</i>	-17.6 ± 1.3	14.0 ± 0.6			-16.1 ± 1.8	13.7 ± 0.6			-15.9 ± 0.2	13.6 ± 0.1								
<i>Dicentrarchus labrax (D lab)</i>	-18.9 ± 1.5	13.7 ± 0.7			-17.7 ± 1.0	13.9 ± 0.3	-17.2 ± 1.2	14.5 ± 0.8	-16.4 ± 1.2	13.6 ± 0.3	-16.1 ± 0.2	13.8 ± 0.1						
<i>Platichthys flesus (P fle)</i>	-21.1 ± 1.3	13.1 ± 0.5	-24.2 ± 4.5	11.4 ± 0.8	-17.6 ± 2.8	13.2 ± 1.0	-20.6 ± 0.5	11.9 ± 0.5	-16.8 ± 2	12.5 ± 0.6	-19.5 ± 0.9	12.3 ± 0.5	-18.5 ± 3.1	13.8 ± 1.6	-20.7 ± 0.5	11.8 ± 0.9	-17.2 ± 0.5	13.3 ± 0.8
<i>Buglossidium luteum (B lut)</i>													-16.2 ± 0.3	11.8 ± 0.9	-16.2 ± 0.2	11.3 ± 0.1	-17.1 ± 0.4	11.9 ± 0.2
<i>Pomatoschistus sp (P sp)</i>			-19.3 ± 1.2	12.8 ± 0.3			-17.27 ± 0.9	12.9 ± 0.3			-16.1 ± 0.6	13.1 ± 0.3			-15.6 ± 0.3	12.7 ± 0.3		
<i>Limanda Limanda (L lim)</i>																	-16.4 ± 0.6	12.8 ± 1
<i>Pleuronectes platessa (P pla)</i>							-21.3 ± 0.5	11.5 ± 0.5	-15.5 ± 0.2	12.4 ± 0.2	-17.2 ± 1.0	11.4 ± 1.0	-16.6 ± 0.9	10.2 ± 0.3	-16.0 ± 0.6	10.8 ± 0.3	-15.9 ± 0.7	12.7 ± 0.2
<i>Solea solea (S sol)</i>													-16.6 ± 0.4	11.4 ± 0.2	-16.3 ± 0.5	11.3 ± 0.2	-16.2 ± 0.6	13.2 ± 1.2

References

- Aarnio, K., Bonsdorff, E., Rosenback, N., 1996. Food and feeding habits of juvenile flounder *Platichthys flesus* (L.), and turbot *Scophthalmus maximus* L. in the Åland archipelago, northern Baltic Sea. *Journal of Sea Research* 36, 311–320. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(96\)90798-4](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(96)90798-4)
- Amara, R., 2003. Seasonal Ichthyodiversity and Growth Patterns of Juvenile Flatfish on a Nursery Ground in the Southern Bight of the North Sea (France). *Environmental Biology of Fishes* 67, 191–201. <https://doi.org/10.1023/A:1025646622066>
- Amara, R., Laffargue, P., Dewarumez, J.M., Maryniak, C., Lagardère, F., Luzac, C., 2001. Feeding ecology and growth of 0-group flatfish (sole, dab and plaice) on a nursery ground (Southern Bight of the North Sea). *Journal of Fish Biology* 58, 788–803. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00531.x>
- Amara, R., Meziane, T., Gilliers, C., Hermel, G., Laffargue, P., 2007. Growth and condition indices in juvenile sole *Solea solea* measured to assess the quality of essential fish habitat. *Marine Ecology Progress Series* 351, 201–208. <https://doi.org/10.3354/meps07154>
- Amara, R., Paul, C., 2003. Seasonal patterns in the fish and epibenthic crustaceans community of an intertidal zone with particular reference to the population dynamics of plaice and brown shrimp. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56, 807–818. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00315-3](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00315-3)
- Amara, R., Selleslagh, J., Billon, G., Minier, C., 2009. Growth and condition of 0-group European flounder, *Platichthys flesus* as indicator of estuarine habitat quality. *Hydrobiologia* 627, 87. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9717-9>
- Antonio, E.S., Richoux, N.B., 2014. Trophodynamics of three decapod crustaceans in a temperate estuary using stable isotope and fatty acid analyses. *Marine Ecology Progress Series* 504, 193–205. <https://doi.org/10.3354/meps10761>
- Baeta, A., Pinto, R., Valiela, I., Richard, P., Niquil, N., Marques, J.C., 2009. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ in the Mondego estuary food web: Seasonal variation in producers and consumers. *Marine Environmental Research* 67, 109–116. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2008.11.005>
- Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P.F., Weinstein, M.P., 2001. The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates: a better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *BioScience* 51, 633–641. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0633:TICAMO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0633:TICAMO]2.0.CO;2)
- Bernasconi, S.M., Barbieri, A., Simona, M., 1997. Carbon and nitrogen isotope variations in sedimenting organic matter in Lake Lugano. *Limnology and Oceanography* 42, 1755–1765. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.8.1755>
- Besyst, B., Cattrijsse, A., Mees, J., 1999. Feeding ecology of juvenile flatfishes of the surf zone of a sandy beach. *Journal of Fish Biology* 55, 1171–1186. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb02068.x>
- Bodin, N., Le Loc'h, F., 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, 168–175. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.09.008>
- Brown, C.J., Broadley, A., Adame, M.F., Branch, T.A., Turschwell, M.P., Connolly, R.M., 2019. The assessment of fishery status depends on fish habitats. *Fish and Fisheries* 20, 1–14. <https://doi.org/10.1111/faf.12318>
- Cabana, G., Rasmussen, J. B., 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature*, 372, 255–257.
- Chen, N., Wu, J., Hong, H., 2012. Effect of storm events on riverine nitrogen dynamics in a subtropical watershed, southeastern China. *Science of The Total Environment* 431, 357–365. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.05.072>
- Christianen, M.J.A., Middelburg, J.J., Holthuijsen, S.J., Jouta, J., Compton, T.J., Heide, T. van der, Piersma, T., Damsté, J.S.S., Veer, H.W. van der, Schouten, S., Olf, H., 2017. Benthic primary

- producers are key to sustain the Wadden Sea food web: stable carbon isotope analysis at landscape scale. *Ecology* 98, 1498–1512. <https://doi.org/10.1002/ecy.1837>
- Connolly, R.M., Gorman, D., Hindell, J.S., Kildea, T.N., Schlacher, T.A., 2013. High congruence of isotope sewage signals in multiple marine taxa. *Marine Pollution Bulletin* 71, 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.03.021>
- Cresson, P., Ruitton, S., Fontaine, M.-F., Harmelin-Vivien, M., 2012. Spatio-temporal variation of suspended and sedimentary organic matter quality in the Bay of Marseilles (NW Mediterranean) assessed by biochemical and isotopic analyses. *Marine Pollution Bulletin* 64, 1112–1121. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.04.003>
- Daggers, T.D., van Oevelen, D., Herman, P.M., Boschker, H.T., van der Wal, D., 2020. Spatial variability in macrofaunal diet composition and grazing pressure on microphytobenthos in intertidal areas. *Limnology and Oceanography*. <https://doi.org/10.1002/lno.11554>
- Dalu, T., Froneman, P.W., 2016. Diatom-based water quality monitoring in southern Africa: challenges and future prospects. *Water SA* 42, 551–559. <https://doi.org/10.4314/wsa.v42i4.05>
- Darnaude, A.M., Salen-Picard, C., Harmelin-Vivien, M.L., 2004. Depth variation in terrestrial particulate organic matter exploitation by marine coastal benthic communities off the Rhone River delta (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 275, 47–57. <https://doi.org/10.3354/meps275047>
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* 197, 261–263. <https://doi.org/10.1126/science.327543>
- Desroy, N., Warembourg, C., Dewarumez, J.M., Dauvin, J.C., 2003. Macrobenthic resources of the shallow soft-bottom sediments in the eastern English Channel and southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 60, 120–131. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1333>
- Dewarumez, J.-M., Belgrano, A., Craeymeersch, J.A., Duquesne, S., Heip, C., 1992. Influence de la circulation des masses d’eaux dans la dynamique du peuplement à *Abra alba* de la baie Sud de la Mer du Nord. Presented at the Le littoral, ses contraintes environnementales et ses conflits d’utilisation, Nantes, 1-4 juillet 1991, pp. 73–73.
- Duan, S., Amon, R.M.W., Brinkmeyer, R.L., 2014. Tracing sources of organic matter in adjacent urban streams having different degrees of channel modification. *Science of The Total Environment* 485–486, 252–262. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.03.066>
- Dubois, S., Blanchet, H., Garcia, A., Massé, M., Galois, R., Grémare, A., Charlier, K., Guillou, G., Richard, P., Savoye, N., 2014. Trophic resource use by macrozoobenthic primary consumers within a semi-enclosed coastal ecosystem: Stable isotope and fatty acid assessment. *Journal of Sea Research* 88, 87–99. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.01.004>
- Durou, C., Poirier, L., Amiard, J.-C., Budzinski, H., Gnassia-Barelli, M., Lemenach, K., Peluhet, L., Mouneyrac, C., Roméo, M., Amiard-Triquet, C., 2007. Biomonitoring in a clean and a multi-contaminated estuary based on biomarkers and chemical analyses in the endobenthic worm *Nereis diversicolor*. *Environmental Pollution* 148, 445–458. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2006.12.022>
- Elliott, M., Hemingway, K.L., 2002. *Fishes in Estuaries*. Blackwell. Science, Oxford, 636 pp.
- Elliott, M., Whitfield, A.K., Potter, I.C., Blaber, S.J.M., Cyrus, D.P., Nordlie, F.G., Harrison, T.D., 2007. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: a global review. *Fish and Fisheries* 8, 241–268. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2679.2007.00253.x>
- Evans, T.M., Bellamy, A.R., Bauer, J.E., 2019. Radioisotope and stable isotope ratios ($\Delta^{14}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) suggest larval lamprey growth is dependent on both fresh and aged organic matter in streams. *Ecology of Freshwater Fish* 28, 365–375. <https://doi.org/10.1111/eff.12459>
- Fry, B., 2006. Isotope Additions, in: *Stable Isotope Ecology*. Springer, New York, NY, pp. 183–193. https://doi.org/10.1007/0-387-33745-8_6
- Fry, B., 2002. Conservative mixing of stable isotopes across estuarine salinity gradients: A conceptual framework for monitoring watershed influences on downstream fisheries production. *Estuaries* 25, 264–271. <https://doi.org/10.1007/BF02691313>
- Fry, B., 1999. Using stable isotopes to monitor watershed influences on aquatic trophodynamics - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. <https://doi.org/10.1139/f99-152>.
- Fry, B., Baltz, D.M., Benfield, M.C., Fleeger, J.W., Gace, A., Haas, H.L., Quiñones-Rivera, Z.J., 2003. Stable isotope indicators of movement and residency for brown shrimp

- (*Farfantepenaeus aztecus*) in coastal Louisiana marshscapes. *Estuaries* 26, 82–97. <https://doi.org/10.1007/BF02691696>
- Galván, D.E., Sweeting, C.J., Reid, W.D.K., 2010. Power of stable isotope techniques to detect size-based feeding in marine fishes. *Marine Ecology Progress Series* 407, 271–278. <https://doi.org/10.3354/meps08528>
- Ghertsov, K., Luczak, C., Dewarumez, J.-M., Dauvin, J.-C., 2000. Influence of spatial scales of observation on temporal change in diversity and trophic structure of fine-sand communities from the English Channel and the southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 57, 1481–1487. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0916>
- Griffiths, H., 1991. Applications of Stable Isotope Technology in Physiological Ecology. *Functional Ecology* 5, 254–269. <https://doi.org/10.2307/2389263>
- Guelinckx, J., Maes, J., De Brabandere, L., Dehairs, F., Ollevier, F., 2006. Migration dynamics of clupeoids in the Schelde estuary: A stable isotope approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66, 612–623. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.11.007>
- Hamilton, S., Kingston, P. F. (1985). The effects of the preservatives alcohol, formalin and propylene phenoxetol on the wet weights of some marine animals. Report to the ICES Benthos Working Group, 2.
- Herman, P.M.J., Middelburg, J.J., Widdows, J., Lucas, C.H., 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. <https://doi.org/10.3354/meps204079>
- Herzka, S.Z., 2005. Assessing connectivity of estuarine fishes based on stable isotope ratio analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64, 58–69. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.02.006>
- Hobson, K.A., Wassenaar, L.I., Taylor, O.R., 1999. Stable isotopes (δD and $\delta^{13}C$) are geographic indicators of natal origins of monarch butterflies in eastern North America. *Oecologia* 120, 397–404. <https://doi.org/10.1007/s004420050872>
- Hoeinghaus, D.J., Vieira, J.P., Costa, C.S., Bemvenuti, C.E., Winemiller, K.O., Garcia, A.M., 2011. Estuary hydrogeomorphology affects carbon sources supporting aquatic consumers within and among ecological guilds. *Hydrobiologia* 673, 79–92. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0751-z>
- Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C., Bearhop, S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80, 595–602.
- Kang, C.-K., Lee, Y.-W., Choy, E.J., Shin, J.-K., Seo, I.-S., Hong, J.-S., 2006. Microphytobenthos seasonality determines growth and reproduction in intertidal bivalves. *Marine Ecology Progress Series* 315, 113–127. <https://doi.org/10.3354/meps315113>
- Kang, C.-K., Park, H.J., Choy, E.J., Choi, K.-S., Hwang, K., Kim, J.-B., 2015. Linking Intertidal and Subtidal Food Webs: Consumer-Mediated Transport of Intertidal Benthic Microalgal Carbon. *PLOS ONE* 10, e0139802. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0139802>
- Kostecki, C., Le Loc'h, F., Roussel, J.M., Desroy, N., Huteau, D., Riera, P., Le Bris, H., Le Pape, O., 2010. Dynamics of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Sea Research* 64, 54–60. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.07.006>
- Kostecki, C., Roussel, J.M., Desroy, N., Roussel, G., Lanshere, J., Le Bris, H., Le Pape, O., 2012. Trophic ecology of juvenile flatfish in a coastal nursery ground: contributions of intertidal primary production and freshwater particulate organic matter. *Marine Ecology-Progress Series* 449, 221–232. <https://doi.org/10.3354/meps09563>
- Lambert, T., Bouillon, S., Darchambeau, F., Morana, C., Roland, F.A.E., Descy, J.-P., Borges, A.V., 2017. Effects of human land use on the terrestrial and aquatic sources of fluvial organic matter in a temperate river basin (The Meuse River, Belgium). *Biogeochemistry* 136, 191–211. <https://doi.org/10.1007/s10533-017-0387-9>
- Lautenschlager, A.D., Matthews, T.G., Quinn, G.P., 2014. Utilization of organic matter by invertebrates along an estuarine gradient in an intermittently open estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 149, 232–243. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.08.020>

- Layman, C.A., Arrington, D.A., Montaña, C.G., Post, D.M., 2007. Can Stable Isotope Ratios Provide for Community-Wide Measures of Trophic Structure? *Ecology* 88, 42–48. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:CSIRPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2)
- Le Pape, O., Modéran, J., Beaunée, G., Riera, P., Nicolas, D., Savoye, N., Harmelin-Vivien, M., Darnaude, A.M., Brind'Amour, A., Le Bris, H., Cabral, H., Vinagre, C., Pasquaud, S., França, S., Kostecki, C., 2013. Sources of organic matter for flatfish juveniles in coastal and estuarine nursery grounds: A meta-analysis for the common sole (*Solea solea*) in contrasted systems of Western Europe. *Journal of Sea Research* 75, 85–95. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.05.003>
- Leakey, C.D.B., Attrill, M.J., Jennings, S., Fitzsimons, M.F., 2008. Retrospective quantification of estuarine feeding activity by coastally caught marine fishes. *Journal of Sea Research* 60, 210–214. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2008.05.002>
- Leclerc, J.-C., Riera, P., Noël, L.M.-L.J., Leroux, C., Andersen, A.C., 2014. Trophic ecology of *Pomatoschistus microps* within an intertidal bay (Roscoff, France), investigated through gut content and stable isotope analyses. *Marine Ecology* 35, 261–270. <https://doi.org/10.1111/maec.12071>
- Little, C., 2000. *The Biology of Soft Shores and Estuaries*. Oxford University Press, Oxford, 262 pp.
- Lorrain, A., Savoye, N., Chauvaud, L., Paulet, Y.-M., 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, 125–133. [https://doi.org/10.1016/S0003-2670\(03\)00815-8](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(03)00815-8)
- Lu, F., Liu, Z., Ji, H., 2013. Carbon and nitrogen isotopes analysis and sources of organic matter in the upper reaches of the Chaobai River near Beijing, China. *Science China Earth Sciences* 56, 217–227. <https://doi.org/10.1007/s11430-012-4525-x>
- Luo, Z., Ma, J.-M., Zheng, S.-L., Nan, C.-Z., Nie, L.-M., 2016. Different hydrodynamic conditions on the deposition of organic carbon in sediment of two reservoirs. *Hydrobiologia* 765, 15–26. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2410-2>
- Mann, C.J., Wetzel, R.G., 2000. Hydrology of an impounded lotic wetland—wetland sediment characteristics. *Wetlands* 20, 23–32. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2000\)020\[0023:HOAILW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2000)020[0023:HOAILW]2.0.CO;2)
- McLusky, D.S., Elliott, M., 2004. *The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats and Management*. 3rd edition. Oxford: OUP; 2004. 216 pp.
- Méléder, V., Rincé, Y., Barillé, L., Gaudin, P., Rosa, P., 2007. Spatiotemporal changes in microphytobenthos assemblages in a macrotidal flat (Bourgneuf Bay, France). *Journal of Phycology* 43, 1177–1190. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00423.x>
- Middelburg, J.J., Nieuwenhuize, J., 1998. Carbon and nitrogen stable isotopes in suspended matter and sediments from the Schelde Estuary. *Marine Chemistry* 60, 217–225. [https://doi.org/10.1016/S0304-4203\(97\)00104-7](https://doi.org/10.1016/S0304-4203(97)00104-7)
- Minagawa, M., Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of ¹⁵N along food chains: further evidence and the relation between ¹⁵N and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48, 1135–1140.
- Moens, T., Luyten, C., Middelburg, J.J., Herman, P.M.J., Vincx, M., 2002. Tracing organic matter sources of estuarine tidal flat nematodes with stable carbon isotopes. *Marine Ecology Progress Series* 234, 127–137. <https://doi.org/10.3354/meps234127>
- Moncreiff, C.A., Sullivan, M.J., 2001. Trophic importance of epiphytic algae in subtropical seagrass beds: evidence from multiple stable isotope analyses. *Marine Ecology Progress Series* 215, 93–106. <https://doi.org/10.3354/meps215093>
- Pape, O.L., Bonhommeau, S., 2015. The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. *Fish and Fisheries* 16, 373–398. <https://doi.org/10.1111/faf.12063>
- Pasquaud, S., David, V., Lobry, J., Girardin, M., Sautour, B., Elie, P., 2010. Exploitation of trophic resources by fish under stressful estuarine conditions. *Marine Ecology Progress Series* 400, 207–219. <https://doi.org/10.3354/meps08387>
- Pasquaud, S., Elie, P., Jeantet, C., Billy, I., Martinez, P., Girardin, M., 2008. A preliminary investigation of the fish food web in the Gironde estuary, France, using dietary and stable

- isotope analyses. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78, 267–279. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.12.014>
- Pearson, J.A., Haddow, S.D., Hillson, S.W., Knüsel, C.J., Larsen, C.S., Sadvari, J.W., 2015. Stable carbon and nitrogen isotope analysis and dietary reconstruction through the life course at Neolithic Çatalhöyük, Turkey. *Journal of Social Archaeology* 15, 210–232. <https://doi.org/10.1177/1469605315582983>
- Peterson, J., 1999. Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs : A review. *Acta Oecologica*, 20(4), 479-487.
- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 293–320. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453>
- Post, J.R., Parkinson, E.A., Johnston, N.T., 1999. Density-Dependent Processes in Structured Fish Populations: Interaction Strengths in Whole-Lake Experiments. *Ecological Monographs* 69, 155–175. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1999\)069\[0155:DDPISF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0155:DDPISF]2.0.CO;2)
- Rauch, M., Denis, L., 2008. Spatio-temporal variability in benthic mineralization processes in the eastern English Channel. *Biogeochemistry* 89, 163–180. <https://doi.org/10.1007/s10533-008-9191-x>
- Riera, P., Richard, P., 1996. Isotopic Determination of Food Sources of *Crassostrea gigas* Along a Trophic Gradient in the Estuarine Bay of Marennes-Oléron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 42, 347–360. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0023>
- Riera, P., Stal, L.J., Nieuwenhuize, J., Richard, P., Blanchard, G., Gentil, F., 1999. Determination of food sources for benthic invertebrates in a salt marsh (Aiguillon Bay, France) by carbon and nitrogen stable isotopes: importance of locally produced sources. *Marine Ecology Progress Series* 187, 301–307.
- Rolet, C., Spilmont, N., Dewarumez, J. M., Luczak, C. 2015. Linking macrobenthic communities structure and zonation patterns on sandy shores: Mapping tool toward management and conservation perspectives in Northern France. *Continental Shelf Research*, 99, 12-25.
- Salgado, J.P., Cabral, H.N., Costa, M.J., 2004. Feeding ecology of the gobies *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) and *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) in the upper Tagus estuary, Portugal. *Scientia Marina* 68, 425–434. <https://doi.org/10.3989/scimar.2004.68n3425>
- Selleslagh, J., Amara, R., 2015. Are Estuarine Fish Opportunistic Feeders? The Case of a Low Anthropized Nursery Ground (the Canche Estuary, France). *Estuaries and Coasts* 38, 252–267. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9787-4>
- Selleslagh, J., Amara, R., 2008. Environmental factors structuring fish composition and assemblages in a small macrotidal estuary (eastern English Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79, 507–517. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.05.006>
- Selleslagh, J., Amara, R., Laffargue, P., Lesourd, S., Lepage, M., Girardin, M., 2009. Fish composition and assemblage structure in three Eastern English Channel macrotidal estuaries: A comparison with other French estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81, 149–159. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.10.008>
- Selleslagh, J., Blanchet, H., Bachelet, G., Lobry, J., 2015. Feeding Habitats, Connectivity and Origin of Organic Matter Supporting Fish Populations in an Estuary with a Reduced Intertidal Area Assessed by Stable Isotope Analysis. *Estuaries and Coasts* 38, 1431–1447. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9911-5>
- Thiébaud, E., Cabioch, L., Dauvin, J.C., Retière, C., Gentil, F., 1997. Spatio-temporal persistence of the *Abra alba-Pectinaria koreni* muddy-fine sand community of the eastern Bay of Seine. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 77, 1165–1186.
- Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Lohrer, A.M., 2012. Interaction networks in coastal soft-sediments highlight the potential for change in ecological resilience. *Ecological Applications* 22, 1213–1223. <https://doi.org/10.1890/11-1403.1>
- Underwood, G., Kromkamp, J., 1999. Primary Production by Phytoplankton and Microphytobenthos in Estuaries. *Advances in Ecological# 12 in G/WResearch*. Elsevier.
- Vasconcelos, R.P., Reis-Santos, P., Fonseca, V., Maia, A., Ruano, M., França, S., Vinagre, C., Costa, M.J., Cabral, H., 2007. Assessing anthropogenic pressures on estuarine fish nurseries along the Portuguese coast: A multi-metric index and conceptual approach. *Science of The Total Environment* 374, 199–215. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.12.048>

- Vinagre, C., Salgado, J., Costa, M.J., Cabral, H.N., 2008. Nursery fidelity, food web interactions and primary sources of nutrition of the juveniles of *Solea solea* and *S. senegalensis* in the Tagus estuary (Portugal): A stable isotope approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76, 255–264. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.07.006>
- Wada, E., Kabaya, Y., Kurihara, Y., 1993. Stable isotopic structure of aquatic ecosystems. *Journal of Biosciences* 18, 483–499.
- Wilson, R.M., Chanton, J., Lewis, G., Nowacek, D., 2009. Combining organic matter source and relative trophic position determinations to explore trophic structure. *Estuaries and Coasts* 32, 999–1010. <https://doi.org/10.1007/s12237-009-9183-7>
- Yokoyama, H., Ishihi, Y., Yamamoto, S., 2008. Diet–tissue isotopic fractionation of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Marine Ecology Progress Series* 358, 173–179. <https://doi.org/10.3354/meps07306>

Chapitre 3 : Diversité et fonctionnement trophique de la lagune de Mellah

Chapitre 3 Diversité et fonctionnement trophique de la lagune de Mellah

La mise à jour de l'inventaire de la faune ichthyologique réalisée en 2019, m'a semblé important. Ce chapitre 3 est composé de deux sous chapitres. Le premier est consacré à une exploration détaillée des assemblages de poissons de la lagune et aux paramètres biotiques et abiotiques qui les structurent. Ce sous chapitre sera valorisé ultérieurement sous forme d'une publication.

Le second sous chapitre est dédié à l'étude du réseau trophique par les isotopes stables du carbone et de l'azote, similairement à la méthodologie adoptée pour la Canche dans le chapitre précédent. Ce sous chapitre se présente sous forme d'une publication en préparation.

Sous chapitre 3.1 Caractérisation des peuplements ichthyologiques de la lagune de Mellah et des paramètres qui les structurent

1. Introduction

Les lagunes côtières ont pour fonctions écologiques de zones de nourricerie et d'alimentation, ainsi que de voies de migrations essentielles pour les espèces de poissons diadromes (Franco et al. 2008 ; Pérez-Ruzafa et Marcos, 2012). Ces caractéristiques attirent de nombreuses espèces aquatiques qui trouvent dans ces écosystèmes une diversité d'habitat leur offrant de bonnes conditions de développement et de survie (Costanza et al., 1997). Les peuplements ichthyologiques de ces milieux paraliques sont caractérisés par des espèces marines et continentales qui entrent dans les milieux lagunaires à un stade de vie plus ou moins avancé de leur développement. Ces peuplements sont constitués d'espèces adultes venant se reproduire obligatoirement, régulièrement ou occasionnellement dans le milieu et principalement d'espèces sous formes juvéniles profitant du milieu comme zone de nourricerie. À partir de ces différentes origines, les communautés de poissons se structurent en fonction des cycles de vie des différentes espèces, de la capacité biotique du milieu et des relations entre les espèces. Ces lagunes sont malheureusement souvent soumises à d'importantes menaces dues aux pressions anthropiques telles que la pêche, l'exploitation aquacole et les pollutions diverses. Ces pressions conduisent à une dégradation de ces habitats sensibles par manque de gestion, ce qui induit une modification de leur structure et fonctionnement (Pérez-Ruzafa et Marcos, 2012).

La caractéristique principale de ces écosystèmes est la forte variabilité spatio-temporelle de l'environnement aquatique. En effet, les facteurs environnementaux sont généralement considérés comme jouant un rôle crucial dans l'organisation des peuplements dans ces milieux. Le rôle des paramètres physico-chimiques est donc très important dans la structuration de l'ichtyofaune. Il est donc nécessaire de prendre en compte simultanément le rôle de l'hydrodynamisme, de la morphologie de ces milieux, ainsi que le facteur de saisonnalité. La plupart des modifications ayant lieu dans un système lagunaire sont dépendantes des échanges hydrologiques entre les eaux marines adjacentes et les eaux de la lagune (Ounissi, 1991). C'est ainsi que la salinité, la température, et la turbidité influencent fortement la composition, la distribution et l'abondance des communautés (Lévêque et Paugy, 2006). La lagune semi-fermée Mellah en Algérie, située entre l'interface continentale et maritime, est caractérisée par la présence d'un chenal permettant sa connexion avec la mer. Depuis 2004, la lagune Mellah est protégée par la Convention de Ramsar. En effet, elle est une partie intégrante du Parc National d'El Kala. Éloignée de toutes sources anthropiques, la lagune du Mellah se distingue par une importante biodiversité qui dépasse celle de nombreuses lagunes méditerranéennes (Draredja et al., 2019).

Ce sous chapitre est consacré à la caractérisation des peuplements ichtyologiques de la lagune de Mellah. Cette étude permettra d'approfondir et de compléter les connaissances acquises sur l'ichtyofaune des lagunes côtières sud méditerranéennes. Les objectifs sont dans un premier temps de décrire les populations de poissons du Mellah, ensuite d'évaluer comment ces populations sont réparties spatialement dans la lagune et enfin l'identification des variables abiotiques et biotiques qui les structurent.

2. Matériel et méthode

2.1. Zone d'étude

La lagune Mellah se situe à l'extrême Nord-Est algérien (8°20'E et 36°54'N) (Fig. 1). C'est l'unique écosystème lagunaire en Algérie et elle fait partie de l'ensemble hydrique des zones humides du parc national d'El-Kala (PNEK) et est entourée d'une forêt dense composée de chêne-liège

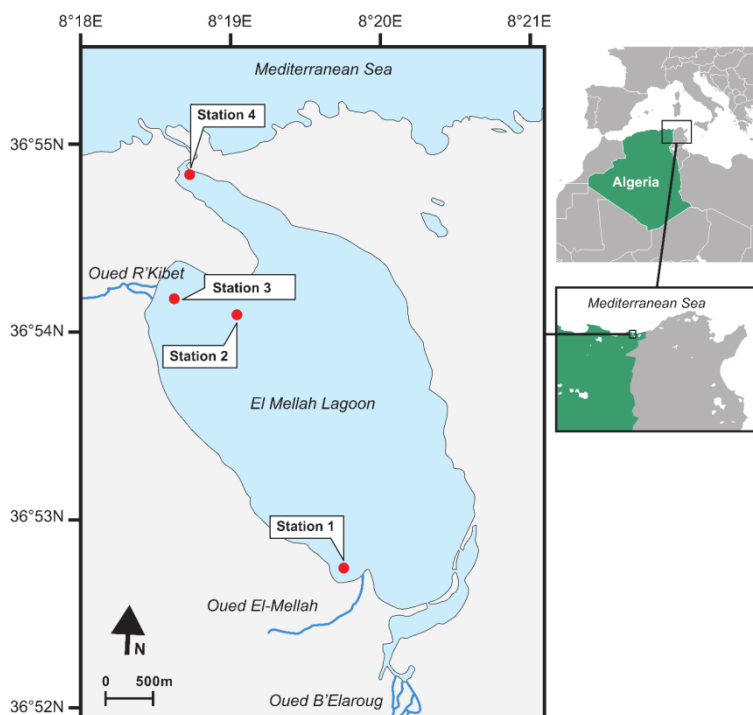


Figure 1: Situation géographique de la zone d'étude et localisation des stations d'échantillonnage dans la lagune Mellah

2.1.1. Morphométrie et climatologie

La lagune de Mellah est un écosystème de type paralique représentant une étendue d'eau à caractère saumâtre. Cette étendue possède une forme grossièrement ovale. Elle comprend une superficie globale d'environ 865 hectares, et mesure 4,5 km du Nord au Sud et 2,5 km d'Est en Ouest. La profondeur peut varier selon le secteur. D'une part, sur la partie est, la profondeur maximale est de 2 m sur environ 500 m, puis une rupture de pente est rencontrée ce qui va faire augmenter rapidement la profondeur à un peu plus de 5 m. D'une autre part, sur la partie ouest de la lagune, les fonds sont en pente marquée, la profondeur va alors croître rapidement vers le centre jusqu'à atteindre moins de 6 m de fond (Guelorget et al. 1989).

Une autre caractéristique de l'étendue d'eau Mellah est son lien avec la mer à travers un chenal de 900 m de long et 20 m de large avec une profondeur variant entre 0,5 à 2 m. Ce chenal est responsable en partie du caractère saumâtre de la lagune, qui est un atout car les zones de front sont connus pour contenir une biodiversité riche. Mise en évidence par Draredja (2007), la lagune se comporte comme un bassin de dilution ce qui la rend unique par rapport aux autres lagunes méditerranéennes qui sont en majorité des bassins de concentration.

La région d'El-Kala se situe dans l'étage bioclimatique sub-humide chaud. La température de cette région varie avec un minimum de 6°C en décembre jusqu'à un maximum de 39°C mesuré en août. Elle est caractérisée par de fortes précipitations notamment durant la période hivernale, ce qui fait d'elle l'une des régions avec des apports pluviométriques les plus importants d'Algérie.

2.1.2. Caractères physico-chimique

De prime abord, la majorité des paramètres physico-chimiques semblent garder une certaine homogénéité sur l'ensemble de la lagune. C'est le cas notamment pour la température avec une amplitude entre les eaux de surface et celles du fond ne dépassant pas les 1°C (Draredja 2007), ces mêmes observations ont déjà été soulevées par plusieurs études (Draredja 1992 ; Refes 1994). La température minimale de l'eau est mesurée en janvier avec 10°C et un maximum relevé en août de 30,2°C.

La fluctuation de la salinité est divisée en deux phases distinctes. Une première phase décroissante mise en place entre novembre et mars correspondant à la période de crue, les valeurs de salinité diminuent de 34,8 à 25,4. La deuxième phase entre mars et novembre est croissante, elle se déroule en période sèche avec des valeurs de salinité qui s'inversent (Grimes 1994 ; Refes 1994). On note, en effet une marge annuelle de variation de salinité comprise entre 25 en mars en fin de période pluvieuse et 34,8 en novembre correspondant à la fin de la période sèche. Le pH légèrement est alcalin avec des valeurs comprises entre 7 et 8,46.

2.1.3 Hydrodynamisme

Le bassin-versant de la lagune de Mellah est contenu dans un périmètre de 56,15 km avec une superficie couvrant 81,45 km². Le régime hydrologique du bassin-versant est fortement dépendant des conditions météorologiques. Il est d'abord influencé par l'eau marine provenant de la côte qui passe à travers le chenal. Il est également influencé par l'apport d'eau douce directement par écoulement lors des précipitations. Un dernier apport d'eau douce au bassin-versant sont les oueds qui entourent la lagune, avec le oued R'kibet au Nord-Ouest et plus au sud les oueds El-Mellah et B'Elaroug généralement secs en été.

Ce bassin-versant est également en contact avec des nappes d'eau souterraine résultant d'un constant échange entre la nappe et la lagune. Au niveau des phénomènes de marées, on observe une alternance des mouvements d'entrées d'eau de mer vers la lagune nommés flot, et des sorties d'eaux vers la mer nommées jusant. Le bilan hydrologique calculé par Messerer (1999) montre que les sorties annuelles moyennes sont quatre fois plus importantes que les entrées. La lagune possède une courantologie rectiligne des eaux superficielles de la lagune, du Nord au Sud pendant le flot de pleine mer et inversement durant le jusant de basse mer (Messerer 1999).

2.1.4. Nature du fond

La majorité des lagunes méditerranéennes y compris la lagune de Mellah possède une granulométrie de type concentrique, ce qui signifie que les grains diminuent régulièrement de la rive vers le centre de la lagune. Cette granulométrie provient d'un processus d'accumulation des particules fines vers le centre de la lagune due aux courants présents (Guelorget et al. 1989). Avec ce processus, on observe des sables fins au niveau des rives et au fur et à mesure que la profondeur augmente la fraction fine a tendance à augmenter ce qui forme au centre de la lagune une vase pure très fluide (Draredja 1992). Draredja (1992)

observe également que les sables purs autour de la lagune sont recouverts de tapis de l'herbier *Ruppia sp.*

2.1.5. Aménagement et exploitation

En 1988, un aménagement du chenal a été réalisé, ce qui a permis de l'élargir de 20 m (section mouillée) et d'approfondir le lit à 2 m. Cependant, dix années après l'aménagement du chenal, on observe une énorme diminution de la vitesse de circulation des eaux lors des courants de marée. Ce ralentissement est, en effet, dû à l'augmentation de l'ensablement, réduisant la section libre du chenal. L'exploitation de la lagune est essentiellement basée sur la pêche artisanale de poissons depuis les années 2000. Les données brutes des captures commerciales montrent une production halieutique maximale à 100 tonnes de poisson (ONDPA : Office National de Développement de la Production Aquacole, 2010).

2.2 Echantillonnage

Nous avons effectué les prélèvements de la faune benthique et ichtyologique en tenant compte des influences des eaux marines (proximité du chenal), de celles des eaux douces (proximité des oueds), de la bathymétrie, de la nature du substrat et également de la présence de végétation terrestre. Les stations ont été choisies de façon à recouvrir dans la mesure du possible l'ensemble de la lagune. Au total, nous avons échantillonné 4 stations en avril 2019 (Fig. 1 et Tableau 1). La première station se trouve à l'embouchure de l'oued Mellah. La deuxième et la troisième se trouvent à l'embouchure de l'oued Rkibed et en face et enfin la dernière se trouve au niveau du chenal.

2.2.1 Paramètres environnementaux

La profondeur de la lagune a été mesurée en mètre. La mesure de la transparence de l'eau a été réalisée grâce à un disque de Secchi. La nature du substrat pour chaque station a été déterminée selon Draredja (2007) : Sable pur, Sable envasé avec présence de l'herbier *Ruppia sp.* et Vase sableuse à coquilles vides.

Plusieurs études ont montré que la composition spécifique des milieux lagunaires était directement liée aux influences marines et dulçaquicoles, c'est notamment le cas pour la lagune de Mellah. C'est pour cette raison que la distance de chaque station par rapport au chenal a été mesurée ainsi que la distance avec l'oued le plus proche pour tenir compte de ces apports marins et dulçaquicoles. Les distances ont été mesurées en mètre grâce au logiciel SIG, QGIS.

2.2.2 Macrofaune benthique

L'engin d'échantillonnage utilisé est une benne Van Veen de 0,1 m² d'ouverture.

Au laboratoire, nous avons rincé les sédiments prélevés à l'eau courante, puis nous les avons tamisés sur un tamis de 1 mm de vide de maille. Nous avons ensuite de nouveau rincé

les échantillons avec de l'eau distillée afin d'éviter toute contamination puis nous les avons conservés dans une solution de formol à 37%. Nous avons identifié tous les individus capturés sous loupe binoculaire jusqu'à l'espèce dans la mesure du possible et parfois à l'aide d'un microscope pour plus de détails.

2.2.3 Ichtyofaune

Nous avons utilisé une senne de plage pour prélever l'ichtyofaune. Cette technique de pêche est adaptée pour des milieux à faible profondeur entre 0 et 2 m. La senne utilisée pour l'échantillonnage possède une longueur de 14 m, une hauteur de 2 m et une maille de 3 mm, ce qui permet la capture de plus jeunes poissons tel que les juvéniles et les post-larves. Les poissons ont été capturés dans des eaux peu profondes inférieures à 1,5 m durant la journée. Les individus capturés ont été conservés dans des sacs avant d'être analysés au laboratoire.

Au laboratoire, nous avons réalisé un tri d'après des critères morphologiques classiques (forme et couleur), afin de déterminer les principaux groupes ichtyologiques le plus précisément possible jusqu'à l'espèce. Une identification des mugilidés basés sur les caeca pyloriques a été nécessaire. Une fois identifié, chaque individu capturé est mesuré au millimètre près à l'aide d'un ichtyomètre et pesé au dixième de gramme près, à l'aide d'une balance électronique.

2.3. Caractérisation des peuplements

2.3.1. Paramètres descriptifs

Afin d'étudier les communautés au sein de l'écosystème, la densité, la dominance et la diversité en espèces ont été calculées entre les stations pour étudier la composition du peuplement ichtyologique et zoobenthique et leur répartition spatiale.

La richesse spécifique correspond au nombre espèce sur chaque station.

La densité (d) correspond au nombre d'individus d'une espèce par unité de surface. Dans notre étude, on se réfère au mètre carré.

La dominance (D_i %) (abondance relative) correspond au rapport entre le nombre d'individus d'une espèce donnée (n_i) et le nombre total d'individus de toutes les espèces (N) présentes dans le même prélèvement.

$$D_i (\%) = (n_i / N) \times 100$$

Les espèces de poissons ont également été attribuées à des groupes fonctionnels selon leur utilisation de l'habitat et leur régime alimentaire, suivant la classification de Franco et al. (2008) et selon les informations de FishBase (Froese et Pauly 2017).

2.3.2. Analyses statistiques

Les données de longueur totale (L) et du poids (P) de l'ichtyofaune pour les espèces dominantes ont été analysées avec le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis pour étudier les

variations spatiales possibles de la taille et du poids des individus. Chaque fois que des différences ont été détectées, le test de Mann-Whitney a été appliqué aux données pour quantifier et établir ces différences.

À partir des mêmes données, des représentations en boxplot avec le logiciel R et le package ggplot2 ont été produites afin d'avoir un visuelle des différences en taille et poids entre les stations. Une analyse en composantes principale (ACP) a été effectuée afin de caractériser les paramètres biotiques et abiotiques de la lagune. Une transformation en logarithme ($\log(x + 1)$) des données environnementales a été réalisée n'ayant pas les mêmes unités de mesure. Une transformation en racine carrée sur les données de densité du macrozoobenthos a été faite dans le but de réduire l'effet des espèces rares.

Deux analyses factorielles de correspondances (AFC) ont été également réalisées sur les données de densité pour l'ichtyofaune et le macrozoobenthos sur chaque station. Le but de ces analyses étant de déterminer les espèces caractéristiques pour chaque station et d'identifier les assemblages des communautés. Les analyses AFC et ACP ont été réalisées avec le logiciel R et le package FactomineR.

3. Résultats

3.1. Caractéristiques environnementales

La profondeur au niveau des stations échantillonnées dans la lagune de Mellah varie entre 0,7 m et 4,5 m. En ce qui concerne la transparence de l'eau, elle varie entre 0 m à la station 3 proche de l'oued El-Mellah à 4,4 m à la station 2 au centre de la lagune. La station 4 est dominée par un substrat sableux. La station 1 est également dominée par un substrat sableux mais avec la présence d'herbier de *Ruppia* sp. Les stations 2 et 3 sont dominées par un substrat de vase sableuse. La station 1 est à 222 m de l'oued El-Mellah et la station 3 est à 66 m de l'oued R'kibed. La station 2, la plus proche du chenal est à 1903 m de la station 1 qui correspond à la station localisée dans le chenal (Tableau 1).

Tableau 1 : Descriptions et caractéristiques environnementales des stations échantillonnées dans la lagune de Mellah, Algérie. La bathymétrie (en m), la profondeur Secchi (Ps en m), la distance au chenal (en m), la distance aux oueds (en m) et la nature du substrat sont représentés.

Station	Bathymétrie (m)	Ps (m)	Distance au chenal (m)	Distance aux Oueds (m)	Nature du substrat
1	1,5	1,0	4470	222	Sable envasé à <i>Ruppia</i> sp.
2	4,5	4,4	1903	875	Vase sableuse à coquilles
3	1,5	0	2683	66	Vase sableuse à coquilles
4	0,7	0,7	0	2785	Sable

3.2. Macrofaune benthique

3.2.1 Composition du peuplement

Au total, 340 individus de la macrofaune benthique ont été capturés parmi l'ensemble des individus 15 espèces ont été identifiées réparties comme suit : 5 bivalves (*Cerastoderma glaucum*; *Loripes orbiculatus*; *Mytilaster marioni*; *Abra segmentum*; *Ruditapes decussatus*), 5 polychètes (*Capitella capitata*; *Heteromastus filiformis*; *Hilbigneris gracilis*; *Lagis koreni*; *Salmacina dysteri*) et 5 malacostracés (*Anthura gracilis*; *Cyathura carinata*; *Monocorophium insidiosum*; *Gammarus aequicauda*; *Macrobrachium rosenbergii*).

En ce qui concerne l'assemblage du peuplement benthique en termes de densité, les bivalves présentent une densité de 468 ind. m⁻² correspondant à 65% des captures totales. Les malacostracés présentent une densité moins importante de 185 ind. m⁻² correspondant à 26% des captures totales. En dernière position, les polychètes avec une densité de 70 ind. m⁻² correspondant à 10% des captures totales. Les bivalves et les malacostracés sont le plus représentés comprenant 5 espèces chacune (Tableau 2).

Tableau 2 : Composition des espèces de la macrofaune benthique, densité moyenne (ind. m⁻²) ± écart type, pourcentage de dominance (%).

Espèces	Classe	Abréviation	Densité ± écart type	% Dominance
<i>Abra segmentum</i>	Bivalvia	A.seg	14,2 ± 14,2	2
<i>Anthura gracilis</i>	Malacostraca	A.gra	10	1,4
<i>Capitella capitata</i>	Polychaeta	C.cap	15	2,1
<i>Cerastoderma glaucum</i>	Bivalvia	C.gla	5	0,7
<i>Cyathura carinata</i>	Malacostraca	C.car	5	0,7
<i>Gammarus aequicauda</i>	Malacostraca	G.aeq	35	4,8
<i>Heteromastus filiformis</i>	Polychaeta	H.fil	5	0,7
<i>Hilbigneris gracilis</i>	Polychaeta	H.gra	5	0,7
<i>Lagis koreni</i>	Polychaeta	L.kor	40	5,5
<i>Loripes orbiculatus</i>	Bivalvia	L.orb	134,2 ± 53,1	18,6
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	Malacostraca	M.ros	104,6 ± 11,2	14,5
<i>Monocorophium insidiosum</i>	Malacostraca	M.ins	30	4,1
<i>Mytilaster marioni</i>	Bivalvia	M.mar	305 ± 417,2	42,2
<i>Ruditapes decussatus</i>	Bivalvia	R.dec	10	1,4
<i>Salmacina dysteri</i>	Polychaeta	S.dys	5	0,7

3.2.2 Densité et diversité spécifique

Sur l'ensemble de la lagune de Mellah la densité de la macrofaune benthique varie entre 8 et 118 ind. m⁻². Elle est maximale à la station 1 et minimale dans la station 2. En termes de richesse spécifique, elle varie de 2 espèces dans la station 2 à 13 espèces dans la station 1 (Fig. 2). Six espèces ont été comptabilisées (Fig. 3) représentant 91% des captures totales et formaient la majorité de l'assemblage benthique (*Mytilaster marioni*; *Loripes orbiculatus*; *Macrobrachium rosenbergii*; *Abra segmentum*; *Lagis koreni*; *Gammarus aequicauda*).

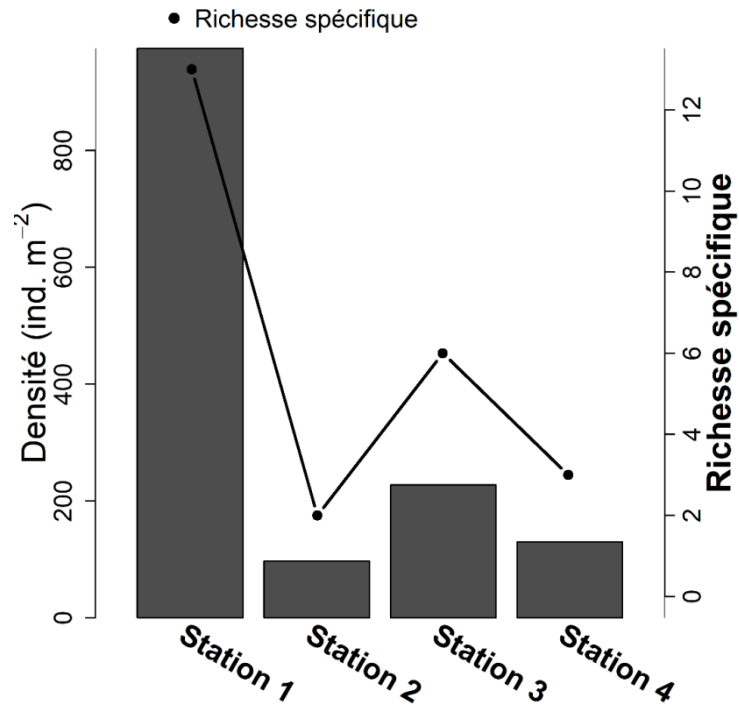


Figure 2 : Variation spatiale de la richesse spécifique et de la densité (ind. m⁻²) de la macrofaune benthique dans la lagune de Mellah

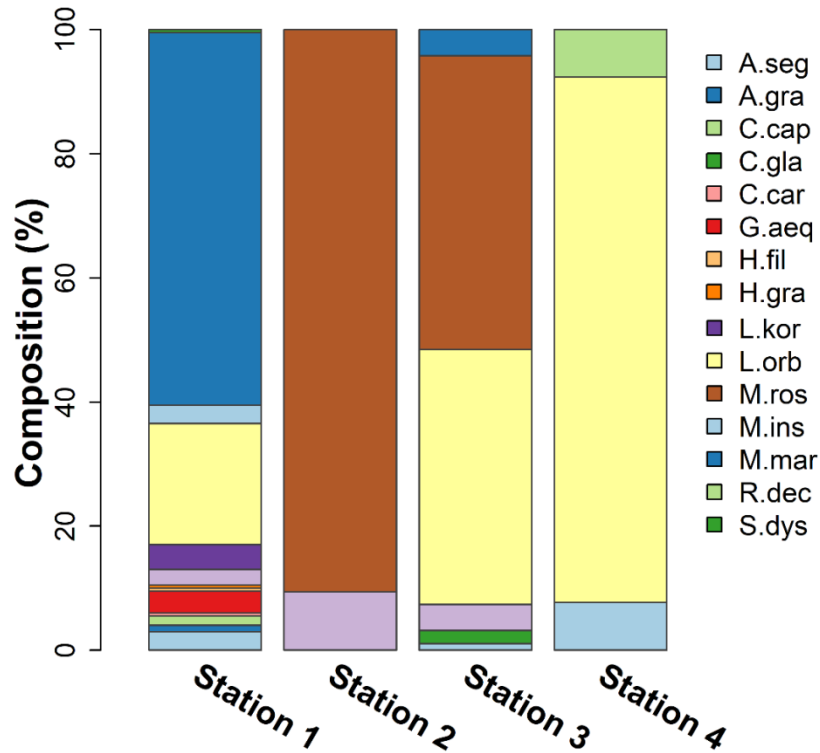


Figure 3 : Dominances (%) des espèces de la macrofaune benthique dans la lagune de Mellah (Voir les abréviations tableau 2).

3.2.3 Analyse spatiale

Les 2 premières dimensions retenues pour l'analyse factorielle de correspondance (AFC) basée sur la densité des espèces expliquent 97,54% de la variance entre les stations et les espèces (69,37% et 28,17 % pour les dimensions 1 et 2, respectivement) (Fig. 4).

La première dimension est déterminée (en contribution absolue) surtout par la station 1 (23,15%) dans la partie positive et par la station 2 (47,87%) et la station 3 (28,96%) au niveau de la partie négative. D'autre part, les espèces contribuant à la formation de cette dimension sont *Mytilaster marioni* (17,62%) dans la partie positive, et *Macrobrachium rosenbergii* (76,13%) dans la partie négative.

La seconde dimension est formée principalement de deux stations : la station 4 (77,68%) dans la partie positive et les stations 2 (11,33%) dans la partie négative. Les espèces contribuant le plus à cette dimension sont *Loripes orbiculatus* (49,33%) et *Ruditapes decussatus* (20,03%) dans la partie positive. Dans la partie négative ce sont les espèces *Mytilaster marioni* (16,63%) et *Macrobrachium rosenbergii* (7,32%).

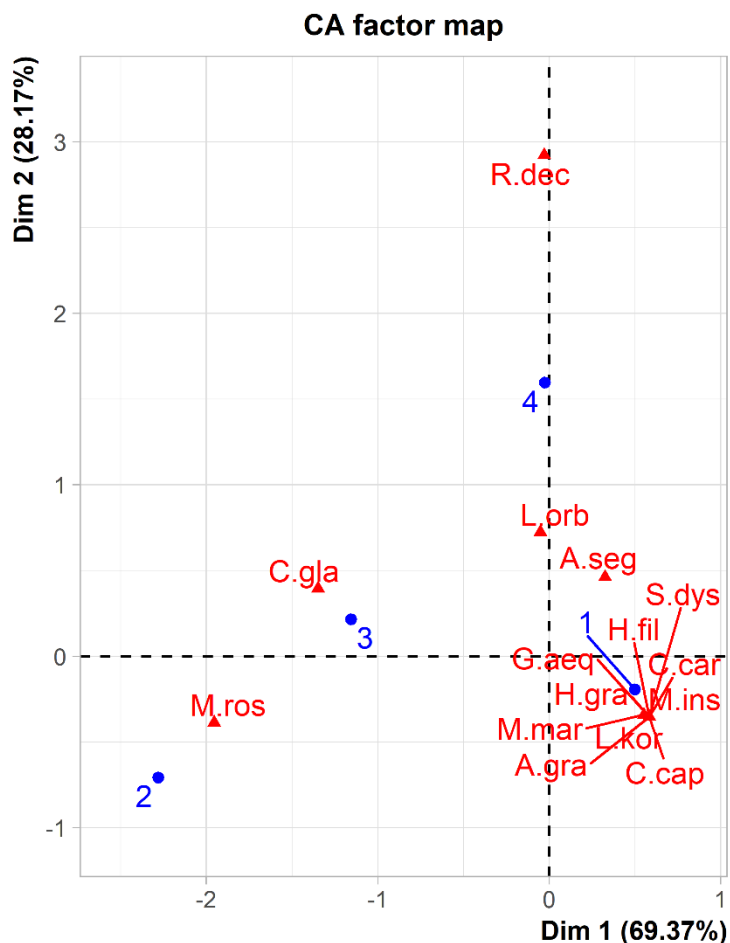


Figure 4 : Analyse factorielle de correspondances représentant la densité du macrozoobenthos et les stations 1, 2, 3 et 4 de la lagune de Mellah contribuant aux deux premières dimensions (Voir les abréviations tableau 2). Ici sont retenues uniquement les observations et les variables dont la contribution est supérieure à 10%.

3.3. Environnement biotique et abiotique de la lagune

Les deux premiers axes retenus de l'analyse à composantes principales expliquent 89,9% de la variance entre les densités du peuplement benthique et les caractéristiques environnementales de la lagune (67,4% et 22,5% pour les axes 1 et 2, respectivement) (Fig. 5). Le premier axe est surtout déterminé (en contribution absolue) dans la partie positive par les espèces *Mytilaster marioni* (8,2%), *Anthura gracilis*, *Capitella capitata*, *Cyathura carinata*, *Gammarus aequicauda*, *Heteromastus filiformis*, *Hilbigneris gracilis*, *Monocorophium insidiosum*, *Lagis koreni*, *Salmacina dysteri* (8,3% pour chaque espèce) et *Abra segmentum* (6,5%).

Le deuxième axe est formé principalement de 4 conditions environnementales dans la partie positive : la bathymétrie (15,1%), la nature du substrat (18,3%) et la distance des oueds (9,4%), et dans la partie négative la distance au chenal (16,4%). Les espèces contribuant le plus au niveau de la partie positive de l'axe 2 est : *Ruditapes decussatus* (17,4%) et dans la partie négative est *Macrobrachium rosenbergii* (11,2%).

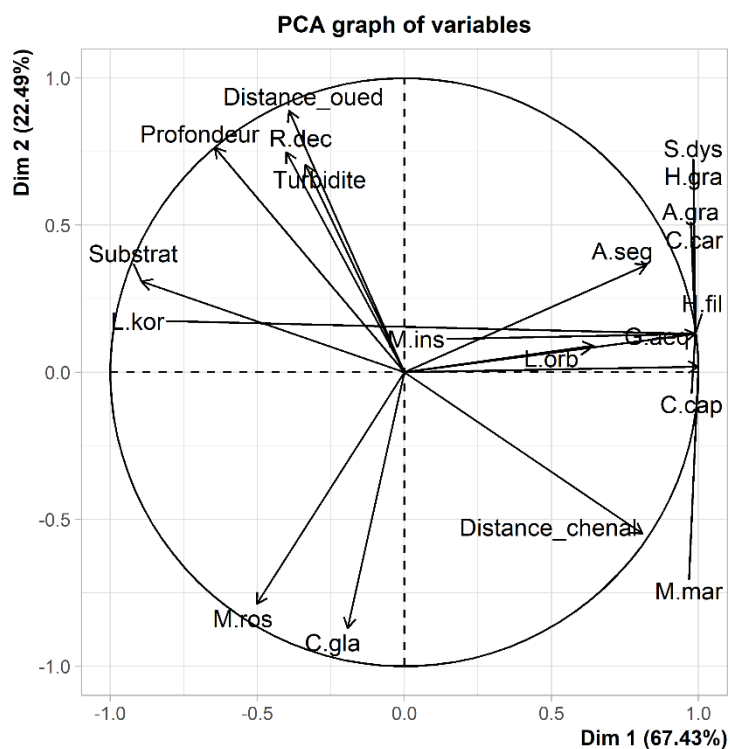


Figure 5 : Analyse en composantes principales représentant l'influence des conditions environnementales (voir tableau 1) sur la densité du macrozoobenthos pour les quatre stations de la lagune de Mellah contribuant aux deux premières composantes principales. Ici sont retenues uniquement les observations et les variables dont la contribution est supérieure à 5% (Voir les abréviations tableau 2).

3.4. Ichtyofaune

3.4.1 Composition du peuplement

Au total, 863 individus de poissons téléostéens ont été capturés parmi l'ensemble des individus 14 espèces ont été identifiées, appartenant à 9 familles (Tableau 3). Trois groupes fonctionnels ont été identifiés en fonction de l'utilisation écologique du milieu. Dont les espèces lagunaires (EL), capables de réaliser la totalité de leur cycle biologique dans l'environnement lagunaire, les espèces migratrices marines (MM) très euryhalines qui se reproduisent en mer et entrent souvent dans les lagunes en nombre important, plus particulièrement au stade juvénile ; et les espèces amphihalines (D) qui migrent entre les eaux douces et salées. Six espèces lagunaires (*Aphanius fasciatus*; *Atherina boyeri*; *Fistularia commersonii*; *Pomatoschistus spp.*; *Salaria pavo*; *Syngnathus abaster*), six espèces marines migrantes (*Chelon auratus*; *Chelon labrosus*; *Chelon saliens*; *Chelon spp.*; *Solea solea*; *Sparus aurata*) et deux espèces amphihalines (*Chelon ramada*; *Mugil cephalus*) ont été capturées.

En ce qui concerne l'assemblage du peuplement ichthyologique en termes de densité, les espèces lagunaires ont une densité de 88 ind. m⁻² correspondant à 43% des captures totales. Les espèces migratrices marines ont une densité moins importante de 63 ind.m⁻² correspondant à 31% des captures totales. Les espèces amphihalines ont une densité de 54 ind. m⁻² correspondant à 26% des captures totales. Les Mugilidés appartiennent à la famille la plus représentée avec six espèces. Six régimes alimentaires ont été identifiés : omnivores (Ov), hyperbenthivores/zooplanctivores (HZ), détritivores (Dv), microbenthivores (Bmi), macrobenthivores (Bma), hyperbenthivores/piscivores (HP). Les détritivores représentés par le plus grand nombre d'espèces dans l'assemblage (5 espèces) sont dominants et représentent 54% des captures totales. Les hyperbenthivores/zooplanctivores représentés seulement par deux espèces, sont également dominants dans l'assemblage car représentant 31% des captures totales.

Tableau 3 : Composition en espèce, densité moyenne (ind. 100 m⁻²), nombre d'individus capturés (n), poids (g), longueur totale (cm), et le pourcentage de dominance (%). Le statut écologique (SE) et le régime trophique (RT) est indiqué pour chaque espèce. Espèces lagunaires (EL), migratrices marines (MM), espèces amphihalines (D). Omnivores (Ov), hyperbenthivores/zooplanctivores (HZ), détritivores (DV), microbenthivores (Bmi), macrobenthivores (Bma), hyperbenthivores/piscivores (HP).

Espèces	Famille	Abréviation	n	Densité ± écart type	Longueur totale ± écart type	Poids ± écart type	Dominance (%)	SE	RT
<i>Aphanius fasciatus</i>	Cyprinodontidae	A.fas	41	9.5±8.4	3.3±0.7	0.6±0.4	4.6	ES	OV
<i>Atherina boyeri</i>	Atherinidae	A.boy	234	62.4±40.5	5.3±0.6	1.1±0.4	30.5	ES	HZ
<i>Chelon auratus</i>	Mugilidae	C.aur	92	22.6±20.9	4.7±0.6	1±0.4	11	MM	DV
<i>Chelon labrosus</i>	Mugilidae	C.lab	23	5.2±4.7	4.4±0.6	1±0.5	2.5	MM	DV
<i>Chelon ramada</i>	Mugilidae	C.ram	257	52.9±60.7	4.7±0.6	1±0.5	25.8	D	DV
<i>Chelon saliens</i>	Mugilidae	C.sal	48	11.4±12.1	5.2±1.2	1.8±1.7	5.6	MM	DV
<i>Chelon spp.</i>	Mugilidae	C.spp	79	17.6±12.3	4.3±0.6	0.8±0.3	8.6	MM	DV
<i>Fistularia commersonii</i>	Fistulariidae	F.com	1	1.3±0	6.9±0	0.3±0	0.6	ES	HP
<i>Mugil cephalus</i>	Mugilidae	M.cep	1	0.6±0	4.9±0	1.1±0	0.3	D	DV
<i>Pomatoschistus spp.</i>	Gobiidae	P.spp	43	8.9±11.5	4.5±1	1±0.8	4.3	ES	BMI
<i>Salapia pavo</i>	Blenniidae	S.pav	7	2.6±1	5±0.6	1.2±0.5	1.3	ES	OV
<i>Solea solea</i>	Soleidae	S.sol	3	1.3±0.6	7.3±3.2	4.4±4.3	0.6	MM	BMI/BMA
<i>Sparus aurata</i>	Sparidae	S.aur	13	4.9±6	4.3±0.9	1.1±0.9	2.4	MM	BMI/BMA
<i>Syngnathus abaster</i>	Syngnathidae	S.aba	16	3.7±3.9	8.7±0.6	0.4±0.1	1.8	ES	BMI

3.4.2 Densité et diversité spécifique

Sur l'ensemble de la lagune de Mellah la densité des poissons varie entre 150 et 305 ind.100m⁻². Elle est maximale à la station 2 et minimale à la station 4. En termes de richesse spécifique, elle varie de 7 espèces dans la station 4 à 12 espèces dans les stations 2 et 3 (Fig.6). Six espèces ont été capturées (Fig. 7) représentant 58% des captures totales et formaient la majorité de l'assemblage ichtyologiques (*Chelon auratus*; *Chelon labrosus*; *Chelon ramada*; *Chelon saliens*; *Chelon spp.*; *Pomatoschistus spp.*).

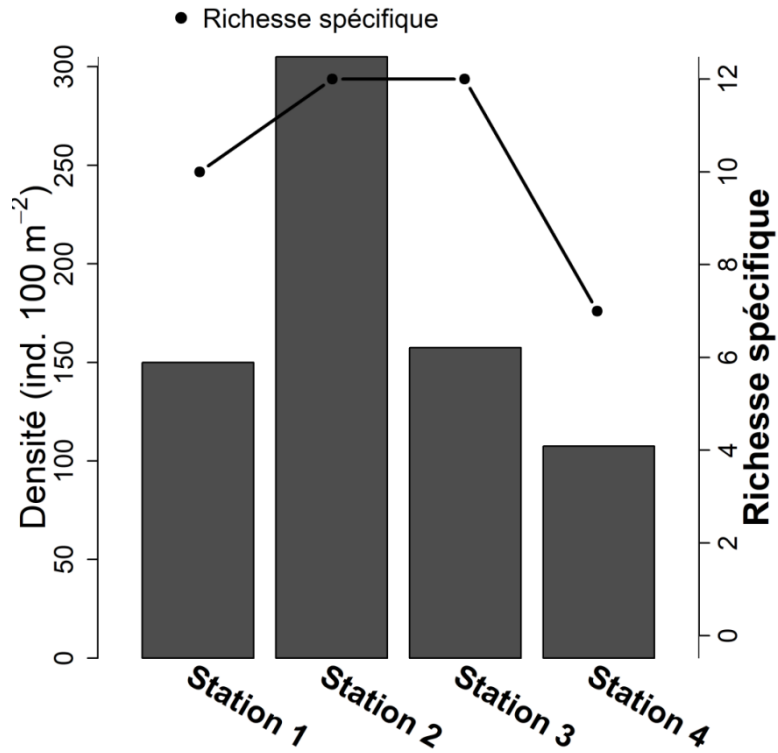


Figure 6 : Variation spatiale de la richesse spécifique et de la densité (ind. 100m⁻²) de l'ichtyofaune dans la lagune de Mellah.

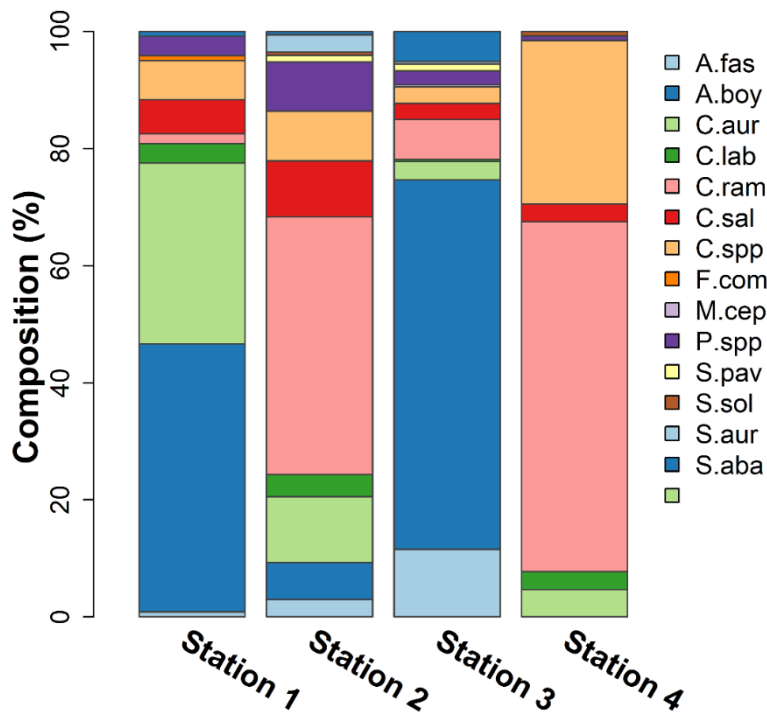


Figure 7 : Dominances (%) moyennes des principales espèces de l'ichtyofaune dans la lagune de Mellah (Voir les abréviations tableau 3).

3.4.3 Longueurs et biomasses

Les espèces les plus abondantes ont une longueur moyenne inférieure à 6 cm. Pour les 3 espèces les plus abondantes (*Atherina boyeri*, *Chelon ramada* et *Chelon saliens*), seulement *Atherina boyeri* et *Chelon saliens* montrent une différence significative au niveau de leur taille en fonction des 4 stations échantillonnées (Kruskal-Wallis, $P < 0,05$) (Fig. 8). La longueur moyenne d'*Atherina boyeri* est significativement inférieure à la station 2 ($4,61 \pm 0,38$ cm) par rapport aux stations 1 et 3 ($5,30 \pm 0,32$ et $5,40 \pm 0,58$ cm respectivement). Par contre, la longueur moyenne de *Chelon saliens* est significativement supérieure à la station 1 ($6,35 \pm 2,08$ cm) par rapport à la station 3 ($4,39 \pm 0,54$ cm).

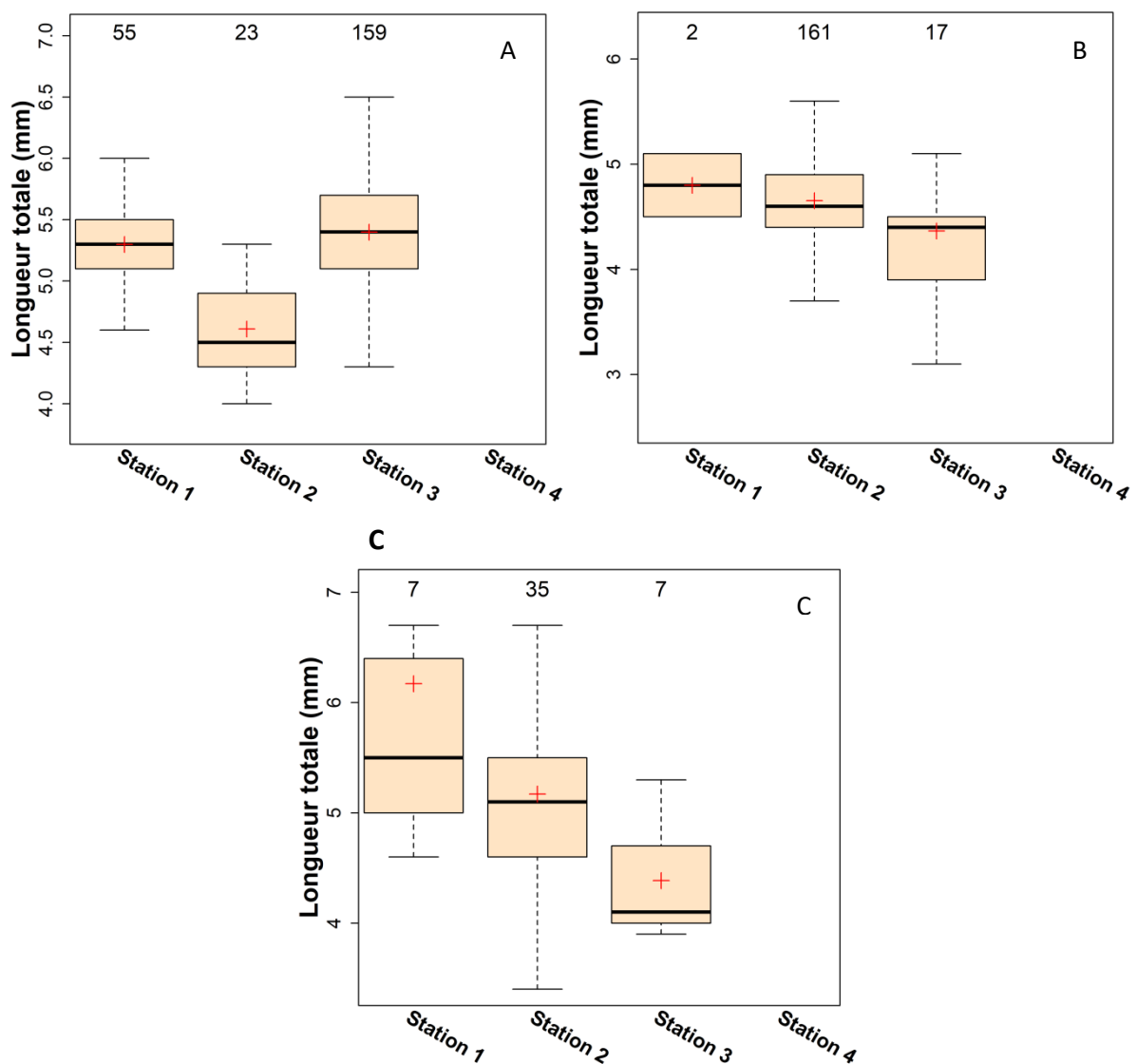


Figure 8 : Boxplot de la longueur totale (cm) en fonction des quatre stations des 3 espèces les plus abondantes de la lagune de Mellah. A : *Atherina boyeri*, B : *Chelon ramada*, C : *Chelon saliens*. Le nombre d'individus analysés est indiqué au-dessus du boxplot.

Les espèces les plus abondantes ont un poids moyen inférieur à 2g. Pour les 3 espèces les plus abondantes (*Atherina boyeri*, *Chelon ramada* et *Chelon Saliens*), seulement *Atherina boyeri* et *Chelon saliens* montrent une différence significative au niveau de leur poids en fonction des 4 stations échantillonnées (Kruskal-Wallis, $P < 0,05$) (Fig. 9). Le poids moyen d'*Atherina boyeri* est significativement inférieur à la station 2 ($0,71 \pm 0,21g$) par rapport aux stations 1 et 3 ($1,08 \pm 0,25$ et $1,10 \pm 0,47g$ respectivement). Au niveau du poids moyen de *Chelon saliens*, il est significativement inférieur à la station 3 ($0,76 \pm 0,33g$) par rapport aux stations 1 et 2 ($3,02 \pm 3,32$ et $1,85 \pm 1,25g$ respectivement).

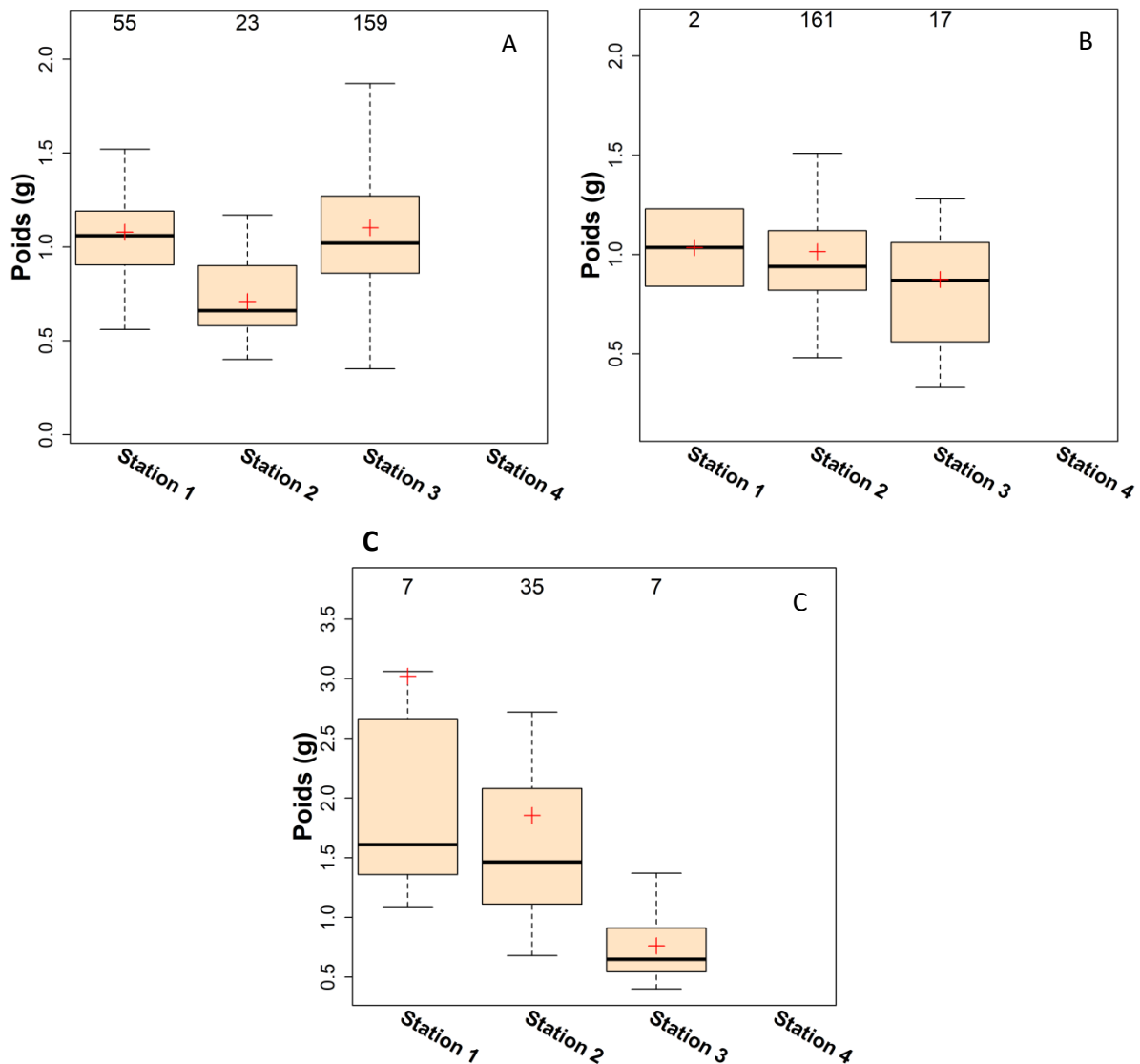


Figure 9 : Boxplot du poids (g) en fonction des quatre stations des 3 espèces les plus abondantes de la lagune de Mellah, Algérie. A : *Atherina boyeri*, B : *Chelon ramada*, C : *Chelon saliens*. Le nombre d'individus analysés sont indiqués au-dessus du boxplot.

3.4.4 Analyse spatiale

Les 2 premiers axes retenus pour l'analyse factorielle de correspondance (AFC) basée sur la densité des espèces expliquent 89,43% de la variance entre les stations et les espèces

(70,90% et 18,53 % pour les dimensions 1 et 2 respectivement) (Fig. 10). La première dimension est déterminée (en contribution absolue) surtout par les stations 1 (16,52%) et 3 (39,79%) dans la partie positive. Dans la partie négative ce sont les stations 2 (20,42%) et 4 (23,27%).

D'autre part, l'espèce contribuant le plus à la partie positive de cette dimension est *Atherina boyeri* (49,34%), quant à la partie négative, c'est *Chelon ramada* (32,42%). La seconde dimension est formée principalement de trois stations : la station 3 (38,33%) dans la partie positive et la station 1 (57,87%) dans la partie négative. Les espèces contribuant le plus à cette dimension sont : *Chelon auratus* (56,81%) dans la partie positive et *Aphanius fasciatus* (17,38%) dans la partie négative.

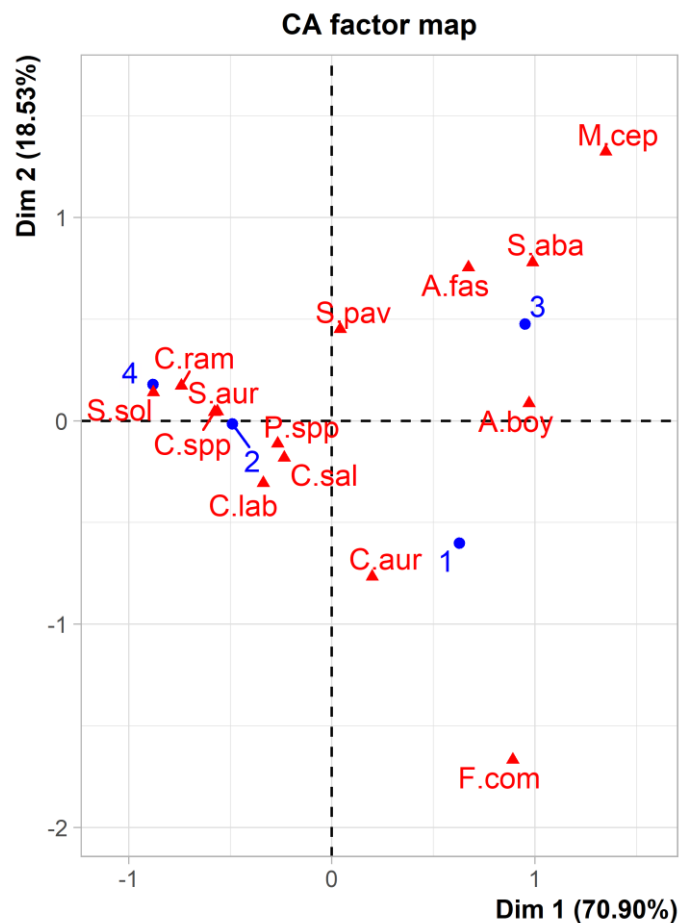


Figure 10 : Analyse factorielle de correspondances représentant la densité des espèces et les stations de la lagune de Mellah contribuant aux deux premières dimensions (Voir les abréviations tableau 3). Ici sont retenues uniquement les observations et les variables dont la contribution est supérieure à 10%.

4. Discussion

4.1. Composition du peuplement ichthyologique

L'inventaire ichthyologique de la lagune de Mellah, nous a permis de recenser 14 espèces de poissons téléostéens avec une composition essentiellement dominée par 3 familles les Atherinidés, les Mugilidés et les Gobiidés. Les principales espèces dominantes sont *Atherina boyeri*, *Chelon ramada*, *Chelon auratus* et *Chelon saliens*. La majorité des espèces capturées avait une taille inférieure à 6 cm représentant des individus juvéniles ou des espèces de poissons adultes de petite taille. La diversité spécifique de la lagune de Mellah semble être inférieure à celles décrites dans d'autres lagunes méditerranéennes. En effet, Pérez-Ruzafa et al. (2007 et 2011a) ont montré que dans 40 lagunes de la Méditerranée et de la façade Atlantique, la richesse spécifique variait entre 6 et 48 espèces, avec une moyenne d'environ 23 espèces. La lagune de Mellah abritait moins d'espèces de poissons par rapport à la majorité des lagunes du sud de la Méditerranée dont Ghar El Melh en Tunisie (26 espèces), le lac Manzala en Egypte (17), la lagune de Nador au Maroc (15-18) (Bouchereau et al. 2000 ; Jaafour et al. 2015).

Cette variabilité de diversité des peuplements de poissons entre les différents milieux lagunaires peut être liée aux caractéristiques propres de chaque lagune (superficie, profondeur, connexion avec la mer), des paramètres hydrologiques (amplitude des marées, température, salinité), de l'effort de pêche ainsi que le type d'engin de pêche utilisé (Akin et al. 2005 ; Franco et al. 2008). La senne de plage utilisée est considérée comme très efficace pour l'échantillonnage des petits poissons (< 10 cm) dans des eaux peu profondes comme les écosystèmes lagunaires (Franco et al. 2012).

La lagune de Mellah communique avec la mer par un chenal d'environ 870 m de long et 15 m de large. Cependant, le processus d'échange d'eau avec la mer reste faible à cause de l'ensablement important du chenal réduisant sa section libre. Guergolet et al. (1989) suggère que le confinement de la lagune de Mellah est la résultante d'un isolement hydrologique (chenal long et étroit), à la profondeur relativement élevée (6 m) par rapport à la superficie de la lagune (800 ha). D'un autre côté, Pérez Ruzafa et al. (2011) proposent que le principal facteur qui influence la structuration des assemblages lagunaires est le degré d'isolement avec la mer. Par conséquent, ce confinement de la lagune peut expliquer la faible richesse spécifique de la lagune et la dominance d'espèces opportunistes telles que les résidents et les mugilidés qui sont connus pour avoir une large tolérance écologique.

De plus la lagune de Mellah, se comporte comme un bassin de dilution (Draredja 2007), de par le colmatage du chenal et la diminution du degré halin en période de crue. Ce phénomène peut conduire à une perte d'espèces d'origine marine.

Les espèces lagunaires résidentes de la lagune de Mellah étaient prédominantes, représentant 43% des captures totales, avec une dominance de la famille des Atherinidées. Notons ici, comme Quignard et al. (1984), que la sédentarité de l'athérine est toute relative. En effet, ce poisson se déplace facilement et rapidement entre la proche mer et la lagune. En effet, *Atherina boyeri* l'espèce la plus abondante au sein de la lagune, montrait une variabilité spatiale de sa longueur moyenne et de son poids moyen. Cette espèce a une plasticité adaptative et est capable d'occuper des niches écologiques au détriment d'autres espèces (Koutrakis et al. 2005). Ce constat explique la présence de l'espèce dans la plupart des

stations échantillonnées. Notons également qu'*Atherina boyeri* possède un régime alimentaire très varié évoluant avec sa taille, c'est un carnivore de petits crustacés benthiques, de polychètes et d'annélides, il peut être également planctophage (Fernander-Delgado et al. 1988 ; Leonardos et Sinis 2000).

Une autre espèce résidente *Aphanius fasciatus* se retrouve généralement confinée près des marges continentales sous l'influence directe des apports en eau douce riche en éléments nutritifs et en herbiers. Cette espèce achève son cycle de vie dans la lagune, où elle forme de grandes populations (Leonardos et Sinis 1999).

Les espèces qualifiées de résidentes peuvent avoir deux comportements différents vis-à-vis de la lagune. Elles peuvent être permanentes passant la totalité de leur cycle de vie au sein de la lagune où saisonnières et sont présentes dans le milieu qu'une partie de leur cycle de vie.

La dominance des espèces lagunaires résidentes a été observée dans la littérature des lagunes sud Méditerranéennes, par exemple la lagune de Nador au Maroc (Jaafour et al. 2015), la lagune d'Ichkeul en Tunisie (Sellami et al. 2010), et certaines lagunes du nord de la Méditerranée (Manzo et al. 2016). La présence plus importante des herbiers marins *Ruppia sp.* qui recouvre le lit d'une grande partie de la zone peu profonde de la lagune est un habitat favorable à la croissance des poissons.

En général, l'habitat végétalisé abrite une faune plus diversifiée en raison de la complexité plus élevée offrant une plus grande disponibilité de nourriture et un refuge contre les prédateurs (Franco et al. 2006). Les conditions écologiques favorables des berges (oxygénation, pénétration de la lumière) et la présence d'habitat à herbier au sein de la lagune, semblent offrir un milieu propice à l'installation de population d'espèces résidentes utilisant le milieu pour effectuer l'ensemble de leurs cycles de vie.

Dans notre étude, *Chelon auratus*, *Chelon saliens*, *Chelon ramada*, *Mugil cephalus*, espèces qualifiés de migratrices marines sont observées sur l'ensemble des stations de la lagune. Les espèces migratrices étaient les plus représentées en nombre d'espèces, avec une dominance de la famille des Mugilidés. Par ailleurs, Franco et al. (2008) étudiant 19 lagunes du nord de la Méditerranée montrent des assemblages dominés en général par des espèces marines.

Il semble que ces poissons à caractère ubiquistes colonisent les endroits où la nourriture est disponible. Pour des raisons trophiques et de protection les juvéniles vont migrer dans la lagune, la prédation étant beaucoup plus faible qu'en milieu marin (Bouchereau et al. 2000). De même que pour *Atherina boyeri*, l'espèce *Chelon saliens* montre également une variabilité linéaire et pondérale en fonction des stations.

Thomson (1966) souligne une forte abondance numérique et pondérale durant les mois chauds, considérant cette espèce comme étant la plus sensible au froid. La dominance de cette espèce au sein de la lagune peut être expliquée par la courte période de maturité. Ezzat (1965) signale que *Chelon saliens* est mature à 2 ans pour les mâles et 3 ans pour les femelles, alors que les espèces de la même famille ne sont matures que plus tard, de plus, leur taille ne dépasse pas les 22 cm. La majorité des espèces migratrices marines dans notre étude ont une taille inférieure à 6 cm, pouvant être considérées comme juvéniles. La même observation a été réalisée par Embarek et al. (2017) sur le même site et dans la lagune de Bizerte en Tunisie (Embarek et al. 2019). La lagune de Mellah serait donc un habitat favorable à la colonisation des espèces juvéniles marines de par sa faible profondeur et également par la présence des herbiers de *Ruppia sp.* offrant un abri et une source de nourriture.

En terme de régime alimentaire, l'assemblage ichthyologique était dominé par deux types de régimes: les détritivores et les benthivores. Dans une étude sur 19 lagunes dans le nord de la Méditerranée, les régimes microbenthivores étaient dominants suivis par les détritivores et les omnivores, les autres catégories étaient beaucoup moins représentées en particulier les herbivores (Franco et al. 2008). En effet, le compartiment benthique joue un rôle primordial dans les milieux lagunaires restreints et peu profonds, par sa participation dans les flux d'énergie au sein du benthos même, et également en exportant une partie non négligeable de sa production vers le pélagos, par le biais de l'émission des stades larvaires méroplanctoniques (Draredja 2007). La dominance de ces deux régimes alimentaires témoigne de l'importance du compartiment benthique dans l'apport de nourriture, hypothèse qui reste à vérifier dans le sous chapitre suivant basé sur les isotopes stables.

4.2 Influence de l'environnement abiotique et biotique sur la répartition spatiale des peuplements ichthyologiques

Le suivi des peuplements ichthyologiques de la lagune de Mellah a révélé des variations de la répartition induite par des paramètres biotiques et abiotiques. L'analyse factorielle de correspondances (AFC) montre une franche opposition entre les stations placées proches des influences dulçaquicoles des oueds (stations 1 et 3) et les stations proches de l'embouchure du chenal de communication avec la mer, sous influence marine (station 2 et 4). La répartition spatiale montre que les espèces migratrices marines vont plutôt se trouver proches des influences marines et les espèces résidentes restent confinées aux abords de la lagune proche des apports dulçaquicoles des oueds.

Le facteur de variation de salinité en fonction des positionnements des stations semble être prépondérant dans la structuration spatiale de la communauté ichthyologique. De manière générale, la répartition du peuplement ichthyologique semble dépendre principalement des apports marins provenant du chenal et les apports dulçaquicoles des deux oueds El-Mellah et R'kibet.

Le poisson *Fistularia commersonii* est uniquement présent à la station 1 proche des apports de l'oued Mellah. Cette espèce peut être retrouvée au niveau des fonds sableux avec la présence d'herbiers. Il est principalement piscivore mais peut se nourrir également de crustacés (Golani 2000). La grande diversité des malacostracés présente proche de l'oued Mellah tel que *Gammarus aequicauda*, *Anthura gracilis*, *Cyathura carinata* et *Monocorophium insidiosum* peuvent être une source de nourriture complémentaire aux poissons présents dans la lagune.

Les Chelons sont localisés surtout dans les stations proches du chenal (station 4) dominée par un substrat vaseux avec une densité très faible de la macrofaune benthique principalement des larves de malacostracés *Macrobrachium rosenbergii* qui sont présentes en quantité importante. Leur régime alimentaire est très varié mais ils sont principalement benthivores. Ils ingèrent les végétaux et la vase, riches en diatomées benthiques desquels ils retiennent les particules organiques nécessaires à leur croissance. Ils peuvent également compléter leur alimentation de petits vertébrés (Ould 2004).

La nature vaseuse et riche en matière organique au centre de la lagune est donc une source de nourriture pour ces espèces de Chelon. De plus, la présence de larves de *Macrobrachium rosenbergii* peut être un complément de nourriture.

L'espèce *Chelon ramada* est localisée dans la plupart des stations échantillonnées avec une densité importante. Il est intéressant de noter que cette espèce regagne les étangs au printemps et les quitte au début de l'hiver pour se reproduire en mer (Dadji et al. 2010). La présence massive de cette espèce au cours de notre échantillonnage peut être due à la migration vers le littoral à la fin de la reproduction.

L'espèce *Sparus aurata* est surtout présente au niveau des stations proches du chenal, sous l'influence des marées. En effet, cette espèce se rencontre dans la zone des brisants au niveau des fonds sableux. C'est un poisson essentiellement carnivore avec une denture lui permettant de broyer coquilles et carapaces. Il se nourrit de mollusques bivalves et de crustacés (Louisy 2015). L'entrée de cette espèce dans la lagune semble être surtout due aux courants de marée présents au niveau du littoral adjacent.

La présence du malacostracé *Macrobrachium rosenbergii* à la station 4 constitue une source alimentaire, de la même façon que les bivalves présents dans la majorité des stations de la lagune.

L'espèce *Solea solea* qui fait partie de la majeure partie des espèces de sole de la lagune de Mellah se localise également au niveau des stations proches du chenal. Les juvéniles de cette espèce sont capables de supporter facilement des eaux dessalées. Ils vivent surtout sur les fonds meubles, sableux et vaseux et se nourrissent principalement de petits invertébrés benthiques au niveau du sédiment (annélides, polychètes, crustacés et bivalves) (Louisy 2015).

Pomatoschistus spp., de la même façon que pour la sole, se localise au niveau des stations proches du chenal. Il est fortement dépendant du substrat sableux également et est retrouvé dans les zones de balancement des marées. Comme pour la sole, il se nourrit principalement de petits invertébrés benthiques dans le sédiment (Louisy 2015). Malgré la faible densité d'espèces benthiques capturées aux stations 2 et 4, ces espèces semblent dépendantes du compartiment benthique de la lagune pour se nourrir.

Les espèces résidentes telles que *Atherina boyeri*, *Syngnathus abaster* et *Aphanius fasciatus* sont principalement localisées au niveau de la station proche du oued R'kibet au nord-ouest de la lagune (station 3) avec une densité relativement importante du bivalve *Cerastoderma glaucum*. Ce bivalve est retrouvé en forte densité près des apports d'eau douce riches en nutriment. Ces espèces ont un régime alimentaire assez varié, elles se nourrissent de plancton (copépodes, larves de mollusques) mais peuvent également se nourrir au niveau du compartiment benthique.

Le bivalve *Cerastoderma Glaucum* peut être une source de nourriture pour ces 3 espèces de poissons. De plus, la station 3 est caractérisée par une forte turbidité témoignant d'une charge planctonique importante durant la période d'échantillonnage.

L'espèce *Mugil cephalus* est également présente au niveau de la station 1 proche de l'oued R'kibet caractérisée par la présence d'herbier. C'est une espèce catadrome vivant en eau

douce après être née en mer (Cardona 2000), c'est un poisson qui va donc préférer des eaux avec une salinité très faible. Les juvéniles se nourrissent de zooplancton et d'individus plus larges, de micro-algues et de petits invertébrés sur le fond, sur les algues et les herbiers (Cardona 2000). Cette espèce semble être dépendante de la nourriture fournie par les herbiers à *Ruppia*. *Salarias pavo* est autre espèce localisée au niveau de cette station caractérisée par une profondeur très faible et un substrat sableux. En effet, cette espèce vit en eau peu profonde, et se loge dans des anfractuosités ou dans des coquilles vides. Elle se nourrit surtout d'algues et de mollusques (Santic et al. 2007). Au niveau de la station 1, le substrat sableux lui offre donc un habitat favorable ainsi que la présence d'herbiers. La présence du bivalve *Cerastoderma glaucum* peut leur permettre de se nourrir.

5. Conclusion

L'échantillonnage de l'ichtyofaune et de la faune benthique a permis de mettre en évidence les facteurs influençant la répartition spatiale de l'ichtyofaune. Il en ressort que la lagune abrite un peuplement ichtyologique avec une diversité assez faible comparé à celles rencontrées en milieux similaires dans d'autres régions méditerranéennes. Il est nécessaire de préciser que les méthodes d'échantillonnage employées par les différents auteurs et la couverture temporelle assurée pour chaque étude peuvent être une source de variation importante. De plus, l'ensablement du chenal au cours du temps, accentue l'isolement hydrologique de la lagune pouvant amener à une perte des espèces marines dans la lagune. Le peuplement ichtyologique de la lagune de Mellah est caractérisé par des espèces de poissons sédentaires qui accomplissent l'ensemble de leur cycle biologique dans la lagune et certaines espèces côtières migratrices marines séjournant dans la lagune à des fins de grossissement.

Il s'avère que l'assemblage ichtyologique est dominé par des espèces résidentes et le régime trophique prépondérant est détritivore. L'assemblage des poissons a été étudié dans une dimension spatiale. Nos résultats montrent que la structuration des peuplements est influencée par la distance par rapport à la mer communiquant avec la lagune par le biais du chenal au nord. La structuration est également influencée par les apports d'eau douce provenant des oueds R'kibet au nord-ouest et Mellah au sud-ouest de la lagune. Le second principal facteur est la présence des herbiers à *Ruppia* sp. surtout dans la partie ouest de la lagune, où la densité et la richesse spécifique de la macrofaune benthique restent élevées ce qui entraîne une diversité importante de poisson.

Il se trouve que la plupart des espèces de poissons capturés dans la lagune étaient fortement dépendantes du compartiment benthique de par leur régime trophique. L'analyse spatiale de la macrofaune benthique nous a montré une répartition préférentielle des espèces benthiques dans des milieux sableux avec présence d'herbier dans la partie ouest de la lagune, c'est le cas notamment du bivalve *Cerastoderma glaucum*.

Un lien est mis en évidence quant à la présence d'une forte densité de la macrofaune benthique au niveau de ces habitats et la présence de populations de poissons à régime alimentaire benthique. La répartition spatiale de la macrofaune benthique semble influencer la répartition de l'ichtyofaune de la lagune.

Afin de compléter ces observations et de comprendre le fonctionnement trophique de la lagune, une approche par isotopes stables a été adoptée dans la section suivante.

Sous chapitre 3.2 Étude de la structure du réseau trophique des poissons d'une lagune du sud de la Méditerranée (lagune El Mellah, Algérie) par analyses des isotopes stables

Study of the fish food web structure of a southern Mediterranean lagoon (El Mellah Lagoon, Algeria) using stable isotope analysis

Rym Bouaziz ^{a, b}, Jérémy Denis^a, Brahim Draredja^b, Jean Marie Munaron^c, Abdellah Borhane Djebar^b, Rachid Amara^a, François Le Loc'h^c, Frida Ben Rais Lasram^a

^a Univ. Littoral Côte d'Opale, Univ. Lille, CNRS, IRD, UMR 8187, LOG, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, F-62930 Wimereux, France

^b Université Badji Mokhtar Annaba, B.P.12, Annaba, 23000 Algeria

^c IRD, Univ Brest, CNRS, Ifremer, LEMAR, F-29280 Plouzane, France

Abstract

The fish food web structure was described for the first time in a coastal lagoon in the southern part of Mediterranean Sea, based on the analysis of stable carbon and nitrogen isotopes of different fish species as well as their potential food sources. Using the example of the El Mellah Lagoon located in the extreme north-east of Algeria, which is the only coastal lagoon in the southern Mediterranean with low anthropic pressure due to few human activities and its protected status under the Ramsar Convention. We investigated the fish food web structure during the spring in four stations distributed inside the lagoon, considering the proximity of wadi and sea inputs. Our results provide insight into the ecological functions of the El Mellah Lagoon as a feeding area for all fish species, in particular marine migrant juveniles and lagoon residents. Our $\delta^{13}\text{C}$ results reveal the great influence of organic matter of marine origin on the functioning of the El Mellah food web, of which marine sediment organic matter and probably microphytobenthos contribute most to the fish food web. Our study also revealed the importance of seagrass *Ruppia* sp. for detritivores fish species (i.e. Chelons), and their potential to harbour a wide diversity of benthic invertebrates, potentially food sources for benthivores fish. Finally, our study revealed the minor role of freshwater inputs in the functioning of the food web of the El Mellah Lagoon during spring but also that juvenile marine fish may be in the lagoon for reasons other than feeding, notably to protect themselves from predation.

Keywords

$\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, Niche overlap, Isotopic niches, Trophic position, Ichthyofauna, Benthic and pelagic invertebrates, Mesozooplankton, Food sources.

1. Introduction

Coastal lagoons provide ecological functions as nursery and feeding areas, as well as essential migration routes for diadromous fish species (Franco et al., 2008; Pérez-Ruzafa and Marcos, 2012). These characteristics attract numerous aquatic species which find in these ecosystems a diversity of habitats that allow them to grow (Costanza et al., 1997). The ichthyological populations of these paralic environments are characterized by marine and continental species that enter the lagoon domain at a more or less advanced stage of their development (Embarek et al., 2017). Lagoonal fish assemblages are composed of both mature individuals that come to reproduce obligatorily, regularly or occasionally in the environment and juveniles that take advantage of the environment as a feeding ground. Thus, the fish communities are structured according to the life cycles of the different species, the biotic capacity of the environment and the relationships between species. Lagoons at the interface of continental and marine environments are also subject to considerable threats due to anthropisation with major fisheries, aquaculture exploitation and pollution. These factors lead to a degradation of these sensitive habitats due to a lack of management, which induces a modification of their structure and functioning (Pérez-Ruzafa and Marcos, 2012).

Lagoonal systems are also characterized by their high spatial and temporal variability of the aquatic environment that play a crucial role in structuring the populations while the trophic parameters condition their functioning. Indeed, in such ecosystems, production is generated by fluvial inputs of particulate and dissolved organic matter, nutrients and primary production while the connection with the open sea directly influences water quality, which impacts the quantity of food available in the lagoons (Bănaru, 2008). For example, in the case of oligotrophic seas such as the Mediterranean Sea, terrigenous inputs have a positive impact on the development of marine communities (Caddy, 2000, 1993). This results in significant

primary and secondary production (Largier, 1993). This fairly high productivity, at the base of the food web, stimulates the productivity of the different trophic compartments (Salen-Picard et al., 2002), thus leading to an increase in coastal fisheries resources (Darnaude et al., 2004; Kerr and Ryder, 1992; Lloret et al., 2001). Environmental changes are thus likely to influence the ecosystem functioning and understanding the main ecological processes, such as food sources, trophic transfer through the food web and nutrient cycling are fundamental issues in relating functioning to management. Trophic approaches are thus particularly important in transitional environments such as coastal lagoons.

Carbon and Nitrogen stable isotopes have proven to be a relevant tool to reconstruct the diet of various species and to determine the contribution of producers and trophic pathways in food web communities (Boecklen et al., 2011; Fry, 2006). Stable isotope analysis provides information on the long-term accumulation of nutrients as opposed to a snapshot of food ingestion revealed by stomach contents (Fry, 2006; Parnell et al., 2010) and offers a reliable approach to resolve questions about aquatic food web ecology. The stable nitrogen and carbon isotopic compositions of a consumer depend on the stable isotopic compositions of its food sources and on the isotopic fractionation during the feeding process. Stable nitrogen and carbon isotope ratios (expressed respectively as $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) are typically enriched from prey to consumers by 3.4‰ for $\delta^{15}\text{N}$ and 1‰ for $\delta^{13}\text{C}$ (DeNiro and Epstein, 1981; Minagawa and Wada, 1984). Thus, $\delta^{15}\text{N}$ can indicate the trophic position of an organism within the food web. $\delta^{13}\text{C}$ values of the food sources (e.g. primary producers) are also responsible for differences in the isotopic compositions of their consumers (Riera et al., 1999), allowing distinctions to be made between benthic and pelagic food webs or fresh vs marine waters (Fry, 2006). Consequently, $\delta^{13}\text{C}$ can be used as a tracer of organic trophic sources for consumers (Peterson, 1999).

Stable isotopes analyses have been widely used to explore food webs in coastal ecosystems like lagoons and estuaries. In the northern side of the Mediterranean, various studies have been carried to explore the spatial heterogeneity in the food web of anthropized lagoons (Salses-Leucate in France; Carlier et al., 2009) or less impacted ones (Lapalme in France; Carlier et al., 2008), the influence of salinity on the fish food-web structure (coastal lagoons of the Ebro Delta in Spain; Prado et al., 2014), the trophic pathway of organic matter (Mauguio Lagoon in France; Vizzini et al., 2005), the temporal variation in the trophic levels of secondary consumers (Cabras Lagoon in Italy; Como et al., 2018), the feeding behaviour of economically important and threatened fish species (Italian Lagoons; Sporta Caputi et al., 2020), the trophic role of invasive species (*Mnemiopsis leidyi* in Berre Lagoon in France; Marchessaux et al., 2021) or the sources and pathways of primary production (Mar Menor Lagoon in Spain, Pérez-Ruzafa et al., 2020). In the southern side of the Mediterranean Sea no study using stable isotope analysis to explore the trophic structure and functioning of a coastal lagoon has been published yet.

Taking the study case of El Mellah Lagoon (northern Algeria), we explored for the first time in a North African coastal lagoon, the spatial variation in the food web structure based on stable nitrogen and carbon isotopes compositions. El Mellah Lagoon is even more interesting to study because its biodiversity has been extensively inventoried since 1907 (Bounhiol, 1907), the most recent inventory took place in 2019 (Draredja et al., 2019) and a progressive and continuous degradation of the channel, the only communication between the lagoon and the sea, has been revealed as well as a decrease in species richness. Since 2004, the El Mellah Lagoon has been protected by the Ramsar Convention and is part of the Algerian El Kala National Park.

The main objectives of the present study were (i) to assess the fish communities structure in the El Mellah Lagoon and to relate these variations to environmental parameters, (ii) to determine the stable isotope compositions (i.e. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) of the dominant fish and to identify their potential food sources (i.e. POM, SOM, and benthic and pelagic invertebrates), and (iii) to characterise the fish food web structure.

2. Materials and methods

2.1. Study area

The El Mellah Lagoon is located in the extreme north-east of Algeria ($8^{\circ}20'\text{E}$ and $36^{\circ}54'\text{N}$), bordering the southern side of the Mediterranean Sea. This expanse of brackish water is roughly ovoid and extends from north to south for a distance of 4.5 km and from east to west for 2.5 km (Guélorget and Perthuisot, 1983) (Fig. 1), with an overall area of approximately 8.65 km². With an average depth of 3.5 m (Draredja, 2007; Messerer, 1999), El Mellah Lagoon communicates with the sea by a channel of about 870 m long, 20 m wide and 0.5 to 2 m deep (Draredja, 2007). It receives, in addition, the fresh waters of three wadis: wadi El-Mellah and wadi B'Elaroug in the South and wadi R'Kibet in the northwest.

The El Mellah Lagoon is considered as not much exposed to anthropogenic influences, and with significant economic interest from fishing, aquaculture and tourism. Because of the limited exchange between the sea and the lagoon, the hydrology of the latter is strongly influenced by precipitation, evaporation and freshwater inputs (Guelorget et al., 1989; Ounissi et al., 2002).

Temperature amplitude between the surface and the bottom water does not exceed 1°C (Draredja, 2007). The minimum water temperature is observed in January with 10°C and a

maximum in August of 30.2°C. The fluctuation of salinity is divided into two distinct phases: the first phase, which decreases between November and March, corresponds to the flooding period, with salinity values decreasing from 34.8 to 25.4. The second phase, between March and November, takes place during the dry season, with salinity values reversing (Refes, 1994). The hydrological regime of the catchment area is strongly dependent on pluviometry. It is primarily influenced by freshwater inflow directly from rainfall and by marine water from the open sea that passes through the channel, especially during dry season. A fine sand, often covered by seagrass *Ruppia* sp., is observed at the lagoon edge and as the depth increases the fine fraction tends to increase, forming a very fluid pure mud in the centre of the lagoon (Draredja, 1992).

2.2. Sampling

Environmental parameters, particular organic matter (POM), sediment organic matter (SOM), as well as fish and their main potential prey (i.e. benthic and pelagic invertebrates) were collected in the spring 2019 (i.e. April) at 4 sampling stations inside El Mellah Lagoon along a spatial gradient from the channel that opens to the sea to the wadis R’Kibet, El-Mellah and B’Elaroug (freshwater inputs) (Fig. 1).

2.2.1. Environmental parameters

Five environmental parameters were measured in this study: depth, transparency water, distance to channel and wadis and substrate. Water transparency (m) was assessed by the Secchi disk. Depth (m) was also recorded at each station. Distance to channel and wadis (m) were retrieved from Google maps. The substrate was determined by particle size analysis according to Draredja (2007). Three substrate categories are defined with “Sandy” corresponding to a sediment sandy fraction of more than 90%, characteristic of shallow areas;

“Silted sands” corresponding to a sediment composed essentially of sand between 50 and 90%, located in the South-West of the lagoon, where the depths ranging from 1.5 to 3.5 m; and “Sandy muds” corresponding to a muddy fraction which is dominant between 50 and 90% distributed in areas of depth exceeding 2.5 m.

2.2.2. POM and SOM sampling

For the POM, water was collected using sterile pots and conserved in a cool box. Back to the laboratory, the water was filtered through a pre-combusted 0.45 µm pore size, 47 mm diameter Whatman GF/F filters with 3 replicas per station. The SOM was sampled by a Van Veen grab, by scrapping the top first centimeter of the sediment. In each sampling station, 3 replicas were performed. The POM and SOM samples were conserved at -20°C in the laboratory until lyophilization and transfer for isotopic analyses.

2.2.3. Benthic and pelagic invertebrates sampling

Pelagic invertebrates (i.e. mesozooplankton) were sampled with a WP2 net (200 µm mesh size; Tranter and Smith, 1996) trawled 10 minutes at 1 m below the water surface. Mesozooplankton was preserved at -20°C in the laboratory until lyophilization for isotopic analyses. Benthic invertebrates were collected with a Van Veen grab (sampling an area of 0.1 m²) with 3 replicates for isotopic analyses. Samples were washed, sieved through a 1 mm mesh and then washed again with sterile water to avoid contamination. In the laboratory, benthic invertebrates were sorted and identified to the species level.

2.2.4. Fish sampling

A beach seine was used to collect ichthyofauna. This fishing technique is suitable for shallow water environments between 0 and 2 m. The seine deployed for sampling is 14 m long, 2 m

large and has a mesh size of 3 mm, which allows the capture of smaller fish such as juveniles. The fish were caught in shallow water less than 1.5 m deep during the day. At each station, 2-4 replicates were carried out for an estimating sampling area of 40 m² at each collection. The fish caught were kept cool before being analysed in the laboratory. In the laboratory, fish specimens were identified according to classical morphological criteria (shape and colour), an identification of the mugilidae based on the pyloric caeca was necessary. Once identified, each fish individual caught was measured (total length) to the nearest centimetre and weighed to the nearest tenth of a gram using an electronic scale. The abundance of ichthyofauna was calculated as the number of individuals per 100 m² (ind. 100 m²) based on the number of individuals of a fish species collected on the sampled area (i.e. 40 m²). The categories of functional groups based on ecological guilds and feeding mode of fish species were reported according to Franco et al. (2008). For isotope analysis, species selected were those that were dominant in terms of abundances, in order to obtain a synthetic image of the trophic structure within each of the communities.

2.3. Stable Isotope Analyses

It is well known that lipids are depleted in $\delta^{13}\text{C}$ compared to carbohydrates and proteins (DeNiro and Epstein, 1978; Griffiths, 1991), implying that fatty tissues tend to be isotopically lighter compared to lean ones. Therefore, trophic interpretations based on $\delta^{13}\text{C}$ compositions may be confounded by lipid effects (Bodin et al., 2007; Wada et al., 1987). In order to minimize these effects mega- and macro-faunal (except polychaetes) low-lipid muscle tissue was used for stable isotope analysis. Polychaete viscera were extracted by dissection and the analyses were carried out on the remaining whole-body, after removal of cheat. After dissection, the tissue samples of every taxon were washed very carefully with distilled water in order to prevent any contamination by sediment carbonates (Kharlmamenko et al., 2001;

O'Reilly et al., 2002). The valve muscle of bivalves, the abdomen muscle of shrimp, the muscle in the forceps of the crab and the white dorsal muscle of fish (even small size fish) were dissected and analyzed for stable isotope composition, while for the other organisms, the analysis was done on the whole organism, once digestive tracts, jaws and cerci were removed. The tissues were then washed with milli-Q water to prevent contamination and freeze-dried before being encapsulated. For small size benthic invertebrate organisms, each sample represents a pool of 3 individuals (e.g. *Serpula vermicularis*).

As fish size may affect isotopic values, in particular $\delta^{15}\text{N}$, due to ontogeny (Wilson et al., 2009), we carefully selected individuals of similar size across species. Prior to $\delta^{13}\text{C}$ analyses, POM filters were split in two subsamples: one of the subsamples was exposed to HCl vapor for 4 h to remove residual carbonates (Cresson et al., 2012) before being placed in tin cups (Lorrain et al., 2003). The second subsample was left untreated and was used to measure $\delta^{15}\text{N}$. Sediment samples were dried at 60°C for 24 h. They were split into two subsamples: one was treated by HCl, ground to a fine and homogeneous powder, then encapsulated. Whereas the second subsample was directly encapsulated after drying.

$\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were determined using an elemental analyzer Flash EA 2000, Thermo Scientific, coupled to an Isotope Ratio Mass Spectrometer Delta V+ with a conflo IV interface, Thermo Scientific at the Plateforme Spectrométrie Ocean in Plouzané. Replicate analyses of international IAEA and laboratory standards gave analytical errors of less than 0.1 and 0.2% for carbon and nitrogen, respectively. Stable isotope ratios were expressed as δ notation relative in parts per mil (‰) based on the Pee Dee Belemnite standard for carbon and atmospheric N_2 for nitrogen using the eq. (1):

$$\delta X = \left[\left(\frac{R_{sample}}{R_{standard}} - 1 \right) \times 1000 \right] \quad (1)$$

Where δX is $\delta^{13}\text{C}$ or $\delta^{15}\text{N}$, R is the ratio of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$.

The C/N ratios above 4 for fish indicating that the tissues have high levels of lipid to bias the $\delta^{13}\text{C}$ values were excluded from the analyses.

2.4. Statistical analysis

2.4.1. Fish communities' structure

Fish sizes (total length) were compared with nonparametric Kruskal-Wallis test, as the data did not comply with the parametric assumption of normality (Shapiro-Wilk test) and homoscedasticity of variance (Levene's F test). Dunn test was used for post-hoc comparisons. The Shapiro-Wilk test, Levene's F test, Kruskal-Wallis and Dunn test were performed using the *Stats* package in R.

A canonical correspondence analysis (CCA) was performed as a constrained ordination technique to determine how the spatial variation of fish communities could be explained by environmental parameters (depth, water transparency, distance to channel and wadis and substrate) of the El Mellah Lagoon. The analysis was carried out on the abundance of fish analysed at the 4 stations. The data were centred and reduced before analyses. One environmental co-variable (distance to wadis) was significantly selected using a Monte Carlo permutations test ($n = 999$; Borcard *et al.*, 2011). The CCA was performed using the *vegan* (Oksanen *et al.*, 2013) packages in R.

2.4.2. Stable isotope compositions of fish and their potential food sources

Dual $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ plots were used to graphically represent isotopic compositions with associated standard deviations of all compartments of the entire food web of each station. We first tested

the hypothesis that potential food sources for fish displayed significantly different isotopic signatures among the spatial gradient. For all samples, non-parametric Kruskal-Wallis tests were performed separately for each ratio. Student's t-test was also used to test if collected fishes had similar size among the stations. As significant differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in a specific compartment between stations does not necessarily imply a significant difference of the joint $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopic composition, permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) using a Euclidean distance similarity index was performed to better discriminate compositions. The PERMANOVA and pairwise tests were performed using the *vegan* (Oksanen et al., 2013) and the *RVAideMemoire* (Hervé and Hervé, 2020) packages in R.

2.4.3. Fish food web structure

To determine the fish food web structure in El Mellah Lagoon, we estimated the trophic position of fish and their potential prey as well as the size of isotopic niches from Layman metrics both within the lagoon and between stations. Isotopic niche overlaps of fish were also calculated to determine the similarity between fish niches in the El Mellah Lagoon.

The trophic position (TP; Cabana and Rasmussen, 1996) of fishes and their potential food sources was calculated following Eq. (2):

$$TP = TP_{base} + \frac{\delta^{15}\text{N} - \delta^{15}\text{N}_{base}}{TDF} \quad (2)$$

Where TP_{Base} is the trophic position of isotopic baseline, $\delta^{15}\text{N}_{Base}$ is the isotopic nitrogen of the isotopic baseline and TDF is the trophic discrimination factor. The isotopic baseline used was that of the suspension-feeders *Mytilaster marioni*, which was found at all stations. TP_{Base}

was set to a value of 2, the theoretical trophic position of suspension-feeders, while TDF value was set to 3.4‰ (Post, 2002).

We assessed the isotopic niches of fishes and their potential food sources by calculating the three Layman metrics (NR: nitrogen range; CR: carbon range; TA: total area). These metrics allow to generate isotopic niches for the fishes and their potential food sources from the Bayesian approach based on multivariate ellipse metrics (Jackson et al., 2011). The location of the centroid represents the centre of the trophic niche in the isotopic space. Differences in centroid location were first tested between stations using nested linear models and residual permutation procedures (see Turner et al., (2010) for statistical details). The spread of the data points was described according to the parameters proposed by Layman et al., (2007). Convex hulls were constructed to estimate the smallest total isotopic niche area (TA) that contained all individuals in the isotopic space. The TA metric can be interpreted as a measure of the total isotopic niche of a population (Layman et al., 2007). The width of the niche was estimated for each station using multivariate ellipse-based metrics (Jackson et al., 2011). The analysis generates standard ellipse areas (SEA) which are bivariate equivalents to standard deviations in univariate analyses. SEA values corrected for small sample size (SEA_C) were calculated for niche overlap. Finally, we generated Bayesian estimates of SEA (SEA_B) to test differences in isotopic niche spread by comparing their 95% credible intervals (CI). All analyses were conducted using the *SIBER* (Jackson et al., 2011) package with R.

Isotopic niche overlaps of fish were estimated using a probabilistic method that calculates niche regions and pairwise niche overlap without regard to sample size. The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values for each fish were used to calculate the average overlap between niche regions with 95% Bayesian intervals based on 10,000 iterations in bivariate dimension. The uncertainty

was estimated in a Bayesian framework considering the sample size (Swanson et al., 2015). The analyses were performed with the *nicheROVER* (Lysy et al., 2014; Swanson et al., 2015) package with R.

3. Results

3.1. Environmental parameters

Environmental parameters (depth, water transparency, distance to channel and wadis and substrate) showed differences between the four stations in the El Mellah Lagoon (Table 1). The depth varies between 0.7 m in Station 4 near the channel that opens to the sea and 4.5 m in Station 2 located to the northwest of the lagoon. The water transparency varied from 0 near the wadi R'Kibet (Station 3) to 4.4 m northwest of the lagoon (Station 2) (Table 1 and Fig. 1). Station 2 substrate is a sandy mud, while Station 1, 3 and 4 are constituted by a sandy substrate with silt in the Station 1 and cover of seagrass *Ruppia* sp. in the Station 4 (Table 1). Station 1 and 3 are closest to wadis, while Station 2 and 4 are closer to the sea (Table 1 and Fig. 1).

3.2. Fish communities' structure and spatial variations

Among the four stations, 858 individuals were collected belonging to 14 fish species (Table 2). Mean abundance of fish was highest for *Atherina boyeri* (47 ± 46 ind. 100 m^{-2}), *Chelon ramada* (53 ± 61 ind. 100 m^{-2}) and *Chelon auratus* (23 ± 21 ind. 100 m^{-2}), which represented more than 67% of the catches. The majority of the individuals were G0 juveniles, except *Aphanius fasciatus* and *Pomatoschistus* spp. which are small-sized fish. Fish size and weight of the same species did not differ significantly between stations, except for *A. boyeri* (Kruskall-Wallis, $p < 0.0001$), *Chelon. auratus* ($p < 0.01$), *C. saliens* ($p = 0.04$) and *Chelon*

spp. ($p < 0.0001$). These species were smaller mainly in the northwest of the El Mellah Lagoon (Station 2 and 3).

CCA was applied to analyse the spatial variation of fish abundance (see Table 2) in response to environmental (see Table 1) parameters (Fig. 2). The selected co-variable, the distance of wadis, explained 54% (adjusted r^2) of the total variance. Two first axes of the CCA explained 100% of the total variance in the spatial variation of fish abundance were significantly different according to the distance of wadis in the El Mellah Lagoon. The Station 1 and 3 located in the western lagoon of El Mellah near the wadi R'Kibet and El-Mellah (Fig. 1) were associated with a higher abundance of lagoon species with *S. abaster*, *A. fasciatus*, *A. boyeri*, *S. pavo* and *F. commersonii* (Table 2). On the contrary, Station 2 and 4, near the channel that opens to the sea, were characterised by higher abundances of migratory marine fish with the Chelons, *Solea solea* and *Sparus aurata* (Table 2 and Fig. 2). Chelons are mainly detritivores and *S. solea* and *S. aurata* are micro- and macro-benthivores, while the lagoon species are omnivores (*A. fasciatus* and *S. pavo*) or hyperbenthivores (*A. boyeri*, *S. abaster* and *F. commersonii*). The diadromous species *M. cephalus* and *C. ramada* were present in the northwest of the lagoon in Station 2 and 3.

3.3. Fish $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ composition

The nine most dominant fish species in terms of abundance were analysed for stable isotope compositions: four migratory marine *C. auratus*, *C. labrosus*, *C. saliens* and *S. aurata*; one diadromous fish *C. ramada* and four lagoon species *A. fasciatus*, *A. boyeri*, *Pomatoschistus* spp. and *S. pavo* (Table 3). In the El Mellah Lagoon as a whole, *A. fasciatus*, *Pomatoschistus* spp. and *S. aurata* had the highest mean $\delta^{13}\text{C}$ values (-17.7, -17.1 and -17.7‰ respectively), while the Chelons had the lower mean $\delta^{13}\text{C}$ values (-19 to -19.3‰) (Table 3 and Fig. 3). The

mean $\delta^{15}\text{N}$ values of fish species showed the same patterns, with most fish having values exceeding 10‰, except for the Chelons which have had lower mean values between 9.3 and 9.8‰.

The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values revealed a significant spatial difference for *C. auratus* (PERMANOVA, Pseudo- $F_{3, 30} = 7.6802$, $p = 0.001$), *C. labrosus* (Pseudo- $F_{2, 10} = 3.3477$, $p = 0.025$), *C. ramada* (Pseudo- $F_{3, 27} = 12.011$, $p = 0.001$), *C. saliens* (Pseudo- $F_{3, 26} = 2.2413$, $p = 0.084$) and *Pomatoschistus* spp. (Pseudo- $F_{2, 20} = 6.8223$, $p = 0.001$). For the other fish species, stable isotope values had no significant difference between stations. The mean $\delta^{13}\text{C}$ showed the lowest values for *C. ramada* in the Station 3 (-19.8‰), for *C. auratus*, *C. labrosus* and *C. saliens* in the Station 4 (-20.0, -19.4 and -20.2‰ respectively) and *Pomatoschistus* spp. in the Station 1 (-18.4‰), while they were higher for all these species in the Station 2 northwest of the lagoon (-19.0 to -18.8‰). Mean $\delta^{15}\text{N}$ values were highest for *C. auratus*, *C. labrosus* and *C. saliens* in the Station 1 (9.9 and 10.4‰ respectively) and for *C. ramada* and *Pomatoschistus* spp. in the Station 2 (9.9 and 10.9‰ respectively). The lowest values were located in Station 3 (8.4 to 10.1‰), except for *C. labrosus* that were lowest in the Station 4 (9.3‰) (Table 3).

3.4. Potential food sources

The POM had the most depleted $\delta^{15}\text{N}$ of the food sources sampled (Table 3). The mean stable isotope composition of POM ranged from -23.7 to -22.6‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 3.2 to 4.5‰ for $\delta^{15}\text{N}$ (Table 3 and Fig. 3A). POM $\delta^{13}\text{C}$ differed significantly between stations (Kruskall-wallis, $p < 0.05$). Mean POM $\delta^{13}\text{C}$ was significantly lower in Station 3 near the wadi R'Kibet (-23.2‰) and higher in Station 4 near the channel that opens to the sea (-22.8‰) (Table 3 and Fig. 4). However, the POM $\delta^{13}\text{C}$ means have a difference of less than 1‰, which can be considered

relatively similar in the El Mellah Lagoon. The stable isotope composition of SOM ranged from -22.4 to -20.3‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and from 3.5 to 4.5‰ for $\delta^{15}\text{N}$ (Table 3 and Fig. 3A), only $\delta^{13}\text{C}$ values differ significantly between stations (Kruskall-wallis, $p < 0.05$). Mean SOM $\delta^{13}\text{C}$ was significantly lower in Station 1 (-22.1‰) and higher in Station 3 (-20.5‰) (Table 3 and Fig.4). The 2‰ difference in SOM $\delta^{13}\text{C}$ suggests an enrichment of sediment organic matter from the south of El Mellah Lagoon near the wadis northwards at the sea-influenced channel.

The pelagic invertebrates (i.e. mesozooplankton) had stable isotope compositions ranging from -21.6 to -19.5‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 3.1 to 9.7‰ for $\delta^{15}\text{N}$ (Table 3 and Fig. 3A). Pelagic invertebrates $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ did not differ significantly between stations (Kruskall-wallis, $p > 0.05$) (Table 3 and Fig. 4). The benthic invertebrates in the El Mellah Lagoon showed stable isotope composition ranging from -25.6 to -14.5‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 4.4 to 10.2‰ for $\delta^{15}\text{N}$ (Table 3 and Fig. 3A). The suspension-feeders ascidian *Molgula* sp., the polychaete *Serpula vermicularis* and the bivalve *Mystilaster marioni* had the lowest mean $\delta^{13}\text{C}$ (-24.1 to -23.1‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (6.2 to 7.5‰) values, indicating a rather freshwater influence from the wadis. On the contrary, the gasteropode *Tritia neritea* and *Tritia varicosa* and the crustaceans *Macrobrachium rosenbergii* and *Carcinus aestuarii* had the highest mean $\delta^{13}\text{C}$ (-17.4 to -15.9‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (8.9 to 9.7‰) values (Table 3 and Fig. 3). The stable isotope values of benthic invertebrates followed the same isotopic trend between stations. Only the $\delta^{13}\text{C}$ values of the polychaeta *S. vermicularis* and $\delta^{15}\text{N}$ values of the bivalve *M. marioni* had significant differences between stations (Kruskall-wallis, $p < 0.05$), but relatively small mean differences of 1.2‰ and 1.6‰, respectively (Table 3 and Fig. 4).

3.4. Fish food web structure

The food web of El Mellah Lagoon was structured by POM and SOM as food sources, mesozooplankton and benthic invertebrates as primary and secondary consumers and fish at the top of the food web (Fig. 3). The trophic positions of Chelons were 3.0, while the other fish species had higher trophic positions between 3.2 for *S. pavo* and 3.4 for *A. fasciatus* and *A. boyeri* (Table 4). The trophic positions of the Chelons showed spatial differences with higher trophic positions in Station 4 (3.0 to 3.3) and lower in Station 1 (2.9 to 3.0) (Table 4). Benthic invertebrates can be considered as primary and secondary consumers with trophic position between 2 for *M. marioni* and 3.2 for *M. rosenbergii* (Table 4). Only the gastropod *T. varicosa* has a spatial change in trophic position with the lower value in Station 1 (2.5) and higher values in Station 2 and 4 (2.8 to 3.2) (Table 4). Pelagic invertebrates (i.e. mesozooplankton) had a mean trophic position of 2.3 with a spatial difference ranging from 1.7 in Station 2 to 2.8 in Station 4 (Table 4).

In the El Mellah Lagoon, the isotopic niches of fish were small, except for *A. fasciatus* and *C. saliens* which were larger (Table 5). Total fish SEAc were of 0.4 to 1.7%, and of 3.1 for *A. fasciatus* and 4.6% for *C. saliens*. SEAc varied also between stations with smaller niches for Chelons in Station 2 (0.3 to 0.4%), except for *C. saliens* (5.7%) (Table 5). For other fish, SEAc were larger in Station 2 (0.5 to 5.7%). Benthic and pelagic invertebrate isotopic niches showed the same pattern as fish with small niches for all species (SEAc of 0.4 to 1.7%), except *M. marioni*, *T. varicosa* and mesozooplankton were larger (2.9, 3.6 and 5.2% respectively) (Table 5).

The probabilistic niche region indicated that the isotopic overlap was of 63 to 89% between Chelons and of 63 to 84% between other fishes (Table 6). On the contrary, Chelons and other

fishes have a low isotopic overlap of no more than 59%, suggesting that they occupy two distinct isotopic niches (Fig. 3B).

4. Discussion

4.1. Structure of fish communities and spatial variations

The present study revealed 14 species of fish in the El Mellah Lagoon during the spring, mainly dominated by the Atherinidae and Chelons. The two main dominant species were *Atherina boyeri* and *Chelon ramada*. The majority of the fish caught were mainly G0 juveniles with a mean size of less than 7 cm and small adults such as *Aphanius fasciatus* and *Pomatoschistus* spp. The number of species captured in the El Mellah Lagoon during this study seems similar to a previous study in this lagoon at the same season (Embarek, 2019), but appears to be lower than that described in other Mediterranean lagoons. Indeed, Pérez-Ruzafa et al., (2011, 2007) showed that in 40 lagoons of the Atlantic Mediterranean, the species richness varied between 6 and 48 species, with a mean of about 23 species. The El Mellah Lagoon had fewer fish species compared to the majority of southern Mediterranean lagoons including Ghar El Melh in Tunisia with 26 species, Lake Manzala in Egypt with 17 species, Nador Lagoon in Morocco with 15 to 18 species (Bouchereau et al., 2000; Jaafour, 2015). This difference in fish diversity between different lagoon environments may be related to the specific characteristics of each lagoon (e.g. surface area, depth, connection with the sea), hydrological parameters (e.g. tidal range, temperature, salinity), sampling period (e.g. season), and fishing effort as well as the type of fishing gear used for sampling (Akin et al., 2005; Franco et al., 2008). The El Mellah Lagoon communicates with the sea through a channel which in recent years has had little water exchange with the sea due to the significant silting of the channel reducing its free section. Guelorget et al., (1989) suggest that the confinement of the El Mellah Lagoon is the result of hydrological isolation (i.e. long and

narrow channel), at a relatively high depth (up to 6 m) compared to the surface area of the lagoon (8 km²). On the other hand, Pérez-Ruzafa et al., (2011) suggests that the main factor that influences the structuring of lagoon assemblages is the degree of isolation from the sea. Therefore, this confinement of the lagoon may explain the low species richness of El Mellah Lagoon and the dominance of opportunistic species such as lagoon residents and migrating marines such as Chelons which are known to have a wide ecological tolerance. In addition, the El Mellah Lagoon behaves as a dilution basin (Draredja, 2007), due to the clogging of the channel and the decrease in the degree of haline during flooding. This phenomenon can lead to a loss of species of marine origin. In addition, the beach seine is considered to be very efficient for sampling small fish below 10 cm in shallow waters such as lagoon ecosystems, but does not allow the capture of larger individuals (Franco et al. 2012). Indeed, the maximum number of fish species recorded in the El Mellah Lagoon is 38 by Chaoui et al., (2006) who used different fishing gears (fish traps, gillnets, beach seine) at different depths for several years.

The canonical correspondence analysis (CCA) revealed spatial variations in fish abundance induced by environmental factors. The spatial distribution indicated that marine migratory species tend to be found close to marine influences, while lagoon resident species remained close to the edges of the lagoon near freshwater inputs from the wadis. Based on the CCA, the distance from these wadis (i.e. proxy of salinity) indicate to be the main factor in the spatial structuring of the fish community in the El Mellah Lagoon. In general, the distribution of the fish population seems to depend mainly on the marine inputs from the channel and the freshwater inputs from the three wadis, R'Kibet, El-Mellah and B'Elaroug, to the west of the El Mellah Lagoon (Fig. 1). Salinity is considered one of the main factors influencing spatial variation in fish assemblages in coastal lagoons (Maci and Basset, 2009) and which also

influence the functioning of the lagoon ecosystem, affecting fish reproduction, growth and migration (Embarek et al., 2017).

Lagoon resident species in the El Mellah Lagoon represented 43% of the total catch, with a dominance of the Atherinidae and Cyprinodontidae. The dominance of lagoon resident species has been observed in other southern Mediterranean lagoons, e.g. Nador Lagoon in Morocco (Jaafour, 2015), Ichkeul Lagoon in Tunisia (Sellami et al., 2010), and also in some northern Mediterranean lagoons (Manzo et al., 2016). The species *Atherina boyeri* is the dominant resident fish in El Mellah Lagoon during this study. This species has an adaptive plasticity, able to occupy many ecological niches (Koutrakis et al., 2005), which would explain the presence of this fish near the wadis. The *Aphanius fasciatus*, the second dominant lagoon resident fish, is found in the shallow areas under the direct influence of freshwater and in the seagrass beds (i.e. *Ruppia* sp.). The presence of the seagrass *Ruppia* sp. that covers the bed of a large part of the shallow area of El Mellah Lagoon offers a favourable habitat for fish, where they carry out their life cycle and form large populations (Leonardos and Sinis, 1999). The vegetated habitat supports a more diverse fauna due to the higher complexity of this habitat offering greater food availability and refuge from predators (Franco et al., 2006).

Migratory marine fish were mainly observed to the north of the El Mellah Lagoon near the channel under marine influence. Composed mainly of Chelons and Mugilidae, they represented up to 31% of the catches. Embarek, (2019) reported the same observation in the El Mellah Lagoon and also in a closed and similar lagoon, the Bizerte Lagoon in Tunisia (Embarek et al., 2017). These results are comparable to other studies carried out in 19 lagoons of the northern Mediterranean that show fish assemblages with the important presence of migratory marine species (Franco et al., 2008). The dominance of juvenile Chelons in the El

Mellah Lagoon in spring can be explained by their life cycle (Ezzat, 1965). The El Mellah Lagoon would therefore be a favourable habitat for the colonisation of juvenile marine migratory species. Indeed, these ubiquitous fish colonise lagoons where food is available and which offer protection for these juveniles, since the predation is much lower in lagoons than in the marine environment (Bouchereau et al., 2000).

4.2. Potential food sources for fish in the El Mellah Lagoon

In the El Mellah Lagoon, the POM $\delta^{13}\text{C}$ (ranging from -23.7 to -22.6‰) indicated a predominantly marine organic matter composition, with a low increase in mean POM $\delta^{13}\text{C}$ values from the wadis at the west of the lagoon to the channel close to the open sea. These values were similar to that of previous studies of the northwestern Mediterranean lagoons, in the Lapalme Lagoon (Carlier et al., 2008, 2007), in the Salses-Leucate Lagoon (Carlier et al., 2009), in the Catalan Sea (Papiol et al., 2013) and in Lake of Sabaudia (Sara et al., 2002), and higher than in the Canet Lagoon (Carlier et al., 2008) and in the Berre Lagoon (Marchessaux et al., 2021). Lagoon POM are generally a mixture of various sources constituted mainly of phytoplankton but also microzooplankton, bacteria aquatic, detritus and faecal pellets (Cresson et al., 2012; Liénart et al., 2017). The high POM $\delta^{13}\text{C}$ values, characteristic of lagoons with a large opening to the sea (Carlier et al., 2007; Vizzini and Mazzola, 2008), indicated that marine phytoplankton is one of the main primary producers and could therefore be an important food source in the El Mellah Lagoon, especially for pelagic and benthic invertebrates. In the El Mellah Lagoon, the freshwater comes directly from the precipitations through the wadis and the marine water from the open sea through the channel. This would explain the high $\delta^{13}\text{C}$ values obtained in this study, corresponding to an increase in salinity and a strong marine influence during the dry season (Draredja et al., 2019; Embarek et al., 2017). The POM $\delta^{13}\text{C}$, which vary with salinity (Prado et al., 2014; Vizzini et al., 2005), did

not show significant spatial variation, confirming homogeneous salinity in the El Mellah Lagoon (Draredja, 2007; Draredja and Kara, 2004; Embarek et al., 2017).

The SOM $\delta^{13}\text{C}$ (ranging from -22.4 to -20.3‰) have values close to POM, suggesting a common origin. The SOM values were similar to those of the northwestern Mediterranean lagoons (Carlier et al., 2008, 2007; Marchessaux et al., 2021; Sara et al., 2002; Vizzini et al., 2005), except in the Canet Lagoon (Carlier et al., 2008) and in the Salses-Leucate Lagoon (Carlier et al., 2009), where the values were lower and higher respectively. The lagoon SOM is generally a complex mixture of various sources composed of sedimented POM as well as microphytobenthos and detritus (Carlier et al., 2008, 2007; Cresson et al., 2012). $\delta^{13}\text{C}$ -enriched can also occur from the degradation of macroalgae, seagrass and terrestrial plants (Cresson et al., 2012). The influence of seagrass *Ruppia* sp. beds may explain the high SOM $\delta^{13}\text{C}$ values in the El Mellah Lagoon, even though seagrass *Ruppia* sp. beds do not constitute a major food source for primary consumers. For the $\delta^{15}\text{N}$, similar values were obtained for the POM and the SOM (4.0 and 3.8‰ respectively) and no well-defined spatial variation was detected in the El Mellah Lagoon. Although it is common for nitrogen amounts to vary along salinity gradients by decreasing concentrations from freshwater to marine waters due to mixing (Baeta et al., 2009; Connolly et al., 2013), the $\delta^{15}\text{N}$ values confirm the absence of a salinity gradient in the El Mellah Lagoon. The $\delta^{15}\text{N}$ is also regularly used as a tracer to detect the contributions in nitrogen from anthropic sources, particularly in lagoon and estuarine environments (Bouaziz et al., 2021; Vizzini et al., 2005; Vizzini and Mazzola, 2004). An $\delta^{15}\text{N}$ -enriched can be considered as originating from anthropogenic activities incorporated into the food web through assimilation by primary producers (Fry, 2002; Vizzini et al., 2005; Vizzini and Mazzola, 2004). In the El Mellah Lagoon, the $\delta^{15}\text{N}$ highlights the relatively low

anthropogenic nitrogen input, which could be explained by the absence of anthropogenic activities (Draredja et al., 2019).

In order to determine potential food sources for fish in the El Mellah Lagoon, a food web structure analysis was performed considering a $\delta^{15}\text{N}$ -enriched of 3.4‰ from prey to consumers, corresponding to one trophic position, and a $\delta^{13}\text{C}$ -enriched of 1‰ for a difference in the isotopic composition of their consumers (DeNiro and Epstein, 1981; Minagawa and Wada, 1984). Benthic suspension feeders had a $\delta^{13}\text{C}$ -depleted (-24.1 to -23.1‰) compared to POM (-22.9‰) and SOM (-21.2‰), indicating probably the consumption of a mixture fresh and marine water phytoplankton. This finding may be due to the location of the suspension feeders near the wadis and the recent change between rainy to dry season. Similar POM $\delta^{13}\text{C}$ values (-24.0 to -23.0‰) have been reported in Marennes-Oleron Bay attributed to high river flows during the rainy season and suggesting a $\delta^{13}\text{C}$ -depletion in terrestrial organic matter (Malet et al., 2008). Mesozooplankton and benthic deposit feeders polychetes *G. tridactyla* and *P. dumerilii* showed $\delta^{13}\text{C}$ values (-20.4 to 19.7‰) similar to the SOM, probably due to a consumer of marine phytoplankton. On the contrary, the gastropods *T. neritea* and *T. varicosa* and the crustaceans *M. rosenbergii* and *C. aestuarii* had the highest mean $\delta^{13}\text{C}$ values (-19.4 to -15.9‰ respectively), rather under marine microphytobenthos influence. These values could correspond to $\delta^{13}\text{C}$ microphytobenthos values (-19.2 to -19.0‰) based exclusively on autochthonous material such as those reported in the Arcachon bay (Dubois et al., 2014), and potentially the same case in the El Mellah Lagoon. Fish isotopic composition was strongly consistent with consumption of pelagic and benthic invertebrates, in particular the mesozooplankton, suspension feeders (i.e. *S. vermicularis*, *M. marioni*, *Molgula* sp.) and deposit feeders (i.e. *G. tridactyla*, *P. dumerilii*), while gastropods and crustaceans seemed to be a negligible trophic source for fish. Indeed, the gastropods and crustaceans occupied a high

trophic position (i.e. 2.9 to 3.2) similar to fish species (e.g. Chelons). The higher $\delta^{13}\text{C}$ values for these benthic invertebrates (-17.4 to -15.9‰) compared to fish species (-19.3 to -17.1‰), suggest also consumers of different food sources. In the El Mellah Lagoon, the marine SOM and POM as well as microphytobenthos appear to be important food sources for pelagic and benthic invertebrates. We can conclude that the pelagic and benthic invertebrates can be considered as primary and secondary consumers that constitute an important link between the POM/SOM to fish species (Little et al., 2000; Mann and Wetzel, 2000).

4.3. Fish food web structure

In the present study, two fish assemblages were observed in the El Mellah Lagoon, one near the channel under marine influence (migratory marine juveniles) and the other near the wadis (lagoon resident species). Chelon migratory marine juveniles had the lowest $\delta^{13}\text{C}$ values (-19.3 to -19.0‰), about 2‰ compared to SOM, indicating a contribution from microphytobenthos and detritus. The four species of Chelons have a detritivorous diet based on the same types of prey composed mainly of detritus (macrophytes and algae), but also zoobenthos and gastropods (Shaiek et al., 2015). The seagrass *Ruppia* sp. which covers the bed of a large part of the shallow area (>70%) in the El Mellah Lagoon (Embarek et al., 2017) can be considered as an important food source for Chelons juvenile. Their isotopic niches were similar (63 to 89%) and small (SEAc of 0.6 To 4.6%), except for the station located near the seagrass *Ruppia* sp., probably due to consumption of the seagrass detritus.

In contrast, lagoon resident species had the $\delta^{13}\text{C}$ values (-18.0 to -17.1‰) similar to those of the pelagic and benthic invertebrates, revealing microphytobenthos and SOM to be a major basic food source. *A. boyeri*, the dominant lagoon resident fish, had higher $\delta^{13}\text{C}$ values than Chelons but lower compared to other lagoon resident fish, with an overlapping isotopic niche

with *S. aurata* (84.1%), both occupying higher trophic positions (3.3 to 3.4) and restricted isotopic niche sizes (SEAc of 0.4 and 0.5% respectively). *S. aurata* is a micro- and macrobenthivore that feeds mainly on the crustaceans and polychaetes (Tancioni et al., 2003). *A. boyeri* is considered to be hyperbenthivorous/zooplanktivorous consuming high trophic level prey such as *S. aurata*. Indeed, *A. boyeri* feed mainly on the gastropods and crustaceans (amphipod and isopod) (Shaiek et al., 2015).

A. fasciatus, *S. pavo* and *Pomatoschistus* sp. had overlapping isotope niches (62.5 to 77.8%), which suggests trophic similarity of the three species. *A. fasciatus* had isotopic values close to *S. aurata* but occupied a wider isotopic niche (SEAc of 3.1%) indicating a consumes a wider range of prey and may have trophic competition with the two other lagoon resident fish. Indeed, *A. fasciatus* is an omnivore that feeds mainly on crustaceans (amphipod and isopod) (Shaiek et al., 2015). However, *S. pavo* and *Pomatoschistus* sp. generally follow an opportunistic feeding strategy, which is determined by intra- and interspecific competition (Brown et al., 2012; Post et al., 1999) and prey availability. *S. pavo* is a generalist feeder diet of these species is based on the consumption of larger rang of crustaceans (amphipods, isopods, decapods, copepods, cumaceans and ostracods) and also of gastropods and polychaetes (Compaire et al., 2016). *Pomatoschistus* sp. feeds on the zooplankton, zoobenthos and amphipod/isopod crustaceans (Shaiek et al., 2015).

5. Conclusion

Our present study shows that the food web structure in the El Mellah Lagoon during the spring (dry season) was essentially based on marine POM and SOM, as basic food sources. This is a classic structure in the northern Mediterranean lagoon (Carlier et al., 2009; Pérez-Ruzafa et al., 2020). Our results reveal the likely contribution of microphytobenthos to the

fish food web, and the importance of seagrass *Ruppia* sp., which has been considered a basic food source for juvenile marine migrant fish. The seagrass habitat supports a more diverse fauna (Embarek et al., 2017) such as benthic invertebrates, a food source for benthivores fishes reside in the lagoon. Our study revealed that freshwater inputs have a minor role in the functioning of the food web in the El Mellah Lagoon during the spring and that juvenile marine fish may be in the lagoon for reasons other than feeding. Coastal lagoons provide ecological functions as nursery for many fish species, especially juveniles, for example to avoid predation. We stress the need to consider other trophic compartments (e.g. microphytobenthos) to better describe the fish food web structure. We also propose to study seasonal variations in the fish food web structure in order to assess the feeding area fidelity of juvenile marine fish living in the El Mellah lagoon.

References

- Akin, S., Buhan, E., Winemiller, K.O., Yilmaz, H., 2005. Fish assemblage structure of Koycegiz Lagoon–Estuary, Turkey: Spatial and temporal distribution patterns in relation to environmental variation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64, 671–684. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.03.019>
- Baeta, A., Pinto, R., Valiela, I., Richard, P., Niquil, N., Marques, J.C., 2009. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ in the Mondego estuary food web: Seasonal variation in producers and consumers. *Marine Environmental Research* 67, 109–116. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2008.11.005>
- Bănar, D., 2008. Influence des apports du Danube sur les réseaux trophiques des poissons de la côte roumaine (mer Noire) (These de doctorat). Aix-Marseille 2.
- Bodin, N., Le Loc'h, F., 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, 168–175. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.09.008>
- Boecklen, W.J., Yarnes, C.T., Cook, B.A., James, A.C., 2011. On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42, 411–440. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726>
- Bouaziz, R., Le Loc'h, F., Rolet, C., Veillet, G., Munaron, J.M., Rabhi, K., Djebar, A.B., Amara, R., Ben Rais Lasram, F., 2021. Structure and seasonal variability in fish food webs in a small macrotidal estuary (Canche estuary, Eastern English Channel) based on stable carbon and nitrogen isotope analysis. *Regional Studies in Marine Science* 44, 101694. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101694>
- Bouchereau, J., Durel, J.-S., Guelorget, O., Louali, L.R., 2000. L'ichtyofaune dans l'organisation biologique d'un système paralique : la lagune de Nador, Maroc. undefined.
- Bounhiol, J., 1907. Sur quelques conditions physico-biologiques du lac Mellah, la Calle, Algérie. *CR Acad., Sci* 145, 443–445.
- Brown, S.C., Bizzarro, J.J., Cailliet, G.M., Ebert, D.A., 2012. Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environmental Biology of Fishes* 95, 3–20. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9959-z>
- Cabana, G., Rasmussen, J.B., 1996. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93, 10844–10847. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.20.10844>
- Caddy, J.F., 2000. A fisheries management perspective on marine protected areas in the Mediterranean. *Envir. Conserv.* 27, 98–103. <https://doi.org/10.1017/S0376892900000138>
- Caddy, J.F., 1993. Some future perspectives for assessment and management of Mediterranean fisheries. *Scientia Marina (Espana)*.
- Carlier, A., Riera, P., Amouroux, J., Bodiou, J., Desmalades, M., Grémare, A., 2009. Spatial heterogeneity in the food web of a heavily modified Mediterranean coastal lagoon: stable isotope evidence. *Aquat. Biol.* 5, 167–179. <https://doi.org/10.3354/ab00147>
- Carlier, A., Riera, P., Amouroux, J.-M., Bodiou, J.-Y., Desmalades, M., Grémare, A., 2008. Food web structure of two Mediterranean lagoons under varying degree of eutrophication. *Journal of Sea Research* 60, 264–275. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2008.10.006>
- Carlier, A., Riera, P., Amouroux, J.-M., Bodiou, J.-Y., Escoubeyrou, K., Desmalades, M., Caparros, J., Grémare, A., 2007. A seasonal survey of the food web in the Lapalme Lagoon (northwestern Mediterranean) assessed by carbon and nitrogen stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73, 299–315. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.01.012>
- Chaoui, L., Kara, M.H., Faure, É., Quignard, J.-P., 2006. L'ichtyofaune de la lagune du Mellah (Algérie Nord-Est) : diversité, production et analyse des captures commerciales 10.

- Como, S., van der Velde, G., Magni, P., 2018. Temporal Variation in the Trophic Levels of Secondary Consumers in a Mediterranean Coastal Lagoon (Cabras Lagoon, Italy). *Estuaries and Coasts* 41, 218–232. <https://doi.org/10.1007/s12237-017-0265-7>
- Compaire, J.C., Cabrera, R., Gómez-Cama, C., Soriguer, M.C., 2016. Trophic relationships, feeding habits and seasonal dietary changes in an intertidal rockpool fish assemblage in the Gulf of Cadiz (NE Atlantic). *Journal of Marine Systems* 158, 165–172. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.02.006>
- Connolly, R.M., Gorman, D., Hindell, J.S., Kildea, T.N., Schlacher, T.A., 2013. High congruence of isotope sewage signals in multiple marine taxa. *Marine Pollution Bulletin* 71, 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.03.021>
- Costanza, R., Arge, R., Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., Van den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260.
- Cresson, P., Ruitton, S., Fontaine, M.-F., Harmelin-Vivien, M., 2012. Spatio-temporal variation of suspended and sedimentary organic matter quality in the Bay of Marseilles (NW Mediterranean) assessed by biochemical and isotopic analyses. *Marine Pollution Bulletin* 64, 1112–1121. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.04.003>
- Darnaude, A.M., Salen-Picard, C., Polunin, N.V.C., Harmelin-Vivien, M.L., 2004. Trophodynamic linkage between river runoff and coastal fishery yield elucidated by stable isotope data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oecologia* 138, 325–332. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1457-3>
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45, 341–351.
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta* 42, 495–506. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(78\)90199-0](https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0)
- Draredja, B., 2007. Structure et fonctionnement d'un écosystème lagunaire méditerranéen : lagune Mellah (El Kala, Algérie). (Thèse Doctorat). Université d'Annaba (Algérie).
- Draredja, B., 1992. Conditions hydrosédimentaires et structure de la macrofaune benthique en période printanière d'un écosystème lagunaire méditerranéen. (Doctoral dissertation). Alger.
- Draredja, B., Kara, M.H., 2004. Caractères physico-chimiques de la lagune Mellah (Algérie nord-est). 37, 93. (No. 37), *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*
- Draredja, M.A., Frihi, H., Boualleg, C., Gofart, A., Abadie, E., Laabir, M., 2019. Seasonal variations of phytoplankton community in relation to environmental factors in a protected meso-oligotrophic southern Mediterranean marine ecosystem (Mellah lagoon, Algeria) with an emphasis of HAB species. *Environ Monit Assess* 191, 603. <https://doi.org/10.1007/s10661-019-7708-5>
- Dubois, S., Blanchet, H., Garcia, A., Massé, M., Galois, R., Grémare, A., Charlier, K., Guillou, G., Richard, P., Savoye, N., 2014. Trophic resource use by macrozoobenthic primary consumers within a semi-enclosed coastal ecosystem: Stable isotope and fatty acid assessment. *Journal of Sea Research* 88, 87–99. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.01.004>
- Embarek, R., 2019. Composition, structure et dynamique spatio-temporelle de l'ichtyofaune de deux lagunes Nord-africaines (Mellah-Algérie et Bizerte-Tunisie). Université badji mokhtar - Annaba.
- Embarek, R., Amara, R., Kara, H., 2017. Fish assemblage structure in shallow waters of the mellah lagoon (algeria): seasonal and spatial distribution patterns and relation to environmental parameters. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 47, 133–144. <https://doi.org/10.3750/AIEP/02080>

- Ezzat, A., 1965. Contribution à l'étude de la biologie de quelques Mugilidae de la région de l'étang de Berre et de Port-de-Bouc. (Thèse Doctorat). Aix-Marseille.
- Franco, A., Elliott, M., Franzoi, P., Torricelli, P., 2008. Life strategies of fishes in European estuaries: the functional guild approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 354, 219–228. <https://doi.org/10.3354/meps07203>
- Franco, A., Franzoi, P., Malavasi, S., Riccato, F., Torricelli, P., Mainardi, D., 2006. Use of shallow water habitats by fish assemblages in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66, 67–83. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.07.020>
- Fry, B., 2006. *Stable Isotope Ecology*, Springer. ed. New York, USA.
- Fry, B., 2002. Conservative Mixing of Stable Isotopes across Estuarine Salinity Gradients: A Conceptual Framework for Monitoring Watershed Influences on Downstream Fisheries Production. *Estuaries* 25, 264–271.
- Griffiths, H., 1991. Applications of Stable Isotope Technology in Physiological Ecology. *Functional Ecology* 5, 254. <https://doi.org/10.2307/2389263>
- Guelorget, O., Frisoni, G.F., Ximenes, M.C., Perthuisot, J.P., 1989. Expressions biogéologiques du confinement dans une lagune méditerranéenne : le lac Melah (Algérie).
- Guélorget, O., Perthuisot, J.P., 1983. Le domaine paralique: Expression écologique, biologique et économique du confinement. *Travaux Laboratoire Géologie, ENS, Paris.*
- Hervé, M., Hervé, M.M., 2020. Package 'RVAideMemoire'. R package.
- Jaafour, S., 2015. Fish assemblages of a shallow Mediterranean lagoon (Nador, Morocco): An analysis based on species and functional guilds. *Acta Ichthyol. Piscat.* 45, 115–124. <https://doi.org/10.3750/AIP2015.45.2.01>
- Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C., Bearhop, S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R: Bayesian isotopic niche metrics. *Journal of Animal Ecology* 80, 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Kerr, S.R., Ryder, R.A., 1992. Effects of cultural eutrophication on coastal marine fisheries: a comparative approach, in: Vollenweider, R.A., Marchetti, R., Viviani, R. (Eds.), *Marine Coastal Eutrophication*. Elsevier, Amsterdam, pp. 599–614. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-89990-3.50054-7>
- Kharlmamenko, V.I., Kiyashko, S.I., Imbs, A.B., Vyshkvartev, D.I., 2001. Identification of food sources of invertebrates from the seagrass *Zostera marina* community using carbon and sulfur stable isotope ratio and fatty acid analyses. *Marine Ecology Progress Series* 220, 103–117.
- Koutrakis, E.T., Tsikliras, A.C., Sinis, A.I., 2005. Temporal variability of the ichthyofauna in a Northern Aegean coastal lagoon (Greece). Influence of environmental factors. *Hydrobiologia* 543, 245–257. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-7891-3>
- Largier, J.L., 1993. Estuarine Fronts: How Important Are They? *Estuaries* 16, 1. <https://doi.org/10.2307/1352760>
- Layman, C.A., Arrington, D.A., Montaña, C.G., Post, D.M., 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88, 42–48. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:CSIRPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2)
- Leonardos, I., Sinis, A., 1999. Population age and sex structure of *Aphanius fasciatus* Nardo, 1827 (Pisces: Cyprinodontidae) in the Mesolongi and Etolikon lagoons (W. Greece). *Fisheries Research* 40, 227–235. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(98\)00231-8](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(98)00231-8)
- Liéart, C., Savoye, N., Bozec, Y., Breton, E., Conan, P., David, V., Feunteun, E., Grangeré, K., Kerhervé, P., Lebreton, B., Lefebvre, S., L'Helguen, S., Mousseau, L., Raimbault, P., Richard, P., Riera, P., Sauriau, P.-G., Schaal, G., Aubert, F., Aubin, S., Bichon, S., Boinet, C., Bourasseau, L., Bréret, M., Caparros, J., Cariou, T., Charlier, K., Claquin, P., Cornille, V., Corre, A.-M., Costes, L., Crispi, O., Crouvoisier, M., Czamanski, M., Del Amo, Y.,

- Derriennic, H., Dindinaud, F., Durozier, M., Hanquiez, V., Nowaczyk, A., Devesa, J., Ferreira, S., Fournier, M., Garcia, F., Garcia, N., Geslin, S., Grossteffan, E., Gueux, A., Guillaumeau, J., Guillou, G., Joly, O., Lachaussée, N., Lafont, M., Lamoureux, J., Lecuyer, E., Lehodey, J.-P., Lemeille, D., Leroux, C., Macé, E., Maria, E., Pineau, P., Petit, F., Pujo-Pay, M., Rimelin-Maury, P., Sultan, E., 2017. Dynamics of particulate organic matter composition in coastal systems: A spatio-temporal study at multi-systems scale. *Progress in Oceanography* 156, 221–239. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.03.001>
- Little, C., Little, E.C.S., Little, H.R.A.C., 2000. *The Biology of Soft Shores and Estuaries*. OUP Oxford.
- Lloret, J., Leonart, J., Solé, I., Fromentin, J.-M., 2001. Fluctuations of landings and environmental conditions in the north-western Mediterranean Sea: Fluctuations of landings in NW Mediterranean Sea. *Fisheries Oceanography* 10, 33–50. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2001.00151.x>
- Lorrain, A., Savoye, N., Chauvaud, L., Paulet, Y.-M., 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, 125–133. [https://doi.org/10.1016/S0003-2670\(03\)00815-8](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(03)00815-8)
- Lysy, M., Stasko, A.D., Swanson, H.K., 2014. nicheROVER: (niche) (r)egion and niche (over)lap metrics for multidimensional ecological niches. R package version 1.0.
- Maci, S., Basset, A., 2009. Composition, structural characteristics and temporal patterns of fish assemblages in non-tidal Mediterranean lagoons: A case study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 83, 602–612. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.05.007>
- Malet, N., Sauriau, P.-G., Ryckaert, M., Malestroit, P., Guillou, G., 2008. Dynamics and sources of suspended particulate organic matter in the Marennes-Oléron oyster farming bay: Insights from stable isotopes and microalgae ecology. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78, 576–586. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.11.001>
- Mann, C.J., Wetzel, R.G., 2000. Hydrology of an impounded lotic wetland—wetland sediment characteristics. *Wetlands* 20, 23–32. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2000\)020\[0023:HOAILW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2000)020[0023:HOAILW]2.0.CO;2)
- Manzo, C., Fabbrocini, A., Roselli, L., D’Adamo, R., 2016. Characterization of the fish assemblage in a Mediterranean coastal lagoon: Lesina Lagoon (central Adriatic Sea). *Regional Studies in Marine Science* 8, 192–200. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2016.04.003>
- Marchessaux, G., Harmelin-Vivien, M., Ourgaud, M., Bănar, D., Guilloux, L., Belloni, B., Lebreton, B., Guillou, G., Thibault, D., 2021. First overview on trophic relationships of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in a Mediterranean coastal lagoon (Berre Lagoon, France): benthic–pelagic coupling evidenced by carbon and nitrogen stable isotope composition. *Regional Studies in Marine Science* 41, 101570. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101570>
- Messerer, Y., 1999. Etude hydrologique du lac Mellah et du lac Oubeira (Algérie). (Thèse de Magister). Université d’Annaba (Algérie).
- Minagawa, M., 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, 1135–1140. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90204-7](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90204-7)
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O’Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2013. Package ‘vegan.’ R Packag ver 254, 20–8.
- O’Reilly, C.M., Hecky, R.E., Cohen, A.S., Plisnier, P.-D., 2002. Interpreting stable isotopes in food webs: Recognizing the role of time averaging at different trophic levels. *Limnol. Oceanogr.* 47, 306–309. <https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.1.0306>

- Ounissi, M., Haridi, A., Rétima, A., 2002. Variabilité du zooplancton de la lagune Mellah (Algérie) selon l'advection tidale en hiver et au printemps 1996-1997. *Journal de Recherche Océanographique* 27, 1–13.
- Papiol, V., Cartes, J.E., Fanelli, E., Rumolo, P., 2013. Food web structure and seasonality of slope megafauna in the NW Mediterranean elucidated by stable isotopes: Relationship with available food sources. *Journal of Sea Research* 77, 53–69. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.10.002>
- Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., 2010. Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PLoS ONE* 5, e9672. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009672>
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., 2012. Fisheries in coastal lagoons: An assumed but poorly researched aspect of the ecology and functioning of coastal lagoons. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 110, 15–31. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.05.025>
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., Pérez-Ruzafa, I.M., Pérez-Marcos, M., 2011. Coastal lagoons: “transitional ecosystems” between transitional and coastal waters. *J Coast Conserv* 15, 369–392. <https://doi.org/10.1007/s11852-010-0095-2>
- Pérez-Ruzafa, A., Mompeán, M.C., Marcos, C., 2007. Hydrographic, geomorphologic and fish assemblage relationships in coastal lagoons, in: Viaroli, P., Lasserre, P., Campostrini, P. (Eds.), *Lagoons and Coastal Wetlands in the Global Change Context: Impacts and Management Issues, Developments in Hydrobiology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 107–125. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6008-3_10
- Pérez-Ruzafa, A., Morkune, R., Marcos, C., Pérez-Ruzafa, I.M., Razinkovas-Baziukas, A., 2020. Can an oligotrophic coastal lagoon support high biological productivity? Sources and pathways of primary production. *Marine Environmental Research* 153, 104824. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104824>
- Peterson, B.J., 1999. Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs: A review. *Acta Oecologica* 20, 479–487. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(99\)00120-4](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(99)00120-4)
- Post, D.M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83, 703–718. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0703:USITET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2)
- Post, J.R., Parkinson, E.A., Johnston, N.T., 1999. Density-dependent processes in structured fish populations: interaction strengths in whole-lake experiments. *Ecological Monographs* 69, 155–175. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1999\)069\[0155:DDPISF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0155:DDPISF]2.0.CO;2)
- Prado, P., Vergara, C., Caiola, N., Ibáñez, C., 2014. Influence of salinity regime on the food-web structure and feeding ecology of fish species from Mediterranean coastal lagoons. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 139, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.12.013>
- Refes, W., 1994. Contribution à la connaissance de la population de ruditapes decussatus (Linnaeus, 1758) du Lac Mellah (El kala, Algérie): Ecologie, reproduction, dynamique de la population et exploitation. (Doctoral dissertation). Ecole nationale supérieure des sciences de la mer et de l'aménagement du littoral.
- Riera, P., Stal, L., Nieuwenhuize, J., Richard, P., Blanchard, G., Gentil, F., 1999. Determination of food sources for benthic invertebrates in a salt marsh (Aiguillon Bay, France) by carbon and nitrogen stable isotopes: importance of locally produced sources. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 187, 301–307. <https://doi.org/10.3354/meps187301>
- Salen-Picard, C., Darnaude, A.M., Arlhac, D., Harmelin-Vivien, M.L., 2002. Fluctuations of macrobenthic populations: a link between climate-driven river run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lions. *Oecologia* 133, 380–388. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1032-3>

- Sara, G., Vizzini, S., Mazzola, A., 2002. The Effect of Temporal Changes and Environmental Trophic Condition on the Isotopic Composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of *Atherina boyeri* (Risso, 1810) and *Gobius niger* (L., 1758) in a Mediterranean Coastal Lagoon (Lake of Sabaudia): Implications for Food Web Structure. *Marine Ecology* 23, 352–360. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2002.tb00033.x>
- Sellami, R., Chaouachi, B., Hassine, O.K.B., 2010. Impacts anthropiques et climatiques sur la diversité ichtyque d'une lagune méditerranéenne (Ichkeul, Tunisie). *Cybiu* 34, 5–10.
- Shaiek, M., Romdhane, M.S., Loc'h, F.L., 2015. Study of the ichthyofauna diet in the Ichkeul Lake (Tunisia) 18.
- Sporta Caputi, S., Careddu, G., Calizza, E., Fiorentino, F., Maccapan, D., Rossi, L., Costantini, M.L., 2020. Changing Isotopic Food Webs of Two Economically Important Fish in Mediterranean Coastal Lakes with Different Trophic Status. *Applied Sciences* 10, 2756. <https://doi.org/10.3390/app10082756>
- Swanson, H.K., Lysy, M., Power, M., Stasko, A.D., Johnson, J.D., Reist, J.D., 2015. A new probabilistic method for quantifying n -dimensional ecological niches and niche overlap. *Ecology* 96, 318–324. <https://doi.org/10.1890/14-0235.1>
- Tancioni, L., Mariani, S., Maccaroni, A., Mariani, A., Massa, F., Scardi, M., Cataudella, S., 2003. Locality-specific variation in the feeding of *Sparus aurata* L.: evidence from two Mediterranean lagoon systems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57, 469–474. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00376-1](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00376-1)
- Tranter, D.J., Smith, P.E., 1996. Filtration performance. *Fisheries and Oceanography* 2, 27–56.
- Turner, T.F., Collyer, M.L., Krabbenhoft, T.J., 2010. A general hypothesis-testing framework for stable isotope ratios in ecological studies. *Ecology* 91, 2227–2233. <https://doi.org/10.1890/09-1454.1>
- Vizzini, S., Mazzola, A., 2008. The fate of organic matter sources in coastal environments: a comparison of three Mediterranean lagoons. *Hydrobiologia* 611, 67–79. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9458-1>
- Vizzini, S., Mazzola, A., 2004. Stable isotope evidence for the environmental impact of a land-based fish farm in the western Mediterranean. *Marine Pollution Bulletin* 49, 61–70. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.01.008>
- Vizzini, S., Savona, B., Chi, T.D., Mazzola, A., 2005. Spatial variability of stable carbon and nitrogen isotope ratios in a Mediterranean coastal lagoon. *Hydrobiologia* 550, 73–82. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-4364-2>
- Wada, I., Terazaki, M., Kabaya, Y., 1987. ^{15}N and ^{13}C abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 34, 829–841.
- Wilson, R.M., Chanton, J., Lewis, G., Nowacek, D., 2009. Isotopic variation ($\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{34}\text{S}$) with body size in post-larval estuarine consumers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 83, 307–312. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.04.006>

Tables

Table 1: Environmental parameters (depth (m), water transparency (m), distance of channel and wadis (m) and substrate) in the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring 2019.

Station	Depth (m)	Water transparency (m)	Distance to channel (m)	Distance to wadis (m)	Substrate
1	1.5	1.0	4470	222	Silted sands
2	4.5	4.4	1903	875	Sandy muds
3	1.5	0.0	2683	66	Sandy
4	0.7	0.7	0	2785	Sandy with <i>Ruppia</i> sp.

Table 2: Number of fish individuals captured (n) and their mean abundance (ind. 100 m⁻²), total length (cm) and weight (g) ± standard deviation, percentage of dominance, ecological guilds and feeding modes on the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring 2019. For ecological guilds: MM: Marine migrants, LS: Lagoon species, D: Diadromous species. For feeding modes: DV: Detritivores, HZ: Hyperbenthivores/Zooplanktivores, HP: Hyperbenthivores/Piscivores, OV: Omnivores, BMI: Microbenthivores, BMI/BMA: Micro- and Macrobenthivores.

Species	n	Density (mean ± sd)	Dominance (%)	Length (mean ± sd)	Weight (mean ± sd)	Lagoon use	Feeding mode
<i>Aphanius fasciatus</i> (<i>A.fas</i>)	41	7.1±8.4	0.1	3.3±0.7	0.6±0.4	LS	OV
<i>Atherina boyeri</i> (<i>A.boy</i>)	234	46.8±45.5	9.8	5.3±0.6	1.1±0.4	LS	HZ
<i>Chelon auratus</i> (<i>C.aur</i>)	92	22.6±20.9	4.0	4.7±0.6	1.0±0.4	MM	DV
<i>Chelon labrosus</i> (<i>C.lab</i>)	23	5.2±4.7	26.0	4.4±0.6	1.0±0.7	MM	DV
<i>Chelon ramada</i> (<i>C.ram</i>)	257	52.9±60.7	12.6	4.7±0.6	1.0±0.5	D	DV
<i>Chelon saliens</i> (<i>C.sal</i>)	48	11.4±12.1	2.9	5.2±1.2	1.8±1.7	MM	DV
<i>Chelon spp.</i> (<i>C.spp</i>)	79	17.6±12.3	29.4	4.3±0.6	0.8±0.3	MM	DV
<i>Fistularia commersonii</i> (<i>F.com</i>)	1	0.3±0.6	4.9	6.9	0.3	LS	HP
<i>Mugil cephalus</i> (<i>M.cep</i>)	1	0.2±0.3	6.3	4.9	1.1	D	DV
<i>Pomatoschistus spp.</i> (<i>P.spp</i>)	43	8.9±11.5	0.7	4.5±1.0	1.0±0.8	LS	BMI
<i>Salapia pavo</i> (<i>S.pav</i>)	7	1.3±1.6	0.2	5.0±0.6	1.2±0.5	LS	OV
<i>Solea solea</i> (<i>S.sol</i>)	3	0.6±0.8	0.3	7.3±3.2	4.4±4.3	MM	BMI/BMA
<i>Sparus aurata</i> (<i>S.aur</i>)	13	2.4±4.5	1.4	4.3±0.9	1.1±0.9	MM	BMI/BMA
<i>Syngnathus abaster</i> (<i>S.aba</i>)	16	2.8±3.6	1.5	8.7±0.6	0.4±0.1	LS	BMI

Table 3: Number of fish individuals analysed (n) and their isotopic metrics with mean \pm standard deviation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) of fish, benthic and pelagic invertebrates and food sources in the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring 2019.

Species	Station 1			Station 2			Station 3			Station 4			All stations			
	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	
Fish	<i>Aphanius fasciatus (A.fas)</i>			8	18.3 \pm 2.2	10.7 \pm 0.	1	-	10.4 \pm 0.				2	-	10.5 \pm 0.	
		1	-	10.8 \pm 0.	1	-	10.9 \pm 0.	2	17.3 \pm 1.6	4			0	17.7 \pm 1.8	5	
	<i>Atherina boyeri (A.boy)</i>	0	17.9 \pm 0.2	1	0	18.3 \pm 0.7	3	17.9 \pm 0.6	3				3	-	10.8 \pm 0.	
			-	10.2 \pm 0.	1	-	-	-	-				3	18.0 \pm 0.6	3	
	<i>Chelon auratus (C.aur)</i>	9	19.2 \pm 0.8	5	4	18.8 \pm 0.4	9.8 \pm 0.3	5	19.8 \pm 0.5	8.6 \pm 0.8	3	20.0 \pm 0.4	7	1	19.2 \pm 0.7	9.8 \pm 0.7
			-	10.4 \pm 0.		-	-		-	-		-	-	1	-	-
	<i>Chelon labrosus (C.lab)</i>	2	19.1 \pm 0.0	7	6	19.0 \pm 0.4	9.8 \pm 0.2		-	-	3	19.4 \pm 0.5	9.3 \pm 0.2	1	19.1 \pm 0.4	9.8 \pm 0.5
					1	-	-		-	-		-	-	2	-	-
	<i>Chelon ramada (C.ram)</i>				1	18.9 \pm 0.3	9.9 \pm 0.4	7	19.8 \pm 0.4	8.4 \pm 0.7	9	19.6 \pm 0.6	9.2 \pm 0.4	8	19.3 \pm 0.6	9.3 \pm 0.8
			-	-	1	-	-		-	-		-	-	2	-	-
<i>Chelon saliens (C.sal)</i>	5	19.6 \pm 1.5	9.9 \pm 0.8	1	19.3 \pm 2.2	9.0 \pm 0.7	8	17.6 \pm 1.8	9.1 \pm 0.6	3	20.2 \pm 0.5	9.9 \pm 0.6	7	19.0 \pm 2.0	9.3 \pm 0.8	
		-	10.7 \pm 0.	1	-	10.9 \pm 0.		-	10.1 \pm 0.		-	-	2	-	10.7 \pm 0.	
<i>Pomatoschistus spp. (P.spp)</i>	4	18.4 \pm 1.2	4	3	16.6 \pm 0.8	5	4	17.6 \pm 1.0	2				1	17.1 \pm 1.2	5	
					-	10.3 \pm 0.		-	-					-	10.0 \pm 0.	
<i>Salaria pavo (S.pav)</i>				4	17.8 \pm 1.1	3	2	18.4 \pm 0.1	9.6 \pm 0.6				6	18.0 \pm 0.9	5	
				1	-	10.8 \pm 0.							1	-	10.8 \pm 0.	
<i>Sparus aurata (S.aur)</i>				1	17.7 \pm 0.8	2							1	17.7 \pm 0.8	2	
Benthic invertebrates	<i>Carcinus aestuarii (C.aes)</i>						3	16.0 \pm 2.1	8.9 \pm 0.2				3	16.0 \pm 2.1	8.9 \pm 0.2	
			-											-	-	
	<i>Glycera tridactyla (G.tri)</i>	4	19.7 \pm 0.7	8.7 \pm 0.3			1	-	-				4	19.7 \pm 0.7	8.7 \pm 0.3	
							4	16.3 \pm 0.6	9.7 \pm 0.2	0	16.6 \pm 0.8	9.5 \pm 0.4	4	16.5 \pm 0.8	9.6 \pm 0.3	
	<i>Macrobrachium rosenbergii (M.ros)</i>	1	-	-									1	-	-	
		2	24.1 \pm 0.8	7.5 \pm 0.5						3	23.9 \pm 0.5	7.5 \pm 0.2	5	24.1 \pm 0.8	7.5 \pm 0.4	
	<i>Molgula sp. (M.sp)</i>		-	-	1	-	-		-	-		-	-	2	-	-
	<i>Mytilaster marioni (M.mar)</i>	5	21.7 \pm 2.7	6.9 \pm 1.5	3	23.2 \pm 1.9	6.4 \pm 1.0	3	23.7 \pm 0.6	5.3 \pm 0.3	5	-24 \pm 1.2	5.8 \pm 0.4	6	23.1 \pm 1.9	6.2 \pm 1.0
											3	-	-		-	-
<i>Platynereis dumerilii (P.dum)</i>										3	20.4 \pm 1.2	8.2 \pm 0.8	3	20.4 \pm 1.2	8.2 \pm 0.8	
										4	-	-		-	-	
<i>Serpula vermicularis (S.ver)</i>				4	22.9 \pm 0.2	7.4 \pm 0.2				4	24.1 \pm 0.9	7.1 \pm 0.2	8	23.5 \pm 0.9	7.3 \pm 0.2	
														-	-	
<i>Tritia neritea (T.ner)</i>				3	15.9 \pm 0.9	9.7 \pm 0.5							3	15.9 \pm 0.9	9.7 \pm 0.5	

			-			-				5	-	9.9±0.2	1	-		
	<i>Tritia varicosa (T.var)</i>	5	18.4±3.7	8.7±2.4	5	16.9±0.6	9.2±0.5			5	16.8±0.4		5	17.4±2.2	9.3±1.4	
Pelagic invertebrates	Mesozooplankton (ZPK)				3	-	5.4±2.4			3	-	8.6±1.7	6	-	7.0±2.5	
						20.5±1.0					19.9±0.4			20.2±0.8		
Food sources			-			-					-		1	-		
	POM	2	22.8±0.0	4.1±0.0	3	22.9±0.1	3.5±0.1	3	23.2±0.5	4.3±0.2	3	22.8±0.2	3.3±0.1	1	22.9±0.3	3.8±0.5
			-			-					-		1	-		
	SOM	2	22.1±0.5	4.0±0.3	3	21.0±0.1	3.6±0.1	2	20.5±0.3	4.2±0.5	3	20.9±0.2	4.0±0.3	2	21.2±0.6	4.0±0.3

Table 4: Mean \pm standard deviation of trophic position of fish and benthic and pelagic invertebrates in the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring 2019.

	Species	Station 1	Station 2	Station 3	Station 4	All stations
Fish	<i>Aphanius fasciatus (A.fas)</i>		3.3 \pm 0.2	3.5 \pm 0.1		3.4 \pm 0.2
	<i>Atherina boyeri (A.boy)</i>	3.2 \pm 0.0	3.3 \pm 0.1	3.6 \pm 0.1		3.4 \pm 0.2
	<i>Chelon auratus (C.aur)</i>	3.0 \pm 0.1	3.0 \pm 0.1	3.0 \pm 0.2	3.3 \pm 0.2	3.0 \pm 0.2
	<i>Chelon labrosus (C.lab)</i>	3.0 \pm 0.2	3.0 \pm 0.1		3.1 \pm 0.1	3.0 \pm 0.1
	<i>Chelon ramada (C.ram)</i>	2.9 \pm 0.0	3.0 \pm 0.1	2.9 \pm 0.2	3.0 \pm 0.1	3.0 \pm 0.1
	<i>Chelon saliens (C.sal)</i>	2.9 \pm 0.2	2.8 \pm 0.2	3.1 \pm 0.2	3.2 \pm 0.2	3.0 \pm 0.3
	<i>Pomatoschistus spp. (P.spp)</i>	3.1 \pm 0.1	3.3 \pm 0.1	3.4 \pm 0.0		3.3 \pm 0.2
	<i>Salaria pavo (S.pav)</i>		3.1 \pm 0.1	3.3 \pm 0.2		3.2 \pm 0.1
	<i>Sparus aurata (S.aur)</i>		3.3 \pm 0.1			3.3 \pm 0.1
Benthic invertebrates	<i>Carcinus aestuarii (C.aes)</i>			3.1 \pm 0.1		3.1 \pm 0.1
	<i>Glycera tridactyla (G.tri)</i>	2.6 \pm 0.1				2.6 \pm 0.1
	<i>Macrobrachium rosenbergii (M.ros)</i>		3.0 \pm 0.1	3.2 \pm 0.1		3.2 \pm 0.2
	<i>Molgula sp. (M.sp)</i>	2.2 \pm 0.1		2.6 \pm 0.1		2.3 \pm 0.2
	<i>Mytilaster marioni (M.mar)</i>	2.0 \pm 0.4	2.0 \pm 0.3	2.0 \pm 0.1	2.0 \pm 0.1	2.0 \pm 0.3
	<i>Platynereis dumerilii (P.dum)</i>				2.7 \pm 0.2	2.7 \pm 0.2
	<i>Serpula vermicularis (S.ver)</i>		2.3 \pm 0.1		2.4 \pm 0.0	2.4 \pm 0.1
	<i>Tritia neritea (T.ner)</i>		3.0 \pm 0.1			3.0 \pm 0.1
<i>Tritia varicosa (T.var)</i>	2.5 \pm 0.7	2.8 \pm 0.1		3.2 \pm 0.0	2.9 \pm 0.5	
Pelagic invertebrates	Mesozooplankton (ZPK)		1.7 \pm 0.7		2.8 \pm 0.5	2.3 \pm 0.8

Table 5: Isotopic metrics with mean \pm standard deviation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (‰), carbon range (CR), nitrogen range (NR), total convex hull area (TA, %), standard ellipse areas (SEA, %) and corrected standard ellipse areas (SEAc, %) of fish and benthic and pelagic invertebrates in the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring 2019.

Species	Station 1					Station 2					Station 3					Station 4					All stations						
	C R	N R	T A	SE A	SEA c	C R	N R	T A	SE A	SEA c	C R	N R	T A	SE A	SEA c	C R	N R	T A	SE A	SEA c	C R	N R	TA	SE A	SEA c		
Fish																											
<i>Aphanius fasciatus (A.fas)</i>						5.	2.	6.	4.		4.	1.	4.	1.													
						4	1	3	2	4.9	9	6	6	9	2.1												
	0.	0.	0.	0.		1.	0.	1.	0.		2.	1.	0.	0.													
<i>Atherina boyeri (A.boy)</i>	5	4	1	1	0.1	9	9	1	6	0.7	3	2	8	4	0.5												
	2.	1.	1.	1.		1.	1.	0.	0.		1.	1.	1.	1.		0.	1.	0.	1.								
<i>Chelon auratus (C.aur)</i>	9	5	7	0	1.1	2	1	9	4	0.4	2	8	0	1	1.4	7	5	5	0	1.9							
	0.	0.				0.	0.	0.	0.							1.	0.	0.	0.								
<i>Chelon labrosus (C.lab)</i>	0	9				9	6	3	2	0.3						0	4	2	3	0.6							
						1.	1.	0.	0.		1.	2.	1.	0.		1.	1.	1.	0.								
<i>Chelon ramada (C.ram)</i>						2	2	7	4	0.4	1	2	0	7	0.9	7	0	1	7	0.8							
	3.	1.	3.	3.		8.	2.	9.	5.		4.	1.	4.	2.		1.	1.	0.	0.								
<i>Chelon saliens (C.sal)</i>	8	8	2	0	4.0	2	0	4	1	5.7	7	8	1	4	2.8	0	1	2	4	0.8							
	2.	0.	1.	1.		2.	1.	2.	1.		2.	0.	0.	0.													
<i>Pomatoschistus spp. (P.spp)</i>	5	9	0	4	2.0	5	8	1	0	1.0	1	4	3	4	0.5												
						2.	0.	0.	0.		0.	0.															
<i>Salaria pavo (S.pav)</i>						7	6	8	9	1.3	1	8															
						2.	0.	0.	0.																		
<i>Sparus aurata (S.aur)</i>						2	7	8	4	0.5																	
Benthic invertebrates																											
<i>Carcinus aestuarii (C.aes)</i>											3.	0.	0.	0.		8	3	2	3	0.7							
	1.	0.	0.	0.																							
<i>Glycera tridactyla (G.tri)</i>	6	7	2	3	0.4																						
						1.	0.	0.	0.		2.	1.	1.	0.													
<i>Macrobrachium rosenbergii (M.ros)</i>						2	5	4	4	0.6	9	3	6	8	0.9												
	2.	1.	2.	1.							0.	0.	0.	0.													
<i>Molgula sp. (M.sp)</i>	6	7	6	1	1.2						9	4	1	2	0.4												
	6.	3.	0.	0.		8.	4.	7.	3.		1.	0.	0.	0.		2.	1.	0.	0.	0.7							
<i>Mytilaster marioni (M.mar)</i>	5	5	8	9	1.2	3	1	0	0	3.3	1	5	1	2	0.5	4	1	6	5								
																2.	1.	0.	0.	1.7							
<i>Platynereis dumerilii (P.dum)</i>																2	5	5	8								

						0.	0.	0.	0.			1.	0.	0.	0.		2.	0.		0.	
	<i>Serpula vermicularis (S.ver)</i>					5	4	1	1	0.2		9	3	3	4	0.6	7	7	0.7	4	0.5
						1.	1.	0.	0.								1.	1.		0.	
	<i>Tritia neritea (T.ner)</i>					7	0	5	9	1.7							7	0	0.5	9	1.7
		8.	5.	2.	2.																
	<i>Tritia varicosa (T.var)</i>	6	6	8	8	3.8	5	3	9	8	1.1	9	4	1	1	0.2	8	5		3.	
Pelagic invertebrates	Mesozooplankton (ZPK)						2.	4.	3.	5.	11.	0.	3.	0.	1.		2.	6.	5.7	4.	5.2
							0	8	1	7	4	7	0	8	4	2.7	1	7		2	

Table 6: Isotopic niche region overlap (%) estimates with 95% Bayesian credible intervals of fish in the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring 2019. Bold characters indicate significantly high values (>60%).

Species	A.fas	A.boy	C.aur	C.lab	C.ram	C.sal	P.spp	S.pav	S.aur
<i>Aphanius fasciatus (A.fas)</i>	100								
<i>Atherina boyeri (A.boy)</i>	53.1	100							
<i>Chelon auratus (C.aur)</i>	48.9	35.8	100						
<i>Chelon labrosus (C.lab)</i>	38.9	10.0	75.3	100					
<i>Chelon ramada (C.ram)</i>	29.9	22.2	88.5	74.0	100				
<i>Chelon saliens (C.sal)</i>	47.8	28.9	63.4	47.4	56.8	100			
<i>Pomatoschistus spp. (P.spp)</i>	77.8	56.2	39.8	33.0	24.2	30.7	100		
<i>Salaria pavo (S.pav)</i>	62.5	36.8	59.0	48.6	44.8	51.3	65.9	100	
<i>Sparus aurata (S.aur)</i>	52.3	84.1	26.9	6.8	15.3	28.6	55.9	34.8	100

Figures

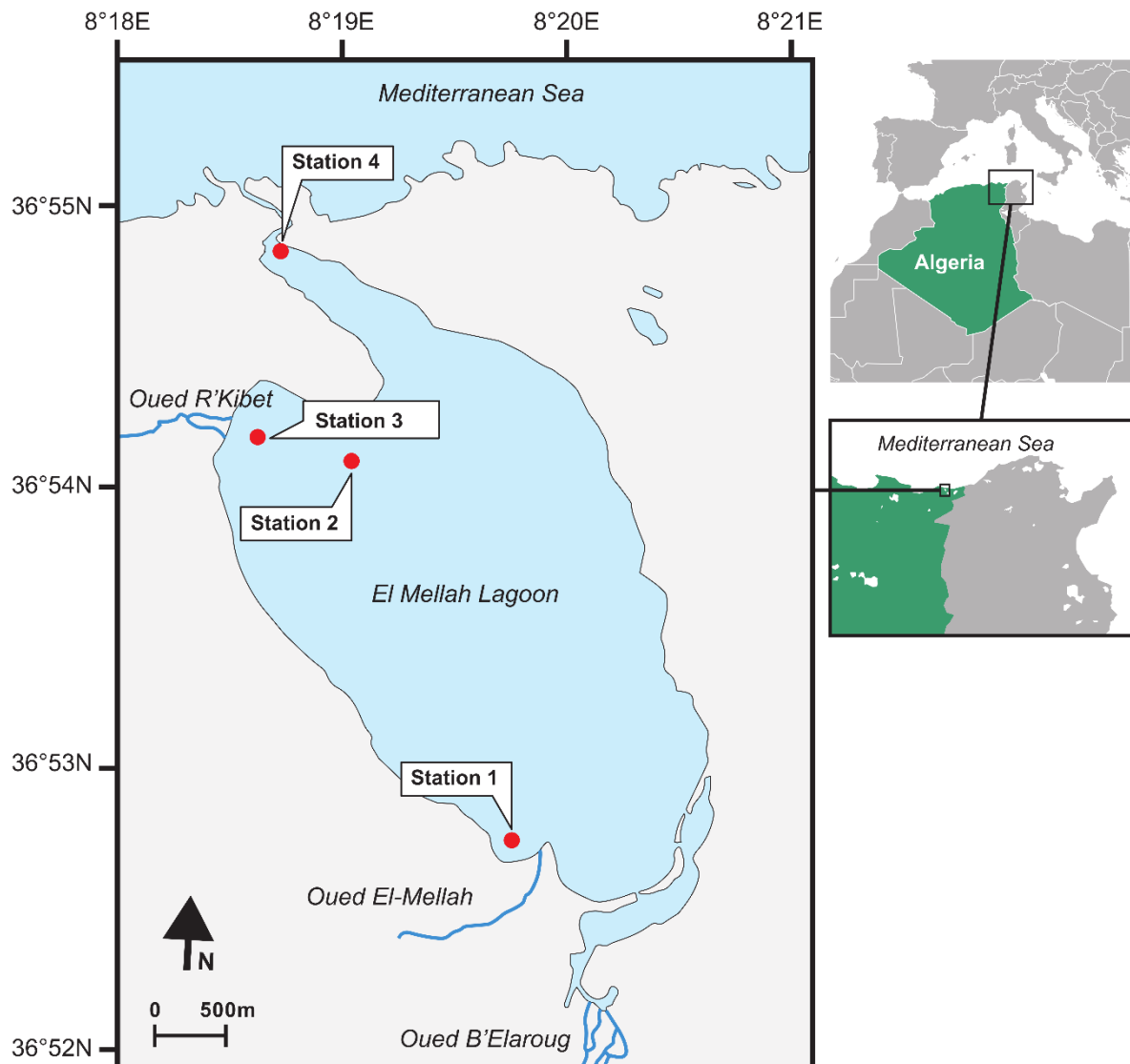


Figure 1: Location of the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean.

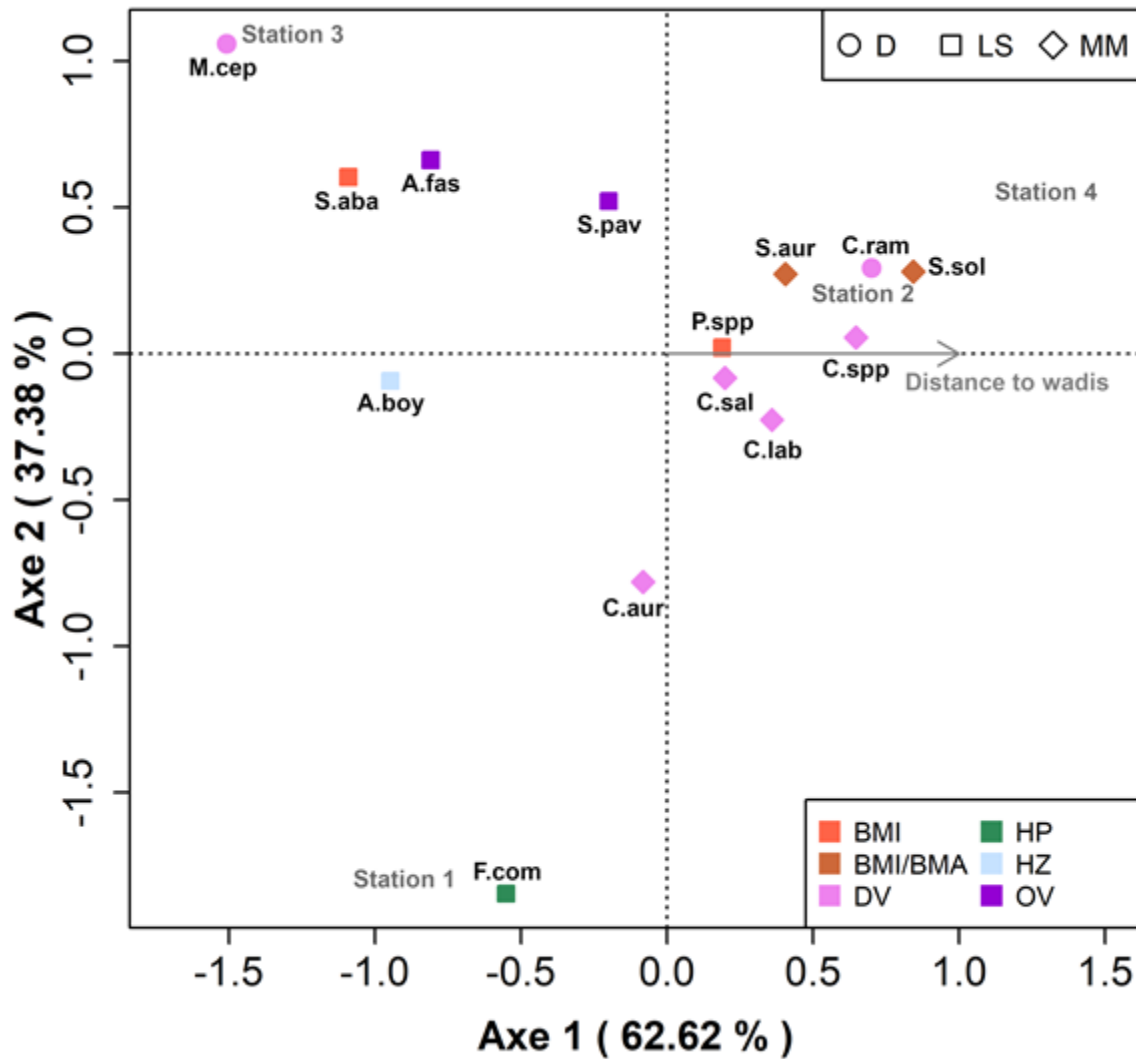


Figure 2: Canonical correspondence analyses on the abundance of fish species in the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring 2019 constrained by selected environmental (depth, transparency water, distance to channel and wadis, and substrate) parameters. The categories of functional groups of ecological guilds (top right) and feeding mode (bottom right). See Table 2 for fish species abbreviations. For ecological guilds: MM: Marine migrants, LS: Lagoon species, D: Diadromous species. For feeding modes: DV: Detritivores, HZ: Hyperbenthivores/Zooplanktivores OV: Omnivores, HP: Hyperbenthivores/Piscivores, BMI: Microbenthivores, BMI/BMA: Micro- and Macrobenthivores.

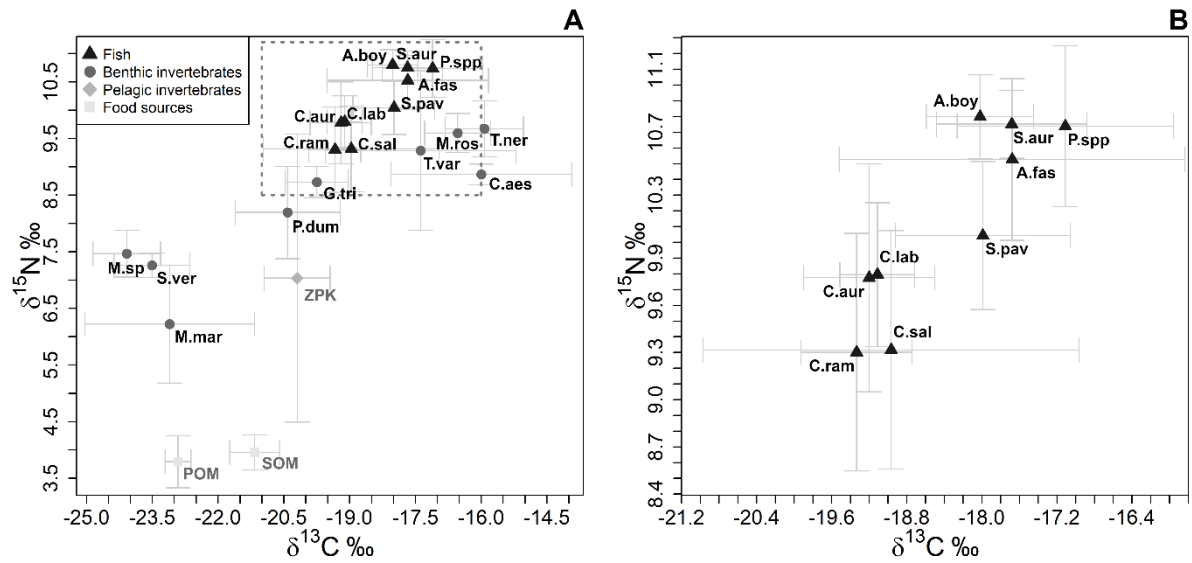


Figure 3: The mean \pm standard deviation of the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) biplots of the fish, benthic and pelagic invertebrates and food sources collected inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring 2019. A is $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values for all species. B is a zoom on the stable isotope values of fish. See Tables 3 for abbreviations.

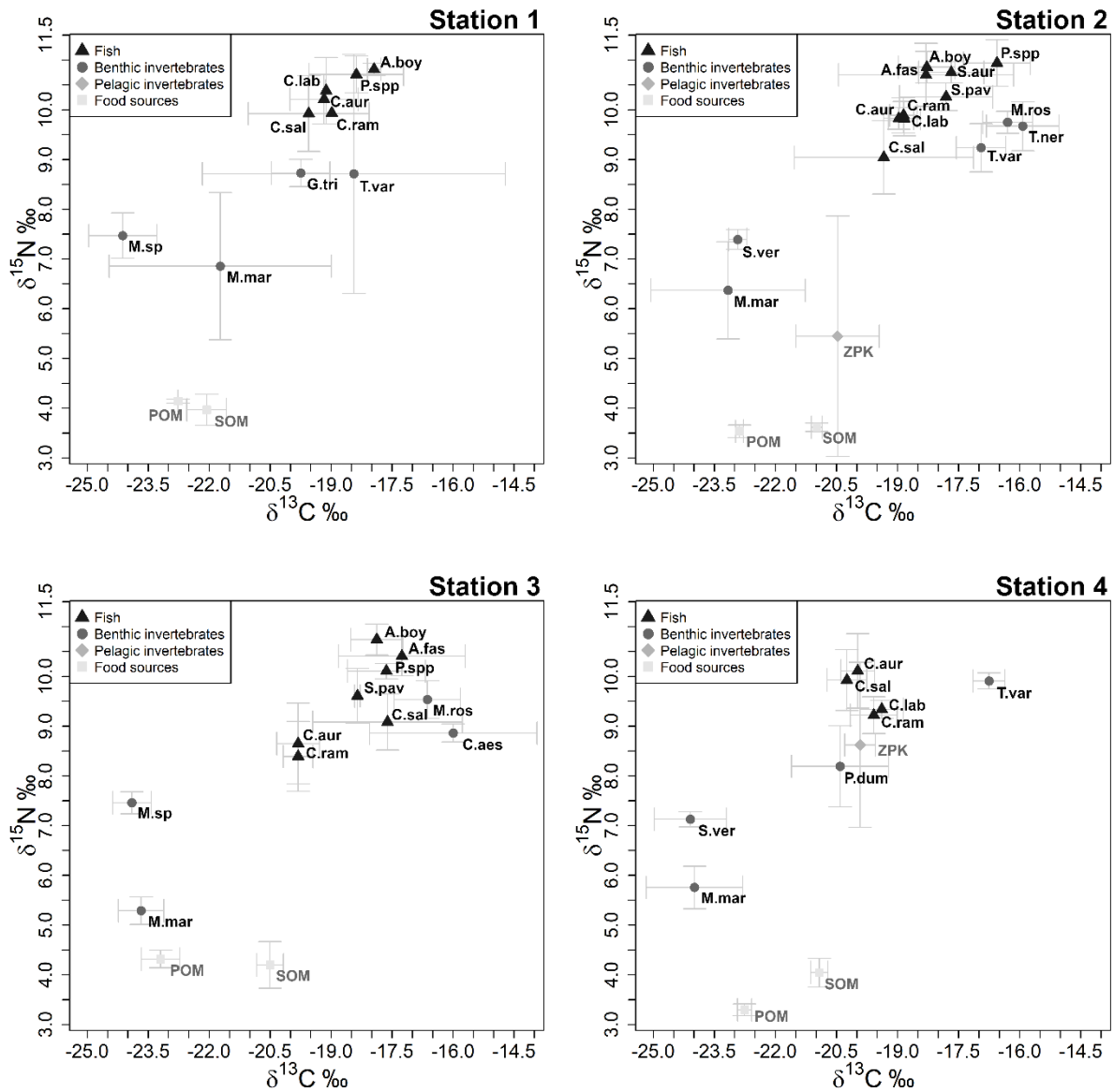


Figure 4: The mean \pm standard deviation of the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ biplots (‰) of the fish, benthic and pelagic invertebrates and food sources collected in the four stations inside the El Mellah Lagoon in the southern Mediterranean during the spring of 2019. See Tables 3 for abbreviations.

Conclusion et perspectives

Conclusion et perspectives

Le dernier rapport de l'IPBES (Plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques, IPBES 2021) a mis en évidence la fragilité de tous les écosystèmes terrestres et aquatiques y compris les écosystèmes paraliques, dont la vulnérabilité a été identifiée depuis plusieurs décennies (Nikolsky, 1963 ; Mc Lusky, 1981). Ces zones de transition entre les eaux continentales et les eaux marines, sont des écosystèmes particuliers de par la forte variabilité de leurs paramètres physiques, chimiques et biologiques et figurent parmi les écosystèmes les plus productifs abritant une faune d'intérêt halieutique majeur pour les pêcheries continentales et littorales (Bate et al., 2002). Par ailleurs, ces écosystèmes sont sujets à des pressions locales (activités portuaires, aménagements, contaminations chimiques) et globales (diminution des débits fluviaux, augmentation de la température et du niveau des eaux).

Les interactions trophiques sont le fondement sur lequel se basent de nombreux processus régissant la structure (composantes physiques et biologiques) et le fonctionnement (processus et interactions physiques et biologiques) des écosystèmes (Polis et Strong, 1996). Les études trophiques permettent de mieux comprendre le lien entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (Hooper et al., 2005 ; Lynam et al., 2017 ; Rooney et McCann, 2012 ; Thompson et al., 2012).

Si la variabilité spatio-temporelle de l'environnement et des communautés peuplant les milieux paraliques ont été assez largement étudiées jusqu'à présent, la relation structure/fonction sous contraintes environnementales et anthropiques constitue un axe de recherche d'actualité en écologie estuarienne et lagunaire. L'ensemble de la production scientifique souligne la nécessité d'une meilleure connaissance de la structure et du fonctionnement des écosystèmes paraliques particulièrement les estuaires et les lagunes, dans la perspective d'un maintien des fonctions importantes jouées par ces milieux d'interface.

Les recherches menées dans cette thèse se concentrent sur le fonctionnement du réseau trophique de deux milieux paraliques peu anthropisés et avec des situations géographiques différentes, afin de mieux comprendre ces écosystèmes contrastés. Les objectifs de ce travail étaient de déterminer comment et dans quelle mesure les relations trophiques structurent les peuplements de l'estuaire de la Canche au nord de la France et la lagune Mellah située au nord-est de l'Algérie.

Les recherches présentées dans cette thèse ont permis une meilleure compréhension de la structure et du fonctionnement des deux écosystèmes l'estuaire de la Canche et la lagune Mellah grâce aux différentes analyses de tous les niveaux trophiques les composant. Pour la Canche (chapitre 1) sur une échelle spatio-temporelle et sur un aspect spatial pour Mellah (chapitre 3). Cette thèse a mis en évidence une caractéristique propre des écosystèmes de la Canche et de la lagune Mellah.

Le tableau 4 représente une synthèse des principales caractéristiques des deux sites étudiés.

Tableau 4 : Tableau comparatif des caractéristiques géographiques, environnementales, des compartiments trophiques échantillonnés dans cette thèse et des principaux résultats obtenus pour l'estuaire de la Canche et la lagune Mellah

	Estuaire de la Canche	Lagune de Mellah
Situation géographique	- Situé au Nord de la France le long des côtes de la Manche orientale	- Située à l'extrême Nord-Est algérien, reliée à la Mer Méditerranée par un chenal
Superficie	- Longueur 10 km - Largeur 1,5 km	- Superficie de 81,45 km ²
Profondeur	- Soumise à des variations dues à la marée - Marnage de 1 m en mortes eaux et de 6 m en vives eaux	- 5 m
Température	- Minimale (janvier, mois le plus froid) 7,6°C - Maximale (septembre, mois le plus chaud) 20,7°C (Selleslugh and Amara, 2008a)	- Minimale (janvier, mois le plus froid) 12,37°C - Maximale (juillet, mois le plus chaud) 28,54°C (Draredja et al., 2019)
Salinité	- Minimale 0 (amont) - Maximale > 34,4 (aval) (Selleslugh and Amara, 2008a)	- Minimale 23,9 (moyenne hivernale) - Maximale 36,2 (moyenne estivale) (Draredja et al., 2019)
Zones échantillonnées dans cette thèse	Zones intertidales et subtidales, à l'intérieur et à l'extérieur de l'estuaire, au total 6 stations	Intérieur de la lagune, au total 4 stations
Compartiments étudiés dans cette thèse	- POM et SOM - Microphytobenthos - Zooplancton - Organismes benthiques (51 espèces) - Poissons (9 espèces)	- POM et SOM - Zooplancton - Organismes benthiques (15 espèces) - Poissons (14 espèces)
Saisons étudiées dans cette thèse	- Automne 2017 - Printemps 2018	- Printemps 2019
Principaux résultats concernant les communautés benthiques	- Les suspensivores et les dépositivores ont dominé la biomasse des invertébrés benthiques. - Richesse, abondance et biomasse des espèces macrobenthiques plus élevées à l'extérieur qu'à l'intérieur de l'estuaire. - A l'intérieur de l'estuaire, la richesse était la plus faible au milieu de l'estuaire et la plus élevée en aval. - Les principales espèces observées au milieu de l'estuaire étaient les polychètes <i>Hedistes diversicolor</i> et le bivalve <i>Scorbicularia plana</i> . - L'aval est dominé par le	- Les bivalves ont dominé la densité des invertébrés benthiques suivis des malacostracés. Les polychètes arrivent en dernière position. - Les malacostracés <i>Gammarus aequicauda</i> , <i>Anthura gracilis</i> , <i>Cyathura carinata</i> et <i>Monocorophium insidiosum</i> dominant l'embouchure de l'oued Mellah. - La macrofaune benthique est peu dense à proximité du chenal.

	<p>polychète <i>Scolelepis squamata</i> et les bivalves <i>Limecola balthica</i> et <i>Cerastoderma edule</i>.</p> <p>Des taxons diversifiés et une biomasse benthique élevée ont été observés en zone subtidale, dominée principalement par l'espèce <i>C. edule</i>.</p>	
<p>Principaux résultats concernant les communautés de poissons</p>	<p>La plupart des individus collectés étaient des juvéniles G0. Deux assemblages de poissons ont été observés, l'un à l'intérieur de l'estuaire de la Canche (juvéniles de <i>P. minutus</i>, <i>P. microps</i> et <i>D. labrax</i>) et l'autre à l'extérieur de l'estuaire (<i>B. luteum</i>, <i>S. solea</i> et <i>L. limanda</i>). Les juvéniles de <i>P. flesus</i> et <i>P. platessa</i> étaient présents dans les deux assemblages.</p>	<p>Les espèces lagunaires sont dominantes, suivies des espèces migratrices marines puis des espèces amphihalines. Les Mugilidés et les Athérinidés sont les familles les plus représentées : <i>Atherina boyeri</i>, <i>Chelon ramada</i> et <i>Chelon saliens</i> sont les espèces les plus abondantes et ont une longueur moyenne inférieure à 6cm.</p> <p>La plupart des individus collectés étaient des juvéniles G0. Deux assemblages de poissons ont été observés, l'un à proximité des oueds se déversant dans la lagune (espèces résidentes des lagunes <i>Aphanius fasciatus</i>, <i>Atherina boyeri</i>, <i>Salaria pavo</i>, <i>Syngnathus abaster</i>) et l'autre proche du chenal (espèces migrantes les Chelons, <i>Sparus aurata</i>, <i>Solea solea</i>)</p>
<p>Principaux résultats concernant le réseau trophique</p>	<ul style="list-style-type: none"> - L'activité trophique des suspensivores et des dépositivores constitue un lien important entre la matière organique en suspension et sédimentée provenant de la POM, de la SOM ou du MPB. - La contribution de la POM d'eau douce au fonctionnement trophique de l'estuaire est faible. - La POM marine, la SOM et le MPB sont les principales sources de nourriture pour la communauté benthique de l'estuaire. - Il existe une légère contribution de la matière organique d'eau douce au régime trophique des juvéniles 	<ul style="list-style-type: none"> - L'activité trophique des polychètes et des bivalves constitue un lien important entre la matière organique en suspension et sédimentée provenant de la POM ou de la SOM. - La part de la POM d'eau douce au fonctionnement trophique de la lagune reste faible. - La POM et la SOM marine sont les principales sources de nourriture pour la communauté benthique de la lagune. - La matière organique d'eau douce contribue pour quelques espèces benthiques : l'ascidie <i>Molgula</i> sp., le bivalve <i>Mytilaster marioni</i> et le

	<p>de <i>P. flesus</i> dans l'aval de l'estuaire</p> <ul style="list-style-type: none"> - Il y a une contribution du MPB à l'alimentation des proies de <i>P. microps</i>. - A l'intérieur de l'estuaire, en aval, <i>D. labrax</i>, <i>P. minutus</i> et <i>S. sprattus</i> ont une source de nourriture provenant à la fois de la POM marine et du MPB. - Il y a plus de chevauchement entre les niches trophiques des poissons au printemps qu'à l'automne du à une plus faible biomasse de proies au printemps. - <i>P. platessa</i> a une grande mobilité et une grande connectivité de l'habitat. 	<p>polychète <i>Serpula vermicularis</i>.</p>
--	---	---

Ce travail a permis de comprendre les structures des deux réseaux trophiques étudiés, ainsi que la majorité des sources qui soutiennent leur fonctionnement. Plusieurs particularités selon chaque biotope ont été mises en évidence.

1. La Canche, un milieu estuarien présentant des particularités et une complexité dans ses interactions trophiques

Dans les estuaires français, une forte contribution des matières particulaires marines a été mise en évidence par des études récentes (Day et al., 2021, 2019). Ces précédentes études avaient montré une connectivité importante entre les estuaires et la mer, notamment en ce qui concerne les poissons plats tels que la plie qui se laisse porter par les marées. Ce phénomène est accentué dans des systèmes à forte marée tels que les estuaires de la Somme, de l'Authie et de la Canche, soumis à un régime macrotidal.

Comme dans de nombreux écosystèmes, les sources de carbone pélagiques sont disponibles pour les espèces benthiques, principalement via la sédimentation de la matière organique. En plus, les sources de carbone benthique sont disponibles pour les espèces pélagiques, potentiellement via la remise en suspension de la matière organique du sédiment (Baustian et al., 2014; Griffiths et al., 2017).

Les résultats isotopiques acquis dans l'estuaire de la Canche lors des deux saisons montrent que son rôle en tant que nourricerie est limité. Nous avons enregistré des fortes valeurs de biomasse concernant les proies potentielles à l'extérieur de la lagune. Les compositions isotopiques du réseau trophique de la Canche ont une dominance marine, et les compositions isotopiques des poissons suggèrent des mouvements constants entre la mer et l'estuaire. Définir les zones d'alimentation des poissons semble complexe tant les variables qui entrent en compte sont nombreuses (de la position de l'estran jusqu'au type de proie).

Au printemps et en automne les réseaux trophiques à l'intérieur de l'estuaire et à l'extérieur de l'estuaire sont alimentés par de la matière organique estuarienne et marine. On retrouve à l'extérieur de l'estuaire une forte contribution de la matière organique estuarienne chez les espèces constituant les proies pour les juvéniles de poissons, ce qui permet de mettre en lumière la connectivité qu'il peut exister entre les deux milieux et surtout la contribution majeure de l'estuaire dans les réseaux trophiques marins adjacents.

L'importante connectivité entre les deux milieux est due principalement au fait que certains juvéniles de poissons capturés se laissent porter par les marées, et que les proies contribuant à leur régime alimentaire présentent une certaine plasticité : elles peuvent dépendre selon les périodes, soit de la matière organique benthique, soit de la matière organique pélagique. De plus, un partage des ressources entre les espèces permet de limiter la compétition et de favoriser leur coexistence.

2. Mellah, lagune refuge et nourricière pour les poissons

Les lagunes sud méditerranéennes, telle que la lagune de Bizerte en Tunisie, présentent une forte influence marine dans leur réseau trophique (Béjaoui et al., 2008). Des études isotopiques sur les lagunes nord méditerranéennes ont démontré une forte dépendance trophique aux sources d'alimentation marine. Les résultats obtenus durant cette étude concernant la lagune de Mellah mettent en évidence une influence des sources marines importantes comparées aux apports continentaux durant la saison printanière. En effet, ceci est cohérent avec les observations de Draredja (2007), qui a signalé au printemps, que les apports en eau douce sont limités voire inexistantes au sein de la lagune suite à l'assèchement des oueds.

Les communautés benthiques analysées durant le printemps sont caractérisées par une alimentation majoritairement marine. En revanche, la faune benthique qui se trouve à proximité des oueds, profite des apports d'eau douce, ce qui se traduit dans son ratio d'azote.

On constate une certaine homogénéité dans les signatures isotopiques des poissons dans la lagune, cela pourrait être expliqué par les courants qui y circulent et la faible profondeur (< 5 m). Le rôle de nourricerie durant la saison printanière est vérifié pour la lagune. On a constaté un enrichissement en carbone cohérent d'un niveau trophique à un autre. Néanmoins, il ne faut pas oublier que c'est un écosystème particulier en raison des oueds qui s'y déversent, et qui peuvent changer les ratios obtenus en causant une baisse de la salinité et donc avoir un impact non négligeable sur le carbone le reste de l'année. Des activités humaines artisanales le long de l'année, et notamment la conchyliculture, peuvent accroître l'enrichissement en azote de la lagune. L'intégration des effluents de ce genre d'activité peut en effet augmenter le delta d'azote des organismes via l'intégration des matières fécales des poissons.

Enfin, le chenal joue un rôle primordial avec les apports marins sans lesquels le réseau trophique ne pourrait être maintenu et la fonction de nourricerie et de voie migratoire pour les amphihalins pourraient être rompus.

Perspectives

Cette thèse montre l'importance de l'étude des réseaux trophiques dans les milieux paraliques. Elle pose des bases pour une approche plus approfondie des réseaux trophiques en un milieu lagunaire, la lagune Mellah, et estuarien, la Canche. Des études complémentaires pourraient se baser sur de la modélisation, à la fois des réseaux trophiques et de la connectivité dans les milieux contrastés. Le développement d'un modèle trophique apparaît désormais comme essentiel pour pouvoir statuer sur l'évolution des écosystèmes dans le cadre d'une anthropisation de plus en plus importante, et enfin de statuer sur leur importance en tant que nourricerie.

Les modèles trophiques, dont l'un des plus connus est ECOPATH with ECOSIM (EwE), représentent un bilan des flux énergétiques entre différentes espèces ou groupes d'espèces en interaction les uns avec les autres, ainsi qu'un bilan énergétique intra-groupe (Christensen & Walters, 2004). Le modèle ECOPATH représente une description statique, un « instantané » des flux au sein de l'écosystème. Les résultats fournis par ECOPATH permettent d'analyser la structure d'un réseau trophique. De plus, ils offrent de nombreux indices permettant de caractériser la dynamique trophique et l'état de l'écosystème. De tels instantanés peuvent être aisément comparés et ainsi être utilisés pour explorer les évolutions d'un système par une série d'étapes ou d'états stables. ECOSIM permet de simuler l'évolution temporelle du réseau trophique modélisé à l'aide d'ECOPATH selon différents scénarii. Il s'agit d'un outil de simulation dynamique basé sur les paramètres hérités du modèle ECOPATH. Il permet d'exprimer les flux de biomasse entre les différents compartiments en fonction du temps et du niveau des captures (Christensen & Walters, 2004). EWE dispose du module ECOSPACE qui permet une simulation dynamique dans l'espace des effets mutuels des composants d'un écosystème. Il permet de combler la principale lacune du modèle EWE qui réside dans l'hypothèse de l'homogénéité du comportement spatial.

De tels modèles pourraient être développés aussi bien pour l'estuaire de la Canche que pour la lagune de Mellah en compilant des données existantes sur ces deux écosystèmes et en utilisant celles acquises dans le cadre de cette thèse.

Afin de mettre en place des modèles trophiques efficaces, il serait pertinent d'améliorer l'étude du réseau trophique en combinant isotopes stables du carbone et de l'azote et analyses des contenus stomacaux, plusieurs études ultérieures ont en effet montré que l'analyse combinée de ces deux facteurs peut fournir une représentation fidèle de la structure du réseau trophique estuarien et des interactions trophiques entre les différents niveaux de ces réseaux (Selleslagh et al., 2015).

Par ailleurs, les caractéristiques environnementales des milieux lagunaires (eaux peu profondes, fort gradient saisonnier de température et de salinité, effets des vents ou des marées) induisent d'importantes variabilités spatio-temporelles des conditions physico-

chimiques et biologiques de ces écosystèmes particuliers. Nous suggérons qu'une étude plus poussée du réseau trophique dans la lagune Mellah soit menée et notamment sur une période plus étendue durant laquelle les juvéniles de poissons à intérêt commercial y séjournent (la sole, la dorade, le bar). Une étude des contenus stomacaux des poissons et de certains invertébrés pourrait aider à mieux comprendre le fonctionnement de la lagune. Une mise à jour de la faune des invertébrés benthiques et du plancton serait aussi un bon indicateur de l'état du réseau trophique au sein de la lagune.

Une comparaison entre le fonctionnement du réseau trophique à l'intérieur de la lagune Mellah avec le réseau trophique marin immédiat de la lagune pourrait être intéressante afin de comprendre l'attrait que constitue la lagune pour les juvéniles de poissons, et pourrait s'avérer intéressant en vue d'améliorer la gestion de cet écosystème, voir le lancement d'un programme de restauration du chenal qui lie la lagune au milieu marin car aucune intervention n'a été réalisée depuis la dernière opération effectuée en 1988. Pourtant, des experts de la FAO ont recommandé des opérations d'aménagement régulières (dragages) tous les dix ans, pour un fonctionnement écologique optimum de la lagune et le maintien de son caractère saumâtre.

De plus, une connaissance plus approfondie de l'origine des apports en matière organique en étudiant l'extérieur de la lagune permettrait de confirmer son fonctionnement autotrophe et le fait que cette lagune a un réseau trophique particulier par rapport aux autres lagunes nord méditerranéennes.

L'estuaire de la Canche a fait l'objet de beaucoup d'études antérieures à la nôtre (Selleslagh et Amara 2008, 2015; Selleslagh et al. 2009, Selleslagh et al. 2012) et il est de ce fait plus aisé d'y mettre en place un modèle trophique ECOPATH. Au-delà de la mise en place d'un tel modèle, il serait intéressant d'y calculer des indicateurs traduisant les changements et les pressions auxquels est l'écosystème afin de permettre aux gestionnaires de prendre des décisions adéquates sur le long terme (De Jonge et al. 2003). Parmi ces indicateurs, les ENA (Ecological Network Analysis) servent à analyser les flux de carbone qui traversent l'ensemble d'un réseau trophique et traduisent son organisation et son fonctionnement (Ulanowicz 1986, 2004). Par exemple, ce sont des indices qui quantifient le taux de recyclage, l'omnivorie ou la façon dont l'énergie évolue dans le réseau trophique. Ce sont des outils d'aide à la décision pertinents car ils traduisent l'écosystème de façon simple et holistique (Safi et al. 2019). Ils sont utilisés depuis plusieurs années pour étudier les effets directs et indirects de différents types de perturbations telles que l'extension de systèmes portuaires (Tecchio et al. 2016), l'eutrophisation (Schückel et al. 2015), le chalutage (De Jonge et Schückel 2019) ou encore le fonctionnement des estuaires (Christian et al. 2009).

Enfin, les fonctions écologiques des milieux lagunaires et estuariens peuvent être affectées par les pressions anthropiques et climatiques, particulièrement le renouvellement des populations marines à travers la fonction de nourricerie de ces zones (Rochette et al. 2010). Cette fonction nourricerie pose la question de la capacité trophique et donc de la disponibilité de ressources alimentaires.

La capacité trophique est définie comme étant le rapport entre la consommation de la communauté de juvéniles de poissons afin d'assurer une croissance optimale sur leur première

année de vie sur la production des communautés d'invertébrés benthiques servant de proies aux juvéniles (Tableau et al. 2019).

Plusieurs travaux ont montré que la production benthique peut varier selon les gradients environnementaux (Dolbeth et al. 2003) ou les activités anthropiques (Jennings et al. 2001). Par exemple, la température peut influencer sur les taux de croissance et la reproduction, entraînant ainsi une augmentation de la production dans les eaux plus chaudes (Tumbiolo et Downing 1994).

Le débit moyen des fleuves peut également entraîner un effet de cascade trophique des nutriments jusqu'aux poissons (Darnaude et al. 2004 ; Nicolas et al. 2007) : les apports terrigènes associés à la décharge fluviale contiennent des nutriments et de la matière organique qui stimuleraient la production secondaire et donc la production de proies pour les poissons.

Il serait donc intéressant d'étudier dans quelles mesures les changements de température de l'eau et de disponibilité des éléments nutritifs peuvent avoir un effet sur la production secondaire de l'estuaire de la Canche et de la lagune Mellah.

RÉFÉRENCES

- Akin, S., Buhan, E., Winemiller, K.O., Yilmaz, H., 2005. Fish assemblage structure of Koycegiz Lagoon–Estuary, Turkey: Spatial and temporal distribution patterns in relation to environmental variation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64, 671–684. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.03.019>.
- Akin, S., Winemiller, K.O., 2006. Seasonal variation in food web composition and structure in a temperate tidal estuary. *Estuaries and Coasts* 29, 552–567. <https://doi.org/10.1007/BF02784282>.
- Amara, R., 2003. Seasonal Ichthyodiversity and Growth Patterns of Juvenile Flatfish on a Nursery Ground in the Southern Bight of the North Sea (France). *Environ Biol Fishes*, 67(2), 191–201. <https://doi.org/10.1023/A:1025646622066>.
- Amara, R., Meziane, T., Gilliers, C., Hermel, G., Laffargue, P., 2007. Growth and condition indices in juvenile sole *Solea solea* measured to assess the quality of essential fish habitat. *Marine Ecology Progress Series* 351, 201–208. <https://doi.org/10.3354/meps07154>.
- Ameur, W.B., El Megdiche, Y., Eljarrat, E., Hassine, S.B., Badreddine, B., Souad, T., Bèchir, H., Barcelo, D., Driss, M.R., 2013. Organochlorine and organobromine compounds in a benthic fish (*Solea solea*) from Bizerte Lagoon (northern Tunisia): Implications for human exposure. *Ecotoxicology and environmental safety* 88, 55–64. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2012.10.021>.
- Arrignon, J., 1963. Hydrobiologie appliquée et pisciculture-Publications du Service des Eaux et Forêts–Ministère de l’Agriculture et de la Réforme Agraire. *Alger, Imprimeries la Thipo-Lytha et Carbonnel réunies*.
- Bate, G.C., Whitfield, A.K., Adams, J.B., Huizinga, P., Wooldridge, T.H., 2002. The importance of the river-estuary interface (REI) zone in estuaries. *Water SA* 28, 271–280. 10.4314/wsa.v28i3.4894.
- Béjaoui, B., Harzallah, A., Moussa, M., Chapelle, A., 2008. Modèle couplé dynamique-écologie pour la lagune de Bizerte. <http://hdl.handle.net/1834/3694>.
- Baustian, M.M., Hansen, G.A., De Kluijver, A., Robinson, K., Henry, E.N., Knoll, L.B., Rose, K.C., Carey, C.C., 2014. Linking the bottom to the top in aquatic ecosystems: mechanisms and stressors of benthic-pelagic coupling, in: *Eco-DAS X Symposium Proceedings*. pp. 25–47.
- Belkahia, N.M., Pagano, M., Chevalier, C., Devenon, J.L., Yahia, M.N.D., 2021. Zooplankton abundance and community structure driven by tidal currents in a Mediterranean coastal lagoon (Boughrara, Tunisia, SW Mediterranean Sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 250, 107101. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.107101>.
- Bouchereau, J.-L., Guelorget, O., Vergne, Y., Perthuisot, J.-P., 2000. L’ichtyofaune dans l’organisation biologique d’un système paralique de type lagunaire: le complexe des étangs du Prévost et de l’Arnel (Languedoc, France). *Vie et milieu* 50, 19–27.
- Bounhiol, J., 1907. Sur quelques conditions physico-biologiques du lac Mellah, la Calle, Algérie. *CR Acad., Sci* 145, 443–445.
- Brind’Amour, A., Day, L., Cresson, P., Vogel, C., Chouquet, B., Pezy, J.-P., Dauvin, J.-C., Duhamel, S., Le Bris, H., 2021. CAPES Capacité trophique des nourriceries de Poissons de l’Estuaire de Seine.

- Brocard, G., Derolez, V., Serais, O., Fiandrino, A., Lequette, C., 2010. OMEGA Thau: outil de management environnemental et de gestion de l'avertissement des pollutions microbiologiques du Bassin de Thau (France). *NOVATECH 2010*.
- Brook, B.W., Sodhi, N.S., Bradshaw, C.J., 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in ecology & evolution* 23, 453–460. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.03.011>.
- Bultel, E., Lasne, E., Acou, A., Guillaudeau, J., Bertier, C., Feunteun, E., 2014. Migration behaviour of silver eels (*Anguilla anguilla*) in a large estuary of Western Europe inferred from acoustic telemetry. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 137, 23–31. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.11.023>.
- Borcier, E., Charrier, G., Couteau, J., Maillet, G., Le Grand, F., Bideau, A., Waeles, M., Le Floch, S., Amara, R., Pichereau, V., 2020. An Integrated Biomarker Approach Using Flounder to Improve Chemical Risk Assessments in the Heavily Polluted Seine Estuary. *Journal of Xenobiotics* 10, 14–35. <https://doi.org/10.3390/jox10020004>
- Bowen, W.D., 1997. Role of marine mammals in aquatic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 158, 267–274. <https://doi.org/10.3354/meps158267>
- Cabral, H., Drouineau, H., Teles-Machado, A., Pierre, M., Lepage, M., Lobry, J., Reis-Santos, P., Tanner, S.E., 2021. Contrasting impacts of climate change on connectivity and larval recruitment to estuarine nursery areas. *Progress in Oceanography* 196, 102608. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102608>.
- Cardona, L., 2000. Effects of salinity on the habitat selection and growth performance of Mediterranean flathead grey mullet *Mugil cephalus* (Osteichthyes, Mugilidae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50, 727–737. <https://doi.org/10.1006/ecss.1999.0594>.
- Cariou, T., Dubroca, L., Vogel, C., Bez, N., 2021. Comparison of the spatiotemporal distribution of three flatfish species in the Seine estuary nursery grounds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 107471. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107471>.
- Carlier, A., Riera, P., Amouroux, J.-M., Bodiou, J.-Y., 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, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.10.001>.
- Carruesco, C., 1989. Genèse et évolution de trois lagunes du littoral atlantique depuis l'Holocène: Oualidia, Moulay Bou Salham (Maroc) et Arcachon (France) (PhD Thesis). Bordeaux 1.
- Chalant, A., Jézéquel, C., Keith, P., Hugué, B., 2019. The global geography of fish diadromy modes. *Global Ecology and Biogeography* 28, 1272–1282. <https://doi.org/10.1111/geb.12931>
- Chaoui, L., Kara, M.H., Faure, E., Quignard, J.P., 2006. Growth and reproduction of the gilthead seabream *Sparus aurata* in Mellah lagoon (north-eastern Algeria). *Scientia Marina* 70, 545–552. <https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70n3545>.
- Christensen, V., Pauly, D., 1992. ECOPATH II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling* 61, 169–185. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(92\)90016-8](https://doi.org/10.1016/0304-3800(92)90016-8).
- Christensen, V., Walters, C.J., 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling* 172, 109–139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>.

- Conway-Cranos, L., Kiffney, P., Banas, N., Plummer, M., Naman, S., MacCready, P., Bucci, J., Ruckelshaus, M., 2015. Stable isotopes and oceanographic modeling reveal spatial and trophic connectivity among terrestrial, estuarine, and marine environments. *Marine Ecology Progress Series* 533, 15–28. <https://doi.org/10.3354/meps11318>.
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'neill, R.V., Paruelo, J., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260. 10.3410/B3-14.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., van den Belt, M., 1998. The value of ecosystem services: putting the issues in perspective. *Ecological Economics* 25, 67–72. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(98\)00019-6](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(98)00019-6).
- Day, L., Kopp, D., Robert, M., Le Bris, H., 2019. Trophic ecology of large gadiforms in the food web of a continental shelf ecosystem. *Progress in oceanography* 175, 105–114. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.03.007>
- Day, L., Brind'Amour, A., Cresson, P., Chouquet, B., Le Bris, H., 2021. Contribution of estuarine and coastal habitats within nursery to the diets of juvenile fish in spring and autumn. *Estuaries and Coasts* 44, 1100–1117. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.02.002>.
- Darnaude, A.M., Salen-Picard, C., Harmelin-Vivien, M.L., 2004. Depth variation in terrestrial particulate organic matter exploitation by marine coastal benthic communities off the Rhone River delta (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 275, 47–57. <https://doi.org/10.3354/meps275047>.
- Dauvin, J.-C., Desroy, N., 2005. The food web in the lower part of the Seine estuary: a synthesis of existing knowledge. *Hydrobiologia* 540, 13–27. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-7101-3>.
- Dauvin, J.-C., Ruellet, T., Desroy, N., Janson, A.-L., 2007. The ecological quality status of the Bay of Seine and the Seine estuary: use of biotic indices. *Marine Pollution Bulletin* 55, 241–257. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.04.010>.
- De Jonge, V.N., Kolkman, M.J., Ruijgrok, E.C.M., de Vries, M.B., 2003. The need for new paradigms in integrated socio-economic and ecological coastal policy making, in : *Proceedings of 10th International Wadden Sea Symposium*. Ministry of Agriculture, Nature Management and Fisheries, Department North Groningen, 247–270. Pas de doi.
- De Jonge, V.N., Schückel, U., 2019. Exploring effects of dredging and organic waste on the functioning and the quantitative biomass structure of the Ems estuary food web by applying Input Method balancing in Ecological Network Analysis. *Ocean & coastal management* 174, 38–55. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.03.013>.
- De Niro, M.J., Epstein, S., 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* 197, 261–263. <https://doi.org/10.1126/science.327543>
- Deagle, B.E., Tollit, D.J., Jarman, S.N., Hindell, M.A., Trites, A.W., Gales, N.J., 2005. Molecular scatology as a tool to study diet: analysis of prey DNA in scats from captive Steller sea lions. *Molecular Ecology* 14, 1831–1842. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02531.x>.

- Delgado, C.F., Hernando, J.A., Herrera, M., Bellido, M., 1989. Life-history patterns of the sandsmelt *Atherina boyeri* Risso, 1810 in the estuary of the Guadalquivir River, Spain. *Estuarine. Coastal Shelf Sci.* 27, 697–706. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(88\)90076-5](https://doi.org/10.1016/0272-7714(88)90076-5).
- Desroy, N., Janson, A.-L., Denis, L., Charrier, G., Lesourd, S., Dauvin, J.-C., 2007. The intra-annual variability of soft-bottom macrobenthos abundance patterns in the North Channel of the Seine estuary. *Hydrobiologia* 588, 173–188. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0661-2>.
- Dolbeth, M., Pardal, M.A., Lillebø, A.I., Azeiteiro, U., Marques, J.C., 2003. Short-and long-term effects of eutrophication on the secondary production of an intertidal macrobenthic community. *Marine Biology* 143, 1229–1238. <https://doi.org/10.1007/s00227-003-1133-5>.
- Draredja, B., 2007. Structure et fonctionnement d'un milieu lagunaire méditerranéen: lagune mellah (el-kala, algérie nord-est). (PhD Thesis). Université de Annaba-Badji Mokhtar.
- Draredja, B., 1992. Condition hydrosédimentaires et structure de la macrofaune benthique en période printanière d'un écosystème lagunaire méditerranéen: lac Melleh (Algérie) (PhD Thesis). Ecole nationale supérieure des sciences de la mer et de l'aménagement du littoral.
- Draredja, B., Como, S., Magni, P., 2006. Regional cooperation in the Mediterranean Sea: joint analysis of macrobenthic assemblages in the lagoons of Mellah (Algeria) and Cabras (Italy). *Biologia marina mediterranea* 13, 50–51.
- Draredja, M.A., Frihi, H., Boualleg, C., Abadie, E., Laabir, M., 2020. Distribution of dinoflagellate cyst assemblages in recent sediments from a southern Mediterranean lagoon (Mellah, Algeria) with emphasis on toxic species. *Environmental Science and Pollution Research* 27, 25173–25185. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-08830-0>.
- Draredja, M.A., Frihi, H., Boualleg, C., Gofart, A., Abadie, E., Laabir, M., 2019. Seasonal variations of phytoplankton community in relation to environmental factors in a protected meso-oligotrophic southern Mediterranean marine ecosystem (Mellah lagoon, Algeria) with an emphasis of HAB species. *Environmental monitoring and assessment* 191, 1–17. <https://doi.org/10.1007/s10661-019-7708-5>.
- Dutertre, A.-P., 1933. L'Industrie et la Faune de la Tourbe submergée du rivage du Boulonnais (Note préliminaire). *Bulletin de la Société préhistorique française* 30, 587–588. <https://doi.org/10.3406/bspf.1933.6975>.
- Elliott, M., Hemingway, K.L., Marshall, S., Duhamel, S., 2007. Data Quality Analysis and Interpretation, in : *Fishes in Estuaries*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 510–554. <https://doi.org/10.1002/9780470995228.ch9>.
- Elton, C.S., 1927. The nature and origin of soil-polygons in Spitsbergen. *Quarterly Journal of the Geological Society* 83, 163-NP. <https://doi.org/10.1144/GSL.JGS.1927.083.01-05.07>.
- Embarek, R., Kara, M.H., Bahri-Sfar, L., Amara, R., 2019. Seasonal and spatial variations in the fish assemblage of shallow habitats within the Bizerte lagoon (Tunisia). *VIE ET MILIEU-LIFE AND ENVIRONMENT* 69, 35–46.
- Embarek R., Amara R., Kara M.H. 2017. Fish assemblage structure in shallow waters of the Mellah Lagoon (Algeria): Seasonal and spatial distribution patterns and relation to environmental parameters. *Acta Ichthyol. Piscat.* 47 (2): 133–144. <https://doi.org/10.3750/AIEP/02080>.
- Fairbridge, R.W., RW, F., 1980. The estuary: its definition and geodynamic cycle. Pas de doi

- Fisson, C., Leboulenger, F., Lecarpentier, T., Moussard, S., Ranvier, G., 2014. L'estuaire de la Seine: état de santé et évolution. Fascicule Seine-Aval 3, 1–4.
- Francescangeli, F., Bouchet, V.M.P., Trentesaux, A., Armynot du Chatelet, E., 2017. Does elevation matter? Living foraminiferal distribution in a hyper tidal salt marsh (Canche Estuary, Northern France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 194, 192–204. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.06.023>.
- Franco, A., Franzoi, P., Malavasi, S., Riccato, F., Torricelli, P., Mainardi, D., 2006. Use of shallow water habitats by fish assemblages in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66, 67–83. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.07.020>.
- Franco, A., Franzoi, P., Torricelli, P., 2008. Structure and functioning of Mediterranean lagoon fish assemblages: A key for the identification of water body types. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79, 549–558. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.05.011>.
- Franco, A., Pérez-Ruzafa, A., Drouineau, H., Franzoi, P., Koutrakis, E.T., Lepage, M., Verdiell-Cubedo, D., Bouchoucha, M., López-Capel, A., Riccato, F., 2012. Assessment of fish assemblages in coastal lagoon habitats: Effect of sampling method. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 112, 115–125. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.08.015>.
- Fry, B., 2006. Using Stable Isotope Tracers, in: Fry, B. (Ed.), *Stable Isotope Ecology*. Springer, New York, NY, pp. 40–75. https://doi.org/10.1007/0-387-33745-8_3.
- Gauthier-Lièvre, L., 1931. Recherches sur la flore des eaux continentales de l'Afrique du Nord. Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord.
- Ghashghaie, J., Duranceau, M., Badeck, F.-W., Cornic, G., Adeline, M.-T., Deleens, E., 2001. $\delta^{13}\text{C}$ of CO_2 respired in the dark in relation to $\delta^{13}\text{C}$ of leaf metabolites: comparison between *Nicotiana glauca* and *Helianthus annuus* under drought. *Plant, Cell & Environment* 24, 505–515. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00699.x>.
- Gibson, R.N., 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Netherlands Journal of Sea Research* 32, 191–206. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(94\)90040-X](https://doi.org/10.1016/0077-7579(94)90040-X).
- Golani, D., 2000. First record of the bluespotted cornetfish from the Mediterranean Sea. *Journal of Fish Biology* 56, 1545–1547. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02163.x>.
- Griffiths, J.R., Kadin, M., Nascimento, F.J., Tamelander, T., Törnroos, A., Bonaglia, S., Bonsdorff, E., Brüchert, V., Gårdmark, A., Järnström, M., 2017. The importance of benthic–pelagic coupling for marine ecosystem functioning in a changing world. *Global change biology* 23, 2179–2196. <https://doi.org/10.1111/gcb.13642>
- Grimes, S., 1994. Contribution à la connaissance des populations de *Cardium glaucum* (Bruguière, 1789), *Loripes lacteus* (Linnaeus, 1758) et *Brachydonte marioni* (Locard, 1889) du lac Mellah (El Kala, Algérie) (PhD Thesis). Alger.
- Grosse, D.J., Scholz, P.M., Hirshfield, M.F., Meaburn, G.M., Fletcher, M., 1997. Fisheries and pollution: a conference overview. *Transactions of the American Fisheries Society* 126, 504–505.
- Guelorget, O., Frisoni, G.F., Ximenes, M.C., Perthuisot, J.P., 1989. Expressions biogéologiques du confinement dans une lagune méditerranéenne: le lac Melah (Algérie).

- Guézennec, L., Lafite, R., Dupont, J.-P., Meyer, R., Boust, D., 1999. Hydrodynamics of suspended particulate matter in the tidal freshwater zone of a macrotidal estuary (the Seine estuary, France). *Estuaries* 22, 717–727. <https://doi.org/10.2307/1353058>.
- Hayes, M.O., 1975. Morphology of sand accumulation in estuaries: an introduction to the symposium, in: *Geology and Engineering*. Elsevier, pp. 3–22. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-197502-9.50006-X>.
- Hering, D., Borja, A., Carstensen, J., Carvalho, L., Elliott, M., Feld, C.K., Heiskanen, A.-S., Johnson, R.K., Moe, J., Pont, D., 2010. The European Water Framework Directive at the age of 10: a critical review of the achievements with recommendations for the future. *Science of the total Environment* 408, 4007–4019. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2010.05.031>.
- Hlaili, A.S., Grami, B., Mabrouk, H.H., Gosselin, M., Hamel, D., 2007. Phytoplankton growth and microzooplankton grazing rates in a restricted Mediterranean lagoon (Bizerte Lagoon, Tunisia). *Marine Biology* 151, 767–783. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0522-y>
- Hlaili, A.S., Grami, B., Niquil, N., Gosselin, M., Hamel, D., Troussellier, M., Mabrouk, H.H., 2008. The planktonic food web of the Bizerte lagoon (south-western Mediterranean) during summer: I. Spatial distribution under different anthropogenic pressures. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78, 61–77. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.11.010>
- Hillebrand, H., Matthiessen, B., 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology letters* 12, 1405–1419. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01388.x>.
- Hoffman, J.C., Bronk, D.A., Olney, J.E., 2008. Organic matter sources supporting lower food web production in the tidal freshwater portion of the York River estuary, Virginia. *Estuaries and Coasts* 31, 898–911. <https://doi.org/10.1007/s12237-008-9073-4>.
- Hopkinson Jr, C.S., Hoffman, F.A., 1984. The estuary extended—A recipient-system study of estuarine outwelling in Georgia, in: *The Estuary as a Filter*. Elsevier, pp. 313–330. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-405070-9.50020-7>.
- Hume, T.M., Snelder, T., Weatherhead, M., Liefting, R., 2007. A controlling factor approach to estuary classification. *Ocean & coastal management* 50, 905–929. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2007.05.009>.
- Jaafour, S., 2015. Étude de la diversité et des assemblages ichthyologiques des petits fonds de la lagune de Nador (Marchica-Maroc). Application de l'otolithométrie pour l'étude de la dynamique des populations.
- Jarman, S.N., Gales, N.J., Tierney, M., Gill, P.C., Elliott, N.G., 2002. A DNA-based method for identification of krill species and its application to analysing the diet of marine vertebrate predators. *Molecular Ecology* 11, 2679–2690. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01641.x>.
- Jennings, S., Dinmore, T.A., Duplisea, D.E., Warr, K.J., Lancaster, J.E., 2001. Trawling disturbance can modify benthic production processes. *Journal of Animal ecology* 70, 459–475. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2001.00504.x>.
- Kostecki, C., Le Loc'h, F., Roussel, J.M., Desroy, N., Huteau, D., Riera, P., Le Bris, H., Le Pape, O., 2010. Dynamics of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river

- flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Sea Research* 64, 54–60. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.07.006>.
- Koutrakis, E.T., Sinis, A.I., 1994. Growth analysis of grey mullets (Pisces, Mugilidae) as related to age and site. *Israel Journal of Zoology* 40, 37–53.
- Koutrakis, E.T., Tsikliras, A.C., Sinis, A.I., 2005. Temporal variability of the ichthyofauna in a Northern Aegean coastal lagoon (Greece). Influence of environmental factors. *Hydrobiologia* 543, 245–257. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-7891-3>.
- La Jeunesse, I., Cirelli, C., Sellami, H., Aubin, D., Deidda, R., Baghdadi, N., 2015. Is the governance of the Thau coastal lagoon ready to face climate change impacts? *Ocean & Coastal Management* 118, 234–246. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2015.05.014>.
- Larkin, P.A., 1996. Concepts and issues in marine ecosystem management. *Reviews in fish biology and fisheries* 6, 139–164. <https://doi.org/10.1007/BF00182341>.
- Laugier, T., Rigollet, V., de Casabianca, M.-L., 1999. Seasonal dynamics in mixed eelgrass beds, *Zostera marina* L. and *Z. noltii* Hornem., in a Mediterranean coastal lagoon (Thau lagoon, France). *Aquatic Botany* 63, 51–69. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(98\)00105-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(98)00105-3).
- Layman, C.A., Araujo, M.S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C.M., Harrison, E., Jud, Z.R., Matich, P., Rosenblatt, A.E., Vaudo, J.J., Yeager, L.A., 2012. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological reviews* 87, 545–562. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x>
- Leonardos, I., Sinis, A., 2000. Age, growth and mortality of *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Pisces: Atherinidae) in the Mesolongi and Etolikon lagoons (W. Greece). *Fisheries research* 45, 81–91. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(99\)00097-1](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00097-1).
- Leonardos, I., Sinis, A., 1999. Population age and sex structure of *Aphanius fasciatus* Nardo, 1827 (Pisces: Cyprinodontidae) in the Mesolongi and Etolikon lagoons (W. Greece). *Fisheries research* 40, 227–235. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(98\)00231-8](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(98)00231-8).
- Lévêque, C., 2006. Les poissons des eaux continentales africaines: diversité, écologie, utilisation par l'homme. IRD éditions.
- Libralato, S., Solidoro, C., 2009. Bridging biogeochemical and food web models for an End-to-End representation of marine ecosystem dynamics: The Venice lagoon case study. *Ecological Modelling* 220, 2960–2971. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.08.017>.
- Lindeman, R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399–417. <https://doi.org/10.2307/1930126>.
- Lobry, J., David, V., Pasquaud, S., Lepage, M., Sautour, B., Rochard, E., 2008. Diversity and stability of an estuarine trophic network. *Marine Ecology Progress Series* 358, 13–25. <https://doi.org/10.3354/meps07294>.
- Louisy, P., 2015. Guide d'identification des poissons marins: Europe et Méditerranée. Ulmer.
- Manzo, C., Fabbrocini, A., Roselli, L., D'Adamo, R., 2016. Characterization of the fish assemblage in a Mediterranean coastal lagoon: Lesina Lagoon (central Adriatic Sea). *Regional Studies in Marine Science* 8, 192–200. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2016.04.003>.

- Mathe, S., Rey-Valette, H., Pages, S., 2006. Occurrence et évaluation économique d'une fermeture de l'étang de Thau pour cause bactériologique, in: Séminaire de Restitution Finale Du Projet de Recherche Européen DITTY:(Development of an Information Technology Tool for the Management of European Southern Lagoons). pp. 73-p
- McLusky, D.S., Elliott, M., 2004. *The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats and Management*. OUP Oxford.
- Magni P., Draredja B., Melouah K. & Como S., 2015. Patterns of seasonal variation in lagoonal macrozoobenthic assemblages (Mellah lagoon, Algeria). *Marine Environmental Research*, 109: 168-176. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marenvres.2015.07.005>
- Mouny, P., Dauvin, J.-C., 2002. Environmental control of mesozooplankton community structure in the Seine estuary (English Channel). *Oceanologica Acta* 25, 13–22. [https://doi.org/10.1016/S0399-1784\(01\)01177-X](https://doi.org/10.1016/S0399-1784(01)01177-X).
- Nash, R.D., Geffen, A.J., Burrows, M.T., Gibson, R.N., 2007. Dynamics of shallow-water juvenile flatfish nursery grounds: application of the self-thinning rule. *Marine Ecology Progress Series* 344, 231–244. <https://doi.org/10.3354/meps06933>.
- Nikolsky, G.V., Birkett, L., 1963. *The ecology of fishes*. Academic press London. Pas de doi
- Nixon, S.W., 1981. Remineralization and nutrient cycling in coastal marine ecosystems, in: *Estuaries and Nutrients*. Springer, pp. 111–138. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-5826-1_6.
- Ould Mohamed Vall, M., 2004. Etude de la dynamique des systèmes d'exploitations et de l'écologie de la reproduction, de trois Mugilidés: < Mugil cephalus>(Linnaeus, 1758), < Liza aurata>(Perugia, 1892) et < Mugil capurrii>(Risso, 1810), analyse de leurs stratégies d'occupations des secteurs littoraux mauritaniens et de leurs possibilités d'aménagement. (Master's Thesis). <http://hdl.handle.net/1834/1226>.
- Ounissi, M., 1991. Etude écologique des étangs saumâtres du bassin d'Arcachon remis en eau après un assec prolongé: processus de recolonisation biologique et confinement (PhD Thesis). Bordeaux 1.
- Ounissi, M., Haridi, A., Rétima, A., 2002. Variabilité du zooplancton de la lagune Mellah (Algérie) selon l'advection tidale en hiver et au printemps 1996-1997. *Journal de Recherche Océanographique* 27, 1–13.
- Owens, N.J.P., 1988. Natural Variations in ^{15}N in the Marine Environment, in: Blaxter, J.H.S., Southward, A.J. (Eds.), *Advances in Marine Biology*. Academic Press, pp. 389–451. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60077-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60077-2).
- Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in ecology & evolution* 14, 483–488. .
- Pérez-Ruzafa, A., Mompeán, M.C., Marcos, C., 2007. Hydrographic, geomorphologic and fish assemblage relationships in coastal lagoons, in: Viaroli, P., Lasserre, P., Campostrini, P. (Eds.), *Lagoons and Coastal Wetlands in the Global Change Context: Impacts and Management Issues, Developments in Hydrobiology*. Springer Netherlands, pp. 107–125. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6008-3_10

- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., 2012. Fisheries in coastal lagoons: An assumed but poorly researched aspect of the ecology and functioning of coastal lagoons. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 110, 15–31. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.05.025>.
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., Pérez-Ruzafa, I.M., Pérez-Marcos, M., 2011. Coastal lagoons: “transitional ecosystems” between transitional and coastal waters. *Journal of Coastal Conservation* 15, 369–392. <https://doi.org/10.1007/s11852-010-0095-2>.
- Pérez-Ruzafa, A., Mompeán, M.C., Marcos, C., 2007. Hydrographic, geomorphologic and fish assemblage relationships in coastal lagoons, in: Viaroli, P., Lasserre, P., Campostrini, P. (Eds.), Lagoons and Coastal Wetlands in the Global Change Context: Impacts and Management Issues, Developments in Hydrobiology. *Springer Netherlands*, pp. 107–125. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6008-3_10.
- Perthuisot, J.-P., 1975. La Sebkha el Melah de Zarzis: genèse et évolution d’un bassin salin paralique [Tunisie]: annexe: les gisements néolithiques des abords de la Sebkha el Melah. Laboratoire de géologie de l’Ecole normale supérieure.
- Perthuisot, J.-P., Guelorget, O., 1992. Morphologie, organisation hydrologique, hydro-chimie et sédimentologie des bassins paraliques. *Vie et Milieu/Life & Environment* 93–109.
- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 293–320. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453>.
- Phleger, F.B., 1969. Some general features of coastal lagoons. Mem. Sim. Intern. Lagunas Costeras. UNAM-UNESCO. México.
- Pierce, G.J., Boyle, P.R., Hastie, L.C., Santos, M.B., 1994. Diets of squid *Loligo forbesi* and *Loligo vulgaris* in the northeast Atlantic. *Fisheries research* 21, 149–163. [https://doi.org/10.1016/0165-7836\(94\)90101-5](https://doi.org/10.1016/0165-7836(94)90101-5).
- Polis, G.A., Sears, A.L., Huxel, G.R., Strong, D.R., Maron, J., 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in ecology & evolution* 15, 473–475. Pas de doi
- Polovina, J.J., 1984. An overview of the ECOPATH model. *Fishbyte* 2, 5–7.
- Power, M.E., Dietrich, W.E., Finlay, J.C., 1996. Dams and downstream aquatic biodiversity: potential food web consequences of hydrologic and geomorphic change. *Environmental management* 20, 887–895.
- Quignard, J.P., Man Wai, R., Vianet, R., 1984. The fishes of Mauguio lagoon (Herauld, France). Inventory, population structure size polymorphism and growth. *Vie et Milieu (France)*.
- Refes, W., 1994. Contribution à la connaissance de la population de *ruditapes decussatus* (Linnaeus, 1758) du Lac Mellah (El kala, Algérie): Ecologie, reproduction, dynamique de la population et exploitation (PhD Thesis). Ecole nationale supérieure des sciences de la mer et de l’aménagement du littoral.
- Rijnsdorp, A.D., Van Beek, F.A., Flatman, S., Millner, R.M., Riley, J.D., Giret, M., De Clerck, R., 1992. Recruitment of sole stocks, *Solea solea* (L.), in the Northeast Atlantic. *Netherlands Journal of Sea Research* 29, 173–192. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(92\)90018-A](https://doi.org/10.1016/0077-7579(92)90018-A).

- Rima, E., 2017. Fish assemblage structure in shallow waters of the Mellah Lagoon (Algeria): Seasonal and spatial distribution patterns and relation to environmental parameters. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 47, 133–144. <https://doi.org/10.3750/AIEP/02080>
- Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Mackinson, S., Riou, P., Le Pape, O., 2010. Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: Application to Solea solea in the Eastern Channel (Western Europe). *Journal Of Sea Research* 64, 34–44. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.08.003>.
- Rybarczyk, H., Elkaim, B., Ochs, L., Loquet, N., 2003. Analysis of the trophic network of a macrotidal ecosystem: the Bay of Somme (Eastern Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58, 405–421. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00294-9](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00294-9).
- Safi, G., Giebels, D., Arroyo, N.L., Heymans, J.J., Preciado, I., Raoux, A., Schückel, U., Tecchio, S., de Jonge, V.N., Niquil, N., 2019. Vitamine ENA: a framework for the development of ecosystem-based indicators for decision makers. *Ocean & Coastal Management* 174, 116–130. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.03.005>.
- Sahraoui, I., Hlaili, A.S., Mabrouk, H.H., Leger, C., Bates, S.S., 2009. Blooms of the diatom genus Pseudo-nitzschia H. Peragallo in Bizerte lagoon (Tunisia, SW Mediterranean). *Diatom Research* 24, 175–190. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2009.9705789>.
- Santic, M., Pallaoro, A., Jardas, I., 2007. The diet of peacock blenny, *Salarias pavo* (Blenniidae), in the eastern Adriatic Sea. *Cybium (Paris)* 31, 51–57.
- Schückel, U., Kröncke, I., Baird, D., 2015. Linking long-term changes in trophic structure and function of an intertidal macrobenthic system to eutrophication and climate change using ecological network analysis. *Marine Ecology Progress Series* 536, 25–38. <https://doi.org/10.3354/meps11756>.
- Schwartz, M.L., 1971. The multiple causality of barrier islands. *The Journal of Geology* 79, 91–94
- Sellami, R., Chaouachi, B., Hassine, O.K.B., 2010. Impacts anthropiques et climatiques sur la diversité ichthyologique d'une lagune méditerranéenne (Ichkeul, Tunisie). *Cybium* 34, 5–10.
- Selleslagh, J., Amara, R., 2015. Are Estuarine Fish Opportunistic Feeders? The Case of a Low Anthropized Nursery Ground (the Canche Estuary, France). *Estuaries and Coasts* 38, 252–267. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9787-4>.
- Selleslagh, J., Amara, R., 2008a. Environmental factors structuring fish composition and assemblages in a small macrotidal estuary (eastern English Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79, 507–517. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.05.006>.
- Selleslagh, J., Amara, R., 2008b. Inter-season and interannual variations in fish and macrocrustacean community structure on an eastern English Channel sandy beach: Influence of environmental factors. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 77, 721–730. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.11.004>.
- Selleslagh, J., Amara, R., Laffargue, P., Lesourd, S., Lepage, M., Girardin, M., 2009. Fish composition and assemblage structure in three Eastern English Channel macrotidal estuaries: A comparison with other French estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81, 149–159. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.10.008>.
- Selleslagh, J., Lobry, J., Amara, R., Brylinski, J.-M., Boët, P., 2012a. Trophic functioning of coastal ecosystems along an anthropogenic pressure gradient: A French case study with emphasis on a small and low impacted estuary. *Coastal and Shelf Science*, 112, 73–85. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.08.004>.

- Semroud, R., 1983. Contribution à l'étude écologique des milieux saumâtres méditerranéens: le lac Mellah (El-Kala, Algérie) (PhD Thesis). Thèse 3ème cycle, USTHB (Alger).
- Seurat, L.G., 1940. La répartition actuelle et passée des organismes de la zone néritique de la Méditerranée Nord-africaine (Algérie–Tunisie). *Mém. Soc. Biogéogr* 7, 139–179.
- Sooria, P.M., Jyothibabu, R., Anjusha, A., Vineetha, G., Vinita, J., Lallu, K.R., Paul, M., Jagadeesan, L., 2015. Plankton food web and its seasonal dynamics in a large monsoonal estuary (Cochin backwaters, India)-significance of mesohaline region. *Environmental monitoring and assessment* 187, 1–22. <https://doi.org/10.1007/s10661-018-7039-y>.
- Tableau, A., Le Bris, H., Saulnier, E., Le Pape, O., Amour, A.B., 2019. Novel approach for testing the food limitation hypothesis in estuarine and coastal fish nurseries. *Marine Ecology Progress Series* 629, 117–131. <https://doi.org/10.3354/meps13090>.
- Tecchio, S., Chaalali, A., Raoux, A., Rius, A.T., Lequesne, J., Girardin, V., Lassalle, G., Cachera, M., Riou, P., Lobry, J., 2016. Evaluating ecosystem-level anthropogenic impacts in a stressed transitional environment: The case of the Seine estuary. *Ecological Indicators* 61, 833–845. <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0282-9>.
- Tecchio, S., Rius, A.T., Dauvin, J.-C., Lobry, J., Lassalle, G., Morin, J., Bacq, N., Cachera, M., Chaalali, A., Villanueva, M.C., Niquil, N., 2015. The mosaic of habitats of the Seine estuary: Insights from food-web modelling and network analysis. *Ecological Modelling* 312, 91–101. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.05.026>.
- Thomson, J.M., 1966. The grey mullets. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 4, 301–335.
- Trites, A.W., 2003. Food webs in the ocean: who eats whom and how much. Responsible fisheries in the marine ecosystem 125–141.
- Tumbiolo, M.L., Downing, J.A., 1994. An empirical model for the prediction of secondary production in marine benthic invertebrate populations. *Marine Ecology Progress Series* 165–174. <https://www.jstor.org/stable/2484968>.
- Ulanowicz, R.E., 2004. Quantitative methods for ecological network analysis. *Computational Biology and Chemistry* 28, 321–339. <https://doi.org/10.1016/j.compbiolchem.2004.09.001>.
- Verlaque, M., 2001. Checklist of the macroalgae of Thau Lagoon (Hérault, France), a hot spot of marine species introduction in Europe. *Oceanologica acta* 24, 29–49. [https://doi.org/10.1016/S0399-1784\(00\)01127-0](https://doi.org/10.1016/S0399-1784(00)01127-0).