



N° ordre : 2010-33
N° Série : H_81

THESE / AGROCAMPUS OUEST

Sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour obtenir le diplôme de :

**DOCTEUR DE L'INSTITUT SUPERIEUR DES SCIENCES AGRONOMIQUES,
AGRO-ALIMENTAIRES, HORTICOLES ET DU PAYSAGE**

Spécialité : Halieutique

Ecole Doctorale : Vie-Agro-Santé

présentée par :

Caroline KOSTECKI

Dynamique trophique, habitat benthique et fonction de nourricerie des milieux côtiers et estuariens

Soutenue le 14 décembre 2010 devant la commission d'examen formée par :

Mireille HARMELIN-VIVIEN, Directeur de Recherche, CNRS, Marseille
Philippe KOUBBI, Professeur, UPMC, Villefranche-sur-mer
Henrique CABRAL, Professeur, Université de Lisbonne
Patrick LE MAO, Chercheur, IFREMER, Dinard
Frédéric MENARD, Directeur de Recherche, IRD, Sète
Olivier LE PAPE, Professeur, Agrocampus Ouest, Rennes
Nicolas DESROY, Chercheur, IFREMER, Dinard

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur
Directeur
Co-encadrant

Avant-propos

Cette thèse de doctorat a été réalisée à Agrocampus Ouest (école doctorale VAS), au sein du Laboratoire d'Ecologie Halieutique, UMR 985 INRA-Agrocampus Ouest). Elle a été financée par le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche par le biais d'une allocation de recherche.

Les travaux de recherches présentés dans ce manuscrit ont reçu le soutien financier du programme national EC2CO « NOurriceries Côtières et EStuariennes ».

Remerciements

Mes remerciements s'adressent en premier lieu aux membres du jury qui ont accepté d'évaluer ce travail : Mireille Harmelin-Vivien, Philippe Koubbi, Henrique Cabral, Patrick Le Mao et Frédéric Ménard.

Je souhaite ensuite remercier les deux personnes qui ont dirigé cette thèse durant trois ans, Olivier Le Pape et Nicolas Desroy. Je vous remercie pour votre encadrement scientifique, votre disponibilité et votre dynamisme qui transparait au quotidien : vélo le matin, course le midi, réunion d'équipe l'après-midi et relecture de travaux en soirée, avec vous, un labo n'a pas le temps de s'assoupir ! Par ailleurs, vos compétences complémentaires m'ont toujours permis d'avancer : de l'échantillonnage à la détermination spécifique des individus jusqu'aux analyses de données, le co-encadrement a porté ses fruits.

Ce travail n'est pas uniquement l'aboutissement de trois années de (dur) labeur, mais plutôt la fin d'un parcours initiatique débuté il y a près de huit ans. Cette période fut très riche en apprentissages mais également en rencontres et je souhaite remercier tous ceux qui m'ont aidée.

Cette histoire a débuté par un stage au CRMM avec Olivier Van Canneyt. Merci merci merci de m'avoir donné ma chance alors que je venais juste de finir ma deuxième année de DEUG, autant dire que je ne savais pas faire grand-chose ! Ce fut l'occasion de découvrir un laboratoire de recherche, de rencontrer des personnes extraordinaires (un hommage à Gérard parti trop tôt) et surtout de me donner envie de continuer !!!! Ensuite, il y a eu Vincent Ridoux et cette fameuse présentation en public à Nice. J'étais morte de trouille mais votre gentillesse et votre soutien m'ont aidée à aller jusqu'au bout ! Merci à toute l'équipe et en particulier à Willy, Jérôme et Florence.

Mon stage de Master 2 m'a ensuite permis de travailler avec Grégory Beaugrand auprès de qui j'ai beaucoup appris. Ton enthousiasme était vraiment très stimulant et je te remercie chaleureusement pour ça.

Le travail d'un doctorant ne serait rien sans toutes ces personnes qui font partie de son entourage et participent, de près ou de loin, à la bonne réalisation de ce travail.

Je remercie tous les membres du Laboratoire d'Ecologie Halieutique et tous ceux qui ont mis un peu de bonne humeur dans ce labo : Didier, Guy, Catherine, Sophie, Jérôme, Lucile, Laura-Mars, Marie, Loïc, Fabien, Thomas, Félix, Mathieu, Violaine, Modou, Hilaire, Sylvain, Antonin, Emilien, Melen, Marianne et Sylvie G. Merci Laura pour ton formidable accent québécois et ta fraîcheur. Merci Anne, ma première copine de bureau à Rennes (le bureau n'est plus le même depuis ton départ...). Merci Youen, mon irremplaçable partenaire au badminton. Merci Seb pour les coups de main en programmation. Je te souhaite bonne chance pour la fin de ta thèse (et surtout pour la fin de la période de rédaction, courage !). Merci Martine pour ton aide précieuse pendant la préparation des échantillons pour les analyses isotopiques. Reste toi-même et garde ta liberté tant enviée... Merci Etienne pour ton écoute attentive. Merci Richard pour tout (je garde un très bon souvenir de ta fameuse Caipirinha, il faudra que tu me donnes ta recette !). Merci Guy pour tes diaporamas plein d'humour qui détendent l'atmosphère. Et merci aussi de m'avoir fait goûter les crépidules ! Merci Hervé, le seul naturaliste de ce labo, pour toutes tes connaissances en taxonomie. Merci Lucille pour

ton soutien, ta sympathie, ta bonne humeur et ton amitié. J'espère te revoir très bientôt (à ma soutenance peut-être).

Je souhaite également remercier mon amie, un peu extravagante mais fidèle, Catherine. Merci pour ces bons moments passés ensemble, nos fous rires, et merci pour ton soutien, ton écoute et tes sages conseils. Merci à toi et tiens bon, la roue tourne !

Merci à mon super collègue de bureau, Alexis avec qui j'ai passé de très bons moments. Merci pour ton soutien infailible et ton aide précieuse pendant la période de rédaction. Nos petites séances quotidiennes de dégustation de chocolat vont me manquer... Je te souhaite bonne chance pour la fin de ta thèse et si jamais tu as besoin de conseils ou de soutien, je serai là !

Je tiens également à remercier les 3 stagiaires qui ont participé à cette grande aventure et sans qui ce travail n'existerait pas : Raphaël, Julien et Gaëlle. Votre participation a certes été précieuse mais cette collaboration a également été pleine d'apprentissages, pour vous comme pour moi, et très riche humainement.

J'en profite également pour remercier Pascal Riera pour ses bons conseils.

Mille mercis aux copains de l'INRA, en particuliers Dominique (prends bien soin de la lampe cobra) et Jean-Marc dont le perfectionnisme est bien utile !

Merci à tous les collègues du CRESCO pour votre sympathie et bonne humeur communicative !

J'adresse un grand merci également à tous ceux qui ont participé aux campagnes d'échantillonnage, en particulier Julien, Alex, Jézabel, Laurent et Christophe.

Je remercie chaleureusement Elodie et Thomas pour ces bons moments passés à Dinard, merci pour votre générosité et votre amitié. Bonne chance à tous les deux pour votre vie de chercheur !

J'adresse un grand merci aux copains de l'Ifremer et en particulier à Jacques, Pierre, Yves, Pascal et Anik (c'était un vrai plaisir de travailler avec toi).

Merci aussi à Dominique, Ludo, Sonia et Alexis pour le coup de main final lors de l'impression du manuscrit, merci pour votre sang-froid et vos conseils d'experts !

Merci à Timothée et Julie, c'était vraiment bien de pouvoir m'arrêter chez vous en rentrant à la maison et souffler un peu. Et merci pour le Polaroid !

Je remercie aussi mes amis du lycée qui m'offraient une bonne bouffée d'air frais lors de mes (trop courts) séjours en région parisienne : Alice (j'espère que je verrai bientôt ta petite Lucie), Anaïs, Delphine, Mathieu, Jean, Laurent et Matthias.

Je remercie également tous mes collègues du cours de salsa et bien sûr, Maria, notre formidable prof ! Mille fois merci pour les mercredi soirs passés en votre compagnie à danser sur des rythmes endiablés !

Je remercie aussi chaleureusement ma famille, ma Maman qui est toujours là pour me reconforter, même au milieu de la nuit, mon Papa et Danièle avec qui j'ai passé de bons moments de détente dans les Landes et ma petite sœur chérie avec qui je partage tout. Merci aussi à Zoé pour les moments plein de douceur et de tendresse.

Enfin, merci à Julien, sans qui je ne serais jamais arrivée là. Merci pour ta confiance, ton soutien, ta disponibilité et ta présence malgré les kilomètres qui nous séparaient bien trop souvent. Merci pour ton enthousiasme indéfectible envers mon travail, ton goût pour les bonnes choses et les choses bien faites et cette incroyable passion pour ce métier qui t'anime ! A nous les voyages, il nous reste de nombreux pays à découvrir ensemble et j'ai vraiment hâte que cette nouvelle vie commence !

Table des matières

| | |
|--|---------------|
| I. INTRODUCTION GENERALE | 1 |
| <i>I.1. Les zones côtières et estuariennes</i> | <i>1</i> |
| I.1.1 Les nourriceries : concept écologique | 1 |
| I.1.2. Enjeux et menaces..... | 3 |
| I.1.3. Identification et fonctionnement trophique des nourriceries..... | 4 |
| <i>I.2. Objectifs initiaux de la thèse.....</i> | <i>5</i> |
| <i>I.3. Contexte de l'étude</i> | <i>6</i> |
| I.3.1. Présentation des sites d'étude | 6 |
| I.3.2. Cycle de vie des poissons plats : exemple de la sole commune | 11 |
| <i>I.4. Démarche de la thèse : décrire les relations entre la dynamique des nourriceries côtières et estuariennes et celle des peuplements benthiques</i> | <i>13</i> |
| II. Réseaux trophiques des juvéniles¹⁵ de poissons plats dans les nourriceries..... | 15 |
| <i>II.1 Dynamiques trophiques dans une nourricerie estuarienne : relations spatio-temporelles entre le débit fluvial et le réseau trophique des juvéniles de sole commune Solea solea révélées par analyses isotopiques.....</i> | <i>19</i> |
| Résumé détaillé | 19 |
| Abstract..... | 20 |
| II.1.1. Introduction..... | 21 |
| II.1.2. Materials and methods..... | 23 |
| II.1.3. Results..... | 28 |
| II.1.4. Discussion..... | 32 |
| Acknowledgements | 35 |
| <i>II.2 : Ecologie trophique des juvéniles de poissons plats dans une nourricerie côtière : distinguer l'influence de la production primaire des apports de matière organique terrigène</i> | <i>37</i> |
| Résumé détaillé | 37 |
| Abstract..... | 38 |
| II.2.1. Introduction..... | 39 |
| II.2.2. Materials and methods..... | 40 |
| II.2.3. Results..... | 46 |
| II.2.4. Discussion..... | 52 |
| Acknowledgments | 55 |
| <i>II.3 : Sources trophiques au sein des nourriceries côtières et estuariennes.....</i> | <i>57</i> |
| II.3.1. Discrimination isotopique des sources..... | 57 |
| II.3.2. Variabilité temporelle..... | 58 |
| II.3.3. Variabilité spatiale intra-site..... | 59 |
| II.3.4. Variabilité spatiale inter-site..... | 62 |
| II.3.5. Conclusion | 63 |

| | |
|--|------------|
| III. Caractérisation de l'habitat benthique des juvéniles de poissons plats..... | 65 |
| <i>III.1 : Relations spatiales entre les populations d'invertébrés benthiques et les juvéniles de poissons plats au sein des nourriceries côtières et estuariennes</i> | <i>69</i> |
| III.1.1. Introduction..... | 69 |
| III.1.2. Matériel et méthodes..... | 70 |
| III.1.3. Résultats | 77 |
| III.1.4. Discussion | 92 |
| III.1.5. Conclusion..... | 98 |
| <i>III.2 : Diminution de l'habitat des poissons plats, une conséquence de la prolifération d'un mollusque invasif.....</i> | <i>99</i> |
| Résumé détaillé | 99 |
| Abstract..... | 100 |
| III.2.1. Introduction..... | 101 |
| III.2.2. Material and methods | 103 |
| III.2.3. Results | 108 |
| III.2.4. Discussion | 111 |
| Acknowledgments | 114 |
| <i>III.3. Conclusions et perspectives</i> | <i>116</i> |
| III.3.1. Faible concomitance entre la distribution spatiale des juvéniles de sole et celle des invertébrés benthiques..... | 116 |
| III.3.2. Perspectives : analyse des processus écologiques..... | 117 |
| IV. CONCLUSION GENERALE | 118 |
| <i>IV.1. Objectifs de la thèse.....</i> | <i>120</i> |
| <i>IV.2. Principaux résultats.....</i> | <i>121</i> |
| IV.2.1. Sources de matière organique dans les nourriceries côtières et estuariennes | 121 |
| IV.2.2. Fonctionnement trophique des nourriceries côtières et estuariennes | 124 |
| IV.2.3. Complexité du lien avec les invertébrés benthiques | 128 |
| <i>IV.3. Perspectives de recherche</i> | <i>129</i> |
| IV.3.1 Identification précise de l'origine et de l'importance des sources de matière organique..... | 129 |
| IV.3.2. Détermination du rôle joué par les invertébrés benthiques dans les nourriceries côtières et estuariennes..... | 130 |
| Références bibliographiques | 133 |
| Liste des figures..... | 150 |
| Liste des tableaux | 154 |
| ANNEXES..... | 155 |

I. INTRODUCTION GENERALE

I.1. Les zones côtières et estuariennes

Les zones côtières et estuariennes constituent les écosystèmes les plus productifs de la planète (Costanza *et al.*, 1997). La production primaire, à la base des réseaux trophiques, est considérable dans ces zones côtières et estuariennes et provient de multiples sources. En zone tempérée, la production primaire diffère selon les étages bathymétriques (le phytoplancton en pleine eau, le microphytobenthos et les macrophytes au fond) et est complétée par les végétaux supérieurs présents dans les marais salés et les zones humides adjacentes. En plus de la production primaire locale, les écosystèmes côtiers et estuariens bénéficient de l'importation massive de matière organique terrigène (Sandberg *et al.*, 2004), ce qui leur permet notamment d'assurer une forte production secondaire. Ces écosystèmes sont extrêmement riches d'un point de vue biologique et jouent un rôle primordial pour de nombreuses espèces. Ainsi, les estuaires, les vasières intertidales et les marais salés servent de zone d'alimentation et d'hivernage pour de nombreuses espèces d'oiseaux (Le Dréan-Quénech Du *et al.*, 1995). Ces zones constituent également des nurseries pour les juvéniles de poissons. De nombreuses espèces marines de poissons et d'invertébrés passent en effet au cours de leur cycle biologique, pendant la période juvénile, par les habitats restreints et instables que sont ces aires de nurseries côtières et estuariennes (Miller *et al.*, 1984 ; Beck *et al.*, 2001) avant de coloniser le plateau continental à l'âge adulte (Dorel *et al.*, 1991).

I.1.1 Les nurseries : concept écologique

Le concept de nursery provient de l'étude de certains invertébrés et poissons dont le cycle de vie est complexe, avec des larves se déplaçant dans les eaux côtières, se métamorphosant, grandissant puis migrant à nouveau pour atteindre les habitats des adultes (Beck *et al.*, 2001). Dans cette première approche, tout l'estuaire était considéré comme une nursery puis, seulement les zones où les densités en juvéniles étaient supérieures à celles observées dans les zones adjacentes. Comme le résume la **Figure 1**, les quatre paramètres nécessaires à prendre en considération dans l'étude des nurseries sont : la croissance, la survie, la densité des juvéniles et bien sûr la contribution au stock d'adultes (Beck *et al.*, 2001). En comparaison aux autres habitats, ces quatre paramètres sont supérieurs dans la nursery. Ces habitats abritent une très forte population de juvéniles et sont souvent distincts de l'aire de répartition des adultes, plus étendue.

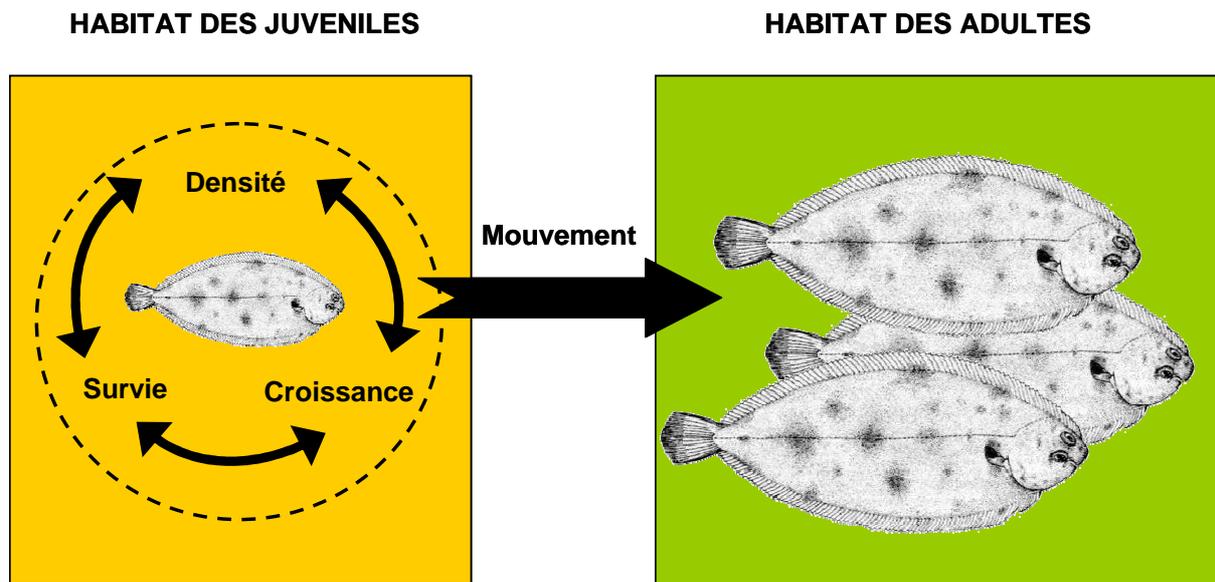


Figure 1: Représentation schématique des facteurs déterminants dans les nurseries (d'après Beck *et al.*, 2001)

Ce concept écologique de nurserie, largement accepté par les scientifiques, les gestionnaires et le grand public, sert de justification à la protection et à la conservation de ces zones côtières et estuariennes. Cependant, alors que beaucoup d'études sont réalisées sur les larves (déterminisme du recrutement, relation à la biomasse féconde et aux conditions environnementales ; Houde, 2008) ou sur les adultes (effet de la pêche), peu d'investigations sont menées sur l'effet de la survie des juvéniles sur les populations marines. Or, ces écosystèmes sont essentiels pour la croissance des jeunes poissons qui y restent concentrés durant leurs premières années de vie (Riley *et al.*, 1981 ; Miller *et al.*, 1984 ; Dorel *et al.*, 1991 ; Gibson, 1997). Le caractère déterminant de la phase de croissance de ces juvéniles sur les nurseries côtières et estuariennes permet d'expliquer que l'altération et/ou la destruction de ces habitats halieutiques essentiels, limités et fragiles, sont l'une des principales causes de diminution ou d'extinction des espèces marines du plateau continental. La réduction de la surface ou la diminution de la qualité de ces habitats côtiers affectent en effet la croissance et la mortalité des juvéniles, la taille de ces populations, et, par voie de conséquence, l'exploitation de ces ressources (Hall, 1998 ; Peterson *et al.*, 2000).

I.1.2. Enjeux et menaces

Avec 60% de la population mondiale localisée à moins de 60 km du rivage (Clark, 1992 ; Post et Lundin, 1996), les écosystèmes côtiers sont les environnements marins les plus impactés par les activités anthropiques. Ils sont le plus souvent le lieu de conflits d'usages et d'intérêts où s'exprime la dualité du développement économique et du maintien d'entités biologiquement productives. Il est donc primordial d'analyser, parmi les conséquences de ces perturbations, celles affectant les fonctions de nourriceries et le renouvellement des ressources marines.

Les menaces majeures pesant sur les ressources marines, du fait de pressions anthropiques sur les écosystèmes côtiers, sont (d'après Beck *et al.*, 2001) :

- la perte d'habitat causée notamment par le développement des zones côtières (activités portuaires, dragage, endiguement, poldérisation, extraction des granulats),
- l'altération de l'habitat (fragmentation),
- l'altération de la qualité des afflux d'eau douce (pollution par les fertilisants, eaux usées),
- l'accentuation de la turbidité (charge en matière en suspension),
- l'eutrophisation (entraînant des conditions d'hypoxie et l'augmentation des proliférations algales),
- l'introduction d'espèces allochtones,
- la surpêche et les prises accidentelles (entraînant une diminution de la population et une altération de la structure de la communauté),
- l'effet du chalutage et de tous les engins de pêche et d'extraction impactant les fonds (destruction d'habitats, de structures biogènes et altération de la chaîne alimentaire).

La réduction de la surface ou la diminution de la qualité des habitats côtiers affectent la croissance et la survie des juvéniles et, par conséquent, le recrutement et la taille de ces populations (Gibson, 1994 ; Fonds *et al.*, 1995 ; Rochette *et al.*, 2010). Il est donc nécessaire dans un premier temps d'identifier ces zones de nourriceries et d'en comprendre le fonctionnement afin de protéger leur fonctionnalité, voire de les restaurer (Elliott *et al.*, 2007).

I.1.3. Identification et fonctionnement trophique des nourriceries

Le Pape *et al.* (2003b) ont identifié et cartographié les nourriceries côtières et estuariennes de sole commune (*Solea solea*, L. 1758) en mettant en relation la répartition spatiale des juvéniles avec des paramètres physiques du milieu tels que la bathymétrie, la couverture sédimentaire et les panaches fluviaux. Ils ont ainsi pu démontrer que les nourriceries sont localisées dans des zones côtières et estuariennes, de faible profondeur et de substrat meuble (Rogers, 1992). Cependant, les caractéristiques physiques du milieu ne sont pas les seules qui attirent les juvéniles. Le Pape *et al.* (2007a) ont démontré que la description des nourriceries réalisée à partir de descripteurs physiques du milieu pouvait être considérablement améliorée en utilisant la macrofaune benthique collectée lors des missions de chalutage scientifique. Alors même que ce mode d'échantillonnage n'est pas adapté à l'estimation des biomasses et de la composition de cette macrofaune, cette approche a permis d'améliorer l'explication de la répartition des juvéniles de sole dans les nourriceries.

Pour comprendre la biologie et l'écologie des poissons en milieu naturel, il est indispensable de connaître leur alimentation et leur lien aux ressources trophiques. Dans une étude portant sur la sole puis sur d'autres poissons plats dans le panache du Rhône, Darnaude *et al.* (2004), puis Darnaude (2005), ont pu tracer, en utilisant des analyses isotopiques, le devenir de la matière organique d'origine terrigène dans la chaîne alimentaire au sein du panache du Rhône, depuis son assimilation par les polychètes dépositives jusqu'à son transfert aux juvéniles de poissons. Ces résultats confirment l'importance de l'enrichissement d'origine fluviale dans la chaîne trophique et démontrent la dépendance de ces juvéniles vis à vis des apports d'origine terrigène. Des travaux préliminaires couplant une estimation de la macrofaune benthique à la benne et avec des chalutages scientifiques ciblant les juvéniles de sole dans l'estuaire de la Vilaine (Nicolas *et al.*, 2007) confirment l'intérêt d'examiner ce lien.

I.2. Objectifs initiaux de la thèse

Même s'il est admis que les zones côtières et estuariennes jouent un rôle essentiel dans le renouvellement des ressources (disponibilité trophique et protection contre les prédateurs), la liaison entre la répartition spatiale des juvéniles et les peuplements benthiques, et notamment les communautés d'invertébrés, déjà suggérée dans la baie de Vilaine (Le Pape *et al.*, 2007a ; Nicolas *et al.*, 2007) et dans la baie du Mont-Saint-Michel (Laffaille *et al.*, 1998 ; Lefeuvre *et al.*, 1999) reste floue.

Le principal objectif de cette thèse est de décrire la dynamique et le fonctionnement des nourriceries de poissons plats à partir des relations trophiques, depuis les sources de matières organiques jusqu'aux juvéniles de poissons plats en passant par les peuplements d'invertébrés benthiques. Il s'agit donc d'analyser la fonctionnalité halieutique des secteurs côtiers et estuariens du littoral de Manche-Atlantique grâce à des études menées dans deux nourriceries : une située en baie du Mont-Saint-Michel et l'autre dans l'estuaire de Vilaine. Une analyse est conduite sur les différents niveaux du réseau trophique (sources de matière organique, invertébrés benthiques et juvéniles de poissons plats) collectés dans ces nourriceries afin de décrire le réseau trophique des juvéniles de poissons plats. Puis, en couplant deux sources de données (invertébrés benthiques et juvéniles de poissons plats), il s'agit de comprendre les raisons pour lesquelles les juvéniles se concentrent sur ces habitats limités et d'analyser les processus de cette dépendance.

Plus précisément, les objectifs sont :

- d'identifier, quantifier et analyser la dynamique spatio-temporelle des sources de matières organiques incorporées dans le réseau trophique benthique des juvéniles de poissons plats,
- d'étudier la dynamique spatio-temporelle de la distribution des juvéniles de poissons plats à partir d'un suivi de la macrofaune benthique et de l'ichtyofaune réalisé dans la baie du Mont-Saint-Michel et dans l'estuaire de la Vilaine,
- d'estimer l'importance des habitats benthiques particuliers liés à la présence d'espèces benthiques structurant l'environnement,
- et enfin, d'analyser la pertinence des indicateurs développés dans les réseaux de surveillance de la qualité du milieu littoral pour étudier la fonctionnalité halieutique de ces habitats et permettre leur identification et leur suivi.

I.3. Contexte de l'étude

Les deux types de nurseries de poissons plats étant les baies et les estuaires, il a été décidé de conduire des analyses sur l'estuaire de la Vilaine d'une part et la baie du Mont-Saint-Michel d'autre part, afin de disposer d'informations sur les deux types de systèmes. Après des analyses séparées, ces deux nurseries font l'objet d'une comparaison et les acquis sont mis en commun.

I.3.1. Présentation des sites d'étude

L'estuaire de la Vilaine

Description générale

La Vilaine, plus long fleuve de Bretagne avec un bassin versant de 10 800 km², se jette dans l'Océan Atlantique au nord-est du golfe de Gascogne (**Figure 2**). La baie de Vilaine est protégée de la mer par une barrière rocheuse et par les îles qui délimitent le Mor Braz. L'estuaire de la Vilaine débouche dans cette baie à son extrémité nord-est.

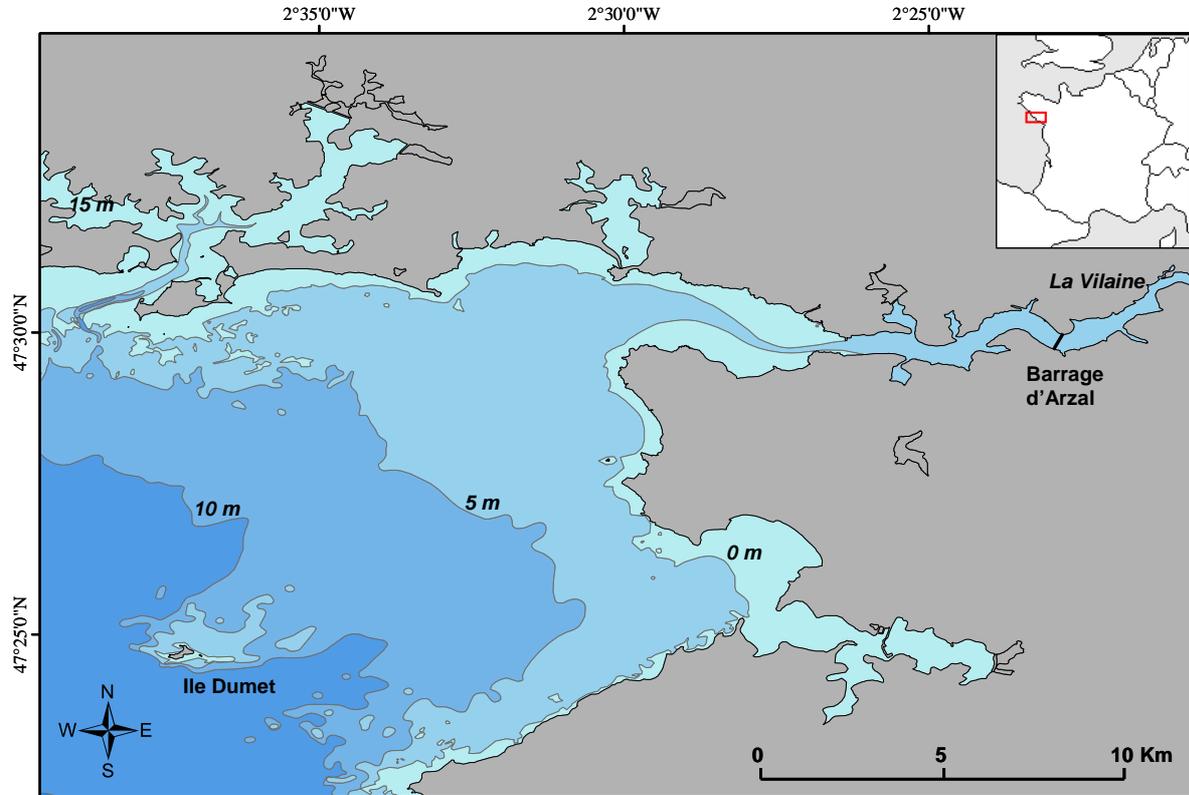


Figure 2: Situation géographique de l'estuaire de la Vilaine

Les fonds de la baie de Vilaine sont principalement caractérisés par des **sédiments vaseux** (Le Bris et Glémarec, 1996). Le **débit** moyen de la Vilaine est de $68 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ mais il varie de façon importante en fonction des précipitations, avec des fluctuations saisonnières et interannuelles considérables (Le Pape *et al.*, 2003c).

Production biologique

Dans l'embouchure de l'estuaire, le sédiment est essentiellement constitué de vase hébergeant un peuplement à *Nephtys hombergii*, *Nucula turgida* et *Macoma balthica*. Au-delà de cette zone dont la profondeur n'excède pas 5 m, les fonds sont plus hétérogènes, allant des substrats meubles fins aux sables grossiers et graviers ; les espèces dominantes y sont *Nucula turgida*, *Sternaspis scutata* et *Cerastoderma edule* (Le Bris et Glémarec, 1996 et H. Le Bris, données non publiées). Du fait de l'influence estuarienne (dessalure, bouchon vaseux et sous-saturation en oxygène), la diversité faunistique de l'embouchure est pauvre.

La baie de Vilaine constitue une zone de frayère et de nurricerie pour des espèces autochtones (*Crangon crangon*) et une voie de migration indispensable pour les poissons amphihalins. Ce site assure également la fonction de nurricerie pour des espèces marines à écophase estuarienne (Désaunay et Guérault, 2003). En effet, l'estuaire de la Vilaine abrite une importante nurricerie pour la sole commune dans le golfe de Gascogne (Koutsikopoulos *et al.*, 1989) qui est l'espèce la mieux représentée numériquement lors des campagnes scientifiques avec une dominance très marquée.

Perturbations anthropiques

Construit en 1970 en amont de l'estuaire, le **barrage** d'Arzal (**Figure 2**) bloque la marée qui remontait autrefois jusqu'à Redon. Cette barrière a entraîné d'importantes modifications hydrologiques, une augmentation de la salinité et l'envasement de la baie de Vilaine (Le Bris et Glémarec, 1996).

La baie du Mont-Saint-Michel

Description générale

La baie du Mont-Saint-Michel (BMSM), localisée sur les côtes françaises dans la Manche occidentale, est une **large baie macrotidale** (Billeaud *et al.*, 2007). Délimitée à l'ouest par la pointe de Grouin et à l'est par la pointe de Champeaux, elle forme un vaste bassin sédimentaire côtier d'une superficie de plus de 500 km² (**Figure 3**). Avec un marnage moyen de 10 m, atteignant néanmoins plus de 15 m lors de marées de vives-eaux d'équinoxe, la zone intertidale découverte à chaque marée avoisine 240 km² (Larsonneur, 1994). La BMSM possède ainsi l'une des plus importantes surfaces de marais salés d'Europe (40 km²) et 200 km² de vase (Lefeuvre *et al.*, 2000). Ces marais sont très développés à l'est de la baie ce qui permet l'export de matière organique particulaire et dissoute disponible pour la faune benthique (Thorin *et al.*, 2001), les débris de plantes halophytes étant incorporés dans le régime alimentaire de cette macrofaune (Créach *et al.*, 1997 ; Méziane *et al.*, 1997).

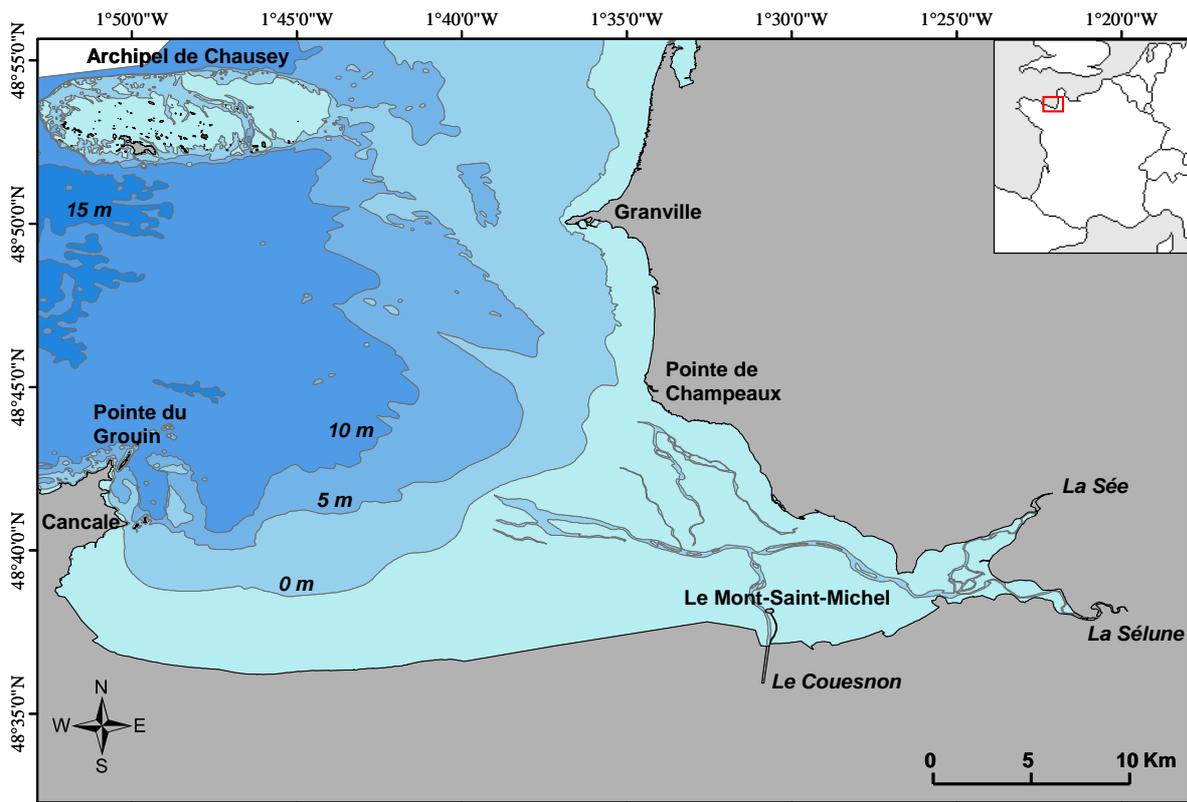


Figure 3: Situation géographique de la baie du Mont-Saint-Michel

Les trois **fleuves** principaux se déversant dans la baie sont le Couesnon, la Sée et la Sélune (à eux trois, ils représentent 86% des apports en eau douce dans la BMSM) mais, leurs débits sont faibles (respectivement 11, 5 et 9 m³ s⁻¹, Cugier *et al.*, 2010).

A l'ouest, les **courants** marins sont giratoires et pénètrent atténués dans la baie grâce à la protection offerte par la pointe du Grouin. Au contraire, à l'est de la baie, les courants sont orientés NO-SE et l'impact de la houle y est très important (Ehrhold *et al.*, 2003). Cette courantologie particulière confère à la baie une **répartition sédimentaire hétérogène** : deux gradients granulométriques décroissants peuvent être observés, du bas vers le haut de l'estran et d'est en ouest (Cayocca *et al.*, 2006). Les sédiments les plus fins, vase pure et sable fin envasé, recouvrent toute la partie supérieure de la zone intertidale. Les sables fins sont dominants dans la partie centrale et orientale de l'estran avec la présence de sables moyens dans les chenaux. Le bas de l'estran est quant à lui recouvert de sables moyens parfois entrecoupés par des bancs de sables grossiers. La faible profondeur moyenne (inférieure à 20 m) ainsi qu'une faible courantologie participent au comblement progressif de la baie dans sa partie estuarienne.

Production biologique

Cette baie a fait l'objet de nombreuses études récentes dans le cadre du Chantier du Programme National d'Environnement Côtier. La quasi-totalité des compartiments biologiques y ont été étudiés de façon à aboutir à une modélisation trophique de ce secteur pour en comprendre le fonctionnement.

Conséquence directe du fort hydrodynamisme émanant des puissants courants tidaux, il n'y a aucune stratification verticale et la colonne d'eau est homogène. La forte turbidité atténue la production phytoplanctonique en faveur d'une **production microphytobenthique** sur les vasières.

Les **assemblages macrobenthiques** de la baie sont bien connus et décrits dans les travaux de Retière (1979), Thorin *et al.* (2001) et Trigui (2009). La baie est dominée par les invertébrés filtreurs, tant dans la frange intertidale avec *Cerastoderma edule* et *Macoma balthica*, que dans la partie subtidale avec notamment *Abra alba* et *Glycymeris glycymeris*. En terme de densité totale et de recrutement, l'est de la baie est beaucoup plus riche que l'ouest (Thorin *et al.*, 2001). Les constructions biorécifales formées par l'hermelle *Sabellaria alveolata* façonnent l'estran de la baie, au centre et à l'est. La seconde espèce ingénieure habitant la baie est le polychète suspensivore *Lanice conchilega* dont les densités moyennes atteignent 1950 ind m⁻² (Godet *et al.*, 2008).

A l'échelle régionale, l'estran de la baie représente une des principales nourriceries des côtes de la Manche pour de nombreuses espèces de **poissons** comme le bar commun (*Dicentrarchus labrax*), le merlan (*Merlangius merlangius*), les raies (*Raja* spp.), les poissons plats (*Solea solea*, *Pleuronectes platessa* et dans une moindre mesure *Scophthalmus rhombus*) et les clupéidés (*Sardina pilchardus*, *Clupea harengus* et *Sprattus sprattus*) (Beillois *et al.*, 1979 ; Legendre, 1984 ; Feunteun et Laffaille, 1997 ; Laffaille *et al.*, 1999).

La baie du Mont-Saint-Michel a également une forte valeur ornithologique puisqu'elle constitue un site d'hivernage et de migration d'importance internationale pour les **oiseaux** (Le Drean Quenec'h Du *et al.*, 1995).

Perturbations anthropiques

Les **exploitations conchylicoles**, restreintes à la zone ouest de la baie, soutiennent une production annuelle de 10 000 t de moules *Mytilus edulis*, 5 000 t d'huîtres creuses *Crassostrea gigas* et 1 000 t d'huîtres plates *Ostrea edulis*. De plus, un gastéropode allochtone, *Crepidula fornicata*, est présent dans la BMSM depuis la fin des années 1970 et s'est massivement (150 mt)développé dans la partie ouest puis au centre de la BMSM (*cf* Chapitre III.2). Son introduction accidentelle provient de l'importation massive et peu contrôlée d'huîtres.

La **poldérisation** de la baie, débutée dans la partie sud-est au XIX^{ème} siècle, a permis de récupérer 3800 ha de marais salés mais cette action a également modifié la dynamique sédimentaire de la baie.

En conclusion :

Les deux sites retenus dans cette étude, l'estuaire de la Vilaine et la baie du Mont-Saint-Michel, sont complémentaires car ils présentent des caractéristiques physiques différentes. Ils sont également représentatifs des deux types de nourriceries occupées par les juvéniles de poissons plats (les estuaires et les baies), avec toutefois des différences dans les espèces dominantes. En effet, la sole commune domine dans l'estuaire de la Vilaine alors que la baie du Mont-Saint-Michel sert de nourricerie à plusieurs espèces de poissons plats, principalement la sole commune et la plie mais également le flet et la barbue.

activement du fait d'un comportement tidal, vers les zones côtières et estuariennes (Marchand, 1988 ; Koutsikopoulos *et al.*, 1989 ; Marchand et Masson, 1989 ; Koutsikopoulos, 1991 ; Marchand, 1991 ; Amara *et al.*, 1993, Amara, 1995 ; Grioche *et al.*, 2001) ;

- la métamorphose des larves en juvéniles : elle marque la fin de la phase pélagique et le début de la phase benthique dans les nourriceries côtières et estuariennes (Marchand, 1992 ; Amara, 1995) ;
- la phase juvénile : les juvéniles séjournent dans les nourriceries, généralement dans des zones de faible profondeur sur substrat meuble (Le Pape *et al.*, 2003b), jusqu'à ce qu'ils aient atteint leur maturité sexuelle, deux à trois ans après la ponte (Koutsikopoulos *et al.*, 1989 ; Millner et Whiting, 1990 ; Dorel *et al.*, 1991 ; Rogers, 1992). Durant cette phase de croissance, la distribution spatiale des juvéniles change au rythme des saisons : les juvéniles passent en effet l'été près de la côte et l'hiver dans les zones plus profondes, où les conditions sont plus stables (Dorel *et al.*, 1991) ;
- l'âge adulte : les soles rejoignent les aires de ponte situées sur le plateau continental.

La sole commune est une espèce clé des pêcheries avec près de 10 000 t de débarquement pour 100 millions d'euros de chiffre d'affaire par an environ pour la Manche et le golfe de Gascogne (Anonyme, 2003).

En conclusion :

Avec ses migrations saisonnières et près de trois ans passés dans les nourriceries, la sole est un modèle particulièrement bien adapté pour illustrer la dépendance des nourriceries côtières et estuariennes dans l'estuaire de la Vilaine et dans la baie du Mont- Saint-Michel. La plie, dont le cycle de vie présente des similitudes avec celui de la sole commune, est aussi largement représentée dans la baie du Mont- Saint-Michel où elle sera étudiée.

I.4. Démarche de la thèse : décrire les relations entre la dynamique des nourriceries côtières et estuariennes et celle des peuplements benthiques

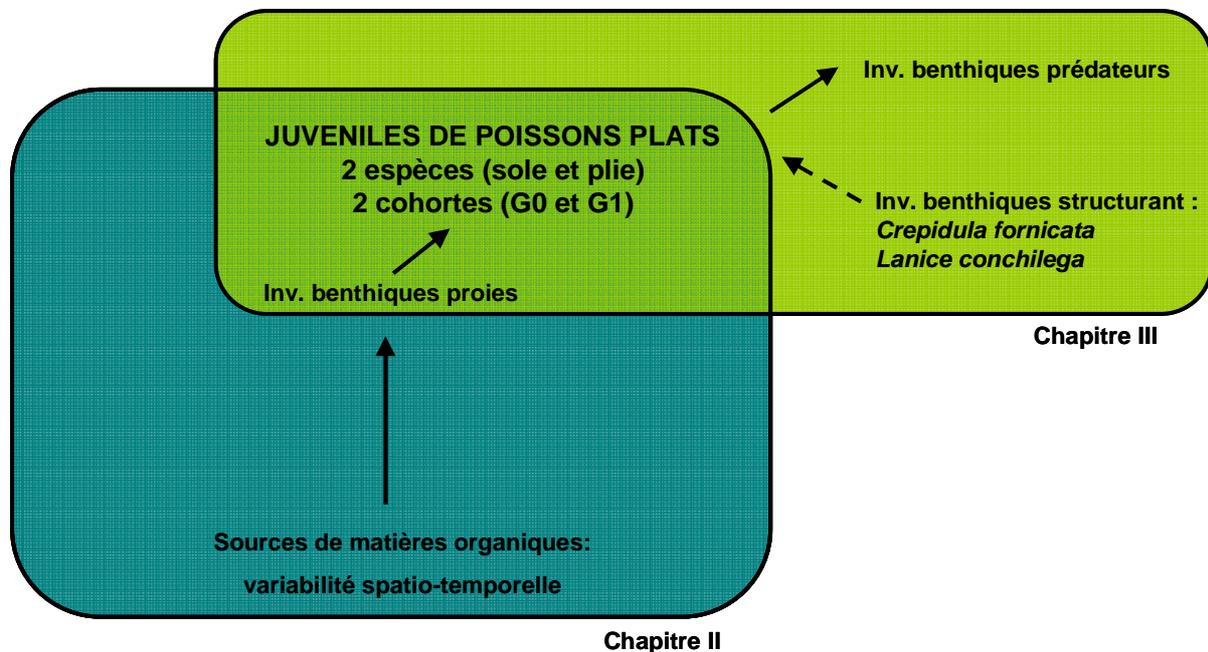


Figure 5: Schéma général présentant les relations entre les invertébrés benthiques et les juvéniles de poissons plats investigués dans cette thèse : relations trophiques (flèches pleines) et relations spatiales (flèche en pointillé)

La thèse est découpée en deux chapitres principaux (**Figure 5**) :

- le **Chapitre II** concerne les réseaux trophiques des juvéniles de poissons plats dans les nourriceries côtières et estuariennes. La première partie analyse la variabilité spatio-temporelle de la dynamique trophique des juvéniles de sole dans l'estuaire de la Vilaine. L'approche, basée sur l'analyse des dosages en isotope stable (carbone et azote), sert à déterminer l'origine de la matière organique incorporée dans le réseau trophique en amont et en aval de l'estuaire de la Vilaine pendant 4 années contrastées du point de vue hydrologique. La seconde partie a pour objectif de qualifier et quantifier la matière organique de différentes origines incorporée dans le réseau trophique des juvéniles de sole et de plie dans la baie du Mont-Saint-Michel. Dans ce but, l'analyse des isotopes stables de l'azote et du carbone a été couplée à une analyse des contenus digestifs. La

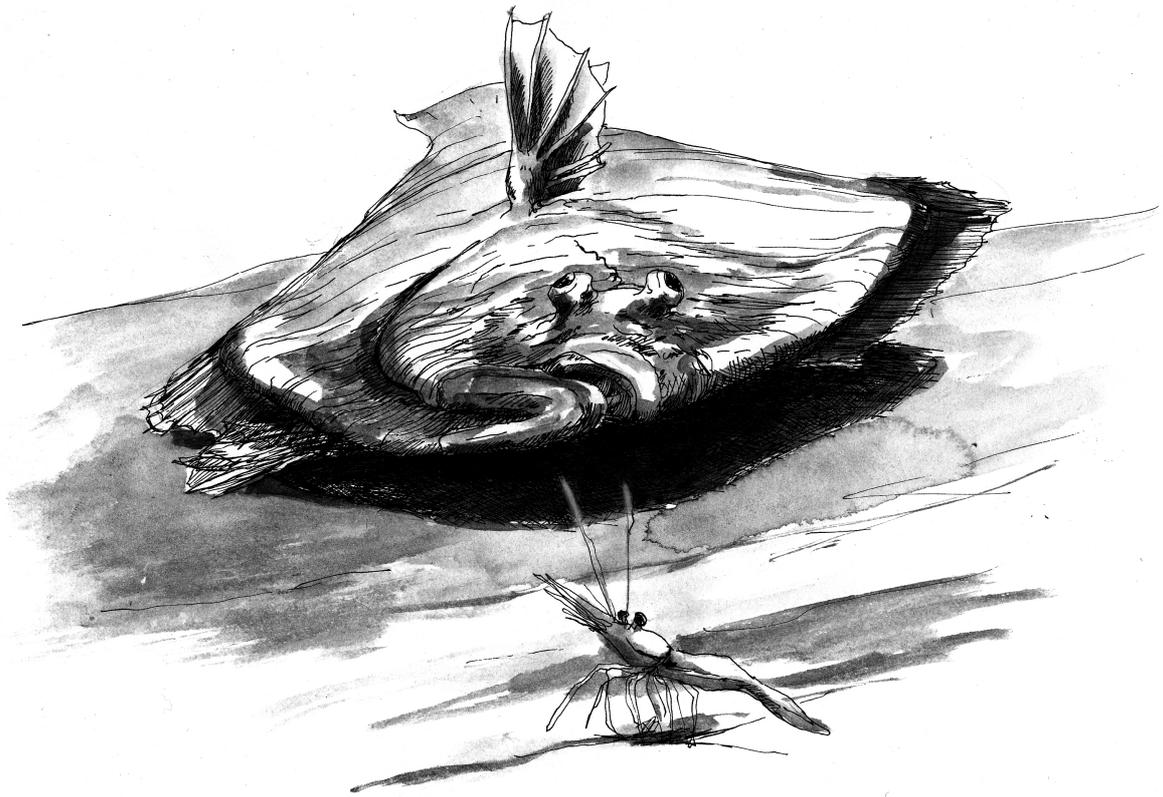
troisième partie conclue sur les sources trophiques au sein des nourriceries côtières et estuariennes de poissons plats et analyse la variabilité spatio-temporelle de ces sources.

- le **Chapitre III** caractérise l'habitat benthique utilisé par les juvéniles de poissons plats en se fondant sur les peuplements d'invertébrés. La première partie analyse la distribution spatiale des juvéniles de poissons plats en fonction de la présence des invertébrés benthiques répartis par guildes trophiques. L'accent est mis sur la baie et l'estuaire de la Vilaine où la distance au barrage, et donc aux apports d'eau douce, sert de variable explicative à la répartition des juvéniles de sole. En baie du Mont-Saint-Michel, la distribution spatiale des juvéniles de sole est aussi comparée à celle des invertébrés benthiques. La deuxième partie considère l'impact de la prolifération des crépidules dans la baie du Mont-Saint-Michel sur la répartition de quatre espèces de poissons plats par analyse cartographique à la fin des années 1970 puis trente ans plus tard.

L'analyse combinée des sources trophiques et du lien aux populations d'invertébrés benthiques au sein des nourriceries de poissons plats permet :

- d'avancer dans l'analyse de la dépendance des ressources marines aux habitats côtiers et estuariens essentiels à leur renouvellement,
- d'envisager les conséquences des perturbations anthropiques (diminution des apports d'eau douce, prolifération d'espèces importées et réduction des surfaces d'habitat) sur cette fonctionnalité.

II. Réseaux trophiques des juvéniles de poissons plats dans les nourriceries



G. Guilpart

Les zones côtières et estuariennes procurent un refuge contre les prédateurs, fournissent d'abondantes proies et sont, en conséquence, des nourriceries pour les juvéniles de nombreuses espèces marines et notamment de poissons plats (Gibson, 1994 ; Beck *et al.*, 2001). Le recrutement dans le stock d'adultes étant directement influencé par le nombre de juvéniles présents dans les nourriceries, la capacité d'accueil de ces habitats limite la taille des populations (Gibson, 1994). La qualité de l'habitat repose non seulement sur des facteurs abiotiques (essentiellement la nature du substrat et la bathymétrie), mais aussi sur des paramètres biotiques (présence et abondance de proies et de prédateurs) (Gibson, 1994).

La croissance des juvéniles dépend essentiellement de la disponibilité des ressources trophiques. Il convient donc d'identifier puis de tracer la ou les sources de matière organique à la base du réseau trophique des juvéniles de poissons plats. Pour cela, deux nourriceries distinctes du point de vue de leur fonctionnement, un estuaire et une baie, ont été choisies pour analyser les réseaux trophiques des juvéniles de poissons plats sur le littoral français de la Manche et de l'Atlantique :

- l'estuaire de la Vilaine, importante nourricerie dans le golfe de Gascogne (Le Pape *et al.*, 2003c), profite d'apports terrigènes de matière organique. L'assimilation de cette dernière dans le réseau trophique des juvéniles de sole n'a jamais été suivie dans cet estuaire. Par ailleurs, l'originalité de notre étude est d'étudier la variabilité spatio-temporelle de ces apports et de la dépendance à cette matière terrigène (**Chapitre II.1**) ;
- la baie du Mont-Saint-Michel, nourricerie de Manche occidentale pour les soles et les plies (Beillois *et al.*, 1979), bénéficie de l'influence des vasières et des marais salés périphériques. Elle se caractérise par de faibles apports en eau douce. L'objectif des études sur ce secteur est de décrire le régime alimentaire des juvéniles de sole et de plie, en s'attachant aux phénomènes de compétition inter et intra-spécifique et de déterminer l'origine de la matière organique incorporée dans le réseau trophique de chaque espèce et cohorte. Enfin, une méta-analyse permet de comparer les résultats observés dans la baie du Mont-Saint-Michel avec ceux obtenus dans d'autres nourriceries de soles, situées dans des estuaires de l'Europe de l'Ouest (**Chapitre II.2**) ;

- une dernière partie vise à renforcer ces acquis, à les synthétiser et à dresser de nouvelles pistes relatives aux fonctions trophiques des nourriceries côtières et estuariennes (**Chapitre II.3**).

Afin de décrire les flux d'énergie dans ces deux nourriceries, deux approches complémentaires sont utilisées : l'analyse des contenus stomacaux, permettant l'identification des proies consommées par les juvéniles de poissons plats, et le dosage des isotopes stables du carbone et de l'azote afin de tracer les sources de matière organique.

II.1 Dynamiques trophiques dans une nourricerie estuarienne : relations spatio-temporelles entre le débit fluvial et le réseau trophique des juvéniles de sole commune *Solea solea* révélées par analyses isotopiques

Résumé détaillé

Les estuaires servent de nourriceries pour de nombreuses espèces marines et constituent ainsi des habitats essentiels au renouvellement des ressources d'intérêt halieutique. De précédentes études menées dans la baie de Vilaine (golfe de Gascogne, France) ont mis en évidence la dépendance des juvéniles de sole commune (*Solea solea*, L., 1758) vis-à-vis de ces écosystèmes et ont également montré que l'étendue spatiale de la nourricerie est positivement influencée par la variabilité du débit fluvial.

Dans la présente étude, les isotopes stables du carbone et de l'azote ont été utilisés afin de i) décrire le réseau trophique des jeunes soles nées dans l'année et ii) caractériser les variations interannuelles des voies trophiques privilégiées au sein de cette nourricerie estuarienne. La matière organique particulaire (MOP) et sédimentée (MOS), le microphytobenthos, les invertébrés benthiques identifiés comme proies des soles ainsi que les juvéniles de sole ont été échantillonnés en période estivale durant quatre années caractérisées par des débits fluviaux contrastés. La signature isotopique en carbone a servi à identifier l'origine de la matière organique assimilée dans le réseau trophique estuarien, des invertébrés benthiques jusqu'aux juvéniles de sole.

Les variations spatiales et interannuelles de la signature en carbone de la MOP étaient proportionnelles aux fluctuations du débit de la rivière. De plus, cette variabilité spatio-temporelle de la signature isotopique de la MOP se propage dans le réseau trophique jusqu'aux juvéniles de sole. Ces résultats confirment le rôle central joué par les apports terrigènes dans le réseau trophique benthique de l'estuaire de la Vilaine, en déterminant l'étendue spatiale de la nourricerie sous emprise estuarienne.

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

C. Kostecki^{1*}, F. Le Loc'h², J.-M. Roussel³, N. Desroy⁴, D. Huteau³, P. Riera⁵, H. Le Bris¹, O. Le Pape¹

Paru dans *Journal of Sea Research* 64 (2010) 54-60

¹ Université Européenne de Bretagne, UMR 985 Agrocampus Ouest, Inra « Ecologie & Santé des Ecosystèmes », Ecologie halieutique, Agrocampus Rennes, 65 rue de St Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes, France.

² CRH, UMR 212 EME, IRD, Avenue Jean Monnet, 34200 Sète, France.

³ INRA, UMR 985 « Ecologie & Santé des Ecosystèmes », Ecologie aquatique et Préservation des Espèces et Habitats aquatiques, 65 rue de St Brieuc, 35042 Rennes, France.

⁴ Laboratoire environnement – ressources, IFREMER, CRESCO, 38 Rue du Port Blanc, 35800 Dinard, France.

⁵ UPMC, Univ Paris 6, UMR 7144 CNRS, Adaptation et Diversité en Milieu Marin, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, BP74, 29682 Roscoff Cedex, France.

Abstract

Estuaries are essential fish habitats because they provide nursery grounds for a number of marine species. Previous studies in the Bay of Vilaine (part of the Bay of Biscay, France) have underlined the estuarine dependence of juvenile common sole (*Solea solea*, L.) and shown that the extent of sole nursery grounds was positively influenced by the variability of the river flow. In the present study, stable carbon and nitrogen isotopes were used to describe the trophic network until the young-of-the-year sole and to compare interannual variations in the dominant trophic pathways in the sole nursery areas in this bay. Particulate organic matter (POM), sediment organic matter (SOM), microphytobenthos, benthic invertebrate sole prey and young-of-the-year common sole were collected during the summer over four years characterised by contrasting river discharges. POM isotopic signatures were used to identify the origins of nutrient and organic matter assimilated into the estuarine food web through benthic organisms to juvenile common sole. Interannual spatial variations were found in the POM carbon stable isotope signatures, with the importance of these variations depending on the interannual fluctuations of the river flow. Moreover, the spatio-temporal variability of this POM isotopic signature was propagated along the food webs up to juvenile sole, confirming

the central role of river discharge and terrigenous subsidy input in the estuarine benthic food web in determining the size of the sole nursery habitat.

Keywords juvenile common sole, stable isotopes, estuarine nursery grounds, food web, Eastern Atlantic

II.1.1. Introduction

Coastal and estuarine systems are highly productive environments. They are essential fish habitats as they play the role of nursery grounds for many marine species that are widely distributed on the continental shelf (Beck *et al.*, 2001; Peterson, 2003), particularly flatfish (van der Veer *et al.*, 2000). Hence, the available coastal and estuarine habitats and their quality have a considerable influence on recruitment levels (Rijnsdorp *et al.*, 1992; Gibson, 1994). Human pressure is especially high in these areas, and the natural communities may be threatened. Because juveniles are confined within these coastal and estuarine habitats, recruitment levels and population size can be affected by habitat loss and nutrient and contaminant loading (Johnson *et al.*, 1998; Peterson *et al.*, 2000; Le Pape *et al.*, 2007b). It is thus crucial not only to protect these vulnerable habitats, but also to better understand their functioning and to determine optimal habitats in order to support decision-making concerning their management (Rubec *et al.*, 1999; Beck *et al.*, 2001).

Inshore waters of the Bay of Biscay (west coast of France) support nursery areas for several marine species, particularly the common sole *Solea solea* (L., 1758; Dorel *et al.*, 1991). In this site, young-of-the-year (YoY) sole are more abundant in shallow, soft-bottom areas of the estuarine and semi-enclosed sectors of the coast (Le Pape *et al.*, 2003b). In the Bay of Vilaine, an estuarine nursery of the Bay of Biscay, the extent of the nursery grounds and the related young sole abundance have also been shown to be influenced by the variability of the river flow in winter and spring, both before and during young sole settlement (Le Pape *et al.*, 2003c). A link between river flow and fish recruitment has also been observed for sole in the Rhone estuary, France (Salen-Picard *et al.*, 2002) and for other fish species in estuaries all over the world (Quiñones and Montes, 2001; Kimmerer, 2002; Staunton-Smith *et al.* 2004; Rowell *et al.*, 2005). It is assumed that the river flow facilitates the immigration of young fish stages by favouring the development of benthic invertebrates, which are suitable

food for young fish (Gibson, 1994). However, the ecological processes implied in this link between river flow and recruitment are still largely unknown.

One way to improve our knowledge about the relationship between river flow, benthic invertebrates and juvenile common sole is to employ trophic tracers, such as stable isotopes. Trophic tracers constitute a powerful tool for ecological studies, allowing nutrient pathways and energy sources to be differentiated, as well as food web interactions and changes in trophic position to be better understood (Peterson and Fry, 1987). Stable isotopes of nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) are often used in ecological studies to assess trophic levels, while stable isotopes of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) are used to distinguish production sources (DeNiro and Epstein, 1981; Minagawa and Wada, 1984; Fry, 2006). Compared with marine primary producers, terrestrial producers are significantly ^{13}C -depleted, and particulate organic matter (POM) from both origins can be differentiated by using stable isotopes of carbon (Vander Zanden and Rasmussen, 2001; Yokoyama and Ishihi, 2007). On the one hand, the transfer of terrestrial POM into benthic food webs (Peterson *et al.*, 1985; Riera *et al.*, 1999; Bouillon *et al.*, 2000; Salen-Picard and Arlhac, 2002; Choy *et al.*, 2008; Zeug and Winemiller, 2008) and the transfers from the lower trophic levels to flatfish juveniles have already been investigated (Gaston *et al.*, 2004; Winemiller *et al.* 2007). Using this methodological approach on benthic fish species in the Rhone, France (Darnaude *et al.* 2004; Darnaude, 2005), the Tagus, Portugal (Vinagre *et al.*, 2008) and the Thames, UK (Leakey *et al.*, 2008), benthic food webs have been shown to depend on freshwater nutrient and organic matter inputs. On the other hand, the extent of the river plume influences the size of the nursery habitat and the number of juveniles produced in the Bay of Vilaine (Le Pape *et al.* 2003c).

The main objective of this study was thus to trace the terrestrial inputs in the trophic network of juvenile sole in the Vilaine Bay and to analyse the spatio-temporal variations of the food sources assimilated by young flatfish in terms of the interannual variations of the river flow.

II.1.2. Materials and methods

Vilaine estuary situation and sampling

The Vilaine estuary is located on a shallow coastal inlet of the northern Bay of Biscay (**Figure 6**). In this estuary, the tide is blocked by a dam located 10 km upstream of the river mouth. The flow of the Vilaine River varies greatly depending on rainfall, with considerable seasonal and interannual fluctuations (Le Pape *et al.*, 2003d). The Vilaine estuary shelters important nursery grounds for the common sole within the Bay of Biscay (Koutsikopoulos *et al.*, 1989).

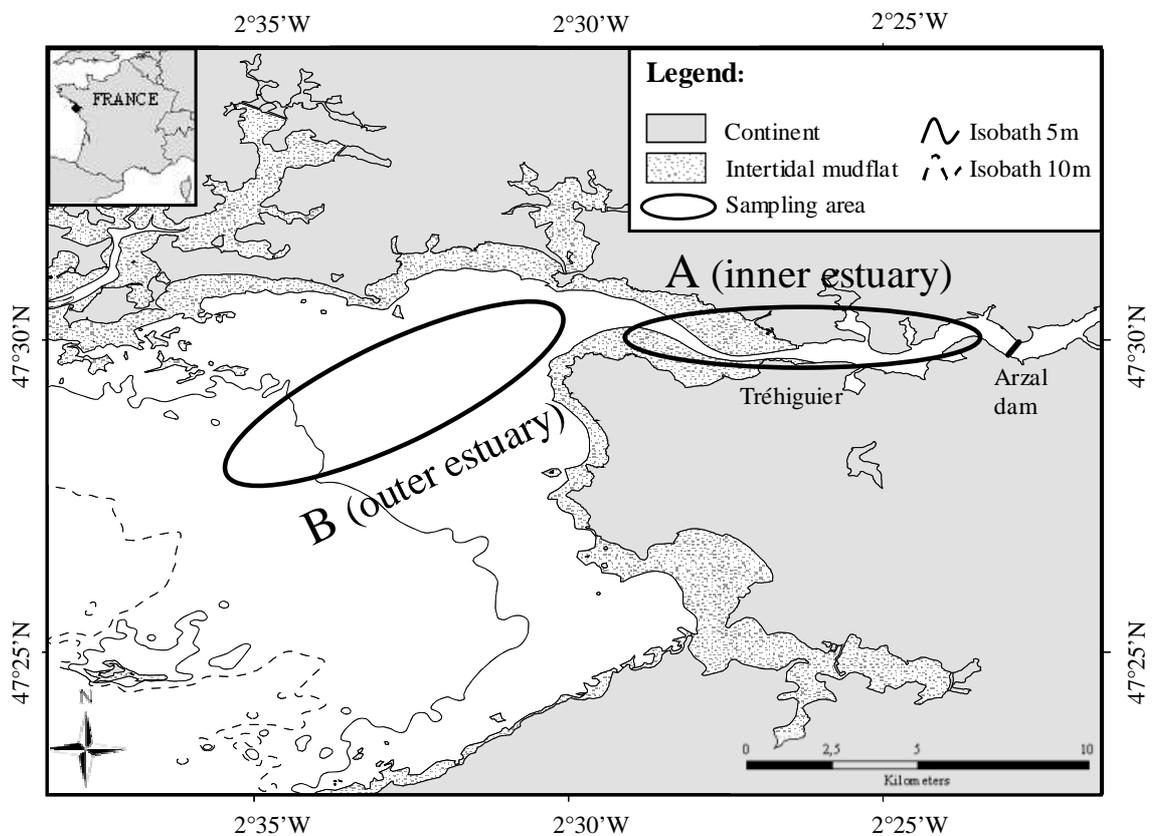


Figure 6: Vilaine estuary and location of the sampling areas A and B. In the upper left corner of the figure: general location of the study area in France.

Four sampling surveys were undertaken in mid-July 2004, 2005, 2007 and 2008, just after the YoY sole finished colonizing the estuary (Marchand, 1991). Mid-July is a representative sampling period for assessing YoY sole distribution because during their first summer, juvenile sole have a very low mobility, and thus their distribution pattern remains relatively constant (Dorel *et al.*, 1991). These four annual surveys correspond to contrasting river discharge scenarios (**Figure 7**). From February to June (*i.e.*, before and during the young

sole settlement in the Vilaine estuary; Le Pape *et al.*, 2003cd), the river discharge averaged $66 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ and $25 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ in 2004 and 2005 respectively; thus these years can be considered as dry. Conversely, 2007 and 2008 were rainy years, and the river flow averaged $115 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ and $123 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, respectively, during the same period.

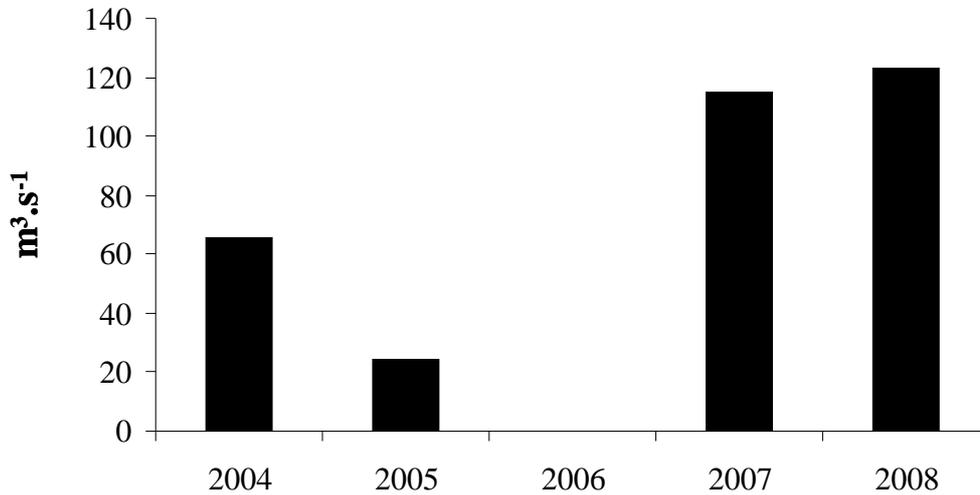


Figure 7: Mean Vilaine river flow calculated from February to June at Arzal dam (in $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$)

These surveys were done in similar neap tide conditions. Sampling areas were designated in order to collect YoY sole in two different areas of the study site (**Figure 6**). Area A is located at the mouth of the Vilaine river, in the inner estuary just after the Arzal dam, and is greatly influenced by freshwater inflows. Area B is in the external part of the estuary and benefits from the marine influence. These two locations were chosen based on previous knowledge of YoY sole distribution in this estuary (Dorel *et al.*, 1991; Nicolas *et al.*, 2007). They are always part of the nursery area, even during dry years when the extent of the nursery is limited (Le Pape *et al.*, 2003c).

Sample collection and preparation

Juvenile sole were sampled in 2004, 2005, 2007 and 2008 in areas A and B. They were caught by a beam trawl, with a 2.9 m wide and 0.5 m high opening and a 10 mm stretched mesh net cod end. Hauls were carried out at 2.5 knots for 15 min, covering approximately 3400 m^2 on average for each haul. Fourteen beam trawl hauls, distributed over the two study areas, were performed during the 4 surveys, allowing YoY sole to be caught (**Table 1**). For each haul, trawled sole were measured to estimate their age, and clearly identified YoY (*i.e.*, total fish length under 11 cm) were kept; at least 5 fish per sampling

station (**Table 1**). All the samples were refrigerated on board during the survey, and once back in the laboratory stored at -20°C .

At the same sampling station, benthic fauna was simultaneously sampled with a Van Veen grab (0.1 m^2) (**Table 1**). Grab samples were sieved, and benthic fauna was sorted and extracted from sediment particles. Organisms were identified to the lowest possible taxonomic level, generally to the species level.

Sediment samples were also collected with the Van Veen grab (0.1 m^2) at the same sampling stations (**Table 1**). Sediment Organic Matter (SOM) was obtained by removing carbonates from sediment through acid washing (1 M HCl). The SOM samples were rinsed several times with distilled water and then dried (60°C).

Water samples were collected just before the dam (**Figure 6**), where there is no salinity intrusion (*i.e.*, in freshwater) and in area A (**Table 1**). Particulate Organic Matter (POM) was obtained by filtering 1 l of water over precombusted Whatman GF/F filters and then was stored at -20°C . Subsequently, the filters were exposed to HCl vapor for 4 h in order to remove the carbonates, before being placed in tin cups.

Microphytobenthos (MPB) was sampled at low tide on the intertidal section of area A and extracted using the method suggested by Riera and Richard (1996). Two hours after sampling, a 1 cm thick layer of the sediment was spread on flat trays in the laboratory. A nylon screen ($63\text{ }\mu\text{m}$ mesh) was placed on the sediment surface and covered with a 5 mm thick layer of combusted silica powder (60 to $210\text{ }\mu\text{m}$). The trays were exposed to light for 12 hours, and the silica powder was kept moist with filtered seawater from the sampling site. Then the top 2 mm of the silica powder, into which the motile microalgae had migrated, were gently scraped and sieved through a $63\text{ }\mu\text{m}$ mesh to separate the microphytobenthos from the remaining silica powder. Microphytobenthos was finally collected on previously combusted Whatman GF/F filters, washed with 1 M HCl, rinsed with Milli-Q water and freeze-dried. These filters were stored at -20°C .

Table 1: Number of samples (*Solea solea*, invertebrates and organic matter: POM (Particulate Organic Matter), SOM (Sediment Organic Matter), and MPB (Microphytobenthos)) used in his study for each area and each year

| | <i>AREA A</i> | <i>AREA B</i> |
|-------------|--|---|
| 2004 | <i>Solea solea</i> : 9 individuals Invertebrates: 23 individuals Organic matter: 0 sample | <i>Solea solea</i> : 15 individuals Invertebrates: 15 individuals Organic matter: 0 sample |
| 2005 | <i>Solea solea</i> : 18 individuals Invertebrates: 35 individuals Organic matter: 12 samples (6 POM + 3 SOM + 3 MPB) | <i>Solea solea</i> : 6 individuals Invertebrates: 4 individuals Organic matter: 3 samples (3 POM + 0 SOM) |
| 2007 | <i>Solea solea</i> : 5 individuals Invertebrates: 39 individuals Organic matter: 4 samples (2 POM + 2 SOM) | <i>Solea solea</i> : 12 individuals Invertebrates: 32 individuals Organic matter: 3 samples (2 POM + 1 SOM) |
| 2008 | <i>Solea solea</i> : 24 individuals Invertebrates: 39 individuals Organic matter: 10 samples (8 POM + 2 SOM) | <i>Solea solea</i> : 5 individuals Invertebrates: 9 individuals Organic matter: 4 samples (3 POM + 1 SOM) |

Stable isotopes

Sample preparation

The benthic species selected for isotopic analysis were those that were dominant in terms of abundance and biomass and those that were potential prey for sole juveniles. In order to minimize the lipid effects on $\delta^{13}\text{C}$ (Bodin *et al.*, 2007), low-lipid muscle tissues were used for the mega- and macro-faunal samples (except polychaetes) used in the stable isotopes analysis. White muscle samples (**Table 1**) were taken from the dorsal sole musculature as recommended for fish (Pinnegar and Polunin 1999; Sweeting *et al.* 2007), from the abdomen of the Caridea and from the siphon of bivalves. Viscera, setae and the jaw were removed from large specimen of polychaetes by dissection, and the analyses were carried out on the remaining whole body (Le Loc'h and Hily, 2005). After dissection, the tissue samples from every taxon were washed with distilled water in order to prevent any contamination by sediment carbonates (Kharlamenko *et al.*, 2001; O'Reilly *et al.*, 2002). All samples were frozen individually at -20°C before freeze-drying. Each dried sample was then ground to obtain a homogeneous powder. Samples were weighed and encapsulated in a fold of tin before stable isotope analysis.

Isotopic analysis

The $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios were determined by continuous-flow isotope ratio mass spectrometry (CF-IRMS). Samples were analysed using a Europa Scientific ANCA-NT 20-20 Stable Isotope Analyser, together with an ANCA-NT Solid/ Liquid Preparation Module (2004 - 2005) and a Finnigan Mat Delta XP isotope ratio mass spectrometer interfaced with a Carlo Erba NC2500 elemental analyzer (2007 - 2008).

As the samples contained more than 10% nitrogen, the CF-IRMS was operated in dual isotope mode, allowing $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ to be measured in the same sample. Isotope ratios were reported in conventional delta (δ) notation as parts per mil (‰) relative to the international standard for Peedee Belemnite Carbonate (C) and atmospheric nitrogen (N). Repeat analyses of the IAEA and laboratory standards (N1, N2, CH6, CH7, acetanilide, cyclohexanone, nicotinamide and bovine liver) showed that maximum standard deviations for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values were, respectively, 0.18 and 0.24‰. The standard deviations of the duplicate samples analysed averaged 0.18 and 0.48‰ for carbon and nitrogen. Single measurements were carried out; mean value and associated standard deviation were calculated on the replicated samples.

Data analysis

Dual $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ plots were used to present isotopic signatures of YoY sole *Solea solea* and potential C and N sources in the POM, SOM and MPB, and the benthic invertebrates (including *Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule*, *Nephtys hombergii* and *Crangon crangon*) for the 2005 and 2007 surveys in area A. Associated standard deviation were plotted on this graph (points without error are related to single measure on sources). As the topic was here to focus on nursery function, the entire trophic networks in area B and for other years are not presented; general patterns were indicated in the text.

In addition to this graphic analysis, thorough analyses were led on YoY sole. In that aim, error plots and associated Tukey multiple means comparisons were performed after verifying the application conditions. The aim was to test whether or not the C stable isotopic values in YoY soles followed temporal and/or spatial variations. All data for the 2 areas from all 4 years were compared. The first test focused on spatial variability: annual area A and B values were compared (area A *versus* area B). A second comparison was made to see whether there was any spatial variation within each year (*e.g.*, area $A_{\text{Year } i}$ *versus* area $B_{\text{Year } i}$, i is included in [2004, 2005, 2007, 2008]). Finally, a third comparison was made to investigate the interannual variation for both areas in all survey years (*e.g.*, area $A_{\text{Year } i1}$ *versus* area $A_{\text{Year } i2}$).

II.1.3. Results

YoY sole food web in the Vilaine estuary

In 2005, particulate organic matter (POM) from freshwater was ^{13}C -depleted and ^{15}N -enriched compared to POM from area A (

Figure 8a). Sediment organic matter (SOM) was ^{13}C -enriched compared with POM. Microphytobenthos (MPB) was the most ^{13}C -enriched organic matter source compared to all other sources (SOM and POM) (

Figure 8a). Thus, the different freshwater and estuarine food sources (freshwater POM, estuarine POM and SOM, microphytobenthos only present on intertidal part of area A) had distinct $\delta^{13}\text{C}$ values and can be traced into the trophic network.

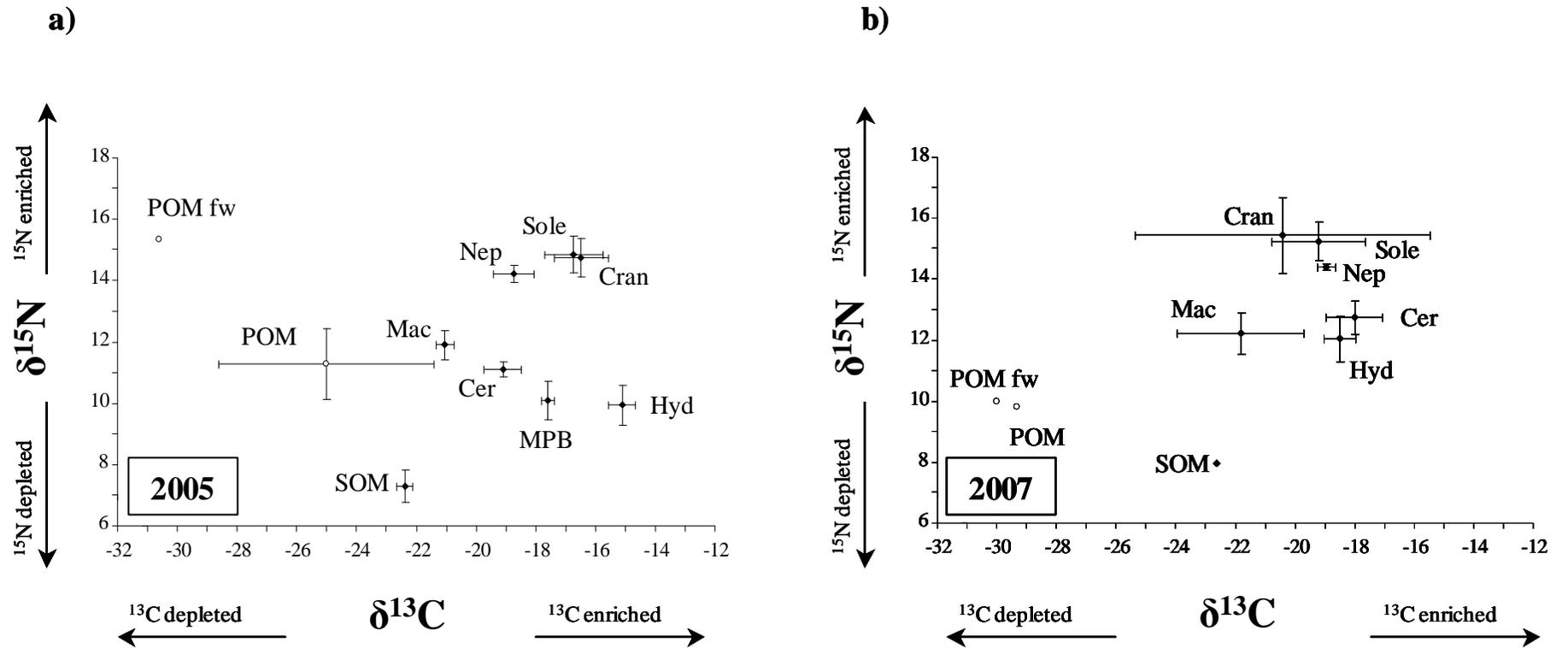


Figure 8: Mean (\pm Standard Deviation) $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in area A in 2005 (a) and 2007 (b) for carbon and nitrogen sources [particulate organic matter from freshwater (POM fw) and from area A (POM); sediment organic matter (SOM) and microphytobenthos (MPB)], benthic invertebrates [*Macoma balthica* (Mac), *Cerastoderma edule* (Cer), *Hydrobia ulvae* (Hyd), *Nephtys hombergii* (Nep), *Crangon crangon* (Cra)] and young-of-the-year common sole (Sole).

Differences in isotopic signatures were also found among benthic invertebrates (**Figure 8a**). The bivalves facultative deposit feeder *Macoma balthica* and suspension feeder *Cerastoderma edule* had similar $\delta^{15}\text{N}$ values but differed in terms of their $\delta^{13}\text{C}$ values, with *M. balthica* being more ^{13}C -depleted than *C. edule* (

Figure 8a). The small gastropod *Hydrobia ulvae* was ^{13}C - and ^{15}N -enriched compared to SOM and MPB. Both carnivorous taxa *Nephtys hombergii* and *Crangon crangon* had higher $\delta^{15}\text{N}$ signatures than the bivalves and gastropods. The C and N stable isotope signatures for the 0-group *Solea solea* were very close to *Crangon crangon*. As expected, we observed an increase in $\delta^{15}\text{N}$ for species occupying higher trophic positions in the food web.

In 2007, POM from freshwater and POM from area A were not different (**Figure 8b**); SOM was still ^{13}C -enriched compared with POM (**Figure 8b**). Nevertheless, on the whole, the benthic food web in the nursery depicted by stable isotope analyses did not show a major divergence between sampling years (

Figure 8). In area A, interannual variations were mostly observed for POM, which was ^{13}C -depleted in 2007 compared with 2005 (

Figure 8). Similarly, benthic invertebrates and YoY sole were ^{13}C -depleted in 2007 compared to 2005, except for *Cerastoderma edule*. Moreover, we observed an increase in the variance for *Macoma balthica*, *Crangon crangon* and *Solea solea* in 2007 compared to 2005. General pattern was similar for the outer estuary and other years, with the same pattern for different groups but a different $\delta^{13}\text{C}$ scale.

Spatial and interannual variations in the isotopic values of YoY soles

$\delta^{13}\text{C}$ values of YoY soles in area A were statistically more depleted than signatures observed in area B, all years included (**Figure 9** and **Table 2**). More precisely, we found that YoY sole in area A were significantly ^{13}C -depleted compared to those in area B in 2007 and to a lesser extent in 2004, but not in 2005 nor in 2008.

We found no significant differences in the interannual variations of $\delta^{13}\text{C}$ in area A between 2004 and 2005, but signatures were significantly higher during these two years than values obtained in 2007 and 2008 (**Table 3a** and **Figure 9**). In area B, such interannual differences were mainly observed for 2008, which was significantly more depleted than 2004, 2005 and 2007 (**Table 3b** and **Figure 9**).

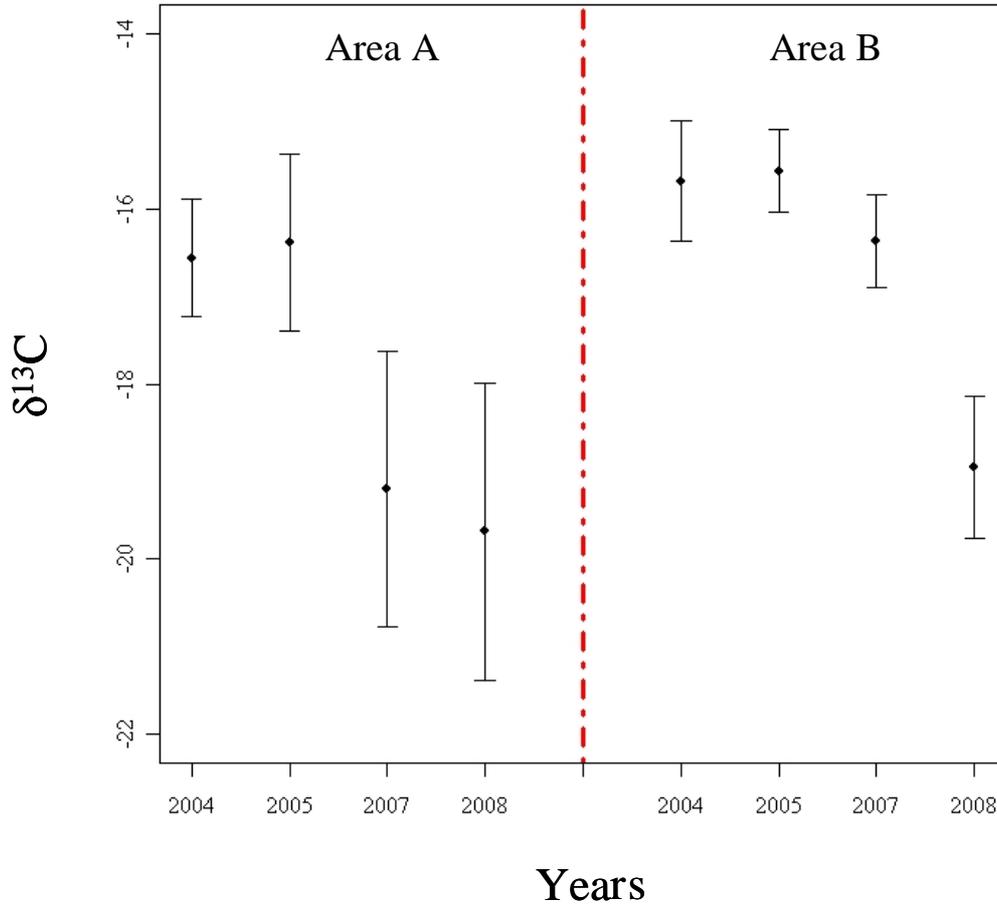


Figure 9: Mean (\pm Standard Deviation) stable carbon isotope values for young-of-the-year sole in each area (A and B) for all years (2004, 2005, 2007 and 2008)

To sum up, we observed a clear gradient between the two study areas, represented by a ^{13}C depletion being more accentuated inside the estuary. Moreover, the $\delta^{13}\text{C}$ signatures in juvenile sole in 2007 and 2008 (wet years, **Figure 7**) in area A were significantly depleted compared with 2004 and 2005 (dry years). The same tendency was observed in area B, but only for 2008 (**Table 3** and **Figure 9**).

Table 2: Tukey test on the stable carbon isotope values for YoY sole between areas (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$)

| | AREA A / AREA B |
|------------------|-----------------|
| 2004 | 0.008 ** |
| 2005 | 0.105 |
| 2007 | $<10^{-4}$ *** |
| 2008 | 0.358 |
| All years | $<10^{-5}$ *** |

Table 3: Tukey test on the stable carbon isotope values for YoY sole between years (* p < 0.05, ** p < 0.01, * p < 0.001)**

| | AREA A | | | AREA B | | |
|------|--------|----------|-----------------------|--------|---------|-----------------------|
| | 2005 | 2007 | 2008 | 2005 | 2007 | 2008 |
| 2004 | 0.992 | 0.01 * | <10 ⁻⁵ *** | 0.986 | 0.044 * | <10 ⁻⁷ *** |
| 2005 | | 0.002 ** | <10 ⁻⁷ *** | | 0.103 | <10 ⁻⁷ *** |
| 2007 | | | 0.895 | | | <10 ⁻⁶ *** |

II.1.4. Discussion

The trophic structure of the nursery ground in Vilaine estuary

In the present study, all samples were collected using a protocol comparable to previous studies of the trophic networks of juvenile common sole in estuarine nursery grounds (Darnaude *et al.*, 2004; Leakey *et al.*, 2008; Vinagre *et al.*, 2008). Since isotopic fractionation levels vary among species (Hesslein *et al.* 1993, MacAvoy *et al.* 2001, Guelinckx *et al.*, 2008), the present results cannot be used to provide a complete description of the trophic relationships in an estuarine nursery ground nor to determine accurate trophic levels for the different biological compartments of the food web. Nevertheless, our description of the structure of YoY sole food web in the Vilaine estuary allowed comparisons to be made with descriptions of other studied estuaries.

As in the Tagus estuary (Vinagre *et al.*, 2008), analyzing the food web through its isotopic composition highlighted a clear scheme of interactions between the system components. The nitrogen signatures of organic matter sources, benthic invertebrates and juvenile common sole were different, and this isotopic gradient confirmed the species' trophic levels. There is also a clear difference in origin of organic matter in benthic food webs. Carbon sources can be distinguished through their $\delta^{13}\text{C}$ values in relation to their terrestrial origins (Peterson *et al.*, 1985; Riera and Richard, 1996; Riera *et al.*, 1999; Bouillon *et al.*, 2000; Yokoyama and Ishihi, 2007; Choy *et al.*, 2008; Zeug and Winemiller, 2008), since freshwater particulate organic matter had lower values than marine POM. Thus, the large range of isotopic signatures measured in the present study allowed the assimilation and transfer of food sources to be traced through the YoY sole nursery food web.

The isotopic signatures of the two bivalve species, *Cerastoderma edule* and *Macoma balthica*, were slightly different, which can be explained by their different diets: *C. edule* is a

suspension feeder while *M. balthica* is a facultative deposit feeder (Riera *et al.*, 1999; Rossi *et al.*, 2004) so their diets are not based on the same proportions of POM, SOM and MPB. *Hydrobia ulvae*, a grazer gastropod that mainly feeds on seagrass and benthic diatoms, had an enriched carbon signature compared to the microphytobenthos. *Nephtys hombergii*, a carnivorous polychaete, had a higher isotopic nitrogen signature than the other benthic invertebrates. The other carnivorous invertebrate, the shrimp *Crangon crangon*, had C and N isotopic values very close to YoY *Solea solea*. These three carnivorous species occupy the highest trophic positions among the species sampled in the nursery ground. Based on these marked signatures, the main sources contributing to the energy flow towards the YoY sole originate in organic matter both from the water column and the sediment.

Finally, in the Vilaine estuary, the benthic food web structure (including YoY sole) depicted by stable isotopes is relatively similar to other case studies of the Tagus estuary (Portugal, Vinagre *et al.* (2008), the Gulf of Lions (France, Darnaude *et al.*, 2004) and the Thames estuary (UK, Leakey *et al.*, 2008). *Solea solea* occupied the highest trophic position among the species sampled in the nursery ground. Moreover, estuarine effect has been underlined by following terrestrial organic matter incorporation in benthic food web, from invertebrates to juvenile common sole.

Spatio-temporal variations in the trophic signature in relation to the river flow

To determine these spatio-temporal variations we focused on the dynamic of the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ inner and outer the Vilaine estuary, paying particular attention to interannual fluctuations in river discharge. Nursery ground trophic structures in July were very similar in wet and dry years. No difference in the relative isotopic gradients was detected in the food web (no difference in interspecies gradients between years), although the wet years were more $\delta^{13}\text{C}$ depleted than the dry years. The POM carbon signature, which depends on the frequency and intensity of the rains and consecutive river inputs (Malet *et al.*, 2008), was quite variable over the years, no doubt because more terrestrial carbon comes into the estuary in wet years than in dry years. Statistical differences in the carbon signatures of areas A and B were also noticed between rainy (depleted) and dry (enriched) years. These spatio-temporal differences were verified for organic matter, some of the benthic invertebrates and YoY sole. For this reason, it appeared that varying river inputs over the years lead to differences in the POM carbon signatures that propagated throughout the entire benthic food web up to YoY sole in Vilaine estuary, with a downstream range depending on the intensity of the river flow.

This suggests a close relationship between benthic food webs and river input: during dry years (2004 and 2005), the terrestrial carbon signature was only found near the dam at the mouth of the Vilaine estuary, while this signature was also found in marine waters during rainy years (2007 and 2008). The Vilaine benthic food web shifted from a network with a mix of terrestrial and marine influences during dry years to an higher terrestrial influence when river flow is high.

Yokoyama and Ishihi (2007) and Choy *et al.* (2008) have already used stable isotope to demonstrate a variation in the food sources of benthic macroinvertebrates along a land–sea transect. The present study confirms these results and provides two other pieces of information: the terrestrial influence differs in intensity and spatial extent from one year to another, with relation to river inputs, and it is propagated up to juvenile flatfish through their trophic interactions.

Estuarine dependence and determinism in sole recruitment

Benthic invertebrates constitute the food supply for young fish in nursery grounds (Howell *et al.*, 1999; McConnaughey and Smith, 2000; Phelan *et al.*, 2001). For the Vilaine and Loire (an adjacent river) estuaries, Marchand and Masson (1989) and Marchand (1993) have shown the impact of salinity and turbidity on the settling of the benthic communities (dominated by young polychaetes and bivalves) preyed upon by euryhaline fishes, especially the common sole. The development of communities that tolerate low salinity levels provides suitable food for young sole (Costa and Bruxelas, 1989), thus also providing an energetic benefit of feeding in the estuary (Leakey *et al.*, 2008). Darnaude *et al.* (2004) concluded that high land-based run-off was favourable for the productivity of invertebrate prey, and thus for the juvenile common sole in the Mediterranean.

The present study confirms the estuarine opportunism of YoY sole and highlights the interannual variability of the river influence on estuarine nursery grounds, in terms of the river flow. The link between the amount of freshwater input and the spatial range of the nursery ground under estuarine influence has previously been demonstrated both for YoY density and spatial distribution (Le Pape *et al.*, 2003c). The present study adds a trophic dimension to this statistical relationship: the estuarine based trophic chain and its spatio-temporal dynamics could at least partially explain the positive influence of river flow on sole recruitment in the Vilaine estuary and the adjacent Bay (Le Pape *et al.*; 2003 bc), but also more generally in the Bay of Biscay at the level of population (Le Pape *et al.*; 2003 ac). Similarly, Dolbeth *et al.*

(2008) have emphasized drought as a probable key reason for the decreased production of marine juvenile species in estuaries.

The ability of benthic fish to exploit terrestrial POM inputs depends on their ecology (Darnaude, 2005; Leakey *et al.*, 2008), and fish assemblages show a trend towards the enrichment of their carbon isotopic signatures from the upper towards the lower estuary (Pasquaud *et al.*, 2008). Hence, these results on the common sole must be considered as specific, in terms of the life cycle of this species and its relative estuarine opportunism (Araujo *et al.*, 2000; Le Pape *et al.*, 2003ab). Nevertheless, these results about juvenile sole estuarine dependence can also be considered more generally, focusing on the important role played by estuaries as essential fish habitats. Estuaries play a determining role for marine fish population renewal (Beck *et al.*, 2001; Peterson, 2003), especially through the trophic link related to high productivity.

This dependence must be assessed to analyse the consequences of river discharge variations on marine fish populations and related fisheries (Darnaude, 2005). The consequences of lower river inputs linked to anthropogenic uptake of freshwater and climate changes could be harmful (Chicharo *et al.*, 2006; Dolbeth *et al.*, 2008). This could be particularly true if trophic enrichment of the marine fish food chain by terrestrial-derived subsidies is altered during the growth period of fish in estuarine nursery grounds.

Acknowledgements

This project was supported by the French National Programme for Coastal Environment (PNEC) and by the French National Research Agency (ANR project SoleBeMol-Pop, ANR Vulnérabilité, Milieux et climat, and project Amphore, ANR Biodiversité). Special thanks to Yves Désaunay, Jean-Paul Bourse and Jean-Pierre Noël for their help with the field analyses. The authors are also grateful to Lisa Ellen Spencer for editing their English and to the two anonymous reviewers for their helpful advices.

II.2 : Ecologie trophique des juvéniles de poissons plats dans une nourricerie côtière : distinguer l'influence de la production primaire des apports de matière organique terrigène

Résumé détaillé

Si, au sein des nourriceries estuariennes, le réseau trophique des juvéniles de poissons plats repose sur la matière organique particulaire d'origine terrigène, dans les zones non estuariennes, et notamment les baies, les sources de matière organique restent peu connues. La baie du Mont-Saint-Michel (BMSM), nourricerie importante pour les poissons plats, se distingue notamment de l'estuaire de la Vilaine par ses apports d'eau douce limités ainsi que par la diversité des sources potentielles de matière organique.

L'objectif de ce travail est double : premièrement, décrire le régime alimentaire des deux espèces de poissons plats les plus abondantes en BMSM (la sole et la plie) et analyser les interactions trophiques inter et intra-spécifiques au sein de la nourricerie ; deuxièmement, déterminer l'origine de la matière organique assimilée par ces juvéniles. Deux approches complémentaires ont été utilisées à cette fin : l'analyse des contenus digestifs, pour identifier les proies, et le dosage des isotopes stables du carbone et de l'azote, afin de tracer la matière assimilée.

Bien que des différences de régimes alimentaires aient été trouvées entre les espèces et les cohortes, ces analyses ont montré que la base du réseau trophique au sein de la nourricerie est constituée de microphytobenthos. Dans une méta-analyse additionnelle, les isotopes stables du carbone ont été utilisés pour comparer la ligne basale de différentes nourriceries ouest européennes. La source de matière assimilée par les juvéniles de sole varie d'un site à l'autre. Alors que dans les estuaires, des études antérieures ont démontré que les juvéniles sont dépendants de la matière organique d'origine terrigène, la présente étude souligne que, dans le cas de nourriceries non estuariennes, la production primaire locale peut être la source principale. En outre, en ré-analysant les résultats des nourriceries estuariennes avec une approche quantitative, nous avons démontré le rôle important que peut avoir la production primaire locale dans les estuaires, en complément des apports fluviaux.

Trophic ecology of juvenile flatfishes in a coastal nursery ground: disentangling the influence of primary production and freshwater organic matter subsidies

C. Kostecki^{1*}, J.-M. Roussel², N. Desroy³, G. Roussel¹, J. Lanshere¹, H. Le Bris¹, O. Le Pape¹

Soumis à Marine Ecology Progress Series

¹ Université Européenne de Bretagne, Agrocampus Ouest, UMR 985 Ecologie et Santé des Ecosystèmes, Ecologie halieutique, 65 rue de St Briec, CS 84215, 35042 Rennes, France

² INRA, UMR 985 Ecologie et Santé des Ecosystèmes, Ecologie et Préservation des Espèces et Habitats Aquatiques, 65 rue de St Briec, 35042 Rennes, France

³ IFREMER, Laboratoire Environnement-Ressources Finistère-Bretagne Nord, CRESCO, 38 rue du Port Blanc, BP 80108, 35801 Dinard Cedex, France

Abstract

Coastal and estuarine nurseries are essential habitats for flatfish juvenile growth and survival. These restricted but productive areas offer high food supply and, therefore, sustain populations and fisheries. The Mont-Saint-Michel Bay (MSMB), which supports an important flatfish nursery ground, differs from previous study cases since freshwater loadings and terrigenous organic matter inputs are limited compared with marine organic sources. The objective of this work in the MSMB was (1) to analyse diet and competition between the two most abundant flatfishes species (common sole and plaice) and between different juvenile age-classes (0-group and 1-group), (2) to disentangle the origin of carbon entering the flatfish nursery food web and sustaining juvenile production, and (3) to compare these results to data already published for estuarine nursery grounds of juvenile sole located in Western Europe. Gut contents and stable isotopes analysis (C and N) were used to identify preys and trace the origin of carbon in food webs. Diet changes depended on species and/or size, but microphytobenthos was the communal primary basal production. Comparisons with literature suggested that food sources for juvenile sole vary among sites. While terrigenous organic matter is a major source of energy for juvenile flatfish in estuaries, it can be compensated by *in situ* primary production in non estuarine nurseries such as MSMB. A reanalysis of published data suggested that *in situ* primary production could be of major importance in both coastal and estuarine nursery grounds.

Keywords stable isotopes, gut contents, microphytobenthos, coastal nursery ground, juvenile flatfish

II.2.1. Introduction

Coastal and estuarine ecosystems are the most productive environments in the world and represent half of the oceanic production (Costanza *et al.*, 1997). They are essential fish habitats as they play the key role of nursery grounds for many marine species widely distributed on the continental shelf (Beck *et al.*, 2001; Peterson, 2003) and particularly flatfish (van der Veer *et al.*, 2000). The capacity and quality of these coastal and estuarine habitats have a considerable influence on the renewal of marine populations (Rijnsdorp *et al.*, 1992; Gibson, 1994; Johnson *et al.*, 1998; Peterson *et al.*, 2000). It is thus crucial to better understand the functioning of these coastal and estuarine nursery grounds for developing proper fisheries management policies (Beck *et al.*, 2001).

In many estuaries (Vilaine, Rhône, Thames, Gironde, Tagus, Danube), the influence of river flow on nursery ground carrying capacity has been established and the incorporation of terrestrial organic matter into flatfish juveniles food web has been revealed (Le Pape *et al.* 2003c; Darnaude *et al.*, 2004; Leakey *et al.*, 2008; Pasquaud *et al.*, 2008; Vinagre *et al.*, 2008; Banaru and Harmelin-Vivien, 2009; Kostecki *et al.*, 2010). However, the origin of food sources incorporated in juvenile flatfish food webs is still misunderstood in the case of non estuarine nursery areas.

The Mont-Saint-Michel Bay (MSMB, France), located on the western part of the English Channel (**Figure 10**), is a vast and productive bay supporting nursery areas for several marine species (Kostecki *et al.*, submitted), particularly the common sole *Solea solea* and plaice *Pleuronectes platessa* (L., 1758). In this bay, the freshwater influence is limited by the low river tributaries discharge and by the high hydrodynamic circulation linked to the megatidal regime (Cugier *et al.*, 2010). Besides, the MSMB benefits from large mudflats and a primary production mainly based on benthic diatoms (Lefeuvre *et al.*, 2000). This nursery area was thus appropriate to analyse, on a non estuarine productive system, juvenile flatfishes food supply and to estimate the origin of food sources incorporated in juvenile flatfish food webs.

First, we aimed at verifying if juvenile flatfish species competed for the same preys or if each species (sole and plaice) and age group (0-group and 1-group) was specialized. Trophic niche width and species competition for food is traditionally measured using direct gut content analysis of individuals. However, since gut examination has severe limitations (e.g. under-estimation of prey diversity (Hyslop, 1980), this method was coupled with stable C and N isotope analyses. Moreover, stable isotope analyses were also used to differentiate nutrient pathways and energy sources in the bay (Peterson and Fry, 1987). With SIAR, a mixing model improved with Bayesian methods (Parnell *et al.*, 2010), six different C sources were used and traced into each flatfish food web. A sensitivity analysis based on different trophic factor enrichment (TEF) was performed and the origin of organic matter was traced. Finally, results obtained in this bay were compared with those obtained on juvenile common sole in estuarine nursery grounds located in Western Europe.

II.2.2. Materials and methods

Mont Saint-Michel bay situation

The MSMB is located in North-West France, in the western part of the English Channel (latitude 48°40'N, longitude 1°35'W; **Figure 10**). About half of this wide and shallow bay (500 km², depth < 20 m) consists of mudflats (210 km²) and intertidal salt marshes (40 km²), which make the MSMB the most important salt-marsh area in Europe (Lefeuvre *et al.*, 2000). This bay is a semi-diurnal macrotidal system with a high tidal range, reaching 15.50 m during the highest spring tides (Larsonneur, 1994). In the MSMB the riverine influence is limited by the low discharges of rivers flowing in (average annual discharge: 7.06 m³.s⁻¹, 5.12 m³.s⁻¹ and 10.00 m³.s⁻¹ for Couesnon, Sée and Sélune, respectively).

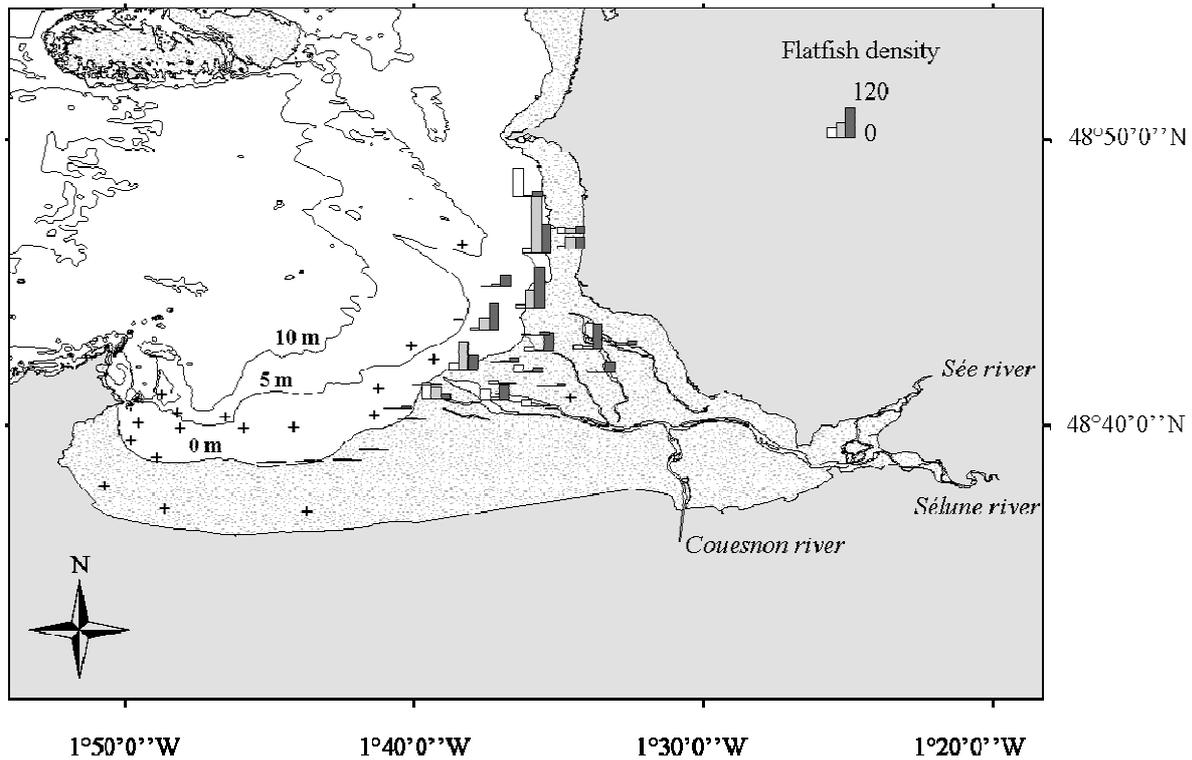


Figure 10: Mont Saint-Michel Bay situation and location of sampling stations. Densities of trawled 0G-plaice (white), 0G-sole (light grey) and 1G-sole (dark grey) in August 2008; crosses indicated no catch trawl hauls. In the upper left corner of the figure: general location of the study area.

This bay is one of the most important nurseries in the English Channel for several fish species of commercial interest such as sea bass *Dicentrarchus labrax*, whiting *Merlangius merlangus*, elasmobranchs (*Raja* spp) (Legendre, 1984; Lafaille *et al.*, 1998) and flatfishes, mainly common sole and plaice, but also brill (*Scophthalmus rhombus*) (Kostecki *et al.*, submitted).

Sample collection and preparation

Benthic macrofauna and flatfish were sampled with a beam trawl (2.9 m wide, 0.5 m high opening and 10 mm stretched mesh net cod end) in August 2008. Forty-two hauls were carried out at 2.5 knots for 15 min, covering 3400 m² each on average (**Figure 10**). For each haul, benthic macrofauna and flatfish were sorted and identified to the lowest possible taxonomic level, generally the species. Common sole and plaice were the two flatfish species for which catches were large enough to allow a quantitative study of their diet. Individuals were measured and size frequency histograms were used to discriminate cohorts. Two cohorts

were sampled for common sole, 0 young-of-the-year (0G-sole) and 1-group (1G-sole) and only one for plaice, young-of-the-year (0G-plaice) (**Table 4**). Samples collected for flatfish gut contents analysis were stored on board in formaldehyde (7 %) while samples awaiting for stable isotope analysis (juvenile sole, plaice and benthic invertebrates considered as potential preys) were first refrigerated on boat and finally stored at -20°C at laboratory (**Table 4**).

Table 4: Total length range (mm) and number of samples used for the gut content analyses and for the stable isotope analyses

| Species | Gut content analysis | | Stable isotope analysis | |
|-----------|----------------------|-------------------|-------------------------|-------------------|
| | TL range (mm) | Number of samples | TL range (mm) | Number of samples |
| 0G-plaice | 42 - 125 | 120 | 47 - 114 | 68 |
| 0G-sole | 53 - 106 | 178 | 56 - 100 | 49 |
| 1G-sole | 118 - 212 | 51 | 116 - 206 | 47 |

During the same survey, three samples of freshwater (salinity measured with a probe indicated 0.0) were collected in the Couesnon, Sée and Sélune rivers (**Figure 10**). The water collected was first sieved (200 µm mesh) to extract detritus and large zooplankton. Particulate Organic Matter (POM) was obtained by filtering 1 l of this water over precombusted Whatman GF/F filters. Filters were acidified (10% HCl) to remove carbonates, rinsed with Mili-Q water and oven-dried (50–60 °C for 48 h).

Four samples for microphytobenthos (MPB, mainly benthic diatoms; Riera, 2007) were collected at low tide on the intertidal section of the bay (in front of the Mont-Saint-Michel and in front of Cherrueix) in August 2008. It was extracted at laboratory using the method suggested by Riera and Richard (1996) and described in Kostecki *et al.* (2010).

Gut contents analysis

Plaice and sole having a small stomach and a long alimentary tract (Beyst *et al.*, 1999; Amara *et al.*, 2001), the entire digestive tract (stomach and intestine) of each fish was removed from the body and stored into alcohol 70%. The number of empty digestive tracts was counted and the vacuity index (proportion of empty digestive tracts) was calculated. Preys found in the stomach and in the intestine were sorted and counted under a binocular microscope. All preys were identified to the lowest possible taxonomic level, generally the

species. After identification, preys items were pooled into order or class to facilitate inter and intra-specific comparisons on a limited number of variables. Indices of relative abundance (% N, the number of a particular prey item as a proportion of the total number of all prey items in the entire digestive tracts) and percentage occurrence (% O, the percentage in gut in which a certain prey item occurred) of each group of preys were calculated for each group of fish studied.

Stable isotopes analysis

Sample preparation

The benthic invertebrate species used for isotopic analysis were those that i) were dominant in terms of abundance and biomass, ii) were potential preys for sole and plaice juveniles, and iii) were found in gut content analyses: *Nephtys sp.*, *Arenicola marina*, *Abramis alba* and *Cerastoderma edule*. In order to minimize the lipid effects on $\delta^{13}\text{C}$ (Bodin *et al.*, 2007), low-lipid muscle tissues were used for the mega- and macro-faunal samples (except polychaetes) utilized in the stable isotopes analysis. White muscle samples were taken from the dorsal sole and plaice musculature (**Table 4**), as recommended for fish (Pinnegar and Polunin 1999; Sweeting *et al.* 2007), and from the siphon of bivalves. Viscera, setae and the jaw were removed from large specimen of polychaetes by dissection, and the analyses were carried out on the remaining whole body (Le Loc'h and Hily, 2005). After dissection, the tissue samples were washed with distilled water to prevent contamination by sediment carbonates (Kharlmamenko *et al.*, 2001; O'Reilly *et al.*, 2002). Samples were individually frozen (-20°C) before freeze-drying. Dried samples were then ground to obtain a homogeneous powder. All the samples (benthic invertebrates and juvenile flatfish but also particulate organic matter and microphytobenthos) were weighed and encapsulated in a fold of tin to await stable isotope analysis.

Stable isotope analyses

$^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios were obtained from continuous-flow isotope ratio mass spectrometry (CF-IRMS). Samples were analysed using a Finnigan Mat Delta XP isotope ratio mass spectrometer interfaced with a Carlo Erba NC2500 elemental analyzer. Isotope ratios were reported in conventional delta (δ) notation as parts per mil (‰) relative to the international standard for Peedee Belemnite Carbonate (C) and atmospheric nitrogen (N).

Repeat analyses of the IAEA and laboratory standards (N1, N2, CH6, CH7, acetalinide, and peach leaf) showed that maximum standard deviations for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values were, respectively, 0.14 and 0.18 ‰. The standard deviations of the duplicate samples analysed averaged 0.13 and 0.22 ‰ for carbon and nitrogen. Single measurements were carried out on all remaining samples.

Additional stable isotopes data

Stable C and N isotopes values of seawater collected by Riera (2007) in 2002 were used for comparisons with other organic matter sources. Similarly, detritus plant tissues from *Halimione portulacoides* and *Elymus athericus* collected by Riera (2007) in 2002 were used as macrophyte $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ reference values. Since organic matter derived from marsh halophytes is known to contribute to the diet of all the tidal flats invertebrates (Lefeuvre *et al.*, 2000), detritus plant tissues were chosen instead of alive plant, as their isotopic signature are different (Riera, 2007).

Data analysis

Means comparisons

Analyses of variance coupled with Tukey multiple means comparisons were performed to test whether C and N stable isotopic values in flatfish differed between species and age.

Mixing model

Sources incorporated into food webs were identified using mixing models. Mixing models such as Isosource developed by Phillips and Gregg (2003) provide a combination of feasible solutions accounting for multiple possible sources that could explain a consumer's stable isotope values. In this study, we used a Bayesian model developed by Parnell *et al.*, (2010) and the package "SIAR" (R software). This Bayesian model allows uncertainty and variability (concerning sources and trophic enrichment factors, TEF) incorporation into multi-sources stable isotope mixing models.

Freshwater POM data obtained from Sée and Sélune were pooled in the mixing model since values were very close. Therefore, six sources were used in the model: microphytobenthos, marine POM, freshwater POM from Couesnon, freshwater POM from Sée and Sélune, dead leaf of *Elymus athericus* and *Halimione portulacoides*.

Trophic level for common sole and plaice is 3.13 (s.e. 0.32) and 3.26 (s.e. 0.39), respectively (Fishbase). It was necessary to take into account the 2 trophic levels enrichment between primary producers or organic matter, the primary consumers (i.e. juvenile flatfish preys) and juvenile flatfish. Sensitivity analyses were performed to test whether the 2 trophic enrichment factors had an impact on model outputs, and three different trophic enrichment factors were compared (**Table 5**):

- mean TEF usually taken from the literature (DeNiro & Epstein, 1978 and 1981; Fry, 2006),
- TEF resulting from an experimentation performed by Le Loc'h and colleagues (comm. pers.) concerning juvenile common sole reared in Thau lagoon (France) in natural conditions (temperature and salinity),
- the mean benthic invertebrates carbon and nitrogen values of four benthic species sampled in the bay were used and compared to flatfish isotopic values to estimate a local TEF.

Table 5: Trophic enrichment factors used for SIAR predictions

| Sources | TEF: Carbon | | |
|--------------------|---------------|-------|-----------|
| | PP-C1 | C1-C2 | Σ (PP-C2) |
| Literature | 1.00 | 1.00 | 2.00 |
| Experimentation | | 2.43 | 3.43 |
| This study: | | | |
| 0G plaice | | 1.53 | 2.53 |
| 0G sole | | 1.57 | 2.57 |
| 1G sole | | 1.69 | 2.69 |
| Sources | TEF: Nitrogen | | |
| | PP-C1 | C1-C2 | Σ (PP-C2) |
| Literature | 2.20 | 3.40 | 5.60 |
| Experimentation | | 2.27 | 4.47 |
| This study: | | | |
| 0G plaice | | 1.32 | 3.52 |
| 0G sole | | 2.00 | 4.20 |
| 1G sole | | 2.88 | 5.08 |

Sources utilization: a comparison between estuaries and MSMB

$\delta^{13}\text{C}$ of young-of-the-year common sole and organic matter sources were compared in a meta-analysis gathering the present study in MSMB and previous studies in different estuaries: the Vilaine (Kostecki et al, 2010), the Tagus (Vinagre *et al.*, 2008) and the Rhône (Darnaude *et al.*, 2004). For each nursery ground, juvenile sole $\delta^{13}\text{C}$ values were corrected for 2 TEF following data from DeNiro & Epstein (1978, 1981) and Fry (2006) (see values in **Table 5**). Then $\delta^{13}\text{C}$ data for common sole and each possible source (i.e. freshwater POM, *in situ* POM and microphytobenthos) were transformed such that the mean value of *Solea solea* was zero. Hence, results were plotted on a graph showing all theoretical sources and giving information on organic matter incorporated in the different nurseries (estuaries and the MSMB).

II.2.3. Results

Gut contents analysis

0G-plaice had the lowest vacuity index, with only 36.7 % of empty stomach and intestine, against 82.0 % for 0G-sole and 51.0 % for 1G-sole.

Juvenile flatfish preys differ from species and age groups in the MSMB (**Table 6**): Plaice gut contents analysis revealed the presence of 12 taxa whereas diversity in 0G-sole (7 taxa) and 1G-sole (5 taxa) was lower. Cumacea (mainly *Pseudocuma longicorne* and *Cumopsis goodsir*), bivalvia (*Abra alba* and siphons of *Cerastoderma sp.*) and polychaeta were the most important by occurrence in 0G-plaice gut contents but only cumacea (67 %) and bivalvia were important by number. Both in terms of relative composition and frequency of occurrence, 0G-sole ate chiefly amphipoda (*Microprotopus maculatus*) and cumacea (*Pseudocuma longicorne*). On the contrary, polychaeta (*Arenicola marina* and *Nephtys sp*) and bivalvia (*Abra alba*) were the main components of 1G-sole diet. All flatfish groups ate on bivalvia but siphons (sublethal cropping) were specially consumed by young-of-the-year.

Table 6: Relative abundance (% N) and percentage of occurrence (% O) by number of taxa in the flatfishes diet

| | 0G-plaice | | 0G-sole | | 1G-sole | |
|----------------------|-----------|------|---------|------|---------|------|
| | % N | % O | % N | % O | % N | % O |
| <i>Arthropoda</i> | | | | | | |
| Cumacea | 66.8 | 57.9 | 28.6 | 65.6 | 1.9 | 8.0 |
| Amphipoda | 1.1 | 14.5 | 50.2 | 75.0 | - | - |
| Decapoda | 4.1 | 11.8 | 0.1 | 3.1 | 2.9 | 12.0 |
| Harpacticoida | 2.7 | 5.3 | 2.9 | 18.8 | - | - |
| Mysida | 0.2 | 1.3 | - | - | - | - |
| Ostracoda | 0.2 | 2.6 | - | - | - | - |
| Crustacea | 0.1 | 1.3 | - | - | - | - |
| <i>Mollusca</i> | | | | | | |
| Bivalvia | 15.6 | 47.4 | 2.1 | 18.8 | 36.9 | 52.0 |
| Bivalvia (siphons) | 6.8 | 11.8 | 14.6 | 21.9 | 2.9 | 4.0 |
| Gastropoda | 0.4 | 5.3 | - | - | - | - |
| <i>Echinodermata</i> | | | | | | |
| Ophiuroidea | 0.5 | 7.9 | - | - | - | - |
| <i>Annelida</i> | | | | | | |
| Polychaeta | 1.7 | 26.3 | 1.5 | 18.8 | 55.3 | 80.0 |
| Number of taxa | 12 | | 7 | | 5 | |

Food sources and flatfish stable isotope signatures

Particulate Organic Matter from the Couesnon was ^{13}C -depleted and ^{15}N -enriched compared to POM from the other rivers (Sée and Sélune) and from marine POM (**Figure 11**). *Elymus athericus* was ^{13}C -depleted and ^{15}N -enriched compared to *Halimione portulacoides*. Microphytobenthos was the most ^{13}C -enriched organic matter source compared to all other sources (POM and dead leaf). Thus, the different freshwater, estuarine and marine food sources (freshwater and marine POM, plants and microphytobenthos) had distinct $\delta^{13}\text{C}$ values and can be traced into the trophic network.

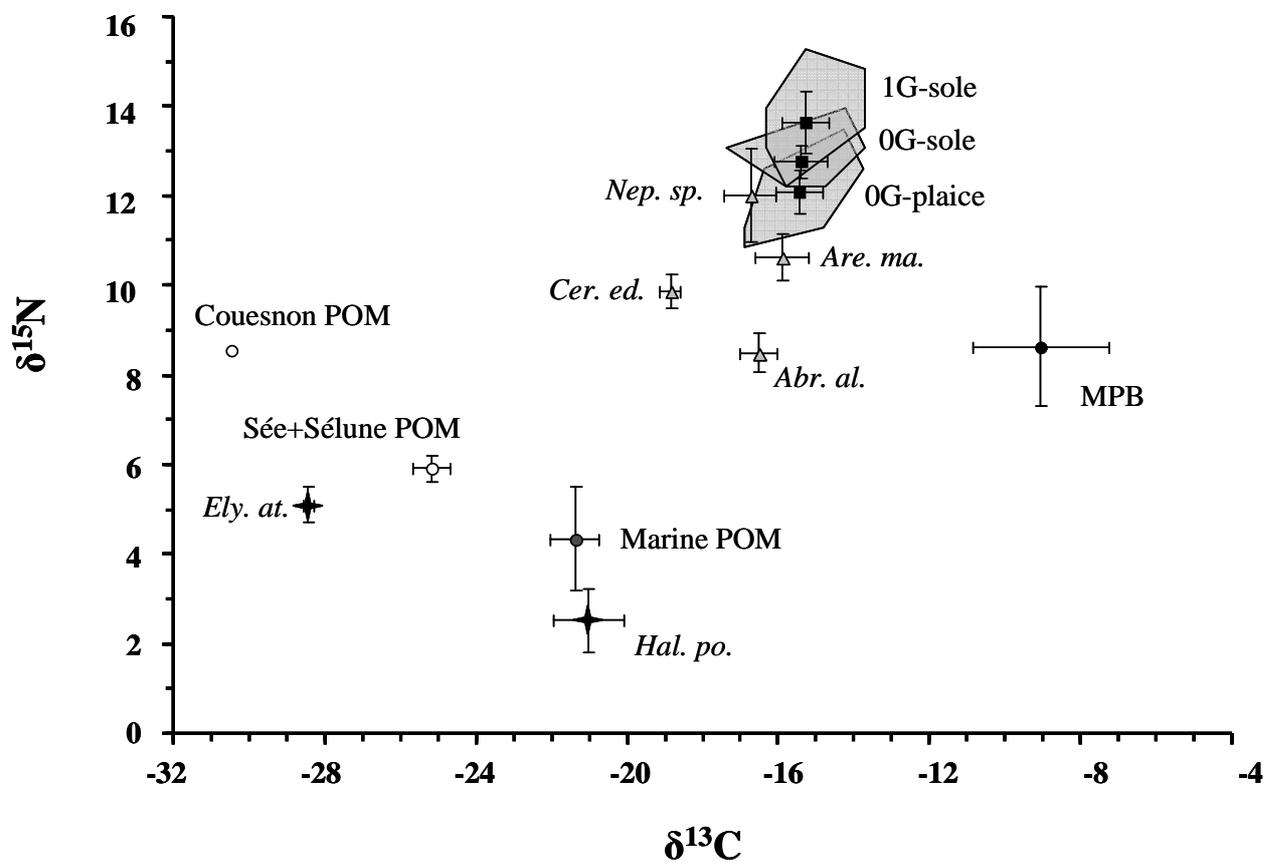


Figure 11 : $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (mean \pm standard deviation) of sources in grey circles [particulate organic matter from Couesnon, from Sée and Sélune, marine POM, microphytobenthos (MPB), dead leaf of *Elymus athericus* (Ely. at.) and of *Halimione portulacoides* (Hal. po.)], benthic invertebrates in black triangles (*Nephtys sp.* (Nep. sp.), *Arenicola marina* (Are. ma.), *Cerastoderma edule* (Cer. ed.) and *Abra alba* (Abr. al.) and juvenile flatfish in black squares [0G-plaice, 0G-sole and 1G-sole]. All samples are represented for the sources but not for the benthic invertebrates nor for the flatfishes, where grey polygons represent data dispersion and increase figure readability.

Benthic invertebrates exhibited strong differences among species: both bivalves (*Abra alba* and *Cerastoderma edule*) were ^{15}N -depleted compared to the polychaetes *Arenicola marina* and *Nephtys sp.* A gradient in $\delta^{13}\text{C}$ was also observed, with *Cerastoderma edule* being the most ^{13}C -depleted invertebrate (**Figure 11**).

The 0G-plaice, 0G-sole and 1G-sole were not significantly different in $\delta^{13}\text{C}$ values (**Figure 11**) but differed significantly ($p < 10^{-15}$; all the Tukey tests are significant) for $\delta^{15}\text{N}$, with 0G-plaice being more ^{15}N -depleted than 0G- and 1G-sole (**Figure 11**). 1G-sole have the highest $\delta^{15}\text{N}$ values.

Sources contribution

Estimating mean contributions of each organic matter source to fish diet with mixing models gave similar results for the 2 juvenile sole cohorts and the 0-group plaice (**Figure 12a**). Microphytobenthos and POM from the Couesnon represented respectively 60 % and almost 40 % of C sources for juvenile flatfish. Conversely, contributions from Sée and Sélune POM, marine POM, *Elymus athericus* and *Halimione portulacoides* were marginal.

These results appeared robust to the values of TEF used, as shown by the sensitivity analysis. In spite of the high differences in tested TEFs (**Table 5**), results kept similar for the three different models, always with a major ($> 40\%$) contribution of MPB (**Figure 12**). Differences came from changes in estimation of the contribution of the freshwater POM tributaries with variable proportion estimated for Sée and Sélune with regards to Couesnon, with a minor influence on the contribution of total freshwater POM.

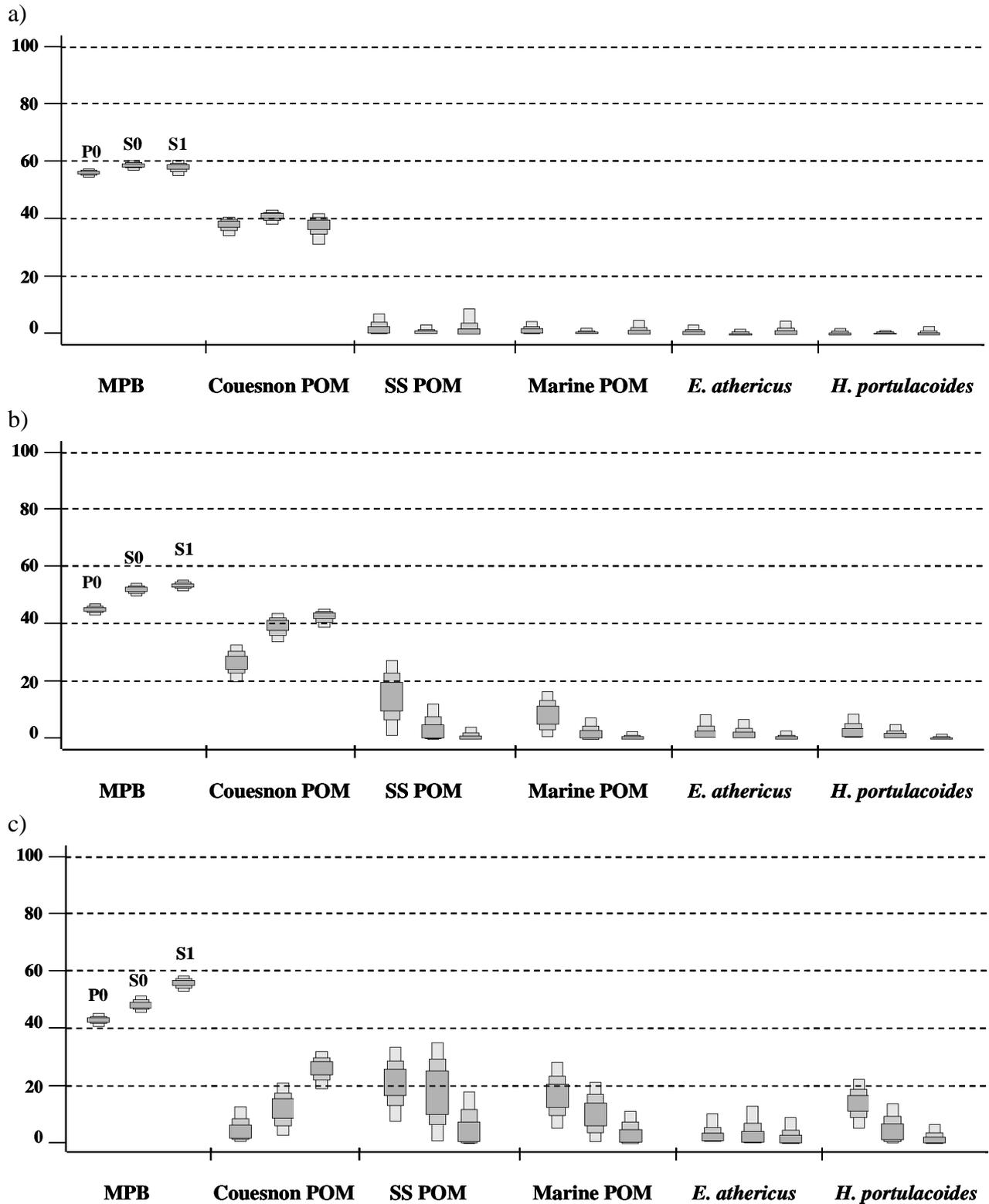


Figure 12: Boxplots of the feasible contributions of the 6 sources (MPB, Couesnon POM, Sée+Sélué POM (SS POM), Marine POM, *Elymus athericus* (*E. athericus*) and *Halimione portulacoides* (*H. portulacoides*)) for 0G-plaice (P0), 0G-sole (S0) and 1G-sole (S1). Trophic enrichments factors were calculated based on a) data from our study, b) experiments *in situ* (F. Le Loc'h, personal communication), and c) data from literature (see Table 5 for details).

Sources utilization: a comparison between estuaries and BMSM

The relative position of the possible $\delta^{13}\text{C}$ organic matter sources compared to theoretical 0G-sole mixture varied among study sites (**Figure 13**). Whatever the site, both freshwater POM (^{13}C -depleted values) and *in situ* primary production (^{13}C -depleted values from *i.e.* phytoplankton or *in situ* POM and microphytobenthos), were necessary to obtain the theoretical 0G-sole values in mixture.

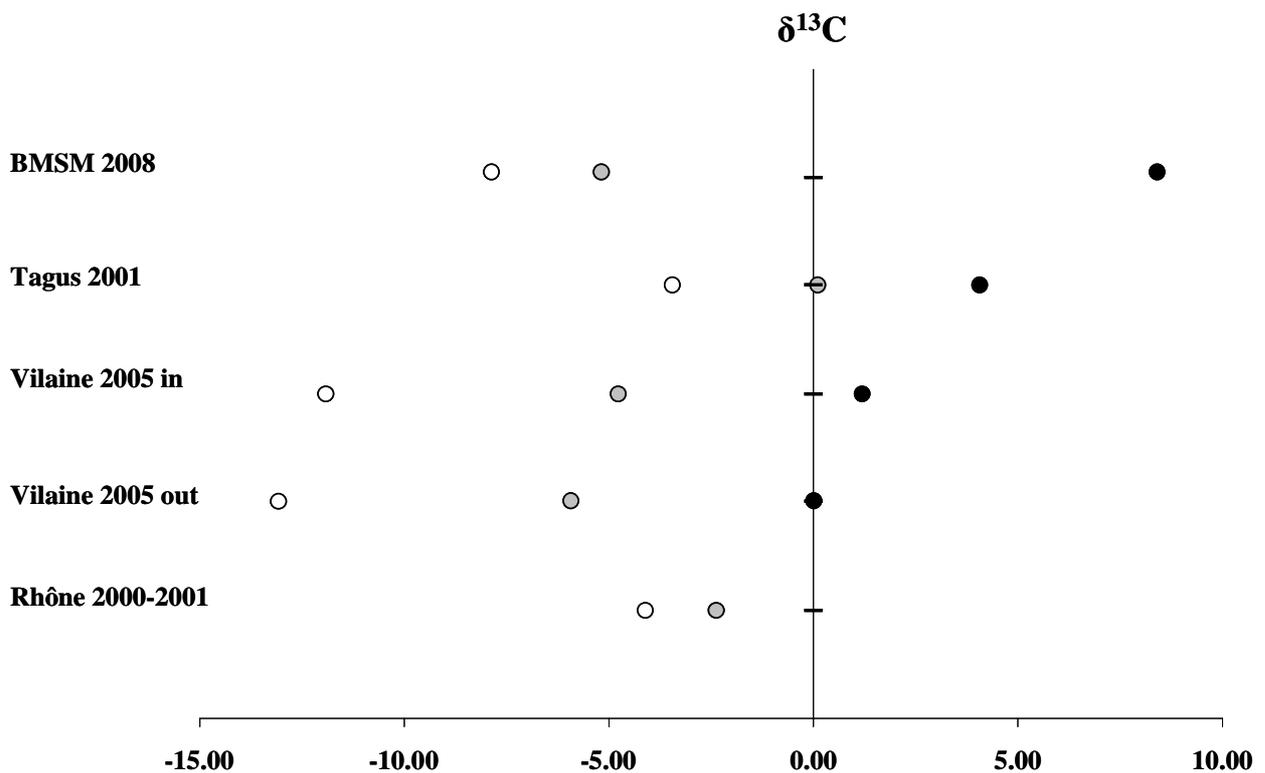


Figure 13: $\delta^{13}\text{C}$ of organic matter and theoretical sources for juvenile common sole in a bay (BMSM) and in estuaries (Tagus, Rhône and Vilaine) using literature TEF. Sources used in this figure: freshwater POM (white circle), *in situ* POM (grey circle) and MPB (black circle).

In the MSMB the microphytobenthos is the only ^{13}C -enriched source and its contribution appears of major importance, in combination with *in situ* POM and freshwater POM. In the Vilaine estuary, the respective influence of the three sources appears to evolve on an upstream-downstream gradient with a decreasing influence of freshwater POM in the outer estuary. Nevertheless, microphytobenthos is the only more ^{13}C -enriched source and its contribution is required to explain theoretical $\delta^{13}\text{C}$ values of juvenile sole. In the Tagus estuary, the closest organic matter source is *in situ* POM. One cannot reject the hypothesis

that juvenile sole strictly depended on such source of C, but a mixture of C originated from freshwater POM and microphytobenthos could also be incorporated into juvenile sole diet. In the Rhône estuary, the lack of tidal regime should prevent microphytobenthos from being an important source of C. However, other potential sources (*i.e.* freshwater and *in situ* POM) are more ^{13}C -depleted than the theoretical source for juvenile sole, suggesting the existence of a ^{13}C -enriched source in the mixture.

II.2.4. Discussion

A moderate trophic niche overlap between juvenile flatfish species in the Mont-Saint-Michel Bay

Both sole and plaice have a small mouth size, small oesophagus and stomach, and a complicated intestinal loop appropriate for frequent consumption of small-sized benthic prey (De Groot, 1971; Braber & De Groot, 1973). In the Rance estuary (France), close to the MSMB, Le Mao (1986) concluded on competition between young sole and plaice for *Cerastoderma sp.* This, however, was not the case in the Seine estuary (Amara *et al.* 2001) and in our study, *Cerastoderma sp.* siphons were only found in plaice gut contents. Even if both plaice and sole juveniles ate exclusively benthic preys, taxonomic comparison showed dissimilarities and no dietary overlap was observed among species in MSMB, nor in other nursery grounds in Europe (Beyst *et al.*, 1999; Amara *et al.*, 2001). Juvenile plaice had a larger preys spectrum than common sole in the MSMB, like in other nursery grounds in the French coasts of the English Channel (Amara *et al.*, 2001), but young plaice had the lowest nitrogen value, reflecting a lower trophic level. In addition, young plaice stomach and intestine were more often full, reflecting different feeding activity modes. These dissimilarities can be explained by differences in feeding strategy: plaice are usually visual feeders, eating on slow-moving bottom-living food and active crustaceans while sole are night feeders, preying on sessile or barely mobile organisms (Batty and Hoyt, 1995; Beyst *et al.*, 1999). These feeding behaviours come from morphological differences: a higher density of ciliated cells in the eyed side of plaice but in the blind side of sole (Harvey, 1996). Benthic invertebrates eaten by young plaice were mainly deposit and suspension feeders while common sole preys were deposit feeders and carnivorous (with a higher trophic level). This can explain the difference in both gut contents and nitrogen signature. Moreover, as sampling

was realized during daytime, the stomachs of day-time feeders plaice are less often empty (De Groot, 1971).

Concerning intraspecific competition between 0G- and 1G-sole, no dietary overlap was observed: young-of-the-year sole ate smaller preys items (mainly Amphipoda and Cumacea) than 1G-sole (bivalvia and polychaeta). This was also noticed by Lagardère (1987), Molinero and Flos (1991) and Cabral (2000). Increase in nitrogen stable isotopic signature between 0G- and 1G-sole can be explained by the shift to bigger prey items. Since larger sole have a bigger mouth, they capture a larger range of preys, including invertebrates with higher trophic level (Jennings *et al.*, 2001).

Thus, gut content analyses in MSMB pointed out differences in diet between young plaice and sole and between sole age-groups, suggesting differences in food preference.

The importance of microphytobenthos in flatfish food webs in the MSMB

Stable isotopes were used to model the contribution of six organic matter sources to young flatfishes in MSMB. Signature of freshwater MOP was lower in $\delta^{13}\text{C}$ than other organic sources, a well known pattern used for trophic source analyse in coastal and estuarine systems (Darnaude *et al.*, 2004; Kostecki *et al.*, 2010). Other organic sources were also clearly discriminated. An increasing $\delta^{13}\text{C}$ from fresh to marine waters in POM was expected and observed according to previous knowledge on upstream-downstream patterns (Yokoyama and Ishihi, 2007). Detrital salt marshes species had C and N isotopic values that allowed discrimination, as well as MPB which displayed the highest $\delta^{13}\text{C}$ values in MSMB. These patterns fit with previous analyses realized in this bay (Lefeuvre *et al.*, 2000; Riera, 2007) and elsewhere (Yokoyama and Ishihi 2007; Choy *et al.*, 2008).

The SIAR mixing model has been recently developed to trace sources of organic matter from stable isotopes accounting for uncertainties in TEF (Parnell *et al.*, 2010). SIAR has already been used to determine fish sources in seabirds diets (Votier *et al.*, 2010) or basal production sources in fishes food webs (Roach *et al.* 2009). In the present study, TEF sensitivity analysis gave similar results concerning the main important sources contributions. On the contrary, contribution differed for secondary sources, pointing out the potential sensitivity of such analysis of source contribution (Wilson *et al.*, 2009). After taking into account different hypothesis about TEF from primary production to juvenile fish, and after taking into account uncertainties in assimilation processes, the origin of C in flatfish nurseries

food webs was similar for juvenile plaice (0-group) and sole (0 and 1-group) in the MSMB, in spite of differences in prey preferences and slight difference in trophic levels. The basal production source was supported by the local microphytobenthos production (i.e. mainly benthic diatoms) and, in a lesser proportion, by freshwater organic matter subsidies.

A previous study performed by Riera (2007) in the MSMB underlined some trophic patterns of this bay. He focused on the main secondary production: the cultivated (mussels and oysters) and invasive (slipper limpet) shellfish, representing 40 % of the total secondary production in the Bay (Arbach Leloup *et al.*, 2008). The diet of these dominant filter feeding molluscs was primarily based on marine plankton while benthic diatoms inhabiting the intertidal flat did not contribute significantly. The present study demonstrated an inversed situation for a part of the remaining “natural food web” of the bay. MPB appears as a main food source for juvenile flatfish. Lefeuvre *et al.* (2000) made a focus on the functioning of the MSMB and more precisely, on organic matter and nutrient fluxes between salt marshes and marine waters. Using stable isotopes and fatty acids, they demonstrated that the salt marsh production enhances the production of the whole bay. On the contrary in our study, salt marsh, represented by two C3 plants, did not seem to represent an important source of organic carbon in flatfish food web.

The importance of benthic algae primary production in estuaries and lagoons has already been shown. Quan *et al.* (2010) characterized the major pathways for energy flow in an artificial lagoon using 4 primary producers. They showed that more than 50% of organic C in the food chain was derived from epibenthic microalgae suggesting that the lagoon food web was mostly based on this epibenthic microalgal production. Melville and Connolly (2003) used stable isotope to determine the autotrophic sources supporting production of fish in a tropical estuary. They demonstrated the importance of seagrass, epiphytic algae, and local POM (including phytoplankton) in addition to the organic matter from adjacent mangroves for resident fish species. Our results in MSMB system tended to confirm the major influence of local primary production on coastal food chain when freshwater inputs of organic matter are limited. Therefore, primary production in the ecosystem of the bay appears to be a major source of C in local benthic food webs, with phytoplankton for cultivated and invasive shellfish (Riera *et al.*, 2007; Arnach Leloup *et al.*, 2008) and microphytobenthos for a part of the remaining natural food web including juvenile fish on their nursery ground.

Mont-Saint-Michel Bay nursery ground: a functioning contrasting with estuarine nursery grounds?

In MSMB, both *in situ* production of benthic microalgae and terrigenous organic matter entered the flatfish juvenile food web. This combination of local primary production and freshwater organic matter was already demonstrated to sustain juvenile flatfish on nursery sectors, especially in estuaries (Darnaude *et al.*, 2004; Leakey *et al.*, 2008; Pasquaud *et al.*, 2008; Vinagre *et al.*, 2008; Kostecki *et al.*, 2010). The new insight with the present study resulted from the major influence of a local source of organic matter, usually considered as subsidiary for juvenile flatfishes in estuaries.

Terrigenous subsidies in an estuary can vary in space (Pasquaud *et al.*, 2008; Kostecki *et al.*, 2010) and time (dry years against wet years, Kostecki *et al.*, 2010) but were considered as predominant. On non estuarine areas, and especially in bays, which are important nursery grounds (Riou *et al.*, 2001; Le Pape *et al.*, 2003b), the microphytobenthos influence may be predominant and supplies the nursery function.

By comparing MSMB results with other published study cases, we showed that even when freshwater organic matter subsidies are major source of C in juvenile flatfish food webs (Darnaude *et al.*, 2004; Pasquaud *et al.*, 2008; Leakey *et al.*, 2008; Vinagre *et al.*, 2008; Kostecki *et al.*, 2010), the contribution of *in situ* primary production can be of major importance. Thorough multisectors approaches will be further necessary to analyse the various respective importance of organic matter from the watershed and local primary production in sustaining essential flatfish nursery habitat.

Acknowledgments

This project was supported by the French National Programme for Coastal Environment (PNEC, project NOCES). We are grateful to all of the colleagues on board on the *Louis Fage* vessel for their help in field work. We also want to thank P. Riera for his sources data, and M. Perdriau and D. Huteau for their precious assistance in stable isotope samples preparation.

II.3 : Sources trophiques au sein des nourriceries côtières et estuariennes

Particulièrement riches et productives, les zones côtières et estuariennes sont propices au développement et à la croissance des jeunes stades de nombreuses espèces marines, et parmi elles, une proportion importante de poissons plats. La taille de la nourricerie des juvéniles de sole commune dépend directement du débit fluvial (Le Pape *et al.*, 2003c) mais la corrélation sous-jacente, probablement trophique, reste encore mal définie. L'objectif de la première partie de ce chapitre était, par l'utilisation des isotopes stables comme traceurs biologiques, de suivre les apports de matière organique terrigène dans le réseau trophique des juvéniles de sole puis d'analyser la variabilité spatio-temporelle dans les sources de matière organique assimilée. L'intérêt de la seconde partie était d'identifier et de quantifier la matière organique utilisée dans le réseau trophique des juvéniles de poissons plats dans une nourricerie non estuarienne, la baie du Mont-Saint-Michel pour compléter l'approche menée sur les estuaires (Vilaine) ainsi que sur d'autres sites lors d'études antérieures.

II.3.1. Discrimination isotopique des sources

Sans distinction dans les valeurs isotopiques en carbone des sources, aucun traçage des sources vers les niveaux trophiques supérieurs n'est réalisable (Peterson *et al.*, 1985 ; Bouillon *et al.*, 2000). Comme le synthétise la **Figure 14**, les sources échantillonnées dans l'estuaire de la Vilaine et en baie du Mont-Saint-Michel se distinguent très nettement. Pour chaque site de prélèvement, et quelle que soit l'année considérée, il existe un net gradient en carbone entre la valeur de la MOP d'eau douce, la plus appauvrie en ^{13}C , la MOP *in situ* (mélange de la MOP d'eau douce et de la MOP marine avec la production phytoplanctonique estuarienne) et la MOP marine, la plus enrichie. Les sources étant clairement distinctes, il est possible de les tracer dans le réseau trophique benthique et d'étudier la variabilité temporelle et spatiale de leur assimilation.

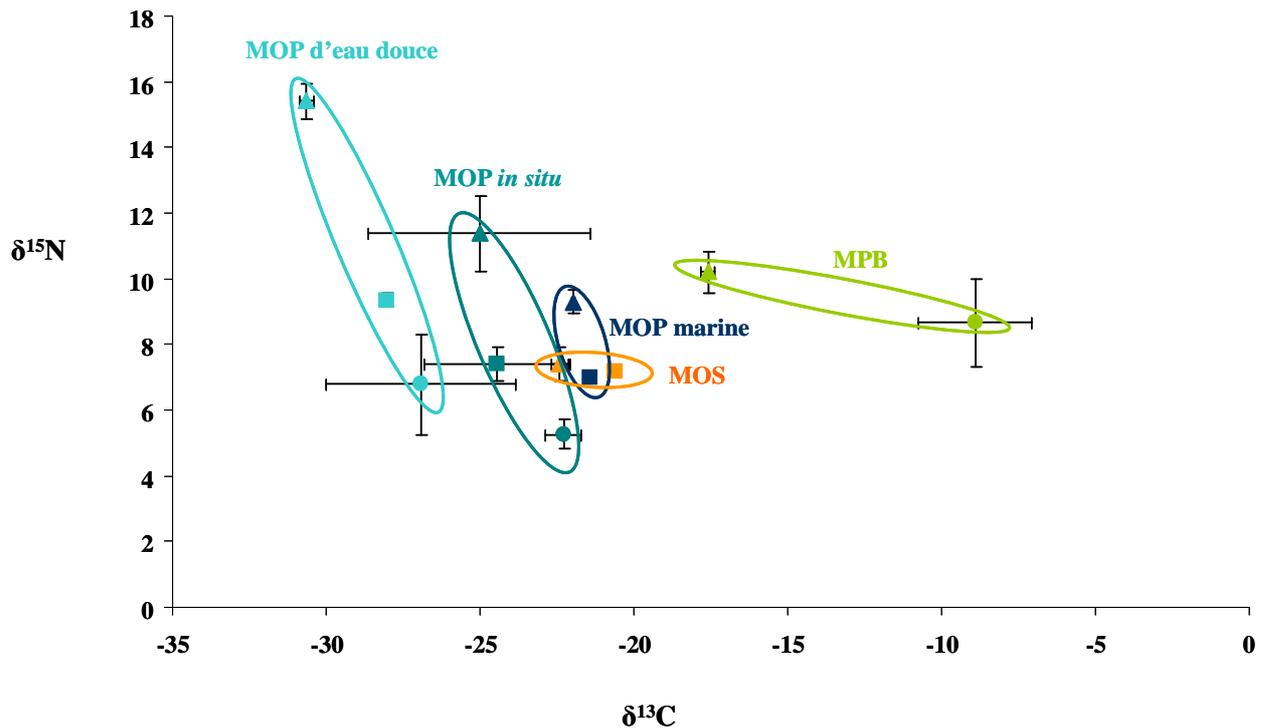


Figure 14: Signature en isotope stable du carbone et de l'azote (moyenne et écart-type) des différentes sources échantillonnées en estuaire de Vilaine en 2005 (triangle), en 2008 (carré) et en baie du Mont-Saint-Michel (rond) : MOP d'eau douce (vert d'eau), MOP *in situ* (bleu-vert), MOP marine (bleu marine), MOS (orange) et MPB (vert pâle).

II.3.2. Variabilité temporelle

La signature isotopique du réseau trophique benthique (producteurs primaires, consommateurs primaires et secondaires) a été suivie pendant quatre années dans l'estuaire de la Vilaine. Ces années se distinguaient par des apports en eau douce très variables : faibles en 2004 et 2005 et forts en 2007 et 2008.

La variabilité des signatures en carbone de la MOP a été observée chez les juvéniles de sole (**Figure 9**) : la matière organique d'origine terrigène est incorporée dans tout le réseau trophique benthique, des invertébrés aux juvéniles de sole, et son assimilation peut être suivie dans l'espace et dans le temps. Plus le débit de la Vilaine est important, plus la signature de la MOP est appauvrie en ^{13}C dans l'estuaire; il en va de même pour les juvéniles de sole qui intègrent cette variabilité (**Figure 9**).

II.3.3. Variabilité spatiale intra-site

Le signal terrigène observé dans l'estuaire de la Vilaine est particulièrement fort dans la zone interne, au plus près de l'embouchure du fleuve. En s'éloignant du barrage, le signal tend à s'atténuer fortement pendant les années sèches, mais il reste important pendant les années humides.

Des analyses complémentaires permettent de montrer que les deux nourriceries côtières étudiées dans cette première partie, un estuaire et une baie, présentent des similitudes. Les signatures en carbone des juvéniles de sole et de plie sont représentées en BMSM après interpolation des valeurs brutes en utilisant un krigeage ordinaire (**Figure 15**). La méthode de krigeage est la même que celle décrite dans le **Chapitre III.2**, la seule différence résidant dans le nombre minimum d'individu permettant l'interpolation fixé ici à un individu dans un rayon de 4 km autour de chaque station. La signature en carbone, estimée d'après un modèle, a été projetée sur une grille régulière couvrant la zone d'étude. Pour chaque espèce et cohorte, les prévisions ont été rangées en quartiles et sont représentées selon un gradient de couleur (**Figure 15**).

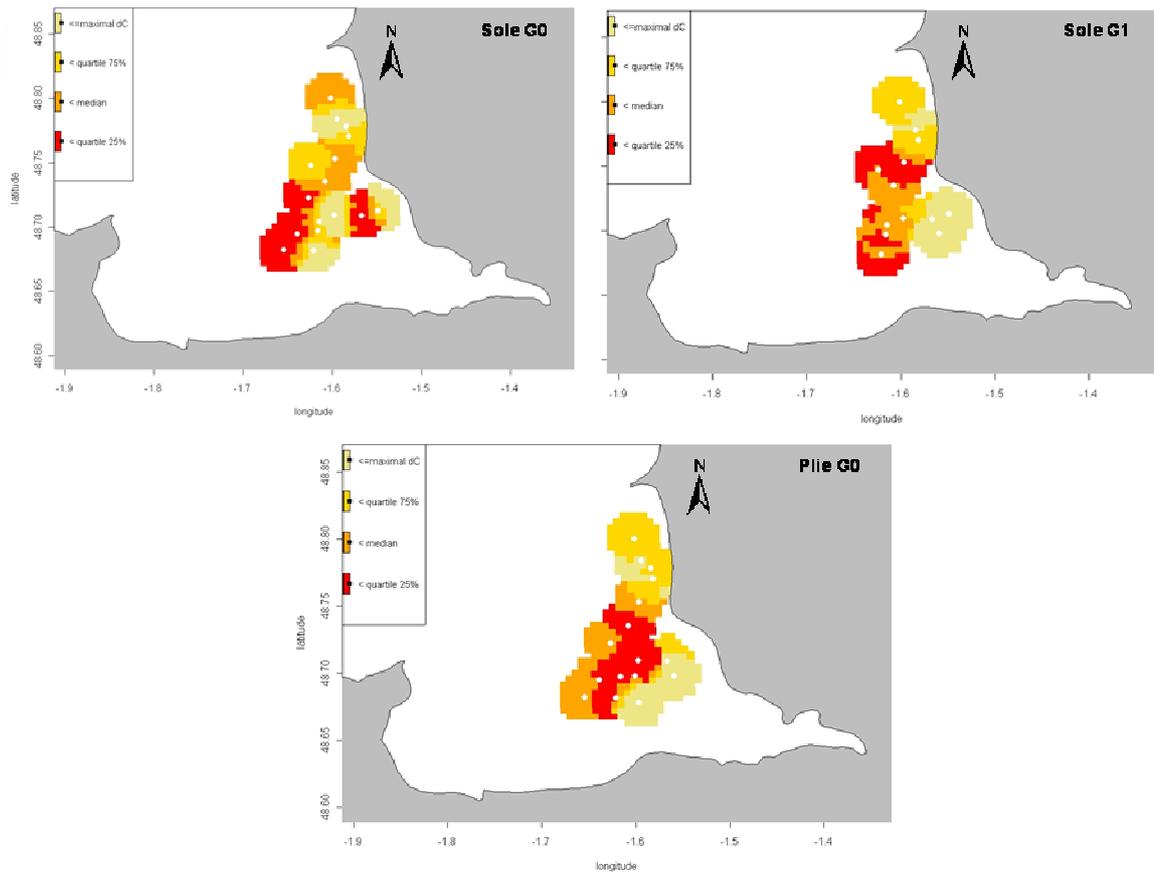


Figure 15: Signatures isotopiques du carbone des soles G0, des soles G1 et des plies G0 en baie du Mont-Saint-Michel en 2008. Le gradient de couleur (beige, jaune, orange puis rouge) symbolise dans ce sens un appauvrissement en carbone des signatures isotopiques.

La variabilité spatiale des signatures isotopiques en carbone observée en Vilaine entre une zone amont, dans l'embouchure, et une zone aval, extérieure est également notable en BMSM (**Figure 15**). La représentation spatiale des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des juvéniles de poissons plats (sole G0, sole G1 et plie G0) présente un patron similaire pour chaque espèce et pour chaque cohorte : les valeurs les plus négatives, donc celles témoignant d'une influence plus terrigène, sont situées au sud de l'aire de distribution de poissons plats.

Cette zone correspond à la limite intertidale-subtidale de l'embouchure des trois principaux fleuves côtiers, le Couesnon, la Sée et la Sélune. Cette observation est conforme à la circulation des courants dans la BMSM étudiée par Ehrhold *et al.*, (2003) : les flux de sédiments de secteur sud-est convergent vers l'embouchure du delta de marée au niveau du zéro hydrographique (**Figure 16**).

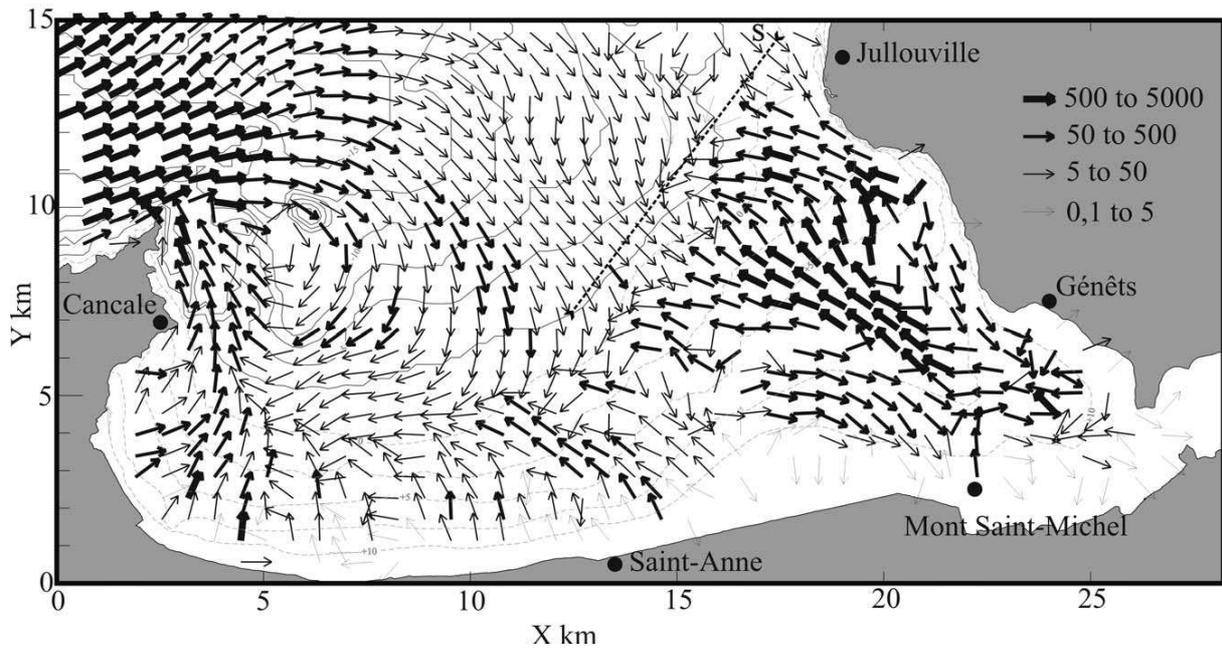


Figure 16: Flux de sédiments charriés ($t\ m^{-1}\ marée^{-1}$) en baie du Mont-Saint-Michel pour un coefficient de marée de 103 (figure extraite de Ehrhold *et al.*, 2003)

Les sédiments ainsi charriés transportent la matière organique d'origine terrigène vers le sud de la zone de répartition des juvéniles de poissons plats, où elle est disponible pour les organismes dépositores et filtreurs (Cugier *et al.*, 2010). La valeur plus négative observée chez les juvéniles de poissons plats provient donc de l'assimilation de source terrigène. Ce résultat est d'ailleurs confirmé par le modèle de mélange (**Chapitre II.2**) dont les sorties montrent l'importance du microphytobenthos mais aussi celle de la MOP terrigène. Le gradient géographique présenté en **Figure 15** provient d'une augmentation de la proportion de MOP terrigène dans le régime alimentaire des juvéniles de poissons plats dans la partie sud de la nourricerie, sous influence estuarienne.

La variabilité spatiale en carbone observée dans l'estuaire de la Vilaine (zone interne *versus* zone externe de l'estuaire) et dans la BSM (nord *versus* sud de l'aire de distribution des poissons) avait déjà été observée dans l'estuaire de la Gironde par Pasquaud *et al.* (2008) : la variabilité spatiale des sources de matière organique a été suivie jusqu'aux poissons et un enrichissement en ^{13}C est observé dans l'ichthyofaune entre l'amont et l'aval de l'estuaire.

II.3.4. Variabilité spatiale inter-site

La matière organique d'origine terrigène joue un rôle prépondérant dans les nourriceries estuariennes avec des fluctuations interannuelles liées au débit fluvial (**Chapitre II.1**). La situation devrait *a priori* différer dans une baie où les apports terrigènes sont faibles et les sources de matière organique disponible plus variées. L'objectif de la seconde partie de ce chapitre était de quantifier la matière organique incorporée dans le réseau trophique benthique de deux espèces (sole et plie) et cohortes (groupe 0 et groupe 1) de poissons plats en BMSM, nourricerie sous influence terrigène limitée. Les principales sources de matière organique contribuant de façon significative au régime alimentaire des jeunes poissons plats ont été quantifiées avec un modèle de mélange appliqué aux signatures isotopiques des poissons et des sources de matière organique. Cette analyse montre l'incorporation du microphytobenthos et, dans une moindre mesure, de la MOP d'eau douce, dans le réseau trophique benthique (**Figure 12**). Les diatomées benthiques, après mise en suspension dans la colonne d'eau et sédimentation sur le fond, sont consommées par les organismes filtreurs de la baie, ceux-ci servant ensuite de proies aux poissons plats. L'utilisation de divers Facteurs d'Enrichissement Trophique (FET) dans le modèle de mélange appliqué à la BMSM démontre, en tenant compte de l'incertitude sur le fractionnement isotopique entre les différents niveaux trophiques, l'importance du MPB (**Figure 12**).

Résultat inattendu, les diatomées benthiques représentent également une part non négligeable de la matière organique transférée vers les juvéniles de sole dans les estuaires où des données antérieures étaient disponibles (**Figure 13**) : c'est notamment le cas pour les estuaires de la Vilaine et du Tage. Il en est de même dans l'estuaire de la Gironde où les diatomées benthiques, associées aux détritiques d'origine terrigène, constituent la matière organique disponible pour les proies consommées par les poissons (Irigoien and Castel, 1997 ; Pasquaud *et al.*, 2008).

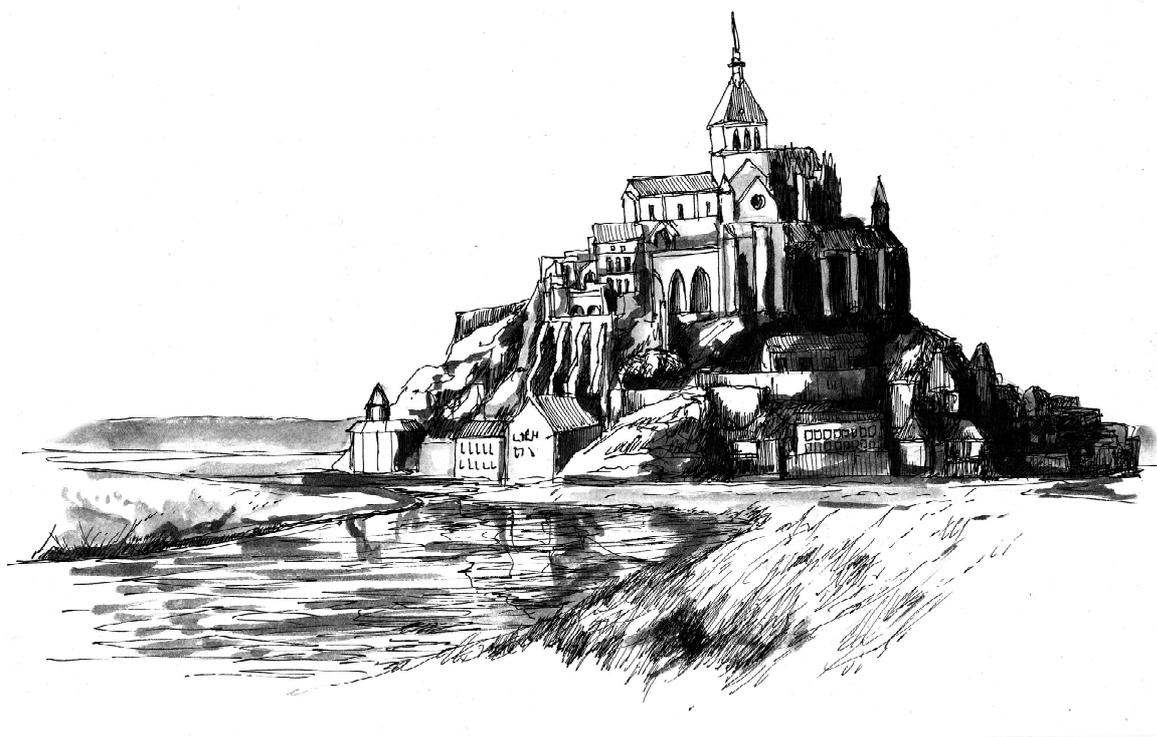
II.3.5. Conclusion

Ces analyses spatio-temporelles sur les flux de matière organique dans deux nourriceries de poissons plats, une baie et un estuaire, révèlent la variabilité des modes de fonctionnement trophique de ces habitats essentiels au renouvellement des ressources halieutiques. La variabilité spatio-temporelle des sources incorporées dans le réseau trophique des juvéniles de sole dans l'estuaire de la Vilaine a été mise en évidence. Les analyses ont démontré que l'incorporation de la matière organique terrigène dépendait du régime hydrologique de la Vilaine. Dans la baie du Mont-Saint-Michel la production primaire réalisée par les diatomées benthiques présentes dans les vasières intertidales s'avère être à la base du réseau trophique benthique, et ce, quelles que soient l'espèce et la cohorte considérées. La méta-analyse menée dans diverses nourriceries estuariennes européennes a montré l'importance de cette production primaire, jusqu'alors sous-estimée.

La qualification des sources de matière organique à la base des réseaux trophiques dans les nourriceries côtières et estuariennes est primordiale mais nécessite une quantification précise des flux pour comprendre le fonctionnement de ces habitats halieutiques essentiels. Cette quantification est possible grâce à l'utilisation de modèle de mélange, tel que SIAR. Dans cette étude, elle a permis de montrer l'importance du microphytobenthos dans le réseau trophique benthique des juvéniles de poissons plats.

Un approfondissement de ces mécanismes, incluant une comparaison quantitative inter-sites plus complète, permettrait de mieux comprendre la dépendance des poissons plats vis-à-vis de ces habitats fragiles. A l'échelle européenne, divers zones côtières et estuariennes reconnues comme nourriceries peuvent servir de sites d'étude afin de généraliser les processus pour ensuite prédire les réponses des organismes face à des changements environnementaux (e.g. limitation du débit fluvial du fait de prélèvements d'eau douce, modifications du régime hydrique liées aux changements climatiques).

III. Caractérisation de l'habitat benthique des juvéniles de poissons plats



G. Guilpart

Dans le premier chapitre, les sources de matière organique à la base du réseau trophique des juvéniles de poissons plats ont été identifiées puis tracées. L'importance de la matière organique d'origine terrigène a été démontrée dans l'estuaire de la Vilaine alors que, dans la baie du Mont-Saint-Michel, ce sont les diatomées benthiques présentes sur les vasières intertidales qui contribuent le plus au réseau trophique benthique. Dans les deux cas, la matière organique est d'abord assimilée par les invertébrés benthiques qui sont ensuite consommés par les juvéniles de poissons plats. L'objectif de ce second chapitre est de déterminer si la répartition spatiale des juvéniles de poissons plats peut être influencée par la distribution des invertébrés qui constituent leur alimentation tout en prenant en compte des aspects de compétition trophique, d'habitat et de prédation.

La qualité d'une nourricerie est déterminée par divers paramètres, et particulièrement la disponibilité des ressources trophiques, liée à la densité d'invertébrés benthiques, proies des juvéniles de poissons plats. Le premier objectif est d'analyser la variabilité spatio-temporelle de la distribution des juvéniles de sole et de la comparer avec celle des invertébrés benthiques (**Chapitre III.1**). Deux situations différentes ont été analysées : la première concerne l'estuaire de la Vilaine où la série de données disponible couvre plusieurs années et permet d'analyser la variabilité temporelle. L'influence positive du débit fluvial sur la taille de la nourricerie étant avérée, l'intérêt était d'analyser le lien entre le débit de la Vilaine, la distribution des invertébrés benthiques et celle des juvéniles de sole. Pour cela, la modification de la distribution spatiale et de l'abondance des communautés benthiques est comparée à la répartition des juvéniles de sole. La seconde situation étudiée est celle de la baie du Mont-Saint-Michel où, en l'absence de séries chronologiques, seul l'aspect spatial (corrélation entre la distribution des juvéniles de sole et des invertébrés benthiques) est analysé. La possibilité d'estimer la fonctionnalité des nourriceries à partir d'indicateurs basés sur ces peuplements benthiques est analysée sur la base de ces approches.

La surface d'habitat disponible pour les juvéniles de poissons plats est aussi un facteur déterminant de la capacité des nourriceries. Les zones côtières et estuariennes subissent de fortes pressions anthropiques et voient leur surface diminuer (Coleman *et al.*, 2008) au détriment du renouvellement des ressources vivantes marines (Rochette *et al.*, 2010). Cependant, les activités anthropiques ne sont pas les seules à modifier la structure de l'habitat et la prolifération de certaines espèces peut aussi entraîner des perturbations (Lotze *et al.*,

2006 ; Wennhage *et al.*, 2007). L'objectif de la seconde partie de ce chapitre est de confronter la distribution spatiale de quatre espèces de poissons plats résidant dans la baie du Mont-Saint-Michel à la prolifération des crépidules, gastéropode invasif dont l'accumulation de coquilles à la surface du sédiment en modifie les propriétés (Ehrhold *et al.*, 1998) (**Chapitre III.2**).

Il s'agit enfin d'établir, à partir de ces approches, un bilan des interactions entre les peuplements benthiques et la fonctionnalité halieutique des zones côtières et estuariennes et de donner des perspectives de recherche sur cette thématique.

III.1 : Relations spatiales entre les populations d'invertébrés benthiques et les juvéniles de poissons plats au sein des nourriceries côtières et estuariennes

III.1.1. Introduction

De nombreuses études ont utilisé les facteurs abiotiques afin d'expliquer la distribution spatiale des juvéniles de sole commune (Rogers, 1992 ; Le Pape *et al.*, 2003b). En effet, la distribution de ces juvéniles est régie par des paramètres environnementaux tels que la bathymétrie, la structure sédimentaire et l'influence des panaches fluviaux (Le Pape *et al.*, 2003bc). Cependant, ces facteurs ne permettent pas de prédire avec précision la distribution spatiale des juvéniles de sole et certains facteurs biotiques, comme la présence et l'abondance des proies et des prédateurs de ces juvéniles, peuvent jouer un rôle important. En effet, Vinagre *et al.* (2006) ont démontré que, dans l'estuaire du Tage, la concentration des juvéniles de poissons plats est positivement corrélée à l'abondance de leurs proies, en particulier les amphipodes. Il est généralement reconnu que la disponibilité des proies est déterminante dans la distribution des poissons plats (e.g. Gibson 1994 et 1997), mais cette relation reste difficile à mettre en évidence.

Deux études antérieures menées dans l'estuaire de la Vilaine ont analysé la relation entre la distribution spatiale des juvéniles de sole commune et la macrofaune benthique. Le Pape *et al.* (2007a) ont utilisé la macrofaune benthique, prélevée au chalut à perche en même temps que les juvéniles, pour améliorer la description de leur habitat. La macrofaune benthique, répartie selon des guildes écotrophiques (comportement, mobilité et régime alimentaire) afin de développer des indicateurs génériques, s'est avérée être positivement corrélée à la répartition des juvéniles. Ces juvéniles sont plus nombreux dans les secteurs où les invertébrés suspensivores/dépositivores et carnivores sont abondants. La seconde étude, menée dans l'estuaire de la Vilaine sur la macrofaune benthique prélevée à la benne, a permis d'analyser la covariation, le long d'un gradient amont-aval en 2004 et 2005, de la distribution de ces invertébrés et des juvéniles de sole (Nicolas *et al.*, 2007). Elle a mis en avant, sur ces deux années sèches, la similitude entre la distribution des juvéniles de sole et celle des invertébrés benthiques et plus précisément des suspensivores.

L'objectif de cette partie de la thèse est premièrement de tester l'hypothèse d'un lien entre le débit de la Vilaine, la densité en invertébrés benthiques et les juvéniles de sole commune sur des années contrastées en terme d'hydraulicité. Puis, dans un deuxième temps, une comparaison similaire est appliquée aux invertébrés benthiques et aux juvéniles de poissons plats (sole commune et plie) dans la baie du Mont-Saint-Michel. L'objectif général est la recherche de variations conjointes de la distribution des juvéniles de poissons plats et des peuplements benthiques, sources trophiques principales dans les nourriceries côtières et estuariennes.

III.1.2. Matériel et méthodes

Echantillonnage

Dans l'estuaire et en baie de Vilaine

Afin d'étudier le lien entre le débit de la Vilaine, la répartition spatiale des invertébrés benthiques et celle des juvéniles de sole, deux séries temporelles de données ont été utilisées :

- la première concerne des prélèvements réalisés en baie de Vilaine au mois de septembre pendant 6 années (de 2000 à 2005) contrastées d'un point de vue hydrologique. L'échantillonnage des juvéniles de sole et de la macrofaune benthique (**Figure 17**) a été effectué à l'aide d'un chalut à perche de 20 mm de maillage (Kostecki *et al.*, 2010 ; **Chapitre II.1**). Les prélèvements ont été triés, déterminés jusqu'à l'espèce et comptés à bord.

- la seconde série de prélèvements concerne uniquement l'estuaire de la Vilaine (du barrage à l'aval de l'embouchure) et a été réalisée pendant les mois de juillet 2004, 2005 et 2007 (**Figure 18**). Les prélèvements ont été répartis dans la strate A ou la strate B, en suivant la même approche que dans le **Chapitre II.1**. Les juvéniles de soles ont été prélevés avec un chalut à perche (mêmes caractéristiques que précédemment) mais la faune benthique a été échantillonnée à l'aide d'une benne van Veen, permettant une meilleure description de la composition faunistique et des niveaux d'abondance. A chaque chalutage, trois prélèvements d'invertébrés benthiques ont eu lieu au point de filage ainsi qu'au point de virage. Les prélèvements réalisés avec la benne ont été tamisés à bord (vide de maille : 1 mm) puis le refus de tamis a été fixé dans du formol (dilué dans de l'eau de mer à 7%) et conservé dans de l'alcool ; la détermination spécifique s'est faite ultérieurement en laboratoire.

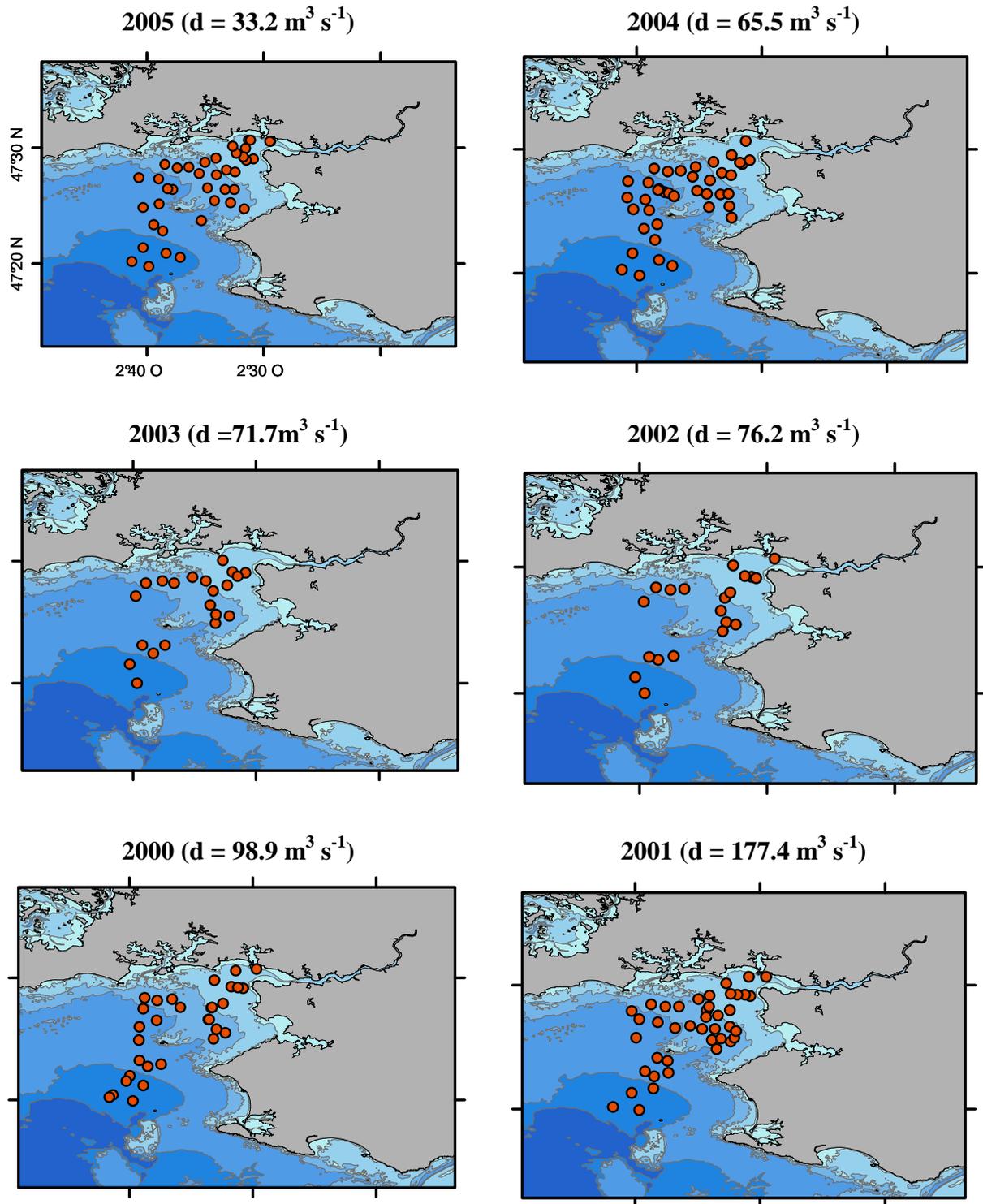


Figure 17: Positions moyennes des chalutages effectués dans la baie de Vilaine en septembre 2000 à 2005 : les années sont classées par ordre croissant du débit moyen de la Vilaine calculé entre février et juin (de gauche à droite puis de haut en bas).

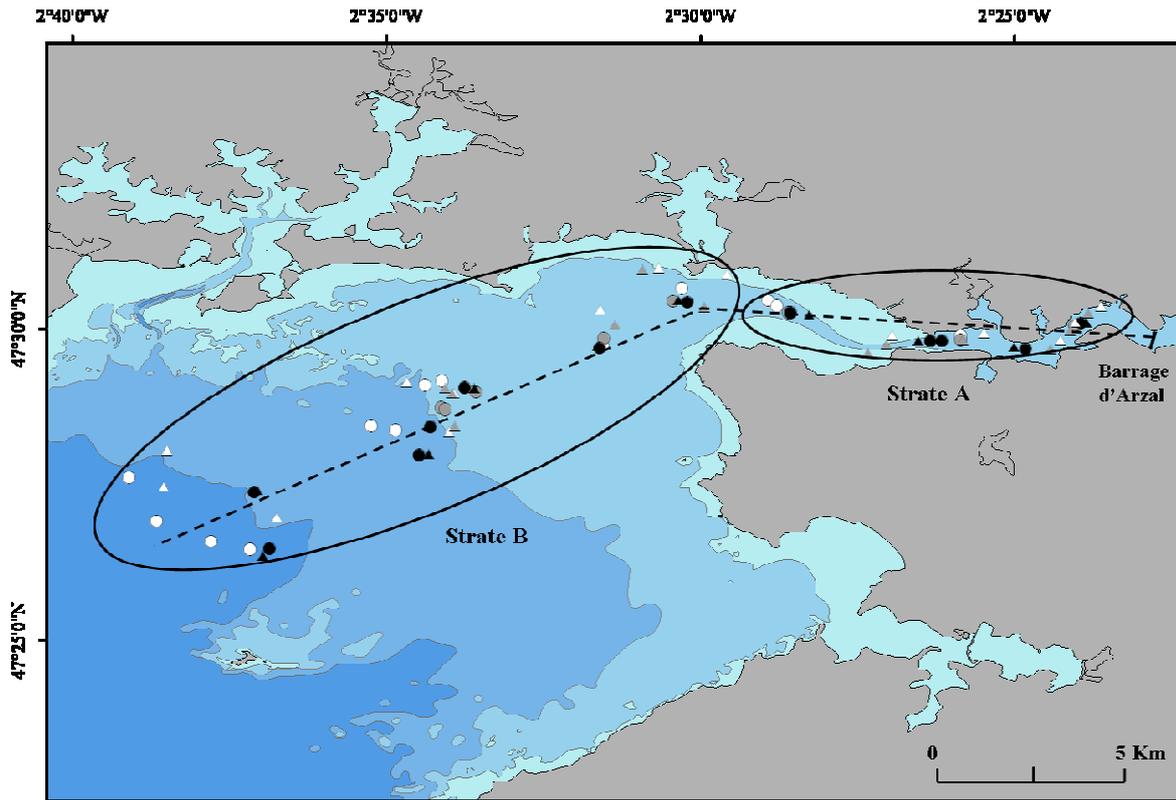


Figure 18: Positions moyennes des stations de prélèvements, bennes (triangle) et chalutages (rond) réalisés dans l'estuaire de la Vilaine à la mi-juillet en 2004 (blanc), 2005 (gris) et 2007 (noir) et des strates A et B. La ligne en pointillé renseigne sur la méthode de calcul de distance entre le barrage d'Arzal et les stations.

En baie du Mont-Saint-Michel

L'échantillonnage en BMSM a été réalisé en deux temps : les prélèvements d'invertébrés benthiques d'une part et de poissons plats d'autre part.

L'échantillonnage de la macrofaune benthique a eu lieu durant le chantier PNEC « Baie du Mont-Saint-Michel » en avril 2003 et 2004. Les stations réparties sur le domaine intertidal de la BMSM ont été échantillonnées à pied à l'aide d'un carottier à main tandis que celles de la zone subtidale ont été échantillonnées avec une benne Smith Mc-Intyre. Le sédiment ainsi récolté a été tamisé (vide de maille circulaire : 1 mm) puis le refus de tamis a été fixé au formol (dilution à 4.5 %) pour permettre l'identification spécifique des individus au laboratoire (**Figure 19**). Les données ont été fournies par R. J. Trigui dont le sujet de thèse portait sur la distribution des communautés benthiques en baie du Mont-Saint-Michel (Trigui, 2009).

L'échantillonnage des juvéniles de poissons plats, réalisé en août 2008, a déjà été décrit dans le **Chapitre II.2 (Figure 10 et Figure 19)¹**.

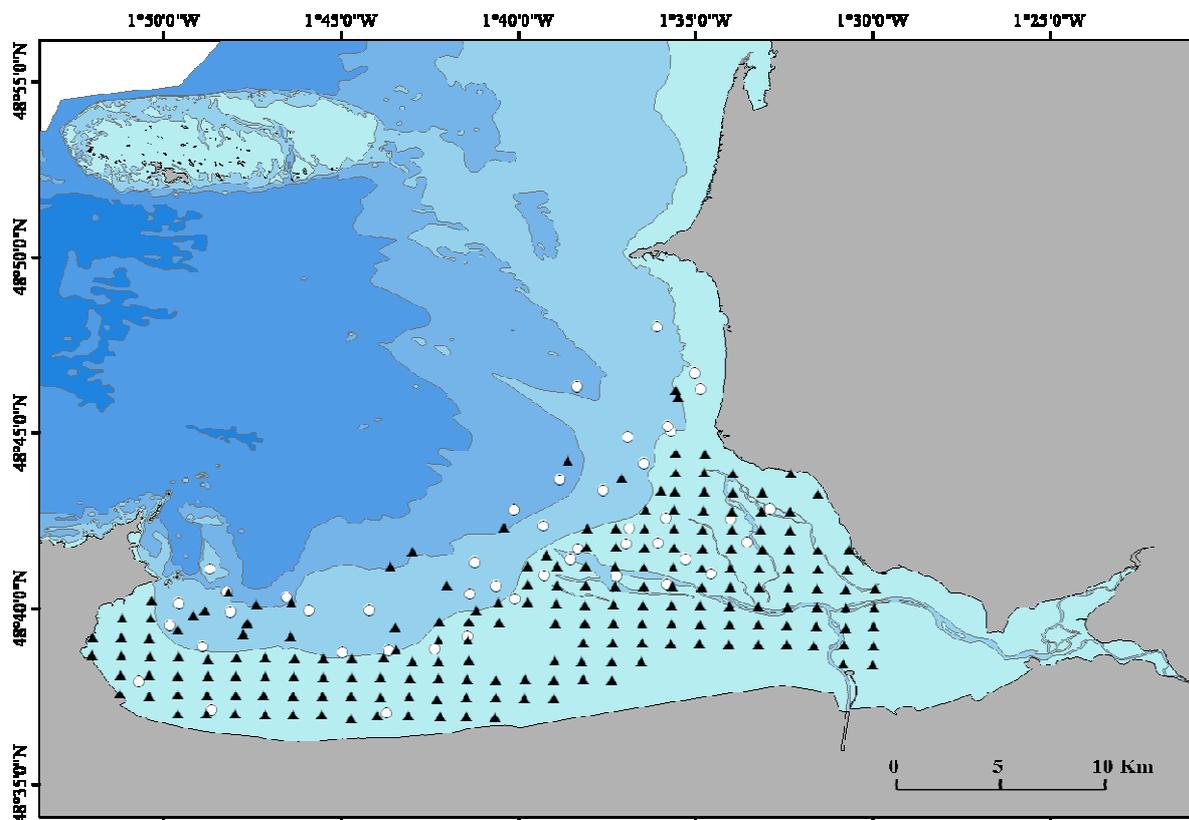


Figure 19: Positions moyennes des points de prélèvements des invertébrés benthiques (triangles noirs) en 2003 et 2004 et des juvéniles de sole en août-septembre 2008 (ronds blancs).

Traitements préliminaires : détermination de l'âge des juvéniles de poissons plats

Toutes les soles ont été mesurées afin de déterminer leur âge. Les performances de croissance étant variables, car dépendantes de la disponibilité alimentaire et de la température de l'eau (Gibson, 1994 ; Le Pape *et al.*, 2003a), une taille limite des juvéniles de sole nés dans l'année a été définie pour chaque année à l'aide des histogrammes de fréquences de taille ; cette taille varie entre 14 et 17 cm pour les prélèvements effectués en baie de Vilaine dans la première série (**Figure 20**). En ce qui concerne la seconde série de prélèvements réalisés dans l'estuaire de la Vilaine au mois de juillet, la taille limite des juvéniles de groupe 0, à cette période plus précoce dans leur cycle de vie, a été fixée à 11 cm (**Chapitre II.1**).

¹ Tous les prélèvements (invertébrés et vertébrés) effectués au cours de cette campagne sont disponibles dans une base de données relationnelle et peuvent servir pour qualifier l'état de la nourricerie dans la baie du Mont-Saint-Michel.

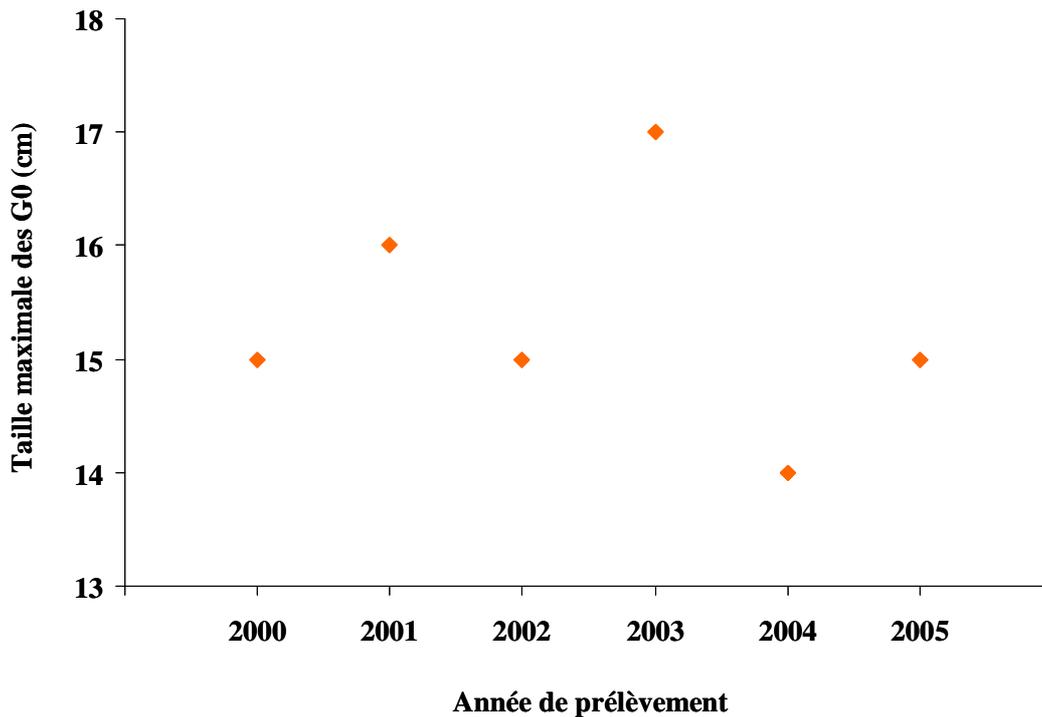


Figure 20: Taille maximale des juvéniles de sole de groupe 0 (prélèvements effectués dans l'estuaire de la Vilaine au mois de septembre de 2000 à 2005)

Dans la baie du Mont-Saint-Michel, la taille maximale des juvéniles de sole en août, définie en suivant la même procédure d'analyse de distribution en taille, a été fixée à 10 cm pour le groupe 0 et à 19 cm pour le groupe 1. En ce qui concerne les juvéniles de plie de groupe 0, la taille maximale a été fixée à 15 cm.

Analyse des contenus digestifs

Après chaque chalutage, une partie des juvéniles de poissons plats a été fixée dans du formol (dilué dans de l'eau de mer à 7%) puis conservée dans de l'alcool afin de permettre l'analyse ultérieure des contenus digestifs. Le protocole est le même que celui décrit dans le **Chapitre II.2**. Les analyses des contenus digestifs ont été effectuées sur les prélèvements réalisés dans l'estuaire de la Vilaine en juillet 2004, 2005 et 2007 (sole G0) et dans la baie du Mont-Saint-Michel en 2008 (sole G0, sole G1 et plie G0).

Traitement des données

Indicateurs benthiques génériques

Les limites de l'approche taxinomique ont conduit à opter pour le développement de descripteurs basées sur l'agrégation des taxons en groupes fonctionnels, selon la méthode des guildes éco-trophiques (Gagnon & Haerdrich, 1991 ; Bonsdorff & Pearson, 1999 ; Luczkowitch *et al.*, 2002). Une guildes trophique, décrivant le mode d'alimentation, est associée à chaque espèce capturée puis les densités sont sommées par guildes. Cette méthode, déjà utilisée en halieutique (Rogers et Ellis, 2000 ; Nicolas *et al.*, 2007), permet d'obtenir des indicateurs robustes et extrapolables. Afin d'étudier la variabilité spatiale et temporelle de la densité des invertébrés benthiques et de permettre des comparaisons inter-site, les taxons ont donc été regroupés par guildes trophiques : carnivore, suspensivore, dépositivore/détritivore, herbivore et enfin nécrophage. Cette méthodologie a été appliquée à chaque série de données, à chaque engin de prélèvement (chalutage, benne ou tractus digestif) et à chaque site.

Lien entre le débit de la Vilaine, les invertébrés benthiques et les juvéniles de sole

Dans le but de mesurer l'effet du débit de la Vilaine sur la densité de juvéniles de sole et d'invertébrés benthiques, une distance au barrage a été calculée pour chaque trait (**Figure 18**). L'analyse spatiale à une dimension (densité par rapport à une distance au barrage) a été menée en appliquant un lissage, ou régression polynomiale, aux densités transformées ($Z = \log(X + 1)$) avec la fonction `loess.smooth` du logiciel R. Le degré de lissage a été fixé pour considérer uniquement la tendance générale de la variable et pour obtenir des courbes lissées standardisées (Nicolas *et al.*, 2007).

L'extension spatiale vers le large et la densité des juvéniles de sole étant supérieures lorsque le débit de la Vilaine est important (Le Pape *et al.*, 2003c), l'effet positif d'une augmentation de débit doit pouvoir être observé avec cette approche (**Figure 21**).

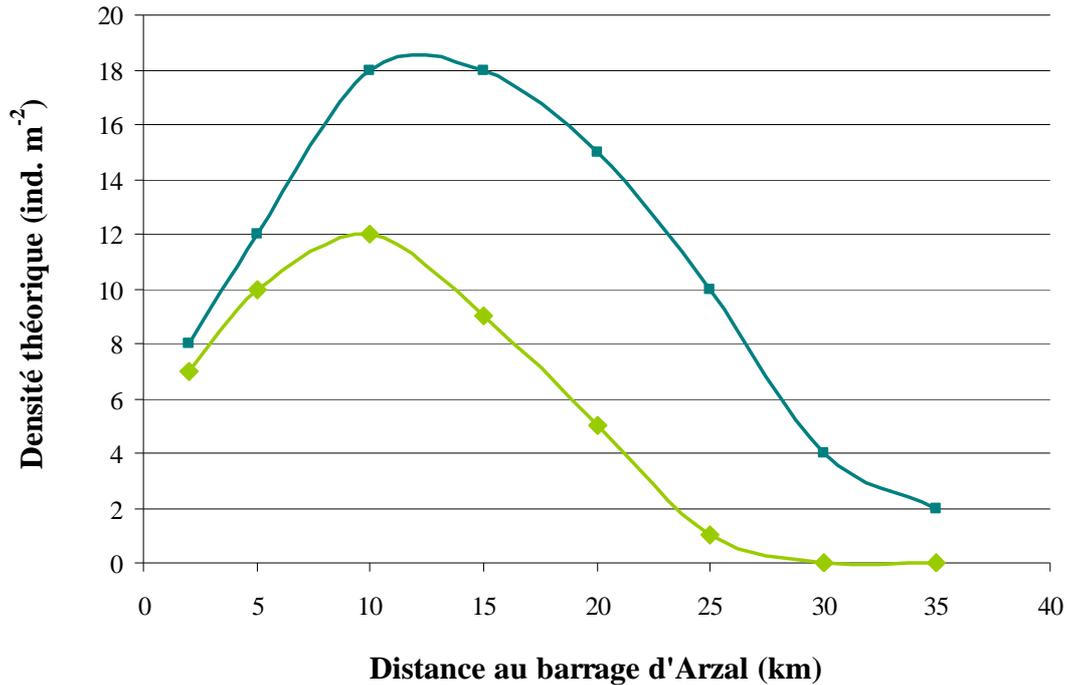


Figure 21: Densités théoriques (ind. m⁻²) en fonction de la distance au barrage et du débit (année sèche: vert pâle, année humide: vert foncé)

Il s'agissait donc d'analyser, en suivant la même méthodologie (lissage des données réparties par guildes trophiques en fonction de la distance au barrage), la concomitance entre les variations dans la distribution des juvéniles de sole et celle des invertébrés benthiques. Les deux jeux de données (septembre 2000 à 20005 au chalut à perche uniquement et juillet 2004, 2005 et 2007 au chalut à perche et à la benne) ont été analysés selon cette procédure.

Analyse spatiale en baie du Mont-Saint-Michel

Etant donné le faible débit des 3 affluents principaux de la BSM et la moindre contribution des apports de matière organique d'origine terrigène comparée à l'importance du microphytobenthos dans le réseau trophique des juvéniles de poissons plats (**Chapitre II.2**), l'analyse des fluctuations interannuelles n'est pas réalisée sur ce site où une seule année de prélèvements a permis de décrire la composition de l'ichthyofaune (2008).

La répartition des invertébrés benthiques (Trigui, 2009) et celle des juvéniles de poissons plats ont été comparées par analyse cartographique.

III.1.3. Résultats

Lien entre le débit de la Vilaine, les invertébrés benthiques et les juvéniles de sole

Covariations spatiales des invertébrés et des juvéniles de sole : approche sur les données de chalutage (2000 à 2005)

La distribution spatio-temporelle des *juvéniles de sole* est fortement liée à la distance au barrage : en effet, plus cette distance augmente, plus la densité de sole diminue (**Figure 22**). La diminution de densité observée avec l'augmentation de la distance au barrage est plus progressive lors des années humides, ce qui confirme l'extension de la distribution spatiale des juvéniles vers le large en lien avec l'augmentation du débit fluvial hivernal.

La distribution des *invertébrés benthiques* apparaît hétérogène, à la fois dans l'espace et dans le temps (**Figure 23**). Pendant les années à faible débit fluvial, la densité totale est relativement homogène dans l'espace. Ce n'est pas le cas pendant les années à fort débit fluvial, où elle diminue jusqu'à 15 km après le barrage d'Arzal puis augmente.

La distribution des *invertébrés carnivores* est très similaire à la densité totale en invertébrés (**Figure 24**).

La répartition des *invertébrés suspensivores* est moins régulière que celle des carnivores (**Figure 25**) : il n'y a pas de tendance générale sur le gradient amont/aval.

Le constat est le même en ce qui concerne les densités en *invertébrés dépositivores/détritivores* (**Figure 26**).

D'une manière générale, les variations spatio-temporelles observées dans les densités en invertébrés benthiques ne peuvent pas être expliquées avec la distance au barrage : il n'y a pas de gradient amont/aval ni de tendance vis-à-vis du débit.

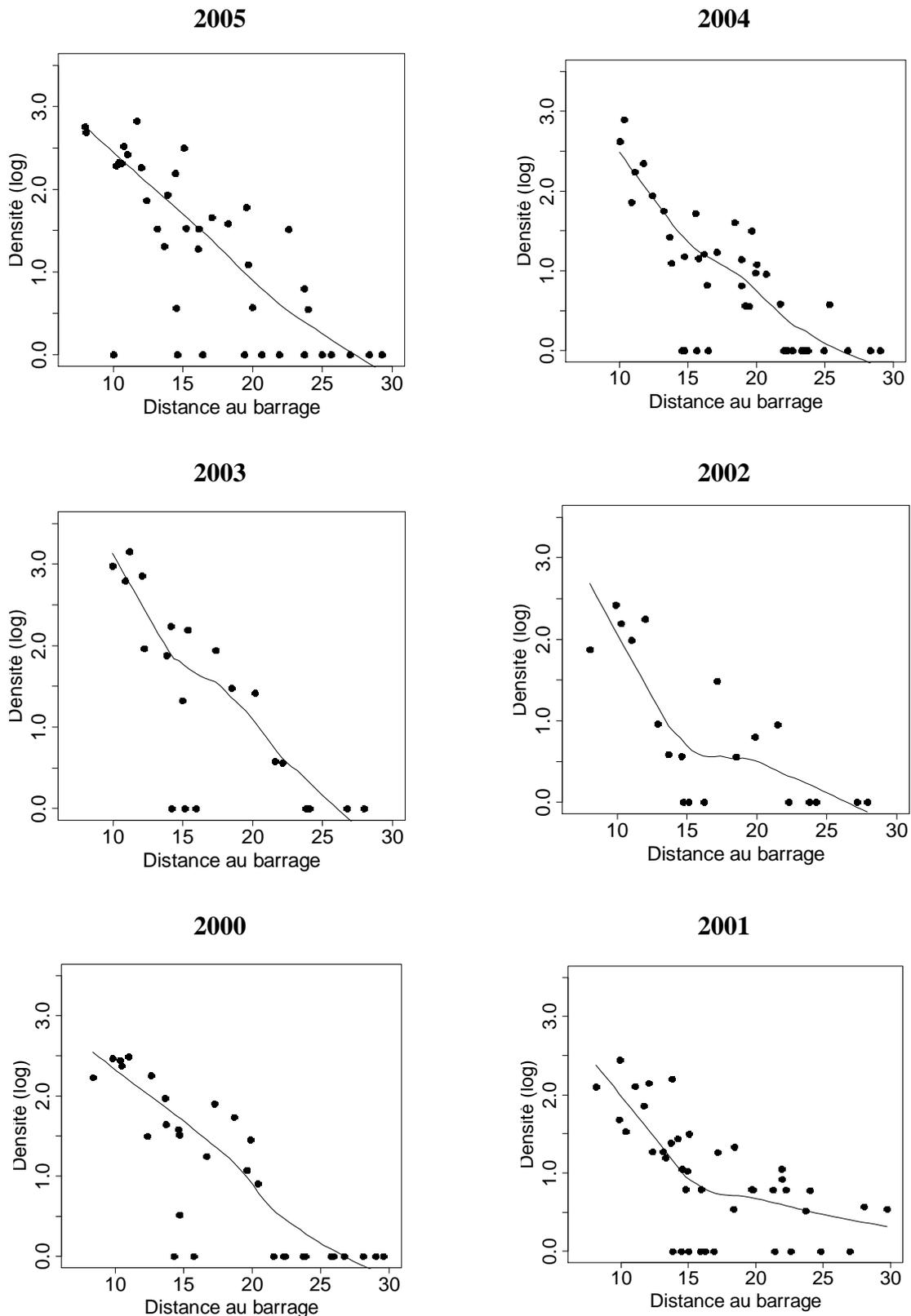


Figure 22: Densités (ind. ha⁻¹) lissées après transformation logarithmique des juvéniles de soles en fonction de la distance au barrage (km) et de l'année de prélèvement. Les années sont classées selon le débit croissant de la Vilaine (de gauche à droite puis de haut en bas).

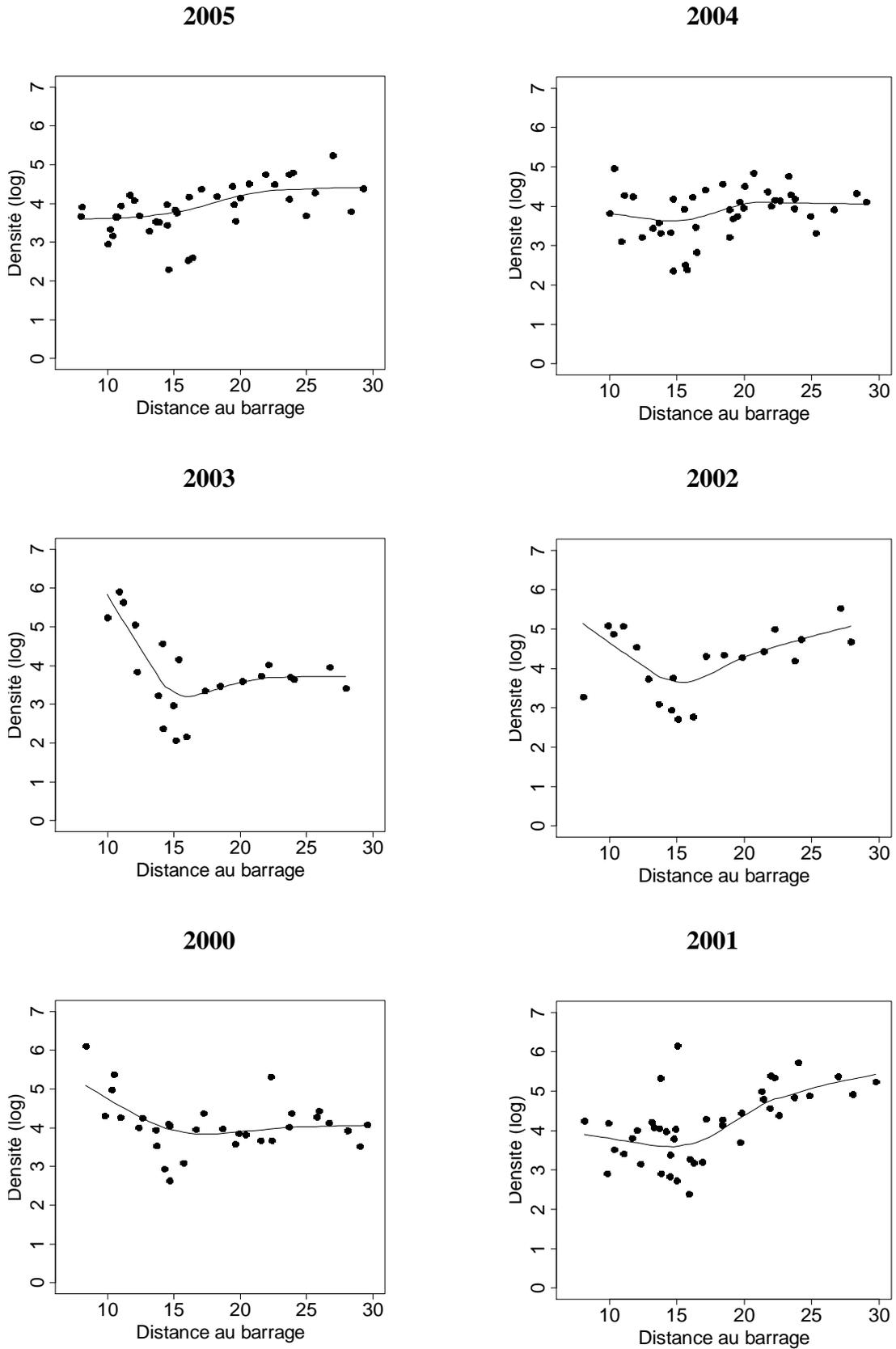


Figure 23: Densités (ind. ha⁻¹) lissées après transformation logarithmique des invertébrés (tous groupes trophiques confondus) en fonction de la distance au barrage (km) et de l'année de prélèvement. Les années sont classées selon le débit croissant de la Vilaine (de gauche à droite puis de haut en bas).

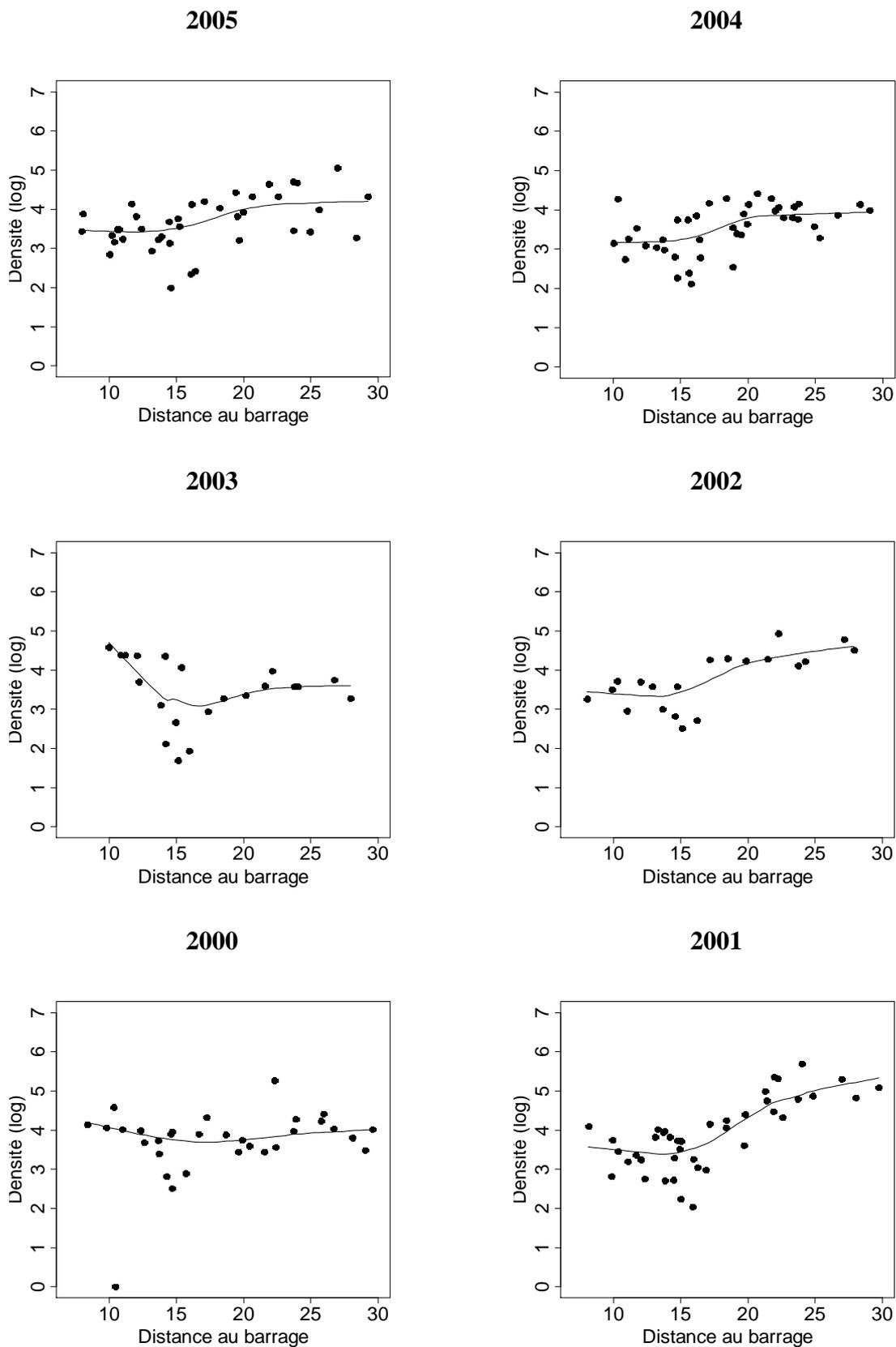


Figure 24: Densités (ind. ha⁻¹) lissées après transformation logarithmique des invertébrés carnivores en fonction de la distance (km) au barrage et de l'année de prélèvement. Les années sont classées selon le débit croissant de la Vilaine (de gauche à droite puis de haut en bas).

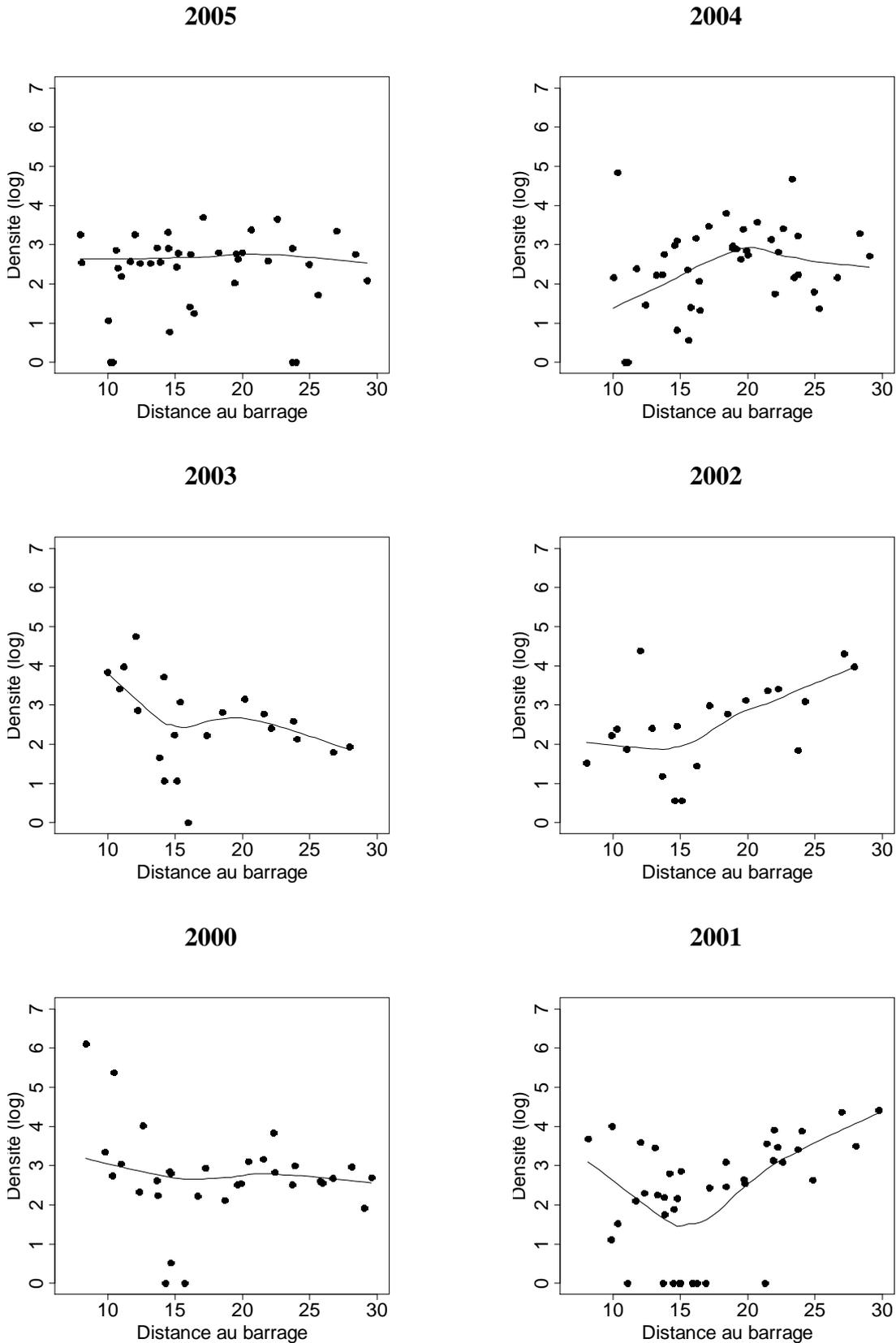


Figure 25: Densités (ind. ha⁻¹) lissées après transformation logarithmique des invertébrés suspensivores en fonction de la distance au barrage (km) et de l'année de prélèvement. Les années sont classées selon le débit croissant de la Vilaine (de gauche à droite puis de haut en bas).

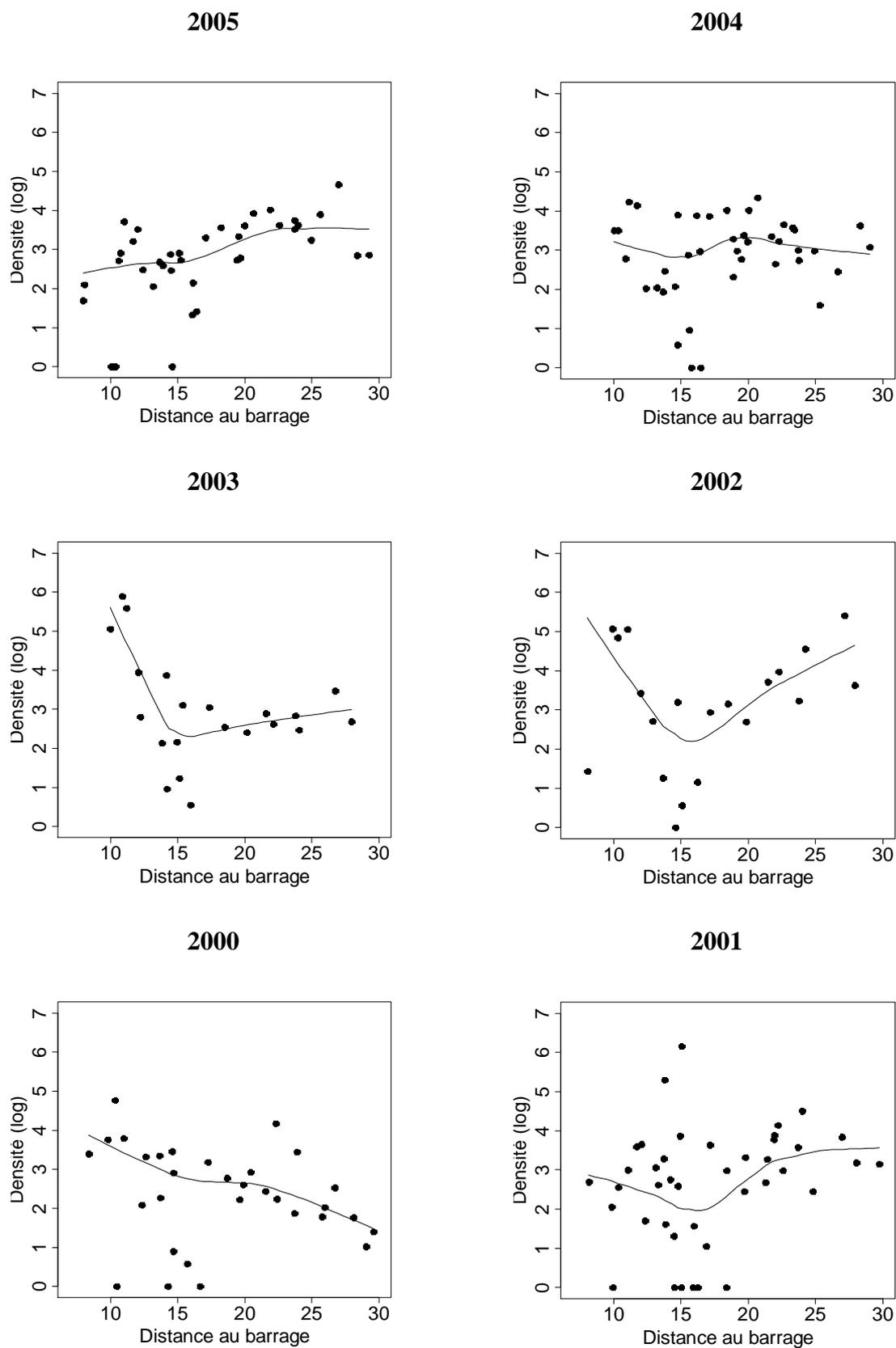


Figure 26: Densités (ind. ha⁻¹) lissées après transformation logarithmique des invertébrés déposivores/détritivores en fonction de la distance au barrage (km) et de l'année de prélèvement. Les années sont classées selon le débit croissant de la Vilaine (de gauche à droite puis de haut en bas).

Covariations spatiales des invertébrés benthiques et des juvéniles de sole : approche avec la macrofaune prélevée à la benne pendant les campagnes estivales

La seconde série d'analyses concerne uniquement trois années (2004, 2005 et 2007) et se focalise sur l'estuaire de la Vilaine (**Figure 18**) avec un échantillonnage des invertébrés réalisé à la benne, ce qui permet d'avoir une description plus précise de la faune benthique.

A cette période plus précoce (début d'été), la distribution des *juvéniles de sole* est plus hétérogène dans l'espace : ces derniers sont principalement répartis près de l'embouchure de la Vilaine, à quelques kilomètres du barrage. En 2004 et 2005 (années sèches), les soles sont concentrées dans la partie interne de l'estuaire alors qu'en 2007 (année humide), elles sont également présentes dans la partie externe (**Figure 27**).

La distribution spatiale de la *macrofaune benthique* (tous groupes trophiques confondus) est hétérogène dans l'espace et dans le temps mais d'une manière générale, la densité diminue jusqu'à la limite entre la strate A et la strate B puis elle augmente (**Figure 28**). La distribution spatiale des *invertébrés carnivores* est sensiblement la même durant ces trois années : elle a une densité qui augmente jusqu'à 15 km après le barrage puis elle est relativement stable (**Figure 28**). En ce qui concerne les *invertébrés suspensivores*, la distribution spatiale ne suit pas de tendance générale spatiale ni temporelle (**Figure 29**). Enfin, les *invertébrés déposivores/détritivores* connaissent une distribution plus homogène dans le temps : leur densité augmente avec la distance au barrage (**Figure 29**).

En conclusion, les analyses présentant l'évolution de la densité des juvéniles de sole en fonction de la distance au barrage de la Vilaine (**Figure 22 à Figure 29**) ne montrent pas de corrélation entre la répartition des invertébrés benthiques et celle des juvéniles. La densité en invertébrés benthiques est variable dans l'espace et dans le temps mais elle ne permet pas d'expliquer les fluctuations observées pour les juvéniles de sole en fonction du débit fluvial.

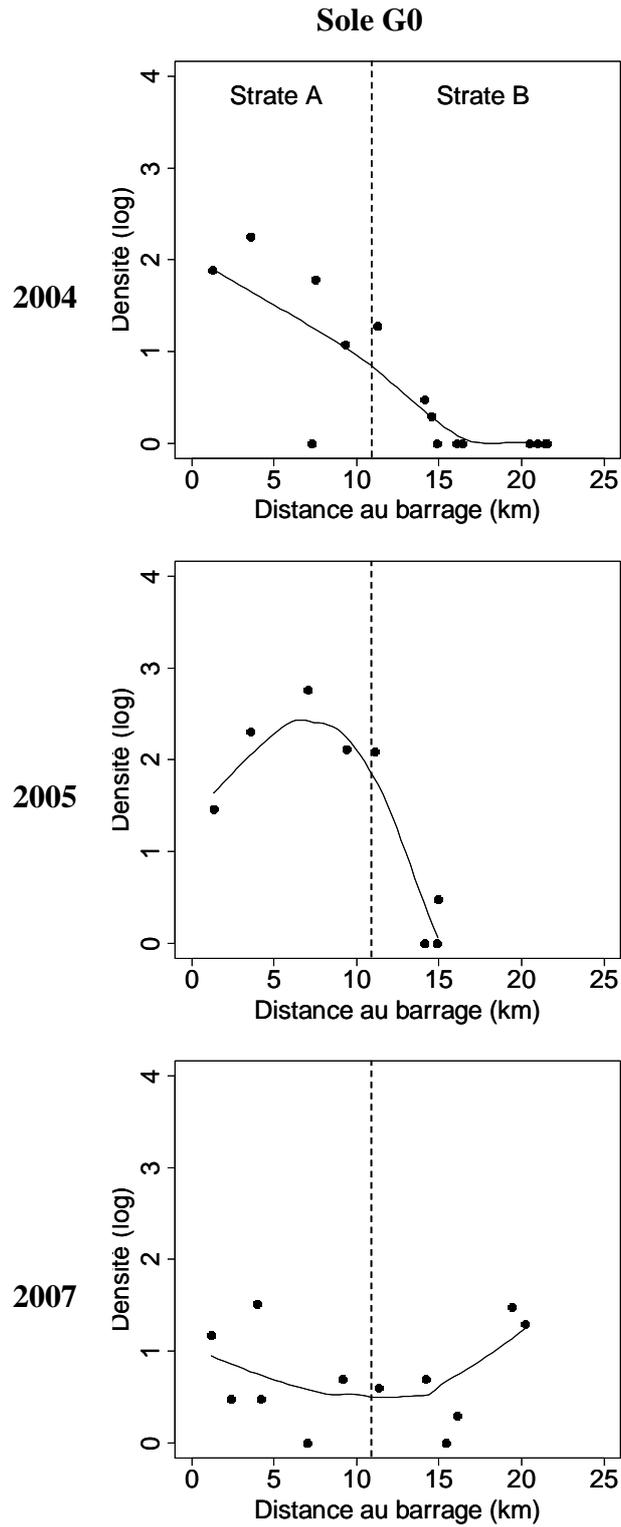


Figure 27: Densités (ind. ha⁻¹) lissées après transformation logarithmique des juvéniles de sole en fonction de la distance au barrage (km) et de l'année de prélèvement (2004, 2005 ou 2007)

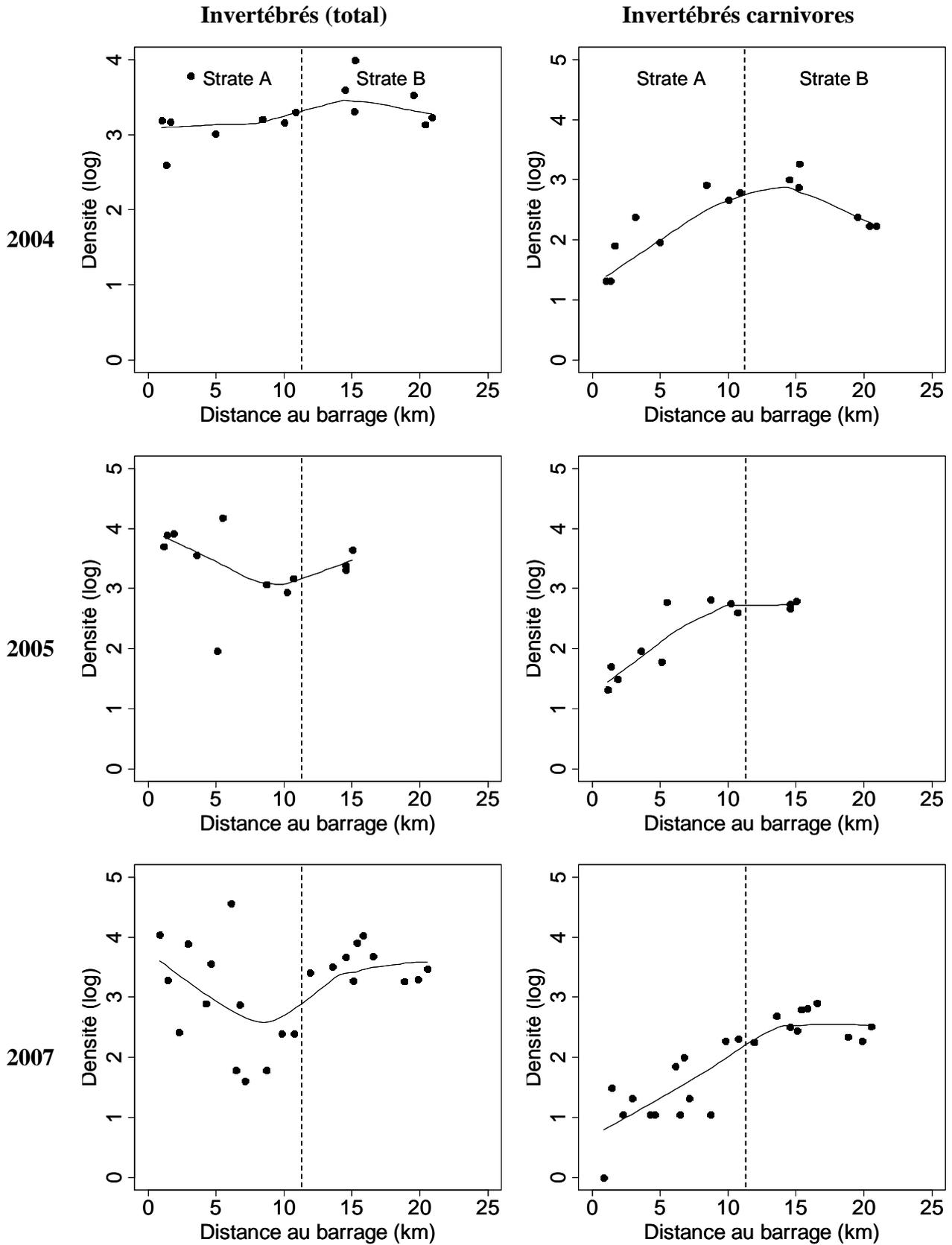


Figure 28: Densités (ind. ha⁻¹) lissées après transformation logarithmique des invertébrés (densité totale) et des invertébrés carnivores (à droite) en fonction de la distance au barrage (km) et de l'année de prélèvement (2004, 2005 ou 2007).

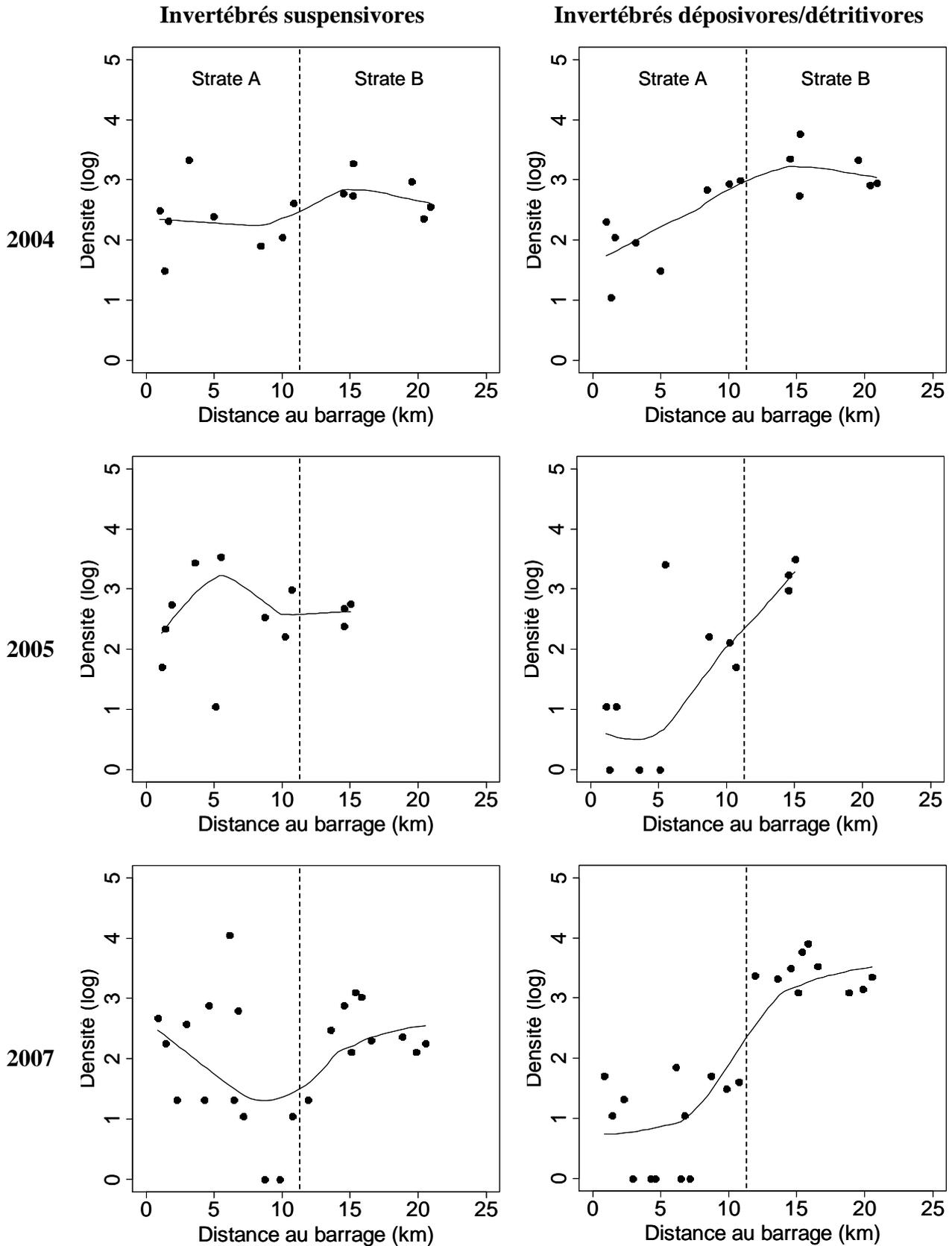


Figure 29: Densités (ind. ha⁻¹) lissées après transformation logarithmique des invertébrés suspensivores (à gauche) et des invertébrés déposivores/détritivores (à droite) en fonction de la distance au barrage (km) et de l'année de prélèvement (2004, 2005 ou 2007).

Analyse des contenus digestifs des soles G0

L'analyse des contenus digestifs montre une grande diversité dans la composition spécifique du bol alimentaire ainsi qu'une variabilité spatio-temporelle : les invertébrés benthiques ingérés par les juvéniles de sole dans l'estuaire de la Vilaine diffèrent selon la distribution spatiale des juvéniles (strate A ou strate B) et l'année (**Figure 30**).

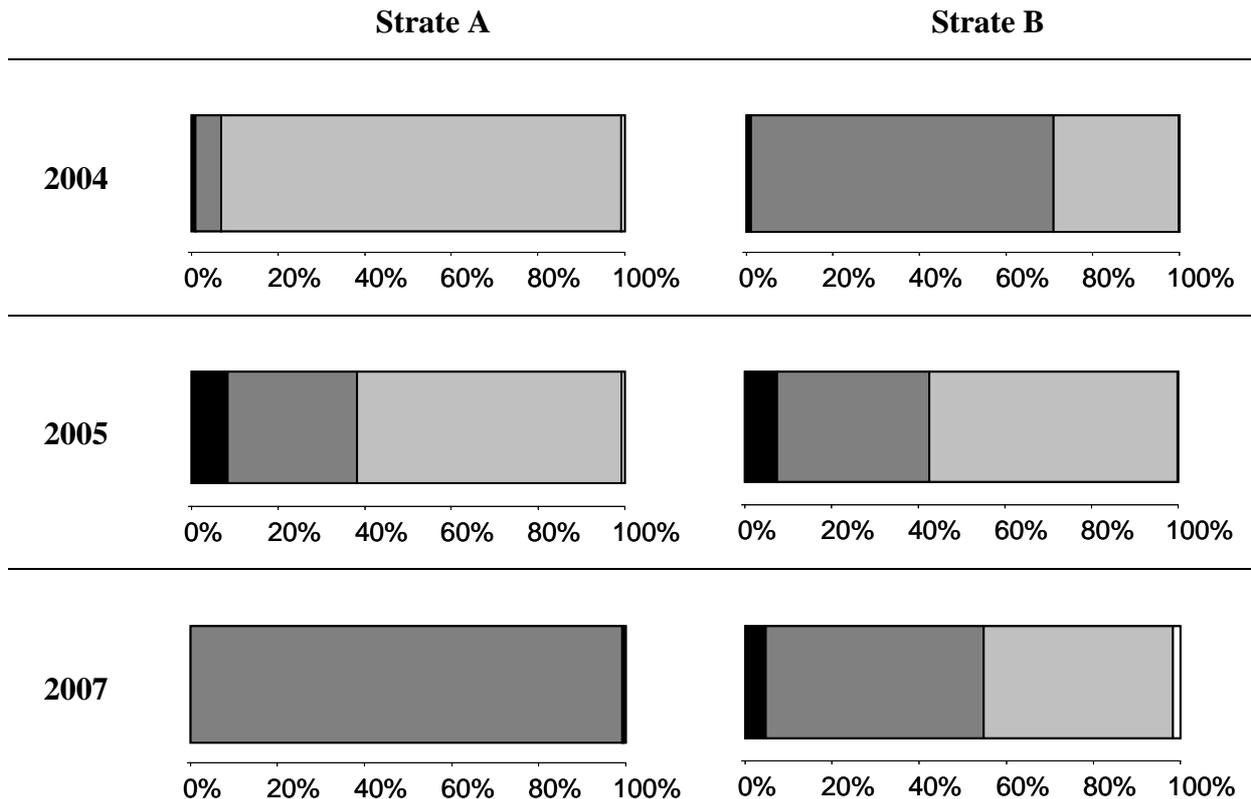


Figure 30: Répartition par groupe trophique (en pourcentage) des proies des soles G0 dans les strates A et B en 2004, 2005 et 2007 : invertébrés carnivores (noir), suspensivores (gris foncé), dépositivores/détritivores (gris clair) et herbivores (blanc).

D'une manière générale, les juvéniles ont majoritairement consommé des invertébrés dépositivores/détritivores et des suspensivores dans les deux strates. Les différences spatiales entre les strates A et B sont principalement visibles en 2004, année au cours de laquelle les juvéniles de sole ont surtout consommé des dépositivores/détritivores (appartenant principalement au genre *Streblospio*) dans la strate A près de l'embouchure, et davantage de suspensivores dans la strate B. En juillet 2005, les différences spatiales entre les strates A et B sont mineures et les dépositivores/détritivores (en majorité des Capitellidae et des Spionidae) constituent les proies les plus fréquemment retrouvées dans le tractus digestif des juvéniles de

sole. La tendance s'inverse en 2007 dans l'embouchure de la Vilaine, les soles ayant majoritairement consommé des suspensivores. Dans la strate B, les dépositivores/détritivores (principalement *Owenia fusiformis*) étaient aussi nombreux que les suspensivores. Malgré des similitudes dans les groupes trophiques dominants, le recouvrement spécifique entre les proies ingérées dans la strate A ou B et selon les années est faible.

Analyse des relations entre les invertébrés benthiques et les juvéniles de poissons plats en baie du Mont-Saint-Michel

Concomitance des invertébrés benthiques et des juvéniles de poissons plats en baie du Mont-Saint-Michel

La répartition des juvéniles de poissons plats dans la BMSM a été décrite dans le **Chapitre II.2**. Les juvéniles sont particulièrement présents à l'isobathe 0m, surtout dans l'est de la baie (**Figure 10**).

En ce qui concerne les invertébrés benthiques, leur répartition est très hétérogène dans la baie (**Figure 31** à **Figure 34** ; sources des données R. J. Trigui). Les zones les plus denses en invertébrés benthiques sont situées aux bords ouest et est de la baie (**Figure 31**). Les invertébrés carnivores, peu représentés, sont localisés dans la partie centrale de la baie (**Figure 32**). Les invertébrés suspensivores sont principalement recensés sur le haut de la zone intertidale, en particulier à proximité de l'embouchure du Couesnon (**Figure 33**). Enfin, les invertébrés dépositivores/détritivores, qui occupent l'ouest de la baie, sont les plus largement distribués et abondants (**Figure 34**).

III. Caractérisation de l'habitat benthique des juvéniles de poissons plats

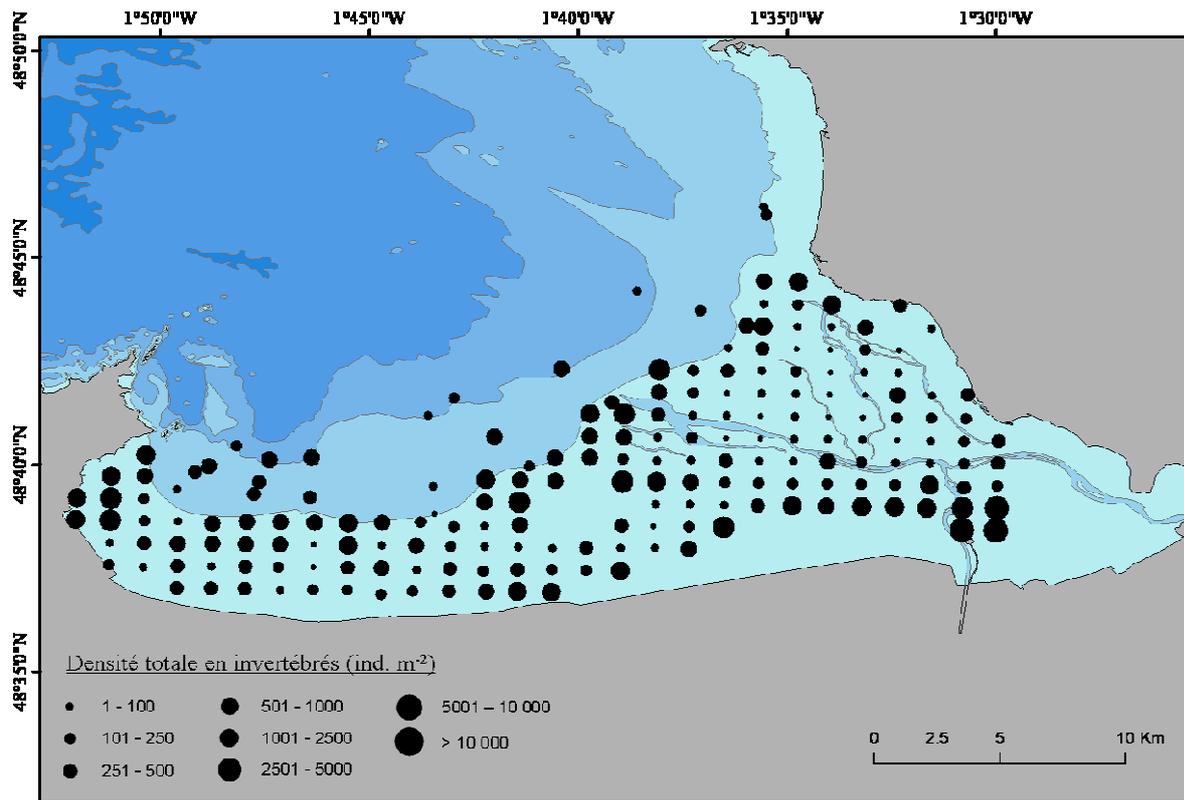


Figure 31: Densité totale (ind. m²) en invertébrés dans la BSM en 2002 et 2003 (source de données : R.J. Trigui)

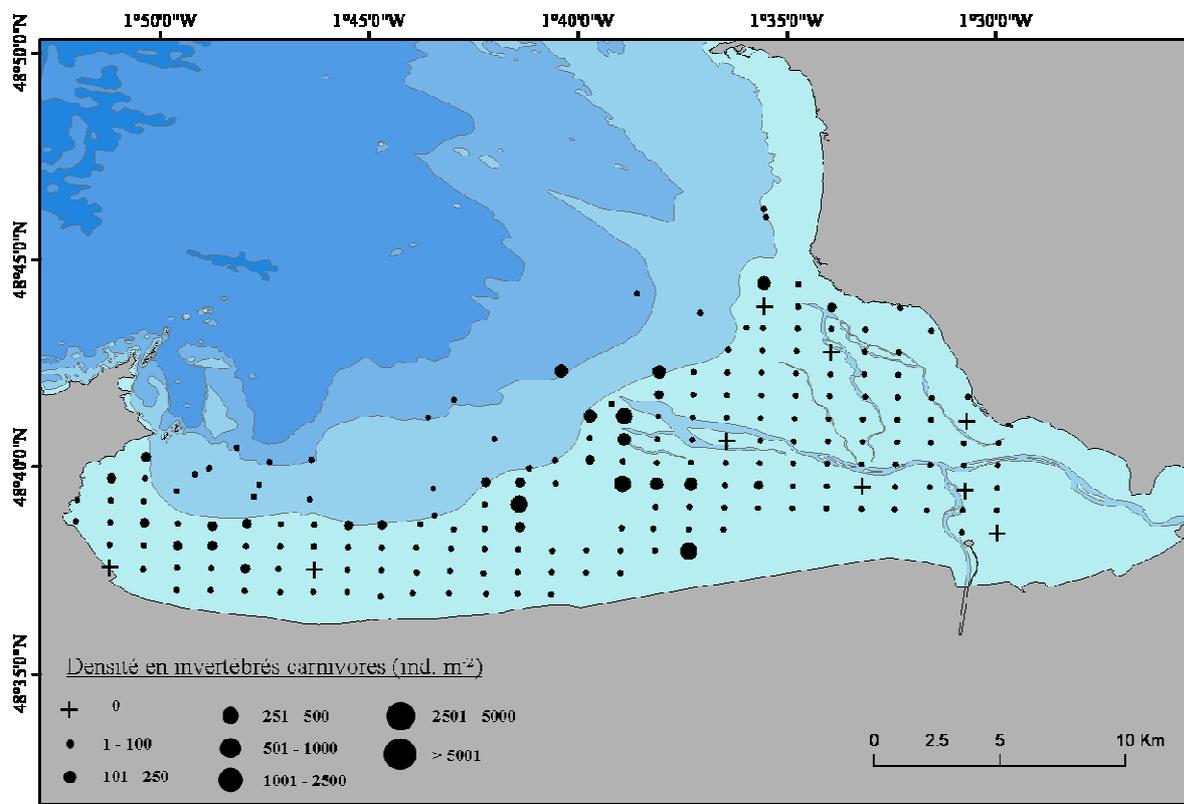


Figure 32: Densité (ind. m²) en invertébrés carnivores dans la BSM en 2002 et 2003 (source de données : R.J. Trigui)

III. Caractérisation de l'habitat benthique des juvéniles de poissons plats

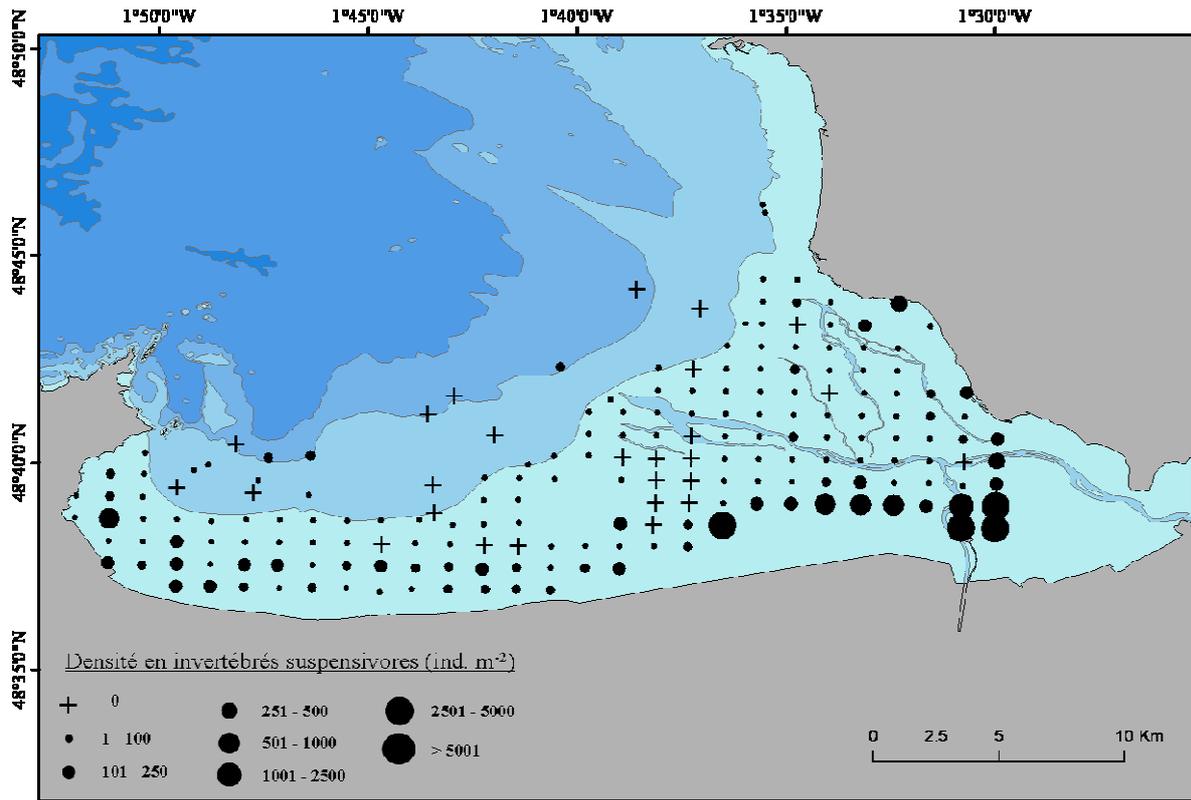


Figure 33: Densité (ind. m²) en invertébrés suspensivores dans la BSM en 2002 et 2003 (source de données : R.J. Trigui)

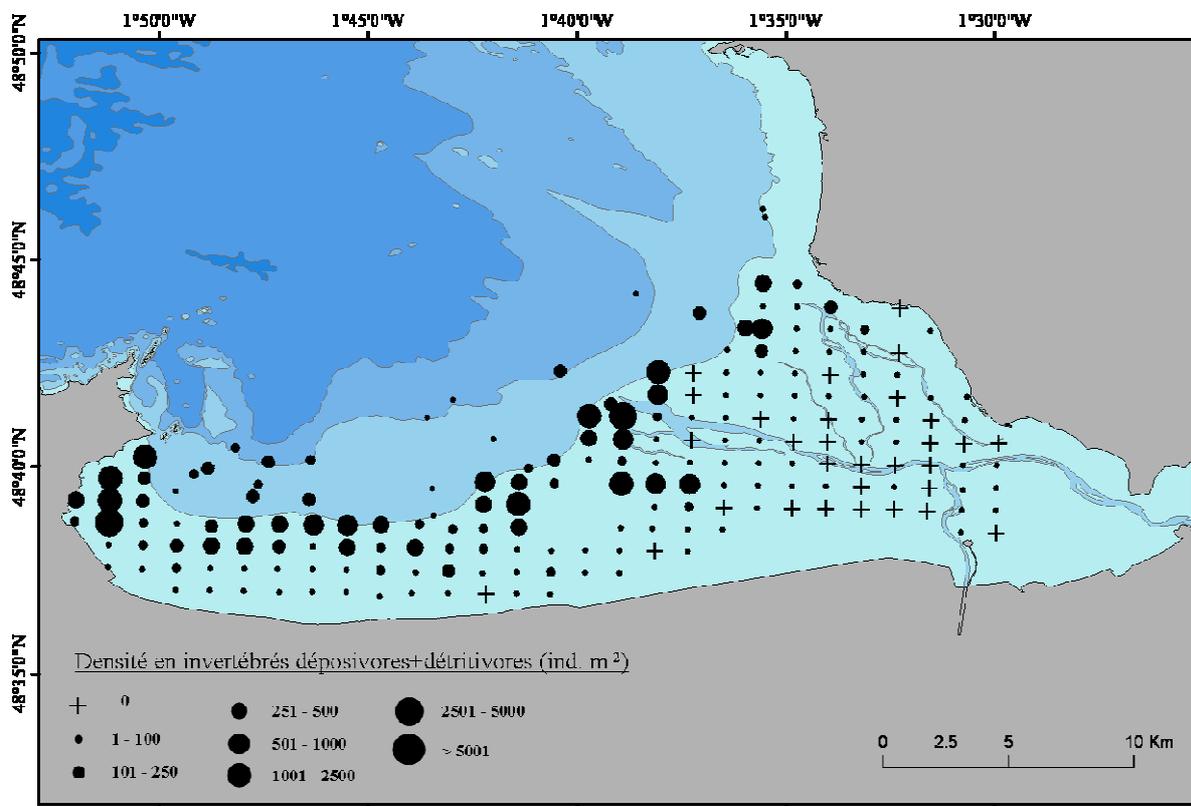


Figure 34: Densité (ind. m²) en invertébrés déposivores/détritivores dans la BSM en 2002 et 2003 (source de données : R.J. Trigui)

La répartition spatiale des juvéniles de poissons plats dans la baie du Mont-Saint-Michel diffère de celle des invertébrés benthiques. Bien que présents dans une zone où les invertébrés benthiques sont abondants, les juvéniles n'occupent pas toute la baie et sont absents des zones les plus riches en proies potentielles.

Analyse des contenus digestifs des juvéniles de poissons plats

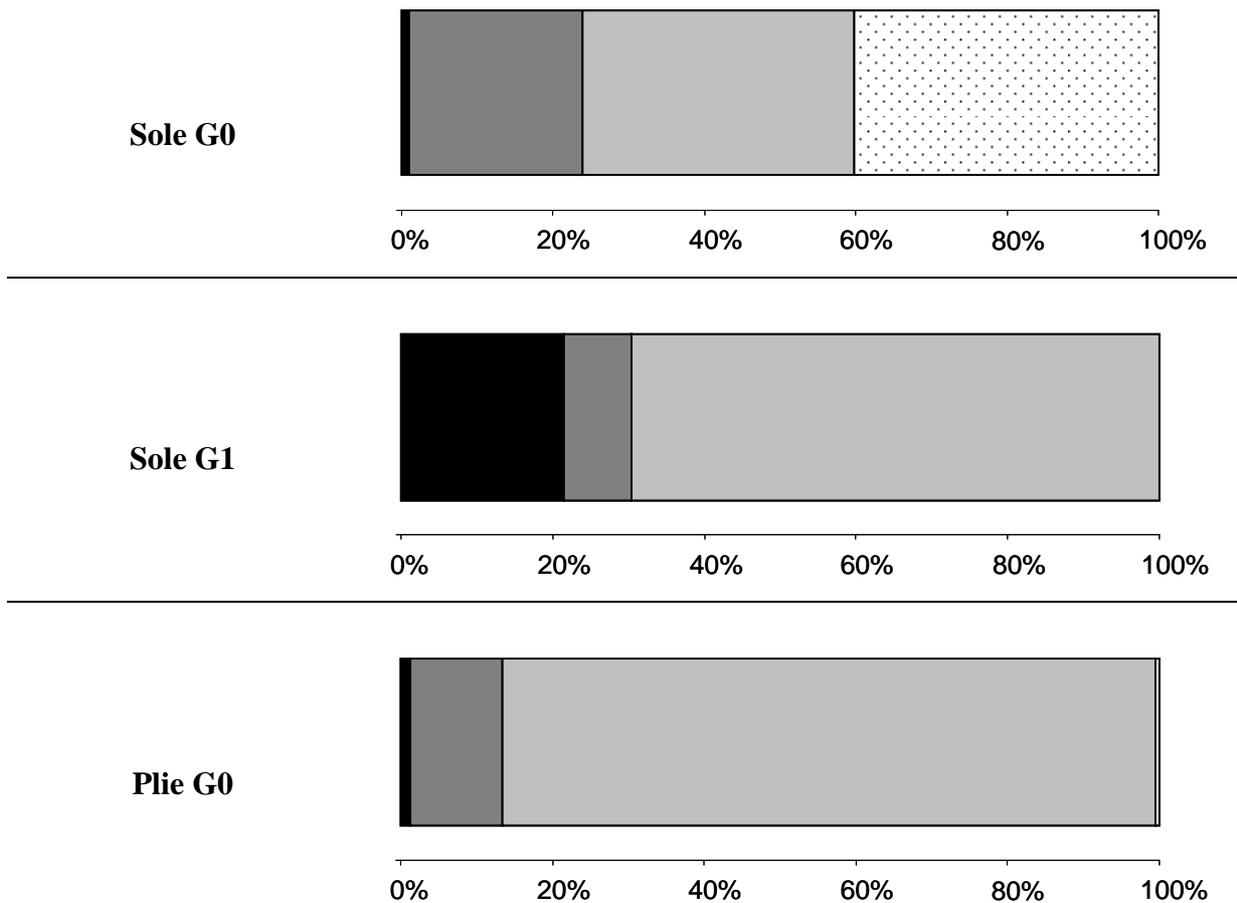


Figure 35: Répartition par groupe trophique (en pourcentage) des proies des soles G0, soles G1 et plies G0 dans toute la BMSM en 2008: carnivore (noir), suspensivore (gris foncé), dépositivore/détritivore (gris clair) et nécrophage (pointillé).

Dans la baie du Mont-Saint-Michel, les soles G0 ont principalement consommé des invertébrés nécrophages (exclusivement des *Microprotopus maculatus*) et dépositivores/détritivores (majoritairement *Pseudocuma longicorne*) (Figure 35).

L'analyse des contenus digestifs révèle donc l'importance des amphipodes nécrophages, *Microprotopus maculatus* pour les soles de l'année, bien qu'aucun individu de

cette espèce n'ait été retrouvé dans les prélèvements effectués à la benne. Ceci s'explique par le fait que les individus de cette espèce ont bien souvent une taille inférieure à 1 mm et ne sont pas retrouvés dans le refus de tamis des bennes.

Les soles G1 ont en majorité consommé des invertébrés dépositores/détritivores, tout comme les plies G0.

III.1.4. Discussion

Un constat : la distribution spatiale des juvéniles de poissons plats diffère de celle de la macrofaune d'invertébrés benthiques

La distribution spatiale des juvéniles de poissons plats est hétérogène, aussi bien dans l'estuaire de la Vilaine qu'en baie du Mont-Saint-Michel.

Dans l'estuaire de la Vilaine, la distribution des juvéniles de sole est fortement liée à la distance au barrage et au débit de la Vilaine. En effet, ces juvéniles sont plus abondants près de l'embouchure et leur densité diminue lorsque l'on s'éloigne du barrage d'Arzal. Pendant les années sèches, les juvéniles de sole sont concentrés dans l'embouchure et lorsque le débit de la Vilaine augmente, la surface occupée par ces juvéniles augmente également car les soles G0 sont également présentes plus au large. En estuaire et en baie de Vilaine, quel que soit l'engin de prélèvement, le chalut ou la benne, la répartition spatiale des juvéniles de sole n'est pas corrélée à celle des invertébrés benthiques. L'utilisation de la macrofaune chalutée est critiquable car elle ne représente qu'un échantillon de la faune benthique et la fraction accessible aux juvéniles de poissons plats est difficilement échantillonnée de cette façon (taille de la maille et prélèvements à la surface du sédiment ; Jennings *et al.*, 1999). Toutefois les deux séries de données utilisées dans cette analyse apportent la même conclusion. Aucune guildes trophique d'invertébrés benthiques ne suit la tendance amont aval des juvéniles de sole et ne contribue à expliquer leur distribution. En appliquant la même méthodologie que celle utilisée par Nicolas *et al.* (2007) sur la même série de données mais en y ajoutant une année (2007) différente par le débit fluvial de la Vilaine, les résultats obtenus ici invalident le lien trouvé précédemment entre la distribution des juvéniles de sole, celle des invertébrés benthiques et la distance au barrage. Aucune concomitance entre ces différents paramètres ne peut être mise en évidence.

Dans la baie du Mont-Saint-Michel, les juvéniles sont principalement présents à l'est de la baie avec les plus fortes densités observées autour de l'isobathe 0 m. Malgré une répartition hétérogène, les invertébrés benthiques se distribuent dans toute la baie. Les invertébrés dépositivores/détritivores sont les principales proies retrouvées dans les tractus digestifs des juvéniles de poissons plats. L'aire de distribution des juvéniles de poissons plats ne correspond pas à celle de leurs proies.

De façon complémentaire, un échantillonnage a été réalisé en 2009 sur la « banquette à *Lanice conchilega* » (annélide polychète) de la BMSM. Sur cette banquette, un seul juvénile de plie a été capturé et aucun autre juvénile de poissons plats n'a été observé. Pourtant cette zone est la plus riche en invertébrés benthiques de toute la baie (abondance moyenne 6903 ind.m⁻² sur la banquette contre 1580 ind.m⁻² dans le reste de la baie ; M. Jaffré, données non publiées ; R.J. Trigui, données non publiées) et attire des nombreux prédateurs supérieurs, dont les oiseaux à marée basse (Le Drean Quenec'h Du *et al.*, 1995).

En conclusion, que ce soit dans la baie et l'estuaire de la Vilaine ou dans la baie du Mont-Saint-Michel, la variabilité spatio-temporelle de la distribution des juvéniles de poissons plats ne peut pas être expliquée uniquement par la distribution des macro-invertébrés répartis par guildes trophiques, qu'ils soient prédateurs potentiels (carnivores) ou proies potentielles (suspensivores, dépositivores/détritivores) des juvéniles de poissons plats.

Lien entre les invertébrés benthiques et les juvéniles de poissons plats : importance de l'échelle considérée

A large échelle, le lien entre les poissons plats et les invertébrés benthiques est établi

Dans la Manche, Shucksmith *et al.* (2006) ont évalué, avec des moyens vidéos, l'utilisation de l'habitat par les adultes de plie et ont démontré que les densités de plies étaient positivement corrélées à l'abondance de la faune benthique alors que les facteurs abiotiques n'expliquaient pas leur répartition. De la même façon, l'analyse comparative de six estuaires le long des côtes portugaises, menée par Wouters et Cabral (2009), a mis en avant la disponibilité et la richesse en invertébrés benthiques pour expliquer les différences d'abondance de juvéniles entre les nourriceries.

Cependant, la présence d'invertébrés benthiques habituellement consommés par les juvéniles de sole ne suffit pas à créer une nourricerie. Ainsi, Amara et Bodin (1995) avaient reporté d'importantes densités et biomasses en faune méiobenthique dans la partie profonde

de la baie de Vilaine, mais aucun stade précoce de juvénile de sole, consommateur de cette fraction de la faune, n'y avait été capturé. La présence de proies potentielles est donc nécessaire à l'installation des juvéniles de poissons plats, mais elle n'est pas suffisante pour expliquer leur distribution.

A méso-échelle, la répartition spatiale est avant tout expliquée par les paramètres physiques

Lorsque Florin *et al.* (2009) ont caractérisé l'habitat des juvéniles de flet et de turbot dans la mer Baltique en utilisant plusieurs facteurs abiotiques et biotiques, les meilleurs descripteurs étaient uniquement abiotiques. La disponibilité des proies et l'abondance des compétiteurs n'ont pas été incorporées dans le modèle, indiquant qu'à l'échelle étudiée (dizaine de kilomètres) ce sont principalement les paramètres physiques qui gouvernent la distribution des poissons plats. De même, dans leur étude concernant 22 nourriceries présentes sur le littoral suédois, Pihl et van der Veer (1992) ont conclu que la disponibilité alimentaire dans la nourricerie n'était pas un facteur déterminant les densités de plies. Les paramètres physiques influençant le plus la distribution des juvéniles de plie étaient la structure et l'exposition de l'habitat.

Cependant, à l'échelle de l'estuaire du Douro, en comparant des stations éloignées de plusieurs kilomètres, l'analyse du régime alimentaire et de la distribution spatiale des juvéniles de flet et de sole commune montre que les plus fortes densités de poissons plats sont observées à faible profondeur, là où les densités en crustacés et polychètes sont les plus importantes, ces deux items étant les proies principales des juvéniles (Vinagre *et al.*, 2005).

Par conséquent, à méso-échelle, même si la corrélation entre les descripteurs physiques et la disponibilité des proies limite la possibilité de déterminer la causalité de la répartition, les facteurs physiques semblent conditionner la distribution des nourriceries (Le Pape *et al.*, 2003bc).

A petite échelle, les déplacements des juvéniles de poissons dissimulent un lien éventuel

Les déplacements des juvéniles de sole sont restreints dans l'espace et dans le temps (Vinagre *et al.*, 2008; Durieux *et al.*, 2010 ; Kostecki *et al.*, 2010). L'activité natatoire des soles de groupe 0 diminue au cours de l'été et atteint un niveau très bas entre septembre et novembre. Ces changements, connus chez d'autres espèces de poissons plats, sont le reflet de la transition entre un comportement exploratoire à la période de post-colonisation puis sédentaire au début de l'hiver (Durieux *et al.*, 2010). Si ces mouvements sont trop limités

pour permettre des déplacements de juvéniles à méso-échelle, ils sont toutefois suffisants pour que la répartition spatiale des juvéniles varie à petite échelle.

La distribution spatiale des juvéniles de sole suit un rythme nyctéméral et leur aire de répartition peut différer selon le moment de la journée. Réputées pour être des chasseurs nocturnes (Batty et Hoyt, 1995; Beyst *et al.*, 1999), il est possible que les soles soient présentes dans des zones de refuge ou de repos pendant la journée (au moment où elles ont été capturées), alors que la nuit, pendant la période de prospection alimentaire, les juvéniles fréquenteraient une zone différente. Il en va de même, avec des modalités différentes, pour les autres poissons plats, et notamment la plie.

Dans la baie du Mont-Saint-Michel, les déplacements tidaux ont été mis en évidence par des études complémentaires réalisées au cours de cette thèse en septembre 2009. La présence de poissons plats capturés dans les tésures (filets fixes tendus par des pieux localisés en haut de l'estran) à marée haute à plusieurs kilomètres de la zone subtidale démontre la capacité des juvéniles à réaliser des migrations au cours d'un cycle de marée.

Par conséquent, même limités, les déplacements tidaux et nyctéméraux permettent aux poissons plats de se déplacer sur des zones d'alimentation, notamment la nuit, ce qui ne permet pas de faire le lien à petite échelle entre leur distribution, leurs contenus digestifs et les peuplements d'invertébrés benthiques.

La nourricerie, un système complexe

A cause des migrations tidales et nyctémérales, il est difficile d'établir un lien entre la distribution des juvéniles de poissons plats et celle des invertébrés benthiques. En outre, la caractérisation des nourriceries est complexe et nécessite l'utilisation de plusieurs paramètres, biotiques et abiotiques, qui contribuent à expliquer cette absence de covariation spatiale.

La ressource trophique n'est pas un facteur suffisant pour décrire la fonction de nourricerie

La distribution des juvéniles de sole ne semble pas liée à celle de la macrofaune benthique et cela pourrait partiellement s'expliquer par le fait que la ressource trophique n'est pas un facteur limitant la croissance des juvéniles de poissons plats, aux stades de vie étudiés ici. Effectivement, à ce stade, la croissance des juvéniles de sole, plie et limande est souvent proche de la croissance théorique maximale prédite par les modèles expérimentaux (Amara *et al.*, 2001). Les juvéniles de poissons plats font preuve d'une importante plasticité trophique et limitent la compétition trophique en adaptant leur zone et période d'alimentation (Beyst *et al.*,

1999) et/ou en consommant les proies dominantes de façon opportuniste (Banaru et Harmelin-Vivien, 2009). Les juvéniles de poissons plats sont donc capables d'adapter leur régime alimentaire en fonction de la disponibilité des proies (Cabral, 2000).

La ressource trophique n'étant pas systématiquement un facteur limitant la présence des juvéniles de sole (Vinagre et Cabral, 2008) et, par extension, des juvéniles de poissons plats, elle n'est donc pas une variable suffisante pour expliquer leur distribution, tout au moins aux stades étudiés (poissons ayant réalisé leur métamorphose depuis plusieurs semaines voire plusieurs mois, déjà relativement grands et capables de résister à des carences alimentaires).

Une limitation trophique plus précoce dans le cycle de vie ?

Le lien entre les juvéniles de poissons plats et la macrofaune benthique étant difficile à établir aux stades étudiés, il est possible que la pression trophique se fasse sentir de façon accrue plus tôt, à l'issue de la matamorphose. En effet, les résultats des analyses des tractus digestifs réalisées dans la présente étude soulignent le rôle potentiel que peut jouer la méiofaune, retrouvée dans les contenus digestifs mais pas dans les prélèvements réalisés à la benne ni, *a fortiori*, au chalut à perche. Un lien étroit avec la méiofaune, et notamment avec les amphipodes qui font partie du régime alimentaire des juvéniles (Vinagre *et al.*, 2006) mais n'ont pas été correctement échantillonnés ici, serait à chercher lorsque les larves viennent juste de se poser sur le fond, après la métamorphose. A ce stade, les juvéniles sont sensibles aux carences alimentaires et présenteraient une sensibilité plus élevée aux disponibilités trophiques (Sogard, 1997 ; Suthers, 1998). Cette approche nécessiterait d'autres engins de prélèvements, notamment pour évaluer la méiofaune (carottage) et pour capturer les juvéniles de moins de 5 cm (chalut à maille fine). Cet échantillonnage serait indispensable pour poursuivre l'analyse des processus déterminants dans le recrutement de ces espèces. Il nécessiterait un effort important pour travailler à des échelles temporelles et spatiales beaucoup plus fines. En effet, la dynamique et le turn-over plus rapides de la méiofaune et des plus jeunes stades de poissons plats impliquent de travailler sur un pas de temps resserré tandis que l'emprise spatiale de l'échantillonnage par carottage et chalut à colmatage rapide serait réduite.

Les invertébrés benthiques : proies et prédateurs des juvéniles de poissons plats

Les invertébrés benthiques ne doivent pas uniquement être considérés comme des proies car il faut aussi tenir compte de leur rôle en tant que prédateurs. Burrows *et al.* (1994) ont observé, par vidéo, les mouvements des juvéniles de poissons plats (principalement la plie et la limande) et de leurs prédateurs. Ces auteurs ont constaté que, la nuit, les juvéniles évitent leurs prédateurs présents sur le fond en nageant dans la colonne d'eau. Dans le fjord de Gullmar en Suède, la distribution spatiale des juvéniles de plie et de flet est également régie par la présence de leurs prédateurs: différentes stratégies sont employées par les plies (évitement temporel) et les flets (évitement spatial) pour minimiser le risque de prédation exercée par les crevettes grises sur les jeunes stades (Modin et Pihl, 1996). L'influence négative de la présence d'un prédateur potentiel (*Crangon crangon*) sur la colonisation des juvéniles de plie a été démontré expérimentalement par Wennhage et Gibson (1998). Cet impact sur la distribution spatiale des juvéniles de poissons plats n'est toutefois pas avéré dans la BMSM, où les juvéniles et les crevettes grises (**Figure 36**) partagent le même habitat.

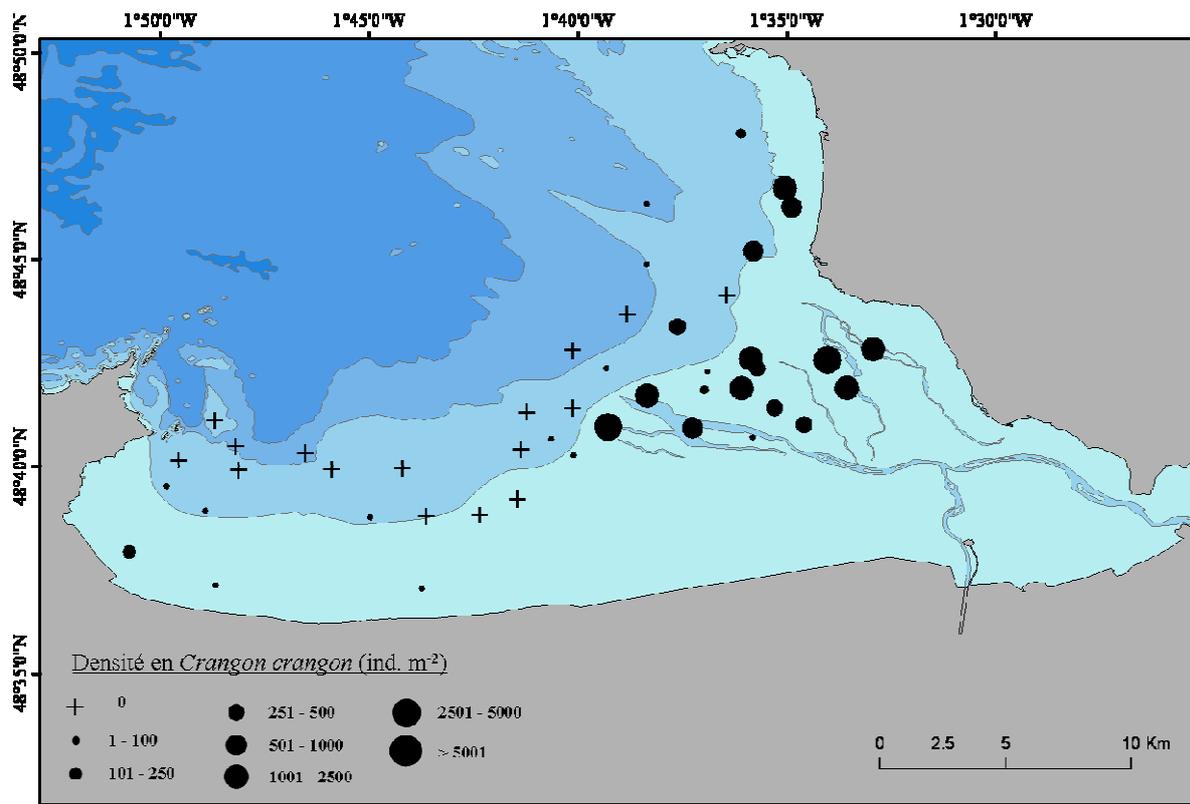


Figure 36: Densité (ind. ha⁻¹) en crevette grise (*Crangon crangon*) dans la BMSM en août 2008

De plus, la présence d'autres juvéniles de poissons plats peut également influencer la distribution spatiale des nouveaux arrivants car la compétition inter-spécifique est un facteur majeur structurant les assemblages (Piet *et al.*, 1998).

III.1.5. Conclusion

D'une manière générale, les substrats meubles, qui offrent à la fois la présence de nombreuses proies et une meilleure protection contre les prédateurs, sont des environnements favorables à la production benthique. En effet, les zones productives, riches en invertébrés benthiques accessibles, attirent les juvéniles (Wouters et Cabral, 2009). Cependant, l'utilisation opportuniste des ressources trophiques disponibles par les juvéniles de poissons plats rend difficile la mise en évidence de toute relation entre la distribution spatiale de ces juvéniles et celle de la faune benthique. De plus, cette distribution spatiale dépend également de la présence de prédateurs et de compétiteurs et peut varier en fonction des mouvements tidaux et nyctéméraux. Tous ces paramètres déterminent la répartition des juvéniles de poissons plats, ce qui explique l'absence de concomitance entre la distribution des juvéniles et celle des invertébrés benthiques.

Ces résultats concordent à démontrer que l'un des objectifs de cette thèse ne peut être atteint. En effet, les indicateurs de qualité des milieux basés sur la macrofaune benthique permettent de caractériser ces populations à petite échelle (0.1 m²). A cette échelle, l'absence de lien entre les invertébrés et les juvéniles de poissons rend ces indicateurs inopérants pour estimer la fonctionnalité des nourriceries.

Par contre, l'analyse des liens entre ressources trophiques, potentiel de croissance et mortalité des juvéniles de poissons devra être poursuivie pour comprendre les processus qui déterminent le succès du recrutement des poissons plats. Dans ce cadre, il sera nécessaire d'apporter une attention particulière aux premiers stades benthiques ; la mortalité élevée et la moindre résistance aux carences nutritionnelles laissent penser que les conditions de vie au cours de cette période pourraient être déterminantes. Cela devra conduire à des approches axées sur la méiofaune benthique, qui constitue l'alimentation des plus jeunes stades de poissons plats (Amara *et al.*, 2001). Les résultats de ces nouvelles approches, déterminantes pour avancer dans la compréhension des processus écologiques, ne viendront par contre pas infirmer la conclusion précédente sur l'impossibilité de caractériser la fonction de nourricerie avec les indicateurs utilisés dans les réseaux de surveillance de la qualité du milieu littoral et basés sur le macrobenthos.

III.2 : Diminution de l'habitat des poissons plats, une conséquence de la prolifération d'un mollusque invasif

Résumé détaillé

Les baies côtières fournissent des habitats favorables pour la croissance et le développement des juvéniles et adultes de nombreuses espèces marines. La baie du Mont-Saint-Michel (BMSM, France) abrite une communauté ichthyologique très diversifiée et constitue l'une des plus importantes nourriceries de la Manche pour plusieurs espèces marines exploitées telles que le bar, les poissons plats, les clupéidés et les raies. La BMSM souffre par ailleurs de l'invasion massive d'un mollusque exogène, la crépidule (*Crepidula fornicata*, L.). Les premières observations de cette espèce dans la BMSM remontent à plus de quarante ans et elle constitue actuellement la plus forte biomasse des invertébrés filtreurs de la baie (150 Mt), un ordre de grandeur supérieur aux filtreurs naturels et d'élevage.

De récentes analyses ont démontré l'impact de ce gastéropode sur la structure trophique de la BMSM ainsi que son influence négative sur la densité des juvéniles de sole dans les nourriceries côtières du golfe de Gascogne. Dans la présente étude, l'effet de la propagation des crépidules en BMSM sur la distribution spatiale des poissons plats (sole commune *Solea solea*, L., plie *Pleuronectes platessa*, L., barbue *Scophthalmus rhombus*, L. et flet *Platichthys flesus*, L.) a été exploré à partir d'une approche géostatistique. Les données collectées durant les campagnes réalisées en BMSM à la fin des années 1970 puis trente ans plus tard ont été utilisées pour construire des cartes interpolées de la distribution spatiale des crépidules d'une part et des poissons plats d'autre part.

Il y a trente ans, les crépidules étaient concentrées dans une petite zone à l'ouest de la BMSM alors qu'aujourd'hui elles occupent près de la moitié de la baie. Cette rapide prolifération a conduit à la diminution de la surface disponible pour les poissons plats dont la distribution spatiale a clairement changé : auparavant dispersés dans toute la baie, les poissons plats sont maintenant restreints dans la partie est de la baie, exempte de crépidules.

La présente étude a souligné l'influence négative de l'extension des crépidules en BMSM sur l'habitat des poissons plats. L'effet négatif induit par l'invasion des crépidules semble être davantage lié à une modification du substrat qu'à des interactions trophiques. Cette invasion, sur un secteur essentiel à leur cycle de vie, peut avoir des conséquences sur le renouvellement des populations de poissons plats à large échelle ; elle peut également nuire aux autres populations benthiques ou démersales comme les raies.

Reduction of flatfish habitat as a consequence of the proliferation of an invasive mollusc

C. Kostecki^{1*}, S. Rochette¹, R. Girardin¹, M. Blanchard², N. Desroy³, O. Le Pape¹

Sous presse dans Estuarine, Coastal and Shelf Science

¹ Université Européenne de Bretagne, UMR 985 Agrocampus Ouest, Inra « Ecologie & Santé des Ecosystèmes », Ecologie halieutique, Agrocampus Ouest, 65 rue de St Briec, CS 84215, 35042 Rennes, France.

² IFREMER, Laboratoire Benthos, département DYNECO, BP70, 29280 Plouzané, France.

³ IFREMER, Laboratoire Environnement-Ressources Finistère-Bretagne Nord, CRESCO, 38 rue du Port Blanc, BP 80108, 35801 Dinard Cedex, France

Abstract

Coastal bays provide habitats for juveniles and adults of many marine species. Mont Saint-Michel Bay (MSMB, France) hosts a highly diversified ichthyological community and constitutes one of the most important nursery grounds for many commercially exploited marine species, such as sea bass, flatfish, clupeids and rays in the English Channel. Besides, MSMB also suffers from the massive invasion of an exotic mollusc, the American slipper-limpet (*Crepidula fornicata*, L.). This species arrived four decades ago and now represents the main filters biomass in the bay (150 Mt), an order of magnitude larger than local farmed and natural shellfishes. Recent analyses underlined the impact of this small gastropod on the trophic structure of this bay and its negative influence on juvenile sole densities in the nursery grounds. In the present study, the effect of the extension of the slipper-limpet on flatfish (common sole *Solea solea*, L.; plaice *Pleuronectes platessa*, L.; brill *Scophthalmus rhombus*, L. and flounder *Platichthys flesus*, L.) spatial distribution has been explored from a geostatistical approach. Data collected during surveys realised in the MSMB at the end of the seventies and three decades later have been used to build interpolated maps of i) slipper-limpet and ii) flatfish spatial distributions. Thirty years ago, slipper-limpets were concentrated in a small area, in the western part of the MSMB, while today they are occupying half of the bay. This fast proliferation led to the decrease of available surface for flatfishes, which previously spread on the whole bay and are now restricted to its eastern part. The present study highlighted the negative influence of slipper-limpet extension in MSMB on fish habitat.

The negative effect induced by slipper-limpet invasion seems to be more related to changes in the substrate than to trophic interactions. This invasion has possible consequences on flatfish population renewal at large scale and may also damage other benthic or demersal species, like rays.

Keywords Spatial competition; flatfish habitat; *Crepidula fornicata*; invasive species; Mont Saint-Michel Bay

III.2.1. Introduction

Coastal and estuarine systems are the most productive environments in the world and represent half of the oceanic production (Costanza et al., 1997). They are essential fish habitats for many marine species since they provide nursery grounds for their juveniles (van der Veer, 2000; Beck et al., 2001) and also because they constitute feeding grounds for adults (Peterson, 2003). The available coastal and estuarine habitats and their quality have a considerable influence on the renewal of marine population (Rijnsdorp et al., 1992; Gibson, 1994). Because of the very high human pressure in these areas, juveniles, but also significant amount of adults, confined within these coastal and estuarine habitats can be affected by habitat degradation and related populations can be reduced (Johnson et al., 1998; Peterson et al., 2000; Le Pape et al., 2007, Rochette et al., 2010).

Introduction of alien species, either natural (via dispersion) or human induced (during transplanting organisms for aquaculture or transport in ship ballasts), is now considered as a major threat for marine biodiversity (Bax et al., 2003). Indeed, introduction of non-native species may have biological effects on native species and a variety of cascading effects in the marine environment (Grosholz, 2002). Coastal and estuarine habitats are considered as the most heavily impacted by invasions on Earth (Grosholz, 2002; Paavola et al., 2005).

To maintain the ecological functions of essential fish habitat and to facilitate decision-making concerning their management it is thus fundamental to estimate the consequences of disturbance in these systems (Rubec et al., 1999; Beck et al., 2001) and especially to analyse how alien species disturb native populations.

The Mont Saint-Michel Bay (MSMB, France), located on the western part of the English Channel (**Figure 37**), is a vast and productive coastal area with a very high ecological value. Since 1979, this bay is listed in the World Heritage Sites (UNESCO) and its environment is protected by the International convention of Ramsar (1971) and by the European nature conservation network "NATURA 2000". The bay suffers from human pressure and especially from the introduction of an invasive species, the American slipper-limpet *Crepidula fornicata* (L., 1758). This small gastropod, native of the North American Atlantic coast (Walne, 1956), was unintentionally imported along with American oysters (*Crassostrea virginica*) in the 1970's (Blanchard, 1997). Slipper-limpets can have a wide range of distribution but individuals prefer soft bottoms and particularly muddy areas (Barnes *et al.*, 1973, Montaudouin and Sauriau, 1999). Soft bottom areas are also the most appropriate for many fishes species, and especially flatfishes (Gibson, 1994). In coastal areas of the Bay of Biscay (France), Le Pape *et al.* (2004) showed that slipper-limpet decreased juvenile common sole abundance inside the nursery grounds, even if no incidence on the nursery extent was demonstrated. As habitat structure governs the distribution of demersal and benthic species because of their influence on the amount of preys and shelters (Katsanevakis *et al.*, 2009; Nordström and Booth, 2007; Shucksmith *et al.*, 2006; Stoner and Titgen, 2003), the question is here to analyse if slipper-limpet, by modifying benthic communities, trophic dynamics and habitat structure, influence flatfishes distribution in the MSMB. The link between the distributions of four flatfish species (common sole *Solea solea*, L.; plaice *Pleuronectes platessa*, L.; brill *Scophthalmus rhombus*, L. and flounder *Platichthys flesus*, L.) and the spread of slipper-limpet was thus analysed in the MSMB. The main goal was to map flatfish distribution in MSMB at the end of the 1970's and thirty years later in order to compare their distributions with slipper-limpets extent for the three last decades.

III.2.2. Material and methods

Study site

The MSMB is located in North-West France, in the western part of the English Channel (latitude 48°40'N, longitude 1°35'W; **Figure 37**). This bay is a semi-diurnal system with a high tidal range, reaching 14 m during the highest spring tides (Larsonneur, 1994). About half of this wide and shallow bay (500 km², depth < 20 m) consists of mudflats (210 km²) and intertidal salt marshes (40 km²), which make the MSMB the most important salt-marsh area in Europe (Lefeuvre et al., 2000).

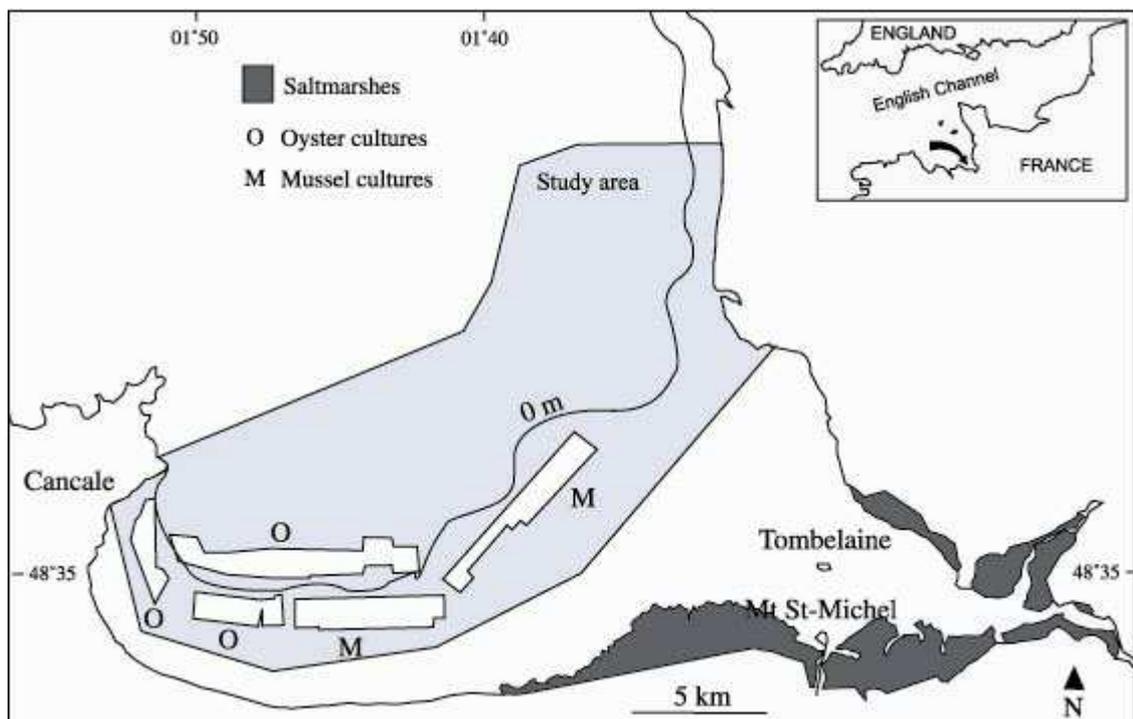


Figure 37: Map of the Mont Saint-Michel Bay with the location of the study area (light grey), the oyster (O) and mussels (M) cultures. In the upper right corner of the figure: general location.

This bay is one of the most important nurseries in the English Channel for several fish species of commercial interest such as sea bass *Dicentrarchus labrax*, whiting *Merlangius merlangius*, flatfishes (common sole and plaice) and elasmobranchs (*Raja* spp) (Legendre, 1984; Lafaille et al., 1998). The MSMB also represents an important site for migration and wintering of many birds and waterbirds (Le Drean-Quenec'h Du et al., 1995).

This high productive area provides important ecological services and many activities such as tourism, fishing and shellfish farming are carried out in the bay (Le Mao et al., 2004).

Since the late seventies, the bay hosts the invasive slipper-limpet (Blanchard, 1995) with a biomass reaching 150 000 t at the beginning of the XXI century (Blanchard, 2006). This species is the most represented among the filter feeders within the bay (Loomis and VanNieuwenhuyze, 1985; Blanchard, 1997; Blanchard and Ehrhold, 1999; Arbach Leloup et al., 2008).

Sampling methods

American slipper-limpet

At the end of the 1970's, Aubin (1979) conducted a survey on slipper-limpets in the western part of MSMB. The benthic fauna was sampled with a Smith Mac-Intyre grab (0.1 m²) in December 1978, January and February 1979. As scientists knew that slipper-limpets were only present in this part of the bay, the sampling scheme focused on a restricted area (**Figure 38a**). All grab samples (36 samples) were sieved on a 1 mm mesh and organisms were preserved in formaldehyde 10 %. Back to the laboratory, species were identified. At each station, slipper-limpets were counted and data were expressed in densities (ind. m²).

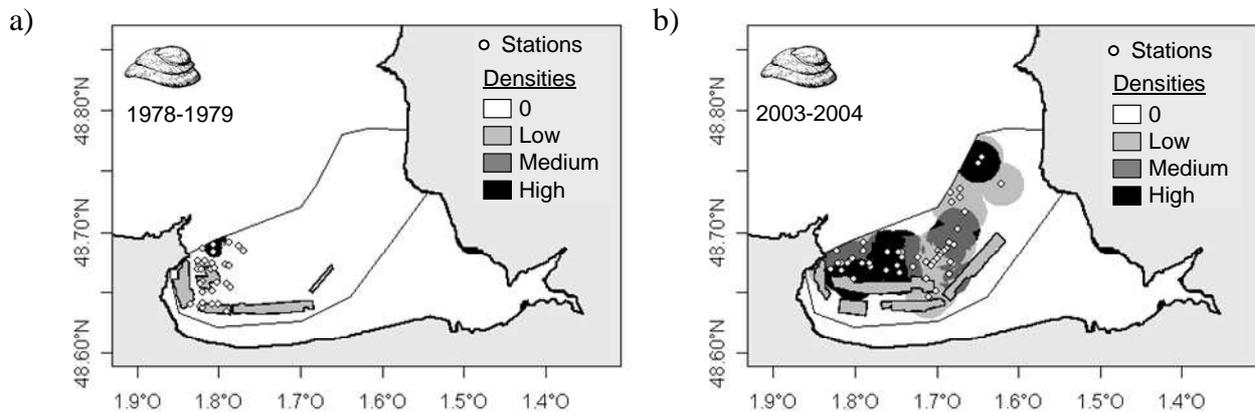


Figure 38: American slipper-limpet distribution in 1978-1979 (a) and in 2003-2004 (b). Polygons inside the studied area represent oyster and mussels cultures of the respective studied period. No predictions were calculated within these cultures.

A new slipper-limpet population survey was undertaken in May 2003 and 2004 in MSMB (Blanchard, 2009). This study was carried out on stations using sonar and video observations associated with benthic samples (**Figure 38b**). Sonar first allowed the exclusion of areas without limpets. Then, in the limpet area, three samples (0.25 m² each) were taken at each station (65 stations) using a Hamon grab or by diving. The samples were sieved on a 2

mm mesh and animals were frozen. Back to the laboratory, the limpets were brushed to remove epibionts, cleaned, drained and weighed. The biomass for a station corresponded to the mean value of the three samples expressed in g m^{-2} (total fresh weight).

To compare data from 1978-1979 with those from 2003-2004, densities from the first survey were transformed in biomass, using a mean weight per individual of 5.18 g (calculated from Blanchard, 2005).

Flatfish

Trawl surveys were realized in October, in 1979 and in 1980. Hauls were performed with a 12 m wide and 10 m high opening otter trawl using a 24 mm stretched mesh net cod end. A total of 43 trawls hauls in 1979 and 15 in 1980 were conducted at 3 knots during 30 min and 20 min respectively (**Figure 39a**), covering approximately 29 000 m^2

Another survey was performed in August 2008. Flatfish were caught with a 2.9 m wide and 0.5 m high opening beam trawl using a 20 mm stretched mesh net cod end. Forty-two beamtrawl hauls were carried out (**Figure 39b**) at 2.5 knots for 15 min, each covering approximately 3400 m^2 .

During all surveys, all flatfish were identified, measured and counted. Then, catch densities were expressed as number of individuals per 10 000 m^2 .

Data analysis

Preliminary analyses and validation of data

Slipper-limpet

In 2003, the sampling survey was performed in the south and in the east of the BMSM while in 2004, stations were located in the western part of the bay. Data were compiled in one database to map a unique recent repartition of slipper-limpet within the entire BMSM. We assumed that there are little variations in limpet distribution between the two years, considering its lack of mobility (Blanchard, 1997).

Flatfish

Dab (*Limanda limanda*) and turbot (*Psetta maxima*) were very scarce in flatfishes sampling (less than 5 individuals), which lead to study only 4 of the 6 fished flatfish species: common sole, plaice, flounder and brill. Regarding these species, majority of common sole, plaice, and brill were juveniles (**Table 7**). On the contrary, both juvenile and mature flounders were caught in 1979-1980.

Table 7 : Information on flatfish catches for each period

| | | Total catches | Juveniles (%) and reference |
|------------------|-------------|----------------------|---------------------------------------|
| 1979-1980 | Common sole | 5523 | 99 % (< 25 cm; Dorel et al., 1991) |
| | Plaice | 936 | 96 % (< 30 cm) |
| | Flounder | 383 | 37 % (< 25 cm; Van der Land, 1991) |
| | Brill | 95 | 74 % (< 25 cm; Quéro and Vayne, 1997) |
| 2008 | Common sole | 648 | 99 % (< 25 cm; Dorel et al., 1991) |
| | Plaice | 199 | 99 % (< 30 cm) |
| | Flounder | 12 | 83 % (< 25 cm Van der Land, 1991) |
| | Brill | 15 | 100 % (< 25 cm Quéro and Vayne, 1997) |

Sampling schemes (stations sampled) were different in 1979 and 1980 but the patterns of flatfish distribution were equivalent, which allowed pooling these data.

To make sure that a comparison between August 2008 and October 1979-1980 was possible, ie to avoid any seasonal biases, data from another survey performed in August 1978 and focused on common sole and plaice only were compared with observations made in October 1979-1980. For these two species, no seasonal variations were observed between August and October suggesting the same conclusions for all the flatfish species of this Bay.

Use of different sampling gears in 1979-1980 (large otter trawl) and 2008 (small beam trawl) could have biased a comparison between densities, even if these two gears did not seem to have significantly different efficiency for juvenile sole (Dorel et al., 1991). For this reason the present study mainly focused on the analysis of changes in the distribution of flatfishes, from the following mapping approach.

Mapping

Spatial boundaries of the mapping area were chosen as a compromise between the amount of sampling stations and their distribution in the different flatfish trawl surveys (Fig. 3ab); few external stations, specific of each survey and located outside the area studied during the two periods, were removed from the dataset.

Comparison between current and historical distributions of species required interpolated densities within the studied area. Interpolation was performed using ordinary kriging (Kitanidis 1997; Christakos 2000). This geostatistical technique examines spatial

structure in the dataset to determine interpolation parameters. This structure is established with the construction of semivariograms (Matheron, 1971) fitted to a theoretical model (e.g. linear, spherical, gaussian or exponential). Modelling was performed with R software (library "gstat").

To minimise skewing of distributions, raw data were transformed using $Z = \log(x + 1)$. As patchiness of flatfishes was assumed to be constant over time, spatial structure of recent (2008) and historical (1979-1980) data were combined to fit a common variogram, however different for each species. Best fits were found using the exponential theoretical model. To map interpolated densities of each species for recent and historical periods, models were applied to a regular grid of points covering the study area. Considering the spatial distribution and the variability in densities of samples, interpolations were made with a minimum of 3 stations until a distance of 2 km for slipper-limpet and 5 km for flatfish. Despite these constraints, interpolations covered 96 % and 100 % of the study area for flatfishes in 1979-1980 and 2008 respectively.

To distinguish gradients of densities, predictions of the regular grid for each map were ranged in classes. The first class contained all stations of the grid where the species is not present. Other interpolated densities (i.e. positive) of the regular grid were classed in 3 quantiles, each containing 33% of the remaining stations. Resulting maps of predicted densities were thus represented with a 4-levels (absence, low, medium and high densities) grey scale whose limits were different from a species to another and between periods. These maps thus represented relative densities and avoid bias related to different trawl efficiency. Changes in slipper-limpet extent and flatfish distribution in the three last decades were analysed from these maps. In addition, proportions of null densities (absence) were calculated and differences between the two periods were statistically compared. Western limit of the distribution was reported for each period and distance between the two limits was also calculated.

Finally the relation between limpet biomass and flatfish densities was analysed on the recent period. Raw survey data were 0-inflated and were not appropriate for graphical analysis nor for parametric test (Le Pape et al., 2003). Thus, for each flatfish species, the proportion of interpolated density in the different quartile was compared for the different levels of limpet biomass and tested with a χ^2 test.

III.2.3. Results

In 1978-1979, American slipper-limpets were only located in two stations with very low densities: 5 and 24 ind. m⁻², which correspond to an approximate biomass of 26 and 124 g m⁻² respectively (**Figure 38a**). Experts' knowledge assures that in 1978-1979, this mollusc was not present elsewhere in the bay (Blanchard, 1995). In 2003-2004, slipper-limpets distribution was dramatically larger: they were not only located in the western part of the bay, but spread also towards the centre and the north-east. Maximum biomass reached more than 11 500 g m⁻² and slipper-limpets cover approximately half of the bay (**Figure 38b**).

Changes in flatfish distribution between the two periods have also been noticed. Common soles were widely distributed in the entire bay at the end of 70's with a peak distribution in the eastern part (**Figure 39a**). In 2008, common soles were absent from the western part but maximum densities were located in the same place, in the east (**Figure 39b**). Plaice spread in almost the entire bay in 1979-1980 and maximum densities were reached in the northeast (**Figure 39c**). In 2008, plaices were totally absent from the west and highest densities were found in the east (**Figure 39d**). Flounders were only present in few stations in 1979-1980, in the southwest and in the east (**Figure 39e**); they were totally absent from the western part of the bay in 2008 (**Figure 39f**). The brill situation was extreme: while it was present in the entire bay in 1979-1980 (**Figure 39g**), it is yet only found in the east (**Figure 39h**). Thus, flatfish spatial range has changed and reduced while the slipper-limpet was extending its distribution.

Western limit in common sole distribution has moved eastward from 5.6 km between 1979-1980 and 2008. This limit has also moved eastward from 8.9 km, 10.0 km and 14.5 km for plaice, flounder and brill respectively. This shift in the flatfish distribution western limit is also shown by the highly significant (χ^2 test p-value < 10⁻¹²) increase in zero in flatfish densities (**Figure 39**).

III. Caractérisation de l'habitat benthique des juvéniles de poissons plats

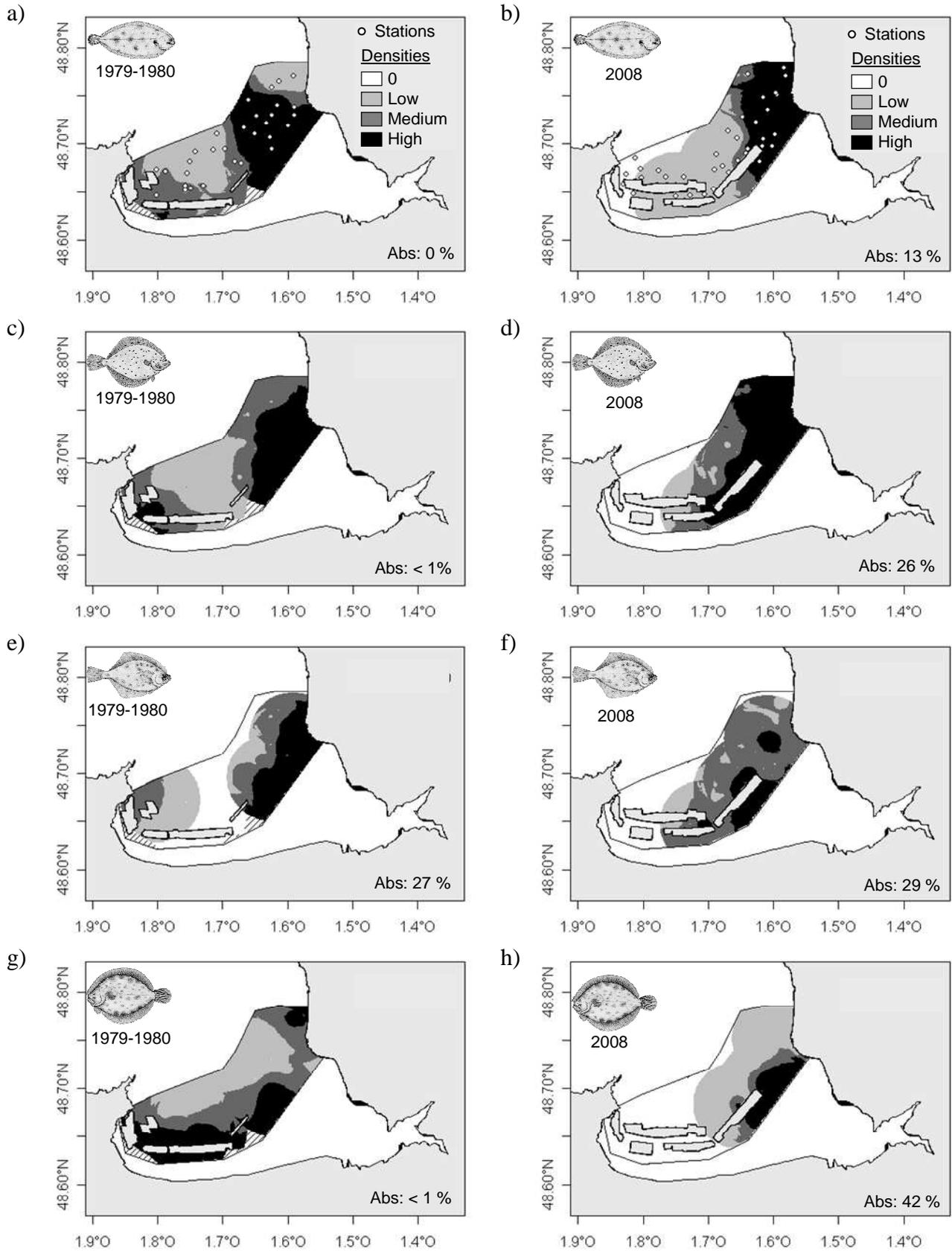


Figure 39: Flatfish distribution in 1979-1980 and in 2008 for common sole *Solea solea* (a and b), plaice *Pleuronectes platessa* (c and d), flounder *Platichthys flesus* (e and f) and brill *Scophthalmus rhombus* (g and h). Polygons inside the studied area represent oyster and mussels cultures of the respective studied period. No predictions were calculated within these cultures.

When analysing co-occurrence between slipper-limpet and flatfish during the recent period, for the four studied species found in the MSMB, densities are lower when the slipper-limpet biomass increase (**Figure 40**). These gradients in densities are significantly different for all flatfish (χ^2 test, p value $< 10^{-12}$ in all cases).

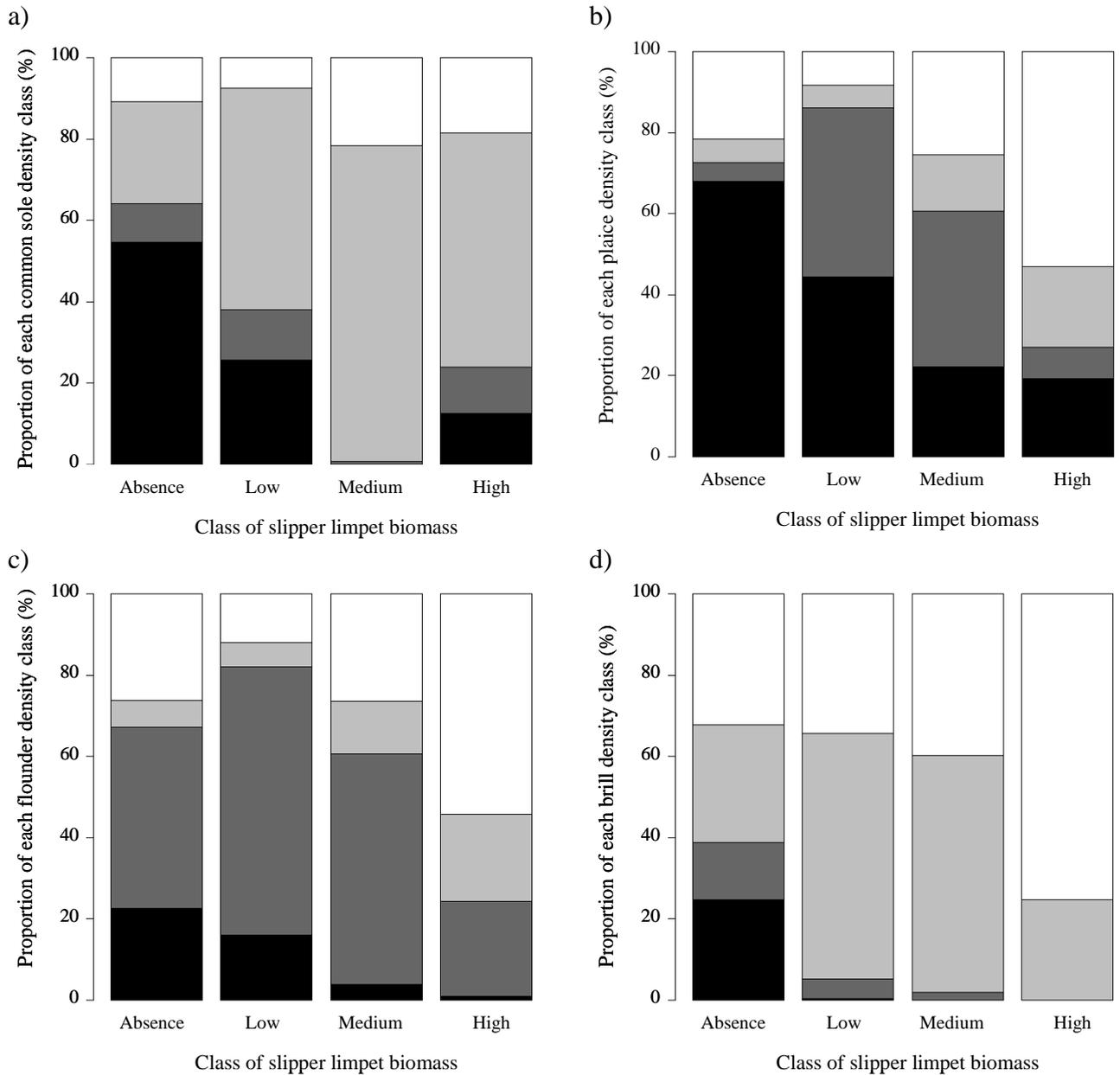


Figure 40: Proportion of interpolated stations of the regular grid in each density class with relation to slipper-limpet biomass for common sole *Solea solea* (a), plaice *Pleuronectes platessa* (b), flounder *Platichthys flesus* (c) and brill *Scophthalmus rhombus* (d) for the recent period. The increasing grey gradient distinguishes classes of increasing densities of the flatfishes distributions: white for absence, light grey for low densities, dark grey for medium and black for high densities. Limits for the slipper-limpets biomass classes are: low [0 ; 920], medium [920 ; 2655] and high $> 2655 \text{g m}^{-2}$.

III.2.4. Discussion

Slipper-limpet distribution

The American slipper-limpet, a small gastropod native of the North American Atlantic coast, invaded massively the Western Europe coastal area since the beginning of the 20th century (Minchin et al., 1995). The first observation of this gastropod in the MSMB was reported in 1976 (Retière, 1979) in the western part of the bay, in the Corbière bank in front of Cancale (**Figure 38a**). Slipper-limpet propagation in the bay began in the western sector to reach the centre and east of the bay in 2003-2004 (**Figure 38b**). A recent study comparing data from 1996 and 2003-2004 showed that during this period, the slipper-limpet population grew by 50 %. As a consequence, in 2003-2004, 25 % of the bay was covered by slipper-limpets at their highest density levels (Blanchard, 2009). Blanchard (2009) considered that the MSMB has not reached its saturation level, suggesting that slipper-limpet propagation in the MSMB is not complete and may progress eastward. Different explanations for this extension are expressed (Blanchard, 2009). Slipper-limpets benefit from several biological advantages and from favourable environmental conditions in the bay: water circulation and weak currents in the bay of Cancale favour larvae settlement whereas high productivity prevents it from food limitation. Temperature in the MSMB is within the optimal range for slipper-limpet and in the context of climate change and increasing temperature, the dispersion of *C. fornicata*, only sensitive to cold winters (Thieltges et al., 2004), would be stimulated. Human activities are also involved since oyster farming enhance slipper-limpet development, and shellfish dredging / fish trawling facilitate slipper-limpet spread (Blanchard, 2009). Moreover natural predation rate is low in Europe (Blanchard, 1997). Experimental tests performed in the northern Wadden Sea showed that the slipper-limpet natural predators, the crab *Carcinus maenas* and the sea star *Asteria rubens*, preferred blue mussels to slipper-limpets (Thieltges et al., 2004). Predation by waterbirds has not been studied in the BMSM but appeared limited elsewhere in Europe (Thieltges et al., 2004).

Flatfish spatial distribution

Current state and evolution

In the present study, a direct comparison of flatfish densities between the two periods was not quantitatively possible: fishing gears and their related efficiency changed from a period to another and interannual recruitment variability could not be taken into account from a single year survey (2008). This induced the present semi-quantitative approach using relative distribution of flatfish densities. Almost all flatfishes distributions have changed between the late 1970's and the late 2000's: flatfishes have left the western part of the bay and their spatial ranges have significantly decreased (**Figure 39**).

Cause

Habitat suitability for flatfish, a mix between abiotic and biotic factors, is especially governed by food availability, predation pressure and temperature (Gibson, 1994). Slipper-limpets can disturb flatfish at different levels. Slipper-limpet shells accumulation deeply modifies the habitat structure and these modifications have different consequences. The first consequence of the substratum nature modification is preventing benthic-demersal species to bury in the sediment. The substratum preferences of the four flatfish species in this study are soft bottoms, sand or mixed sand and mud (Gibson, 1994; Elliott and Dewailly, 1995). On the contrary slipper-limpet shell mats are not a suitable habitat for benthic-demersal species. By covering the substrate and modifying its nature, slipper-limpets prevent juvenile and adult flatfish to settle and to bury, which may indirectly increase their vulnerability to predation (Gibson, 1994). On the other hand, limpets, by changing benthic fauna and catching a large part of the primary production, change the trophic structure (Arbach-Leloup et al., 2008), which can affect food availability for flatfish.

Limpet consequences on nursery size

The MSMB is an important nursery ground for flatfishes: during the sampling surveys, the major part of flatfish catches concerned immature fish (**Table 7**). As predation strongly influences juvenile mortality (van der Veer and Bergman, 1987; Johnson, 2007; Juanes, 2007), flatfish juveniles that settle in an inappropriate substrate (i.e. cover with shells) cannot bury, are vulnerable for their predators and have low chance to survive. High biomasses of slipper-limpet were already known to strongly reduce densities of juvenile sole (Le Pape et

al., 2004). The present study reinforces this previous knowledge and demonstrates that juvenile flatfish distribution is reduced in the MSMB. Flatfish distributions are significantly reduced while co-occurrence is observed with slipper-limpet and quite no flatfish are found at the highest density of slipper-limpet (**Figure 40**). As demonstrated from xenobiotics exposure (Moles et al., 1994) or stable isotopes footprints (Kostecki et al., 2010), juvenile flatfish migrations are very limited and they can not move far from unfavourable settlement area. Thus, the settlement suitable area and the related nursery size are reduced in response to limpet extent.

Slipper-limpets consequences on residual flatfish habitat

By changing the habitat structure, limpets compelled flatfish adults to move eastward in the bay. This induces a shift in flatfish distribution to suitable sediment which leads to a concentration of remaining flatfish in the eastern part of the BMSM. The presence of slipper shells, by reducing the suitable habitat size, should limit this avoiding strategy on residual suitable slipper-limpet free habitat.

In the remaining habitat, food limitation could result from slipper-limpet invasion. Primary production would be higher in the BMSM without the slipper-limpet filtering activity (Cugier et al., 2010). This primary production is consumed by the slipper-limpet and is not yet available for the other suspension feeder benthic invertebrates, which are also common preys for flatfishes (Arbach Leloup et al., 2008; Elliott and Dewailly, 1995). Food availability and growth could decrease in the residual habitat in the MSMB because of density dependent competition in a smaller area.

Possible long-term consequences on population size and renewal

In flatfish population, post-settlement mortality, linked to nursery habitat capacity, affects recruitment strength and population size (Gibson, 1994; Johnson, 2007). Both the nursery ground area and suitable habitats for remaining juvenile and adult flatfish in MSMB is reduced due to changes in habitat structure linked to slipper-limpet extent. Thus, slipper-limpet can damage flatfish populations in the Western English Channel and have consequences on related fisheries. One can moreover imagine that other benthic species, like rays, could also be affected.

Acknowledgments

This study was supported by the French National Program on Coastal Environments (NOCES). We would like to thank P. Le Mao and the crew of the R/V Louis Fage for their help during sample collection. We are also very grateful to Y. Désaunay and P. Beillois who provided fish data from the end of the 1970's. The authors are also grateful to the two anonymous reviewers for their helpful advices.

III.3. Conclusions et perspectives

III.3.1. Faible concomitance entre la distribution spatiale des juvéniles de sole et celle des invertébrés benthiques

L'influence de la distribution spatiale des invertébrés benthiques sur la répartition des juvéniles de poissons plats n'a pas été démontrée dans ce second chapitre. Dans l'estuaire de la Vilaine, les invertébrés benthiques sont présents d'amont en aval alors que la répartition des juvéniles de sole est directement influencée par les apports d'eau douce qui conditionnent la taille de la nurricerie. L'analyse effectuée en baie du Mont-Saint-Michel a confirmé ces résultats: il n'y a pas de lien entre la distribution des juvéniles et celle des invertébrés.

La distribution spatiale des juvéniles de poissons plats n'a pas pu être expliquée uniquement par la présence et l'abondance des invertébrés benthiques. En effet, la ressource trophique n'était sans doute plus un facteur limitant structurant la répartition des juvéniles au moment où ils ont été prélevés. De plus, les migrations tidales et nyctémérales, les comportements liés à la compétition interspécifique et à la prédation interagissent pour masquer l'influence de la disponibilité alimentaire en invertébrés benthiques sur la répartition spatio-temporelle de ces juvéniles.

La seconde partie de ce chapitre a comparé l'évolution de la distribution spatiale de quatre espèces de poissons plats avec celle de la crépidule en baie du Mont-Saint-Michel. Les crépidules, d'abord présentes à l'ouest, se sont rapidement propagées et envahissent actuellement la moitié de la baie. Cette invasion a entraîné une modification irréversible du substrat, paramètre majeur dans la distribution spatiale des espèces benthodémersales. La répartition spatiale des poissons plats a, en conséquence, évolué depuis l'introduction de la crépidule : l'aire de distribution est maintenant restreinte à l'est de la BMSM, zone encore non atteinte par les crépidules. La distribution spatiale des poissons plats dans la BMSM semble donc davantage liée à la nature du substrat qu'à la présence et à l'abondance de proies.

III.3.2. Perspectives : analyse des processus écologiques

Dans les deux nourriceries côtières et estuariennes étudiées ici, aucun lien entre la distribution spatiale des juvéniles de poissons plats et les disponibilités trophiques offertes par les invertébrés benthiques n'a pu être établi. Ce constat empêche l'utilisation d'indicateurs basés sur la macrofaune benthique pour décrire la qualité des nourriceries côtières et estuariennes. Les juvéniles de poissons plats sont opportunistes et peuvent effectuer des déplacements tidaux et nycthémeraux, ce qui rend infructueuses les recherches de covariation entre ces peuplements à petite échelle.

Il serait intéressant de poursuivre cette approche en étudiant davantage la méiofaune et les stades plus jeunes, et par conséquent plus sensibles, des poissons plats. Étant donné l'impact majeur de la structuration de l'habitat sur la répartition spatiale des juvéniles de poissons plats, une approche couplant la disponibilité trophique (méiofaune) et la structure de l'habitat devra être envisagée. Cette étude causale multi-factorielle devrait être menée, non seulement sur la présence et la densité des juvéniles de poissons plats, mais également sur leur croissance et leur survie (Beck *et al.*, 2001). Par conséquent, les questions en suspens nécessiteront des recherches en amont sur les processus écologiques impliqués dans le déterminisme du recrutement des poissons plats sur les secteurs des nourriceries. Ces recherches seront indispensables avant de pouvoir mettre en place des mesures appropriées de préservation de la capacité de ces habitats.

IV. CONCLUSION GENERALE

IV.1. Objectifs de la thèse

Les zones côtières, et plus particulièrement les zones estuariennes, abritent des nourriceries pour les juvéniles de nombreuses espèces marines, et parmi elles, de nombreuses espèces de poissons plats (Beck *et al.*, 2001). Ces nourriceries ont été identifiées géographiquement et, en ce qui concerne les juvéniles de poissons plats, doivent répondre à certains critères abiotiques : faible profondeur et substrat meuble (Rogers, 1992 ; Le Pape *et al.*, 2003b). Le Pape *et al.* (2003c) ont également mis en avant l'effet positif du débit fluvial sur l'étendue des nourriceries de sole commune dans le golfe de Gascogne. Cependant, bien que ce lien soit statistiquement établi, la causalité sous-jacente, et notamment un éventuel lien trophique, est encore mal définie.

Les études menées dans le panache du Rhône (Darnaude *et al.*, 2004 ; Darnaude, 2005) ont suivi, grâce à l'utilisation des isotopes stables, l'incorporation de la matière organique d'origine fluviale dans le réseau trophique et ont ainsi démontré la dépendance des juvéniles vis à vis des apports terrigènes. Ces apports étant irréguliers (conditions climatiques variables, régulation des apports par la présence de barrage, prélèvements d'eau douce ...) et de surcroît très faibles dans certaines baies qui hébergent également des nourriceries de poissons plats (Le Pape *et al.*, 2003b), il était intéressant d'identifier, quantifier et analyser la dynamique spatio-temporelle des sources de matières organiques incorporées dans le réseau trophique benthique des juvéniles de poissons plats. Ce travail a été réalisé dans le cadre de cette thèse en prenant en compte des nourriceries sous influence estuarienne contrastée dans des conditions hydrologiques variables. Ce travail s'est ensuite poursuivi par une analyse des relations trophiques au sein de ces nourriceries. Le lien entre la distribution spatio-temporelle des juvéniles de poissons plats et la macrofaune benthique a été investigué sur des nourriceries différentes et complété par une approche menée sur les habitats benthiques atypiques (liés à la présence d'espèces benthiques structurant l'environnement). Enfin, la possibilité d'utiliser les indicateurs, développés dans les réseaux de surveillance de la qualité du milieu littoral et basés sur la macrofaune benthique pour examiner la fonctionnalité des nourriceries côtières et estuariennes, a été considérée.

Pour atteindre ces objectifs, deux types d'écosystèmes distincts mais néanmoins importants en tant que nourricerie de poissons plats, ont été choisis : il s'agissait de l'estuaire de la Vilaine et de la baie du Mont-Saint-Michel. Les études menées sur ces deux sites ateliers ont été réalisées en même temps et l'utilisation d'une approche couplant analyses isotopiques et analyses des tractus digestifs a été adoptée. La complémentarité de ces deux méthodes permet d'étudier les relations trophiques au sein d'un système (Pasquaud *et al.*, 2007). Couplées à des analyses de la macrofaune d'invertébrés benthiques, elles permettent d'avancer dans les analyses de liens entre ces peuplements et la fonctionnalité écologique de ces milieux pour les ressources vivantes marines qui en dépendent.

IV.2. Principaux résultats

IV.2.1. Sources de matière organique dans les nourriceries côtières et estuariennes

L'estuaire de la Vilaine

L'estuaire de la Vilaine bénéficie d'apports conséquents en matière organique d'origine terrigène. Toutefois, une ségrégation spatiale s'opère et les apports terrigènes sont plus importants dans l'embouchure de l'estuaire (estuaire interne) qu'au large (estuaire externe) (

Figure 41). Les sources de matière organique disponible pour le réseau trophique benthique diffèrent selon la partie de l'estuaire considérée. La MOP d'eau douce, le microphytobenthos des vasières intertidales ainsi que la MOS (Matière Organique Sédimentée) sont les sources présentes dans l'estuaire interne. Cette partie sous influence estuarienne, dont l'étendue spatiale dépend directement du débit fluvial, s'étend davantage vers le large pendant les années humides (Le Pape *et al.*, 2003c). Dans l'estuaire externe, les apports organiques proviennent de la MOP d'eau de mer, de la MOS et de la MOP d'eau douce pendant les années humides (Kostecki *et al.*, 2010).

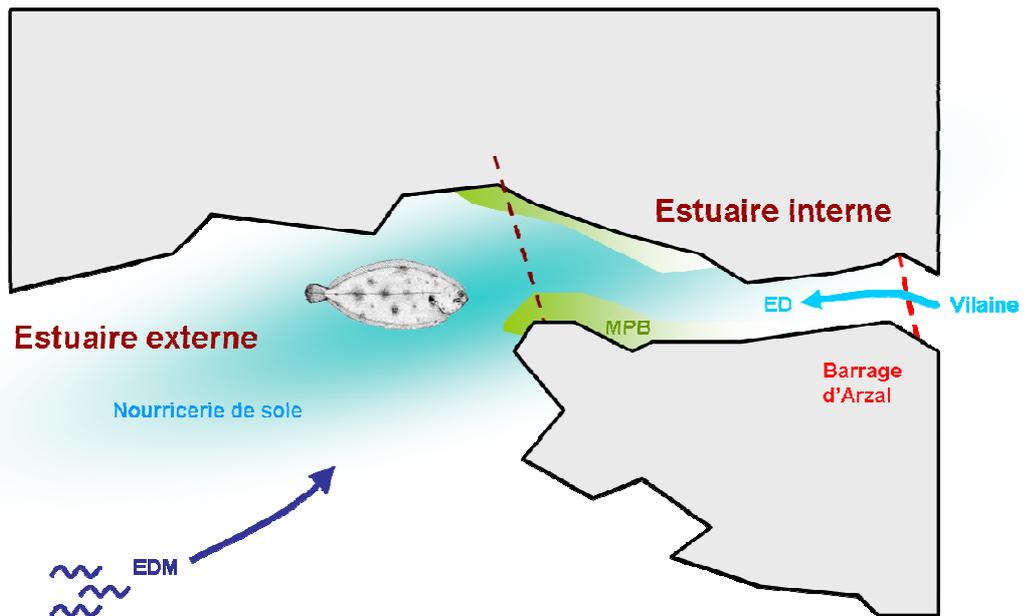


Figure 41: Schéma général de la nourricerie de sole commune dans l'estuaire de la Vilaine présentant les vasières intertidales (en vert) avec le microphytobenthos (MPB), les apports d'eau douce (ED) et d'eau de mer (EDM) et la nourricerie de sole (en bleu).

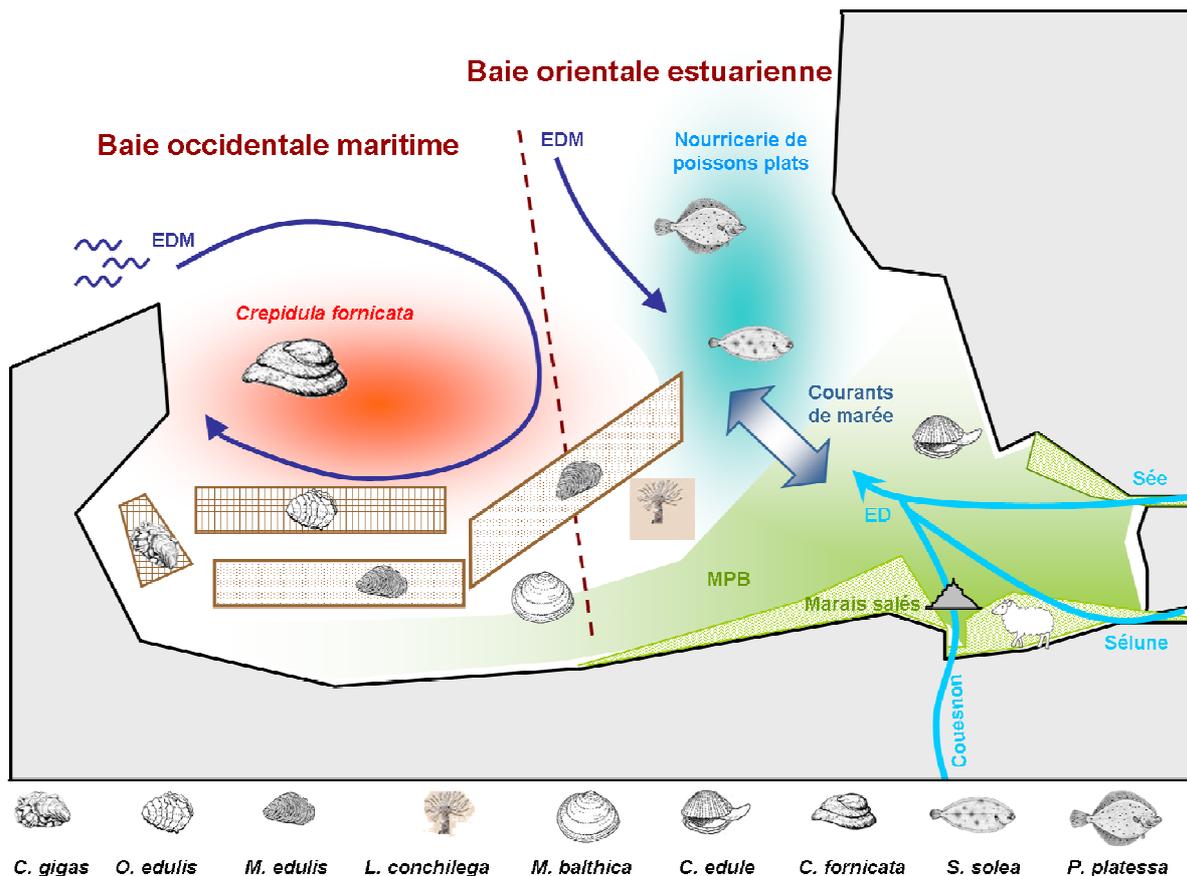


Figure 42: Schéma général de la nourricerie de sole commune et de plie dans la baie du Mont-Saint-Michel présentant la baie occidentale maritime et la baie orientale estuarienne, les vasières intertidales (en vert) avec le microphytobenthos (MPB), les marais salés, les apports d'eau douce (Couesnon, Sée et Sélune) et d'eau de mer (EDM), la nourricerie de poissons plats (en bleu), la zone envahie par les crépidules (en rouge) et les exploitations conchylicoles.

La baie du Mont-Saint-Michel

La baie du Mont-Saint-Michel peut être scindée en deux parties : à l'ouest, une partie occidentale sous influence maritime et à l'est, une partie orientale sous influence estuarienne (

Figure 42). Cette dichotomie spatiale s'explique notamment par la dynamique hydrosédimentaire et par la diversité en sources d'apports nutritifs.

Les différentes sources de matière organique disponibles dans la baie du Mont-Saint-Michel sont : la MOP d'eau de mer (principalement constituée de phytoplancton et zooplancton), la MOP d'eau douce venant des principaux fleuves, le Couesnon, la Sée et la Sélune, le microphytobenthos des vasières intertidales et la MOS provenant d'un mélange des différentes sources dégradées (dont les macrophytes des marais salés) ainsi que des fèces et biodépôts.

Les sources de matières organiques dans la **baie occidentale** sont principalement marines.

Elles diffèrent sensiblement dans la **baie orientale**. L'arrivée directe des trois fleuves et l'importance des courants tidaux permettent de nombreux échanges entre les vasières intertidales et les zones tidales avec notamment la mise en suspension du microphytobenthos. La baie orientale bénéficie de plus de l'export de matière organique des marais salés vers l'estran (Mézière *et al.*, 1997). La distribution spatiale de cette matière organique est contrôlée par les courants de marée. Les sources disponibles sur l'estran sont donc les diatomées benthiques, les bactéries et la matière organique en provenance des marais salés.

IV.2.2. Fonctionnement trophique des nourriceries côtières et estuariennes

L'estuaire de la Vilaine

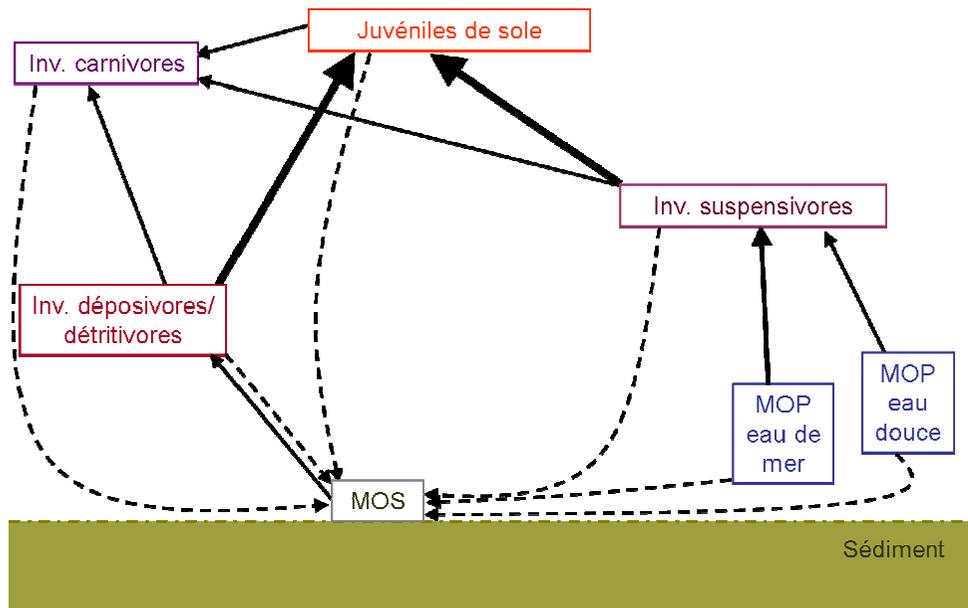
Malgré des différences de débit fluvial et la variabilité de l'influence de la matière organique terrigène, la structure du réseau trophique des juvéniles de poissons plats présente des similitudes entre la zone amont et aval (**Figure 43**).

Quelle que soit la partie de l'estuaire considérée, les juvéniles de sole ont accès à différentes proies macrobenthiques. Dans l'**estuaire interne**, les juvéniles de soles consomment largement des invertébrés dépositores/détritivores. A marée haute, les déplacements tidaux des juvéniles leur donnent également la possibilité de s'alimenter sur les vasières intertidales. Pendant les années humides, les suspensivores font aussi partie du régime alimentaire des juvéniles. Ces invertébrés consomment la matière organique d'origine terrigène, source importante de matière organique dans le réseau trophique étudié ici. Le réseau trophique benthique dépend donc principalement des apports terrigènes et du microphytobenthos.

Dans l'**estuaire externe**, les apports de matière organique terrigène sont moins importants et le réseau trophique dépend essentiellement de la matière organique marine, même si les apports terrigènes alimentent cette nourricerie externe au cours des années humides. Les proies consommées par les soles diffèrent également, avec autant d'invertébrés dépositores/détritivores que de suspensivores.

L'importance des apports en eau douce dans le réseau trophique benthique est avérée mais une analyse quantitative menée dans l'estuaire de la Vilaine sera nécessaire dans le futur, notamment afin de quantifier l'importance réelle de chaque source de matière organique et d'étudier sa variabilité.

Estuaire externe



Estuaire interne

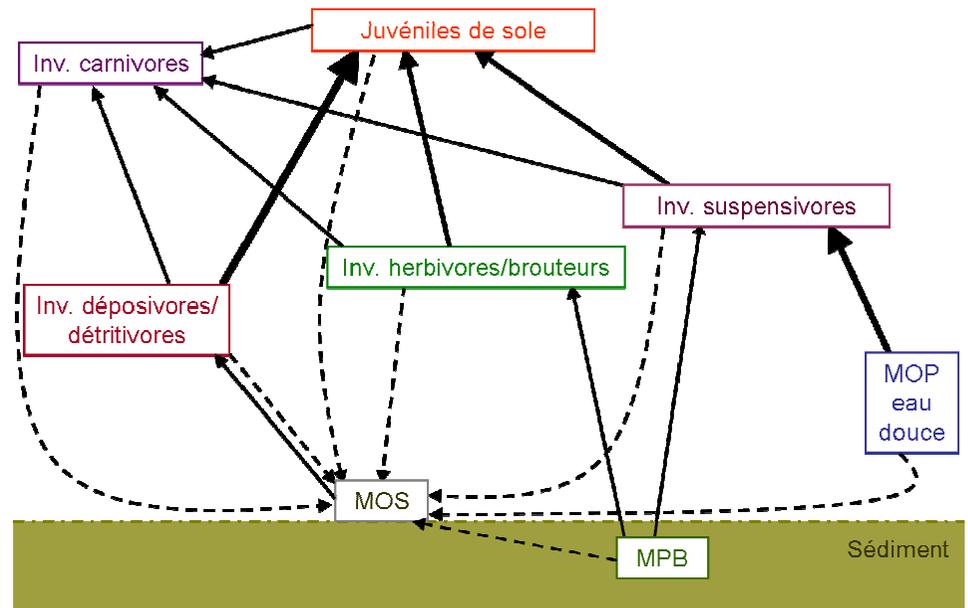


Figure 43: Schéma simplifié du réseau trophique benthique des juvéniles de sole dans la partie externe (à gauche) et dans la partie interne (à droite) de l'estuaire de la Vilaine. L'épaisseur de la flèche renseigne sur l'intensité des relations trophiques. Les flèches en pointillé représentent les fèces et biodépôts.

La baie du Mont-Saint-Michel

L'intrusion marine est prépondérante dans la **baie occidentale** (

Figure 42). Riera (2007) et Cugier *et al.* (2010) témoignent de l'importance des apports de matière organique d'origine marine dans le réseau trophique benthique (**Figure 44**). Le phytoplancton marin (diatomées et dinoflagellés), consommé par le zooplancton, est la base du régime alimentaire des invertébrés filtreurs qui constituent la majorité de la faune benthique occidentale.

Fortement anthropisée, la baie occidentale maritime soutient une forte production conchylicole et est massivement envahie par les crépidules qui représentent à ce jour la plus forte biomasse d'invertébrés filtreurs de la baie (Blanchard, 2009). De ce fait, les communautés macrobenthiques y sont constituées principalement d'invertébrés filtreurs : les espèces natives de la baie (bivalves et polychètes), les espèces cultivées (moules et huîtres) et l'espèce invasive (crépidule). Les poissons plats sont absents de cette partie de la baie du Mont-Saint-Michel.

L'étude menée par Riera (2007) sur les moules *Mytilus edulis*, les huîtres creuses *Crassostrea gigas* et les crépidules *Crepidula fornicata* dans la BMSM a démontré, par l'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote, l'assimilation majeure de plancton marin ainsi que la maigre contribution de la matière organique provenant des phanérogames des marais salés. Résultat original, le microphytobenthos des vasières intertidales ne contribue pas significativement au régime alimentaire des organismes filtreurs de la baie, qu'ils soient sauvages ou d'élevage. La particularité de ce résultat vient de la différence de fonctionnement de la baie occidentale comparée à d'autres vasières intertidales où le microphytobenthos joue un rôle clé dans le réseau trophique (Riera *et al.*, 1999).

Une très forte pression de prédation est exercée sur le phytoplancton marin par le mollusque gastéropode *Crepidula fornicata* (Arbach Leloup *et al.*, 2008). Les crépidules n'ayant pas ou peu de prédateurs naturels (seuls quelques crabes ou étoiles de mer se nourrissent de crépidules) elles constituent un puits biologique avec peu de transfert d'énergie vers les niveaux trophiques supérieurs. Les bivalves sauvages sont quant à eux consommés par la macrofaune locale et potentiellement exploités par la pêche.

Baie occidentale

Baie orientale

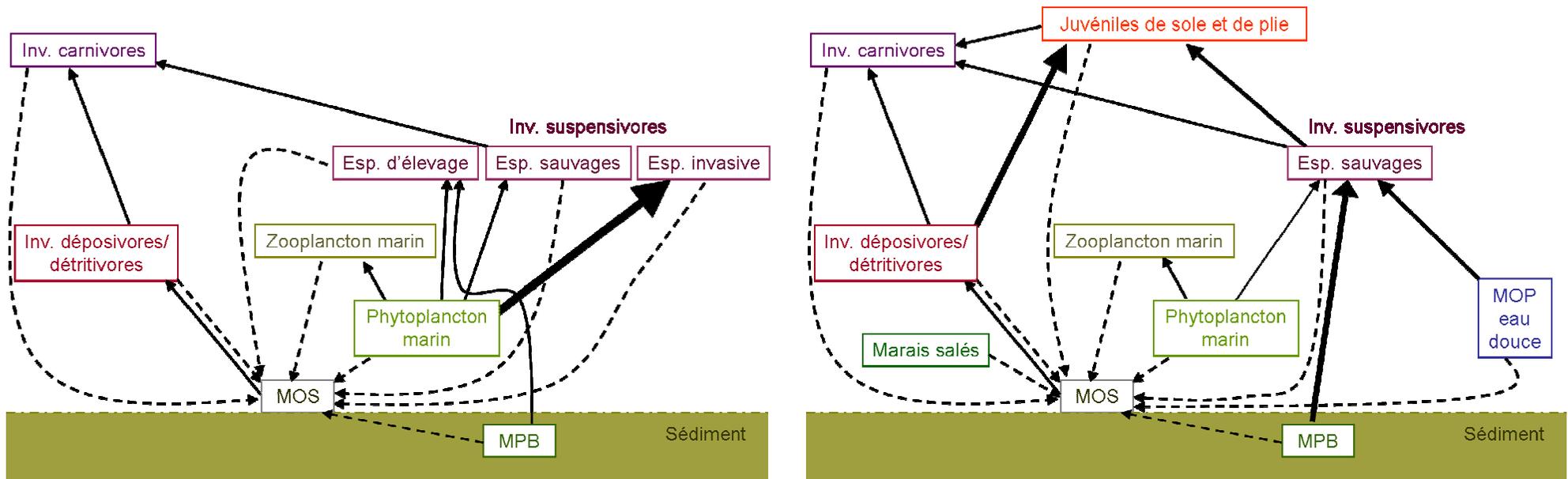


Figure 44: Schéma simplifié du réseau trophique benthique dans la partie occidentale (à gauche) et dans la partie orientale (à droite) de la baie du Mont-Saint-Michel. L'épaisseur de la flèche renseigne sur l'intensité des relations trophiques. Les flèches en pointillé représentent les fèces et biodépôts.

Malgré les apports d'eau douce du Couesnon, de la Sée et de la Sélune (86 % des apports), la **baie orientale** estuarienne est dominée par la marée (

Figure 42). La forte turbidité observée dans les fleuves limite la pénétration de la lumière dans la colonne d'eau ce qui atténue la production primaire. Toutefois, la faible production microphytobenthique est compensée par de fortes biomasses en diatomées benthiques, rendant ce compartiment particulièrement important au sein du réseau trophique (Davoult *et al.*, 2009). Les seuls invertébrés benthiques filtreurs présents dans cette partie sont sauvages. En effet, cette partie de la baie n'est pas colonisée par les crépidules et les exploitations conchylicoles y sont rares. Ce secteur constitue une nurserie pour de nombreux juvéniles de poissons plats. La base du régime alimentaire de ces organismes filtreurs est essentiellement composée de microphytobenthos et, dans une moindre mesure, de matière organique d'origine terrigène (**Figure 44**). L'utilisation de marqueurs lipidiques confirme l'ingestion des diatomées benthiques et de la matière organique en provenance des marais salés par le macrobenthos (Mézière *et al.*, 1997). Ces invertébrés benthiques sont ensuite consommés par la macro et la mégafaune carnivore dont les poissons plats font partie. Le régime alimentaire des juvéniles de poissons plats est majoritairement constitué d'invertébrés dépositores/détritivores.

IV.2.3. Complexité du lien avec les invertébrés benthiques

Au cours de ce travail, la distribution spatiale des juvéniles de poissons plats n'a pas pu être expliquée par la présence et l'abondance des invertébrés benthiques. Les analyses des tractus digestifs ont confirmé le comportement opportuniste des juvéniles de poissons plats et le lien entre les invertébrés ingérés par ces juvéniles et ceux présents sur le fond n'a pu être établi. Pour expliquer cette absence de lien, plusieurs facteurs peuvent être évoqués : la ressource trophique, qui n'est probablement plus un facteur strictement limitant au moment où les juvéniles ont été prélevés, et les déplacements (tidaux, nycthémeraux ou en réponse à des phénomènes de compétition et prédation) de ces juvéniles. Finalement, la structure de l'habitat, profondément modifiée par la présence de coquilles de crépidule, semble être le facteur influençant le plus la distribution des juvéniles de poissons plats.

Par conséquent, ces analyses ont montré que les indicateurs basés sur la macrofaune benthique ne peuvent être utilisés pour identifier et suivre la fonctionnalité halieutique des habitats halieutiques essentiels. En effet, aucun lien direct n'a pu être établi entre la répartition des juvéniles de poissons plats et la distribution des ressources trophiques potentielles.

IV.3. Perspectives de recherche

IV.3.1 Identification précise de l'origine et de l'importance des sources de matière organique

Les analyses conduites dans le cadre de cette étude devront être poursuivies et approfondies. La poursuite des analyses isotopiques peut être envisagée avec une meilleure identification des sources en utilisant notamment un autre traceur isotopique, comme le soufre (Leakey *et al.*, 2008). Ces études peuvent également être complétées par l'utilisation d'autres marqueurs biologiques comme les acides gras. Dans un écosystème estuarien, il existe de nombreux acides gras dans la matière organique qui ont des origines différentes (estuariennes, maritimes, phytoplancton d'origine continentale, plantes terrestres). En raison de leur structure, ces différents constituants lipidiques sont reconnaissables et ils constituent un moyen efficace d'identification et de quantification de certains processus du régime alimentaire des organismes (Dalsgaard *et al.*, 2003). Ils peuvent ainsi être utilisés en complémentarité des isotopes stables pour caractériser un réseau trophique (Kharlamenko *et al.*, 2001 ; Alfaro *et al.*, 2006).

Des études complémentaires sur la variabilité temporelle des valeurs isotopiques des sources de matière organique devront être conduites et permettre, à terme, une utilisation approfondie des modèles de mélange pour quantifier la contribution des différentes sources de matière organique. En effet, les analyses menées dans le cadre de ce travail de thèse ont montré la nécessité d'utiliser ces outils d'analyse quantitative pour conclure de façon robuste sur l'importance des différentes sources de matière organique.

Les modèles quantitatifs pourraient être appliqués à d'autres nourriceries côtières et estuariennes dans l'objectif de réaliser une méta-analyse comparative et d'approfondir le travail préliminaire mené dans le **Chapitre II.2**. Ces travaux pourraient rapidement, sur la base de données existantes, entraîner des avancées sur l'importance des différentes sources dans le réseau trophique au sein des nourriceries côtières et estuariennes.

IV.3.2. Détermination du rôle joué par les invertébrés benthiques dans les nourriceries côtières et estuariennes

En ce qui concerne le rôle de l'habitat et l'influence des espèces structurant le fond, une analyse sur la variabilité de la distribution spatiale des poissons plats en baie du Mont-Saint-Michel apparaît nécessaire, notamment afin de valider les résultats présentés ici. De plus, l'impact des *Crepidula fornicata* ainsi que celui des structures conchylicoles sur la survie et la croissance des juvéniles de poissons plats devra être investigué, puisque seuls des résultats préliminaires ont été obtenus sur ces aspects dans le cadre de cette thèse.

Une approche spécifique, et non pas basée sur les guildes trophiques, est en cours sur les données de Vilaine pour des analyses complémentaires du lien entre les invertébrés benthiques et les juvéniles de poissons plats (collaboration avec A. Brind'Amour). Elle consiste à comparer des cartes énergétiques, basée sur les valeurs énergétiques des invertébrés benthiques proies des juvéniles de sole commune, à des cartes de répartition des juvéniles.

Les relations trophiques entre les invertébrés benthiques et les juvéniles de poissons plats devront également être investiguées plus avant, en se focalisant sur les relations entre les stades plus jeunes et donc plus sensibles des juvéniles et la méiofaune benthique et suprabenthique (de nombreux copépodes harpacticoïdes ont été retrouvés dans les tractus digestifs des juvéniles).

La dépendance des juvéniles de poissons plats vis-à-vis des nourriceries côtières et estuariennes en font de bons modèles pour étudier ces écosystèmes soumis à de forte pression anthropiques et les conséquences de ces perturbations sur le renouvellement des populations marines. Les résultats de cette étude permettront d'envisager les conséquences des perturbations anthropiques telles que la diminution des apports en eau douce ou la

prolifération d'espèces importées sur la fonctionnalité de ces habitats halieutiques essentiels. Les avancées réalisées dans cette thèse ont permis de démontrer que la poursuite de ces travaux et une meilleure compréhension des processus de dépendance des poissons marins vis-à-vis de ces milieux sont un préalable indispensable à la protection de leur fonctionnalité écologique.

Références bibliographiques

- Alfaro, A.C., Thomas, F., Sargent, L. and Duxbury, M. 2006. Identification of trophic interactions within an estuarine food web (northern New Zealand) using fatty acid biomarkers and stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **70** 271-286.
- Amara, R. 1995. La sole, *Solea solea* (L.), du Golfe de Gascogne: métamorphose, transfert des larves vers la côte et colonisation des nourriceries. Thèse de l'Université de Paris VI. 263 pp.
- Amara, R. and Bodin, P. 1995. Could the meiobenthic environment offshore be favourable for the settlement of young sole? *Oceanologica Acta* **18**, 583-590.
- Amara, R., Laffargue, P., Dewarumez, J.M., Maryniak, C., Lagardère, F. and Luczac, 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.
- Amara, R., Lagardère, F. and Désaunay, Y. 1993. Seasonal distribution and duration of the planktonic stage of Dover sole, *Solea solea*, larvae in the Bay of Biscay: an hypothesis. *Journal of Fish Biology* **43**, 13-30.
- Anonyme. 1993. Identification biogéographique des principaux stocks exploités en Manche, relations avec ceux des régions voisines. *Rapport Interne Direction des Ressources Vivantes* **93-028**, 256 pp.
- Anonyme. 2003. Report of the ICES advisory committee on Fishery management 2003. *ICES cooperative research report, Copenhagen, Denmark* **261**, 975 pp.
- Araujo, F.G., Williams, W.P. and Bailey, R.G. 2000. Fish assemblages as indicators of water quality in the middle Thames estuary, England (1980-1989). *Estuaries* **23**, 305-317.
- Arbach Leloup, F., Desroy, N., Le Mao, P., Pauly, D. and Le Pape, O. 2008. Interactions between a natural food web, shellfish farming and exotic species: The case of the Bay of Mont Saint Michel (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **76**, 111-120.
- Aubin, D. 1979. Influence de l'envasement sur les activités conchyliques de la baie de Cancale. *Rapport Museum National d'Histoire Naturelle. Laboratoire Maritime du Museum National d'Histoire Naturelle, Dinard*. 78 pp.
- Bănaru, D. and Harmelin-Vivien, M. 2009. Feeding behaviour of Black Sea bottom fishes: did it change over time? *Acta Oecologica* **35**, 769-777.
- Barnes, R.S.K., Coughlan, J. and Holmes, N.J. 1973. A preliminary survey of the macroscopic bottom fauna of the Solent, with particular reference to *Crepidula fornicata* and *Ostrea edulis*. *Proceedings of the Malacological Society of London* **40**, 253-257.
- Batty, R.S. and Hoyt, R.D. 1995. The role of sense organs in the feeding behaviour of juvenile sole and plaice. *Journal of Fish Biology* **47**, 931-939.
- Bax, N., A., W., Agüero, M., Gonzales, E. and Geeves, W. 2003. Marine invasive alien species: a threat to global diversity. *Marine Policy* **27**, 313-323

- Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hostino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P. and Weinstein, M.P. 2001. The role of nearshore ecosystems as fish and shellfish nurseries. *Bioscience* **51**, 633-641.
- Beillois, P., Désaunay, Y., Dorel, D. and Lemoine, M. 1979. Nurseries littorales de la Baie du Mont St Michel et du Cotentin-est. *Rapport de fin d'étude EDF-ISTPM n° E2302*, 115 pp.
- Beyst, B., Cattrijsse, A. and Mees, J. 1999. Feeding ecology of juvenile flatfishes of the surf zone of a sandy beach. *Journal of Fish Biology* **55**, 1171-1186.
- Billeaud, I., Tessier, B., Lesueur, P. and Caline, B. 2007. Preservation potential of highstand coastal sedimentary bodies in a macrotidal basin: Example from the Bay of Mont-Saint-Michel, NW France. *Sedimentary Geology* **202**, 754-775.
- Blanchard, M. 1995. Origine et état de la population de *Crepidula fornicata* (Gastropoda Prosobranchia) sur le littoral français. *Haliotis* **24**, 75-86.
- Blanchard, M. 1997. Spread of the slipper limpet (*Crepidula fornicata*) in Europe. Current state and consequences. *Scientia marina* **61 (sup2)**, 109-118.
- Blanchard, M. 2006. Cartographie et évaluation du stock de crépidules en baie du Mont Saint-Michel, en 2004. *Rapport Ifremer Bretagne*, 34 pp.
- Blanchard, M. 2009. Recent expansion of the slipper limpet population (*Crepidula fornicata*) in the Bay of Mont-Saint-Michel (Western Channel, France). *Aquatic Living Resources* **22**, 11-19.
- Blanchard, M. and Ehrhold, A. 1999. Cartographie et évaluation du stock de crépidules (*Crepidula fornicata* L.) en baie du Mont Saint-Michel. *Haliotis* **28**, 11-20.
- Bodin, N., Le Loc'h, F. and 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.
- Bonsdorff, E. and Pearson, T.H. 1999. Variation in the sublittoral macrozoobenthos of the Baltic Sea along environmental gradients: A functional-group approach. *Australian Journal of Ecology* **24**, 312-326.
- Bouillon, S., Mohan, P.C., Sreenivas, N. and Dehairs, F. 2000. Sources of suspended organic matter and selective feeding by zooplankton in an estuarine mangrove ecosystem as traced by stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* **208**, 79-92.
- Braber, L. and De Groot, S.J. 1973. On the morphology of the alimentary tract of flatfishes (Pleuronectiformes). *Journal of Fish Biology* **5**, 147-153.
- Buchheister, A. and Latour, R.J. 2010. Turnover and fractionation of carbon and nitrogen stable isotopes in tissues of a migratory coastal predator, summer flounder (*Paralichthys dentatus*). *Canadian Journal of Fish Aquatic Science* **67**, 445-461.

- Burrows, M.T., Gibson, R.N., Robb, L. and Comely, C.A. 1994. Temporal patterns of movement in juvenile flatfish and their predators: underwater television observations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **177**, 251-268.
- Cabral, H.N. 2000. Comparative feeding ecology of sympatric *Solea solea* and *S. senegalensis*, within the nursery areas of the Tagus estuary, Portugal. *Journal of Fish Biology* **57**, 1550-1562.
- Cayocca, F., Dussauze, M., Le Hir, P., Bassoullet, P. and Jestin, H. 2006. Modélisation hydro-sédimentaire de la Baie du Mont Saint-Michel. *IXèmes Journées Nationales Génie Civil-Génie Côtier*, 157-166.
- Chauvaud, L., Jean, F., Ragueneau, O. and Thouzeau, G. 2000. Long-term variation of the Bay of Brest ecosystem: benthic-pelagic coupling revisited. *Marine Ecology Progress Series* **200**, 35-48.
- Chicharo, M.A., Chicharo, L. and Morais, P. 2006. Inter-annual differences of ichthyofauna structure of the Guadiana estuary and adjacent coastal area (SE Portugal/SW Spain): before and after Alqueva dam construction. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **70**, 39-51.
- Choy, E.J., An, S. and Kang, C.K. 2008. Pathways of organic matter through food webs of diverse habitats in the regulated Nakdong River estuary (Korea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **78**, 215-226.
- Christakos, G. 2000. Modern spatio-temporal geostatistics. *Oxford University Press, New York*. 288 pp.
- Clark, J.R. 1992. Integrated management of coastal zones. *FAO fisheries technical paper* **327**, 167 pp.
- Coleman, J. M., Huh, O. K., and DeWitt B. 2008. Wetland loss in world deltas. *Journal of Coastal Research* **24** (sp 1), 1-14.
- Costa, M.J.&B.A. 1989. The structure of fish communities in the Tagus Estuary, Portugal and its role as nursery for commercial fish species. *Scientia Marina Topics in Marine biology, Ros, J.D. ed* **53**, 561-566.
- Costanza, R., Darge, R., Degroot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., Oneill, R., Paruelo, J., Raskin, R., Sutton, P. and Vandenbelt, V. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387**, 253-260.
- Créach, V., Schricke, M.T., Bertru, G. and Mariotti, A. 1997. Stable isotopes and gut analyses to determine feeding relationships in saltmarsh macroconsumers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **44**, 599-611.
- Cugier, P., Struski, C., Blanchard, M., Mazurié, J., Pouvreau, S., Olivier, F., Trigui, J.R. and Thiébaud, E. 2010. Assessing the role of benthic filter-feeders on phytoplanktonic production in a shellfish farming site: Mont Saint Michel Bay, France. *Journal of Marine Systems* **82**, 21-34.

- Dalsgaard, J., St. John, M., Kattner, G., Müller-Navarra, D. and Hagen, W. 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Biology* **46**, 238-254.
- Darnaude, A.M., Salen-Picard, C., Polunin, N. and 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.
- Darnaude, A. 2005. Fish ecology and terrestrial carbon use in coastal areas: implications for marine fish production. *Journal of Animal ecology* **74**, 864-876
- Davoult, D., Migné, A., Créach, A., Gévaert, F., Hubas, C., Spilmont, N. and Boucher, G. 2009. Spatio-temporal variability of intertidal benthic primary production and respiration in the western part of the Mont Saint-Michel (Western English Channel, France). *Hydrobiologia* **620**, 163-172.
- De Groot, S.J. 1971. On the interrelationships between morphology of the alimentary tract, food and feeding behaviour in flatfishes (Pisces: Pleuronectiformes). *Netherlands Journal of Sea Research* **5**, 121-196.
- de Montaudouin, X. and Sauriau, P.G. 1999. The proliferating Gastropoda *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity. *Journal of Marine Biology Association U.K.* **79**, 1069-1077.
- Decottignies, P., Beninger, P.G., Rincé, Y. and Riera, P. 2007. Trophic interactions between two introduced suspension-feeders, *Crepidula fornicata* and *Crassostrea gigas*, are influenced by seasonal effects and qualitative selection capacity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **342**, 231-241.
- DeNiro, M.J. and Epstein, S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **42**, 495-506.
- DeNiro, M.J. and Epstein, S. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **45**, 341-351.
- DeNiro, M.J. and Epstein, S. 1981. Isotopic composition of cellulose from aquatic organism. *Geochim Cosmochim Acta* **42**, 495-506.
- Désaunay, Y. and Guérault, D. 2003. Evolution du peuplement halieutique de la baie de Vilaine au cours des décennies 1980 et 1990. *Rapport IFREMER DRV/RH/RS/03-01*, 25 pp.
- Dolbeth, M., Martinha, F., Viegas, I., Cabral, H. and Pardal, M.A. 2008. Estuarine production of resident and nursery fish species: Conditioning by drought events? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **78**, 51-60.
- Dorel, D., Koutsikopoulos, C., Desaunay, Y. and Marchand, J. 1991. Seasonal distribution of young sole (*Solea solea* (L.)) in the nursery ground of the Bay of Vilaine (Northern Bay of Biscay). *Netherlands Journal of Sea Research* **27**, 297-306.

- Durieux, E., Le Duigou, M., Millot, S., Sasal, P. and Begout, M.L. 2010. Sedentary behaviour establishment in 0-group common sole *Solea solea*: a laboratory video-tracking study. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **90**, 1257-1262.
- E**hrhold, A., Blanchard, M., Auffret, J.P. and Garlan, T. 1998. Conséquences de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) sur l'évolution sédimentaire de la baie du Mont-Saint-Michel (Manche, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* **327**, 583-588.
- Ehrhold, A., Guillou, S., Auffret, J.P., Garlan, T. and Dan Nguyen, K. 2003. Modélisation des flux sédimentaires charriés dans la baie du Mont-Saint-Michel (Manche, France). *Oceanologica Acta* **26**, 443-455.
- Elliott, M. and Dewailly, F. 1995. The structure and components of european estuarine fish assemblages. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* **29**, 397-417.
- Elliott, M., Whitfield, AK, Potter, IC, Blaber, SJM, Cyrus, DP, Nordlie, FG, and Harrison, TD. 2007. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: a global review. *Fish and Fisheries* **8**, 241-268.
- F**eunteun, E. and Laffaille, P. 1997. Les peuplements piscicoles de la baie du Mont-Saint-Michel. *Penn Ar Bed* **164**, 50-56.
- Florin, A.B., Sundblad, G. and Bergström, U. 2009. Characterisation of juvenile flatfish habitats in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **82**, 294-300.
- Fonds, M., Casal, E., Schweizer, D. and Boon, J.P. 1995. Effects of PCB contamination on the reproduction of the dab *Limanda limanda* L. under laboratory conditions. *Netherlands Journal of Sea Research* **34**, 71-79.
- Fry, B. 2006. Stable isotope ecology. Springer Science+Business Media LLC, New York. 308 pp.
- G**agnon, J. and Haerdrich, R.L. 1991. A functional approach to the study of Labrador/Newfoundland shelf macrofauna. *Continental Shelf Research* **11**, 963-976.
- Gaston, T., Kostoglidis, A. and Suthers, I. 2004. The C13, N15 and S34 signatures of a rocky reef planktivorous fish indicate different coastal discharges of sewage. *Marine and Freshwater Research* **55**, 689-699
- Gibson, R.N. 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Netherlands Journal of Sea Research* **32**, 191-206.
- Gibson, R.N. 1997. Behaviour and the distribution of flatfishes. *Journal of Sea Research* **37**, 241-256.
- Grioche, A., Koubbi, P., Harlay, X. and Sautour, B. 2001. Sole larval distribution (*Solea solea*) in the eastern English Channel and Southern Bight of the North Sea. *J. Mar. Biol. Ass. UK* **81**, 673-678.

- Grosholz, E. 2002. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends in Ecology and Evolution* **17**, 22-27.
- Guelinckx, J., Maes, J., Geysen, B. and Ollevier, F. 2008. Estuarine recruitment of a marine goby reconstructed with an isotopic clock. *Oecologia* **157**, 41-52.
- H**all, S.J. 1998. The effects of fishing on marine ecosystems and communities. *Blackwell Science, Oxford*. 274 pp.
- Harvey, R. 1996. The olfactory epithelium in plaice (*Pleuronectes platessa*) and sole (*Solea solea*), two flatfishes with contrasting feeding behaviour. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **76**, 127-139.
- Hesslein, R.H., Hallard, K.A. and Ramlal, P. 1993. Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen in tissue of growing broad Whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by d34S, d13C, and d15N. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**, 2071-2076.
- Hily, C. 1991. Is the activity of benthic suspension feeders a factor controlling water quality in the Bay of Brest? *Marine Ecology Progress Series* **69**, 179-188.
- Horwood, J. 1993. The bristol Channel Sole (*Solea solea* (L.)): A fishery case study. *Advance in Marine biology* **29**, 215-367.
- Houde, E. 2008. Emerging from Hjort's shadow. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **41**, 53-70.
- Howell, P.T., Molnar, D.R. and Harris, R.B. 1999. Juvenile winter flounder distribution by habitat type. *Estuaries* **22**, 1090-1095.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach content analysis-a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* **17**, 411-429.
- I**rigoien, X. and Castel, J. 1997. Light limitation and distribution of chlorophyll pigments in a highly turbid estuary: the Gironde (SW France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **44**, 507-517.
- J**ennings, S., Dinmore, T.A., Duplisea, D.E., Warr, K.J. and Lancaster, J.E. 2001. Trawling disturbance can modify benthic production processes. *Journal of Animal Ecology* **70**, 459-475.
- Jennings, S., Lancaster, J., Woolmer, A. and Cotter, J. 1999. Distribution, diversity and abundance of epibenthic fauna in the North Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **79**, 385-399.
- Jennings, S., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C. and Boon, T.W. 2001. Weak cross-species relationship between body size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities. *Journal of Animal Ecology* **70**, 934-944.
- Johnson, D.W. 2007. Habitat complexity modifies post-settlement mortality and recruitment dynamics of marine fish. *Ecology* **88** (7), 1716-1725.

- Johnson, L.L., Landahl, J.T., Kubin, L.A., Horness, B.H., Myers, M.S., Collier, T.K. and Stein, J.E. 1998. Assessing the effects of anthropogenic stressors on Puget Sound flatfish populations. *Journal of Sea Research* **39**, 125-137.
- Juanes, F. 2007. Role of habitat in mediating mortality during the post-settlement transition phase of temperate marine fishes. *Journal of Fish Biology* **70**, 661-677
- K**atsanevakis, S., Maravelias, C.D., Damalas, D., Karageorgis, A.P., Tsitsika, E.V., Anagnostou, C. and Papaconstantinou, C. 2009. Spatiotemporal distribution and habitat use of commercial demersal species in the eastern Mediterranean Sea. *Fisheries Oceanography* **18**, 439-457.
- Kharlamenko, V.I., Kiyashko, S.I., Imbs, A.B. and Vyshkvartzev, D.I. 2001. Identification of food sources of invertebrates from the seagrass *Zostera marina* community using carbon. *Marine Ecology Progress Series* **220**, 103-117.
- Kimmerer, W.J. 2002. Effects of freshwater flow on abundance of estuarine organisms: physical effect or trophic linkages? *Marine Ecology Progress Series* **243**, 39-55.
- Kitanidis, P. 1997. Introduction to geostatistics: Application to hydrology. *Cambridge University Press, Cambridge*, 249 pp.
- Kostecki, C., Le Loc'h, F., Roussel, J.M., Desroy, N., Huteau, D., Le Bris, H. and 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*) as revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Sea Research* **64**, 54-60.
- Kostecki, C., Rochette, S., Girardin, R., Blanchard, M., Desroy, N. and Le Pape, O. (in revision) Reduction of flatfishes habitat as a consequence of the proliferation of an invasive mollusc. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*
- Koutsikopoulos, C. 1991. Recrutement de la sole (*Solea solea*, L.) du golfe de Gascogne : influence de l'hydrologie et de l'hydrodynamisme. Thèse de doctorat de l'Université de Bretagne occidentale, 409 pp.
- Koutsikopoulos, C., Desaunay, Y., Dorel, D. and Marchand, J. 1989. The role of coastal areas in the life history of sole (*Solea solea* L.) in the Bay of Biscay. *Scientia Marina* **53**, 567-575.
- L**affaille, P., Brosse, S., Feunteun, E., Baisez, A. and Lefeuvre J.C. 1998. Role of fish communities in particulate organic matter fluxes between salt marshes and coastal marine waters in the Mont Saint-Michel Bay. *Hydrobiologia* **373-374**, 121-133.
- Laffaille, P., Thieulle, L. and Feunteun, E. 1999. Etude de l'ichtyofaune. Rétablissement du caractère maritime de Mont-Saint-Michel, étude en environnement. *Syndicat mixte pour le rétablissement du caractère maritime du Mont Saint-Michel/ Mission du Mont Saint-Michel/Université de Rennes 1* **2**, 95 pp.
- Lagardère, J.P. 1987. Feeding ecology and daily food consumption of common sole, *Solea vulgaris* Quensel, juveniles on the French Atlantic coast. *Journal of Fish Biology* **30**, 91-104.

- Larsonneur, C. 1994. The Bay of Mont-Saint-Michel: a sedimentation model in a temperate macrotidal environment. *Senckenbergiana Maritima* **24**, 3-63.
- Le Bris, H. and Glemarec, M. 1996. Marine and brackish ecosystems of south Brittany (Lorient and Vilaine bays) with particular reference to the effect of the turbidity maxima. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **42**, 737-753.
- Le Drean-Quenec'h Du, S., Maheo, R. and Boret, P. 1995. Mont Saint-Michel bay: a site of international importance for wintering and migrating paleoarctic waders. *Wader Study Group Bulletin* **77**, 50-54.
- Le Loch, F. and Hily, C. 2005. Stable carbon and nitrogen isotopes analysis of *Nephrops norvegicus*/*Merluccius merluccius* fishing grounds in the Bay of Biscay (North East Atlantic). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**, 123-132.
- Le Mao, P. 1986. Feeding relationships between the benthic infauna and the dominant benthic fish of the Rance estuary (France). *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom* **66**, 391-401.
- Le Mao, P., Retière, C., Le Bec, C. and Gerla, D. 2004. Gérer un anthroposystème littoral à forte valeur patrimoniale : comment relever ce défi en baie du Mont Saint Michel ? *Oceanis* **30**, 95-115.
- Le Pape, O., Holley, J., Guerault, D. and Desaunay, Y. 2003a. Quality of coastal and estuarine fish habitats: estimations based on the size of juvenile common sole (*Solea solea* L.). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **58**, 793-803.
- Le Pape, O., Chauvet, F., Mahevas, S., Lazure, P., Guerault, D. and Desaunay, Y. 2003b. Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France) and the contribution of different habitats to the adult population. *Journal of Sea Research* **50**, 139-149.
- Le Pape, O., Chauvet, F., Desaunay, Y. and Guerault, D. 2003c. Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *Journal of Sea Research* **50**, 177-185.
- Le Pape, O., Guerault, D. and Desaunay, Y. 2004. Effect of an invasive mollusc, American slipper limpet *Crepidula fornicata*, on habitat suitability for juvenile common sole *Solea solea* in the Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series* **277**, 107-115.
- Le Pape, O., Baulier, L., Cloarec, A., Martin, J., Le Loc'h, F. and Desaunay, Y. 2007a. Habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France): A quantitative description using indicators based on epibenthic fauna. *Journal of Sea Research* **57**, 126-136.
- Le Pape, O., Gilliers, C., Riou, P., Morin, J., Amara, R. and Désaunay, Y. 2007b. Convergent signs of degradation in both the capacity and the quality of an essential fish habitat: state of the Seine estuary (France) flatfish nurseries. *Hydrobiologia* **588**, 225-229.

- Leakey, C., Atrill, M., Jennings, S. and Fitzsimons, M. 2008. Stable isotopes in juvenile marine fishes and their invertebrate prey from the Thames estuary, UK, and adjacent coastal regions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **77**, 513-522.
- Lefebvre, S., Clément, J.C., Pinay, G., Durand, P. and Marmonier, P. 2007. 15N-nitrate signature in low-order streams: effects of land cover and agricultural practices. *Ecological Applications* **17**, 233-2346.
- Lefebvre, J.C., Bouchard, V., Feunteun, E., Grare, S., Laffaille, P. and Radureau, A. 2000. European saltmarsh diversity and functioning: the case of the Mont Saint-Michel bay, France. *Wetlands Ecology and Management* **8**, 147-161.
- Lefebvre, J.C., Laffaille, P. and Feunteun E. 1999. Do fish communities function as biotic vectors of organic matter between salt marshes and marine coastal waters? *Aquatic Ecology* **33**, 293-299.
- Legendre, C. 1984. La pêche artisanale sur le domaine intertidal de la Baie du Mont Saint-Michel.
- Loomis, S.H. and VanNieuwenhuyze, W. 1985. Sediment correlates to density of *Crepidula fornicata* Linnaeus in the Pataguanset river, Connecticut. *The Veliger* **27**, 266-272.
- Lotze, H.K., Lenihan, H.S., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R.G., Kay, M.C., Kidwell, S.M., Kirby, M.X., Peterson, C.H. and Jackson, J.B.C. 2006. Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas. *Science* **312**, 1806-1809.
- Luczkovich, J.J., Ward, G.P., Johnson, J.C., Christian, R.R., Baird, B., Neckles, H. and Rizzo, W.M. 2002. Determining the Trophic Guilds of Fishes and Macroinvertebrates in a Seagrass Food Web. *Estuaries*. **25**, 1143-1163.
- MacAvoy, S.E., Macko, S.A. and Garman, G. 2001. Isotopic turnover in aquatic predators: quantifying the exploitation of migratory prey. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 923-932.
- Malet, N., Sauriau, P.G., Ryckaert, M., Malestroit, P. and Guiljou, G. 2008. Dynamics and sources of suspended particulate organic matter in the Marennes-Oleron oyster farming bay: insights from stable isotopes and microalgae ecology. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **78**, 576-586.
- Marchand, J. 1988. Seasonal distribution, growth and ecological role of the juvenile sole, *Solea solea* L., population in the Loire estuary, France. *Journal of Fish Biology* **33**, 229.
- Marchand, J. 1991. The influence of environmental conditions on settlement distribution and growth of 0-group sole (*Solea solea* (L.)) in a macrotidal estuary (Vilaine, France) *Netherlands Journal of Sea Research* **27**, 307-316.
- Marchand, J. 1992. Métamorphose et passage pelagos/benthos chez la sole (*Solea solea*): synthèse des données acquises dans le site atelier de la Vilaine (1986- 1990) et perspectives de recherche. *Annales de l'Institut Océanographique de Paris* **68**, 141-150.

- Marchand, J. 1993. The influence of seasonal salinity and turbidity maximum variations on the nursery function of the Loire estuary (France). *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* **27**, 427-436.
- Marchand, J. and Masson, G. 1989. Process of estuarine colonization by 0-groupsole (*Solea solea*): hydrological conditions, behaviour and feeding activity in the Vilaine estuary. *Rapport Procès Verbal de Réunion CIEM* **191**, 287-295.
- Matheron, G. 1971. The theory of regionalized variables and its applications. *Cahiers du centre de Morphologie Mathématique* **5**, 212 pp.
- Mc Connaughey, R.A. and Smith, K.R. 2000. Associations between flatfish abundance and surficial sediments in the eastern Bering Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**, 2410-2419.
- Melville, A.J. and Connolly, R.M. 2003. Spatial analysis of stable isotope data to determine primary sources of nutrition for fish. *Oecologia* **136**, 499-507.
- Meziane, T., Bodineau, L., Retière, C. and Thoumelin, G. 1997. The use of lipid markers to define sources of organic matter in sediment and food web of the intertidal salt-marsh-flat ecosystem of Mont-Saint-Michel Bay, France. *Journal of Sea Research* **38**, 47-58.
- Miller, J.M., Reed, J.P. and Pietrafesa, L.J. 1984. Patterns, mechanisms and approaches to the study of migrations of estuarine dependent fish larvae and juveniles. *J.D. McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson, W.H. Neill (eds), Mechanisms of migration in fishes Plenum Press, New York*, 209-225.
- Millner, R.S. and Whiting, C.L. 1990. Distribution and abundance of juvenile sole and plaice in the eastern English Channel from young fish surveys. *ICES C.M. G:38*, 7pp.
- Minagawa, M. and 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.
- Minchin, D., McGrath, D. and Duggan, C.B. 1995. The slipper limpet, *Crepidula fornicata* (L.), in Irish waters, with a review of its occurrence in the North eastern Atlantic. *Journal of Conchology* **35**, 249-256.
- Modin, J. and Pihl, L. 1996. Small-scale distribution of juvenile plaice and flounder in relation to predatory shrimp in a shallow Swedish bay. *Journal of Fish Biology* **49**, 1070-1085.
- Moles, A. and Norcross, B.L. 1998. Effects of oil-laden sediments on growth and health of juvenile flatfishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **55**, 605-610.
- Moles, A., Rice, S. and Norcross, B.L. 1994. Non-avoidance of hydrocarbon laden sediments by juvenile flatfishes. *Netherlands Journal of Sea Research* **32**, 361-367.
- Molinero, A. and Flos, R. 1991. Influence of sex and age on the feeding habits of the common sole *Solea solea*. *Marine Biology* **111**, 493-501.

- Moulin, F.Y., Guizien, K., Thouzeau, G., Chapalain, G., Mülleners, K. and Bourg, C. 2007. Impact of an invasive species, *Crepidula fornicata* on the hydrodynamics and transport of the benthic boundary layer. *Aquatic Living Resources* **20**, 15-31.
- Nicolas, D., Le Loc'h, F., Desaunay, Y., Hamon, D., Blanchet, A. and Le Pape, O. 2007. Relationship between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Vilaine estuary (Bay of Biscay, France) nursery ground. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **73**, 639-650.
- Nordström, M. and Booth, D.M. 2007. Drift algae reduce foraging efficiency of juvenile flatfish. *Journal of Sea Research* **58**, 335-341.
- O'Reilly, C.M., Hecky, R.E., Cohen, A.S. and Plisnier, P.D. 2002. Interpreting stable isotopes in food web: Recognizing the role of time averaging at different trophic levels. *Limnology and Oceanography* **47**, 306-309.
- Paavola, M., Olenin, S. and Leppakoski, E. 2005. Are invasive species most successful in habitats of low native species richness across European brackish water seas? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **64** (4), 738-750.
- Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S. and Jackson, A.L. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE* **5**, e9672.
- Pasquaud, S., Elie, P., Jeantet, C., Billy, I., Martinez, P. and 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.
- Pasquaud, S., Lobry, J. and Elie, P. 2007. Facing the necessity of describing estuarine ecosystems: a review of food web ecology study techniques. *Hydrobiologia* **588**, 159-172.
- Peterson, B.J., Howarth, R.W. and Garritt, R.H. 1985. Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. *Science* **227**, 1361-1363.
- Peterson, B.J. and Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Reviews of Ecology Evolution and Systematics* **18**, 293-320.
- Peterson, C.H., Summerson, H.C., Thomson, E., Lenihan, H.S., Grabowski, J., Manning, L., Micheli, F. and Johnson, G. 2000. Synthesis of linkages between benthic and fish communities as key to protecting essential fish habitat. *Bulletin of Marine Science* **66**, 759-774.
- Peterson, M. 2003. A conceptual view of environment-habitat-production linkages in tidal river estuaries. *Reviews in Fisheries Science* **11**, 291-313.
- Phelan, B.A., Manderson, J.P., Stoner, A.W. and Bejda, A.J. 2001. Size-related shifts in the habitat associations of young-of-the-year winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*): field observations and laboratory experiments with sediments and prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **257**, 297-315.
- Phillips, D.L. and Gregg, J.W. 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* **136**, 261-269.

- Piet, G.J., Pfisterer, A.B. and Rijnsdorp, A.D. 1998. On factors structuring the flatfish assemblage in the southern North Sea. *Journal of Sea Research* **40**, 143-152.
- Pihl, L. and van der Veer, H. 1992. Importance of exposure and habitat structure for the population density of 0-group plaice, *Pleuronectes platessa* L., in coastal nursery areas. *Netherlands Journal of Sea Research* **29**, 145-152.
- Pinnegar, J.K. and Polunin, N.V.C. 1999. Differential fractionation of delta13C and delta15N among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology* **13**, 225-231.
- Post, P. and Lundin, C. 1996. Guidelines for integrated coastal zone management. *Environmentally sustainable development studies and monographs, The World Bank, Washington* **9**, 28 pp.
- Quan, W., Shi, L. and Chen, Y. 2010. Stable isotopes in aquatic food web of an artificial lagoon in the Hangzhou Bay, China. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* **28**, 489-497.
- Quiñones, R.A. and Montes, R.M. 2001. Relationship between freshwater input to the coastal zone and the historical landings of the benthic/demersal fish *Eleginops maclovinus* in central-south Chile. *Fisheries Oceanography* **10**, 311-328.
- Retière, C. 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normano-breton. Thèse de l'Université de Rennes 1, 431 pp.
- Riera, P. 2007. Trophic subsidies of *Crassostrea gigas*, *Mytilus edulis* and *Crepidula fornicata* in the Bay of Mont Saint Michel (Grance): a delta C13 and delta N15 investigation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **72**, 33-41.
- Riera, P. and Richard, P. 1996. Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine Bay of Marennes-Oléron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **42**, 347-360.
- Riera, P., Stal, L.J., Nieuwenhuize, J., Richard, P., Blanchard, G. and 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.
- Rijnsdorp, A.D., van Beek, F.A., Flatman, S., Millner, R.M., Riley, J.D., Giret, M. and de Clerk, R. 1992. Recruitment of sole stocks (*Solea solea*) in the Northeast Atlantic. *Netherlands Journal of Sea Research* **29**, 172-192.
- Riley, J.D., Symonds, D.J. and Woolner, L. 1981. On the factors influencing the distribution of 0-group demersal fish in coastal waters. *Rapport P.V. CIEM* **178**, 223-228.
- Riou P., Le Pape, O. and Rogers, S.I. 2001. Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern Channel: application of a combined method using generalized linear models and a geographic information system. *Aquatic Living Resources* **14**, 125-135.

- Roach, K.A., Winemiller, K.O., Layman, C.A. and Zeug, S.C. 2009. Consistent trophic patterns among fishes in lagoon and channel habitats of a tropical floodplain river: Evidence from stable isotopes. *Acta Oecologia* **35**, 513-522.
- Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Mackinson, S., Riou, P. and 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.
- Rogers, S.I. 1992. Environmental factors affecting the distribution of sole (*Solea solea* (L.)) within a nursery area. *Netherlands Journal of Sea Research* **29**, 153-161.
- Rogers, S.I. and Ellis, J.R. 2000. Changes in demersal fish assemblages of british coastal waters during the 20th century. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 866-881.
- Rossi, F., Herman, P.M.J. and Middelburg, J.J. 2004. Interspecific and intraspecific variation of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ in deposit- and suspension feeding bivalves (*Macoma balthica* and *Cerastoderma edule*): evidence of ontogenetic changes in feeding mode of *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography* **49**, 408-414.
- Rowell, K., Flessa, K., Dettman, D. and Roman, M. 2005. The importance of colorado river flow to nursery habitats of the Gulf curvina (*Cynoscion othonopterus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**, 2874-2885.
- Rubec, P.J., Bexley, J.C.W., Norris, H., Coyne, M.S., Monaco, M.E., Smith, S.G. and Ault, J.S. 1999. Suitability modeling to delineate habitat essential to sustainable fisheries. *American Fisheries Society Symposium* **22**, 108-133.
- Salen-Picard, C. and Arlhac, D. 2002. Long-term changes in a Mediterranean benthic community: relationships between the polychaete assemblages and hydrological variations of the Rhône river. *Estuaries* **25**, 1121-1130.
- Salen-Picard, C., Darnaude, A.M., Arlhac, D. and Harmelin-Vivien, M.L. 2002. Fluctuations of macrobenthic populations: a link between climate-driven run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lions. *Oecologia* **133**, 380-388.
- Sandberg, J., Andersson, A.J.S. and Wikner, J. 2004. Pelagic food web structure and carbon budget in the northern Baltic Sea: potential importance of terrigenous carbon. *Marine Ecology Progress Series* **268**, 13-29.
- Shucksmith, R., Hinz, H., Bergmann, M. and Kaiser, M.J. 2006. Evaluation of habitat use by adult plaice (*Pleuronectes platessa*, L.) using underwater video survey techniques. *Journal of Sea Research* **56**, 317-328.
- Staunton-Smith, J., Robins, J.B., Mayer, D.G., Sellin, M.J. and Hallyday, I.A. 2004. Does the quantity and timing of fresh water flowing into dry tropical estuary affect year-class strength of barramundi (*Lates calcarifer*)? *Marine and Freshwater Research* **55**, 787-797
- Stoner, A.W. and Titgen, R.H. 2003. Biological structures and bottom type influence habitat choices made by Alaska flatfishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **292**, 43-59.

- Suthers, I.M. 1998. Bigger? Fatter? Or is faster growth better? Considerations on condition in larval and juvenile coral-reef fish. *Australian Journal of Ecology* **23**, 265-273.
- Sweeting, C.J., Barry, J., Barnes, C. and Polunin, N.V.C.J.S. 2007. Effects of body size and environment on diet-tissue d¹⁵N fractionation in fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **340**, 1-10.
- Thieltges, D.W. 2005. Benefit from an invader: American slipper limpet *Crepidula fornicata* reduces star fish predation on basibiont European mussels. *Hydrobiologia* **541**, 241-244.
- Thieltges, D.W., Strasser, M., van Beusekom, J.E.E. and Reise, K. 2004. Too cold to prosper-winter mortality prevents population increase of the introduced American slipper limpet *Crepidula fornicata* in northern Europe. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **311**, 375-391.
- Thorin, S., Radureau, A., Feunteun, E. and Lefeuvre, J.C. 2001. Preliminary results on a high east-west gradient in the macrozoobenthic community structure of the macrotidal Mont Saint-Michel bay. *Continental Shelf Research* **21**, 2167-2183.
- Trigui, R.J. 2009. Influence des facteurs environnementaux et anthropiques sur la structure et le fonctionnement des peuplements benthiques du golfe Normano-Breton. Thèse du Museum National d'Histoire Naturelle, 200 pp.
- Van der Veer, H.W. and Bergman, M.J.N. 1987. Predation by crustaceans on a newly settled 0-group plaice *Pleuronectes platessa* population in the western Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* **35**, 203-215.
- van der Veer, H.W., Bergham, R., Miller, J. and Rijnsdorp, A. 2000. Recruitment in flatfish, with special emphasis on North atlantic species: Progress made by the Flatfish Symposia. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 202-215.
- van der Veer, H.W., Geffen, A. and J.I.J., W. 2000. Exceptionnaly strong year classes in plaice *Pleuronectes platessa*: are they generated during the pelagic stage only, or also in the juvenile stage ? *Marine Ecology Progress Series* **199**, 255-262.
- Vander Zanden, M.J. and Rasmussen, J.B. 2001. Variation in d¹⁵N and d¹³C trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* **46**, 2061-2066.
- Vinagre, C., Fonseca, V., Cabral, H. and Costa, M. 2006. Habitat suitability index models for juvenile soles, *Solea solea* & *S. senegalensis*, in the Tagus estuary: defining variables for species management. *Fisheries research* **82**, 140-149.
- Vinagre, C., Franca, S., Costa, M.J. and Cabral, H.N. 2005. Niche overlap between flatfishes, *Platichthys flesus* and *Solea solea*, in a southern european estuary and adjacent coastal waters. *J. Appl. Fish Biol.* **21**, 114-120.
- Vinagre, C., Salgado, J., Costa, M. and Cabral, H. 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.

- Votier, S.C., Bearhop, S., Witt, M.J., Inger, R., Thompson, D. and Newton, J. 2010. Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. *Journal of Applied Ecology* **47**, 487-497.
- W**alne, P.R. 1956. The biology and distribution of the slipper limpet *Crepidula fornicata* in Essex rivers. *Fyshery Investigations* **20**, 1-50.
- Wennhage, H. and Gibson, R.N. 1998. Influence of food supply and a potential predator (*Crangon crangon*) on settling behaviour of plaice (*Pleuronectes platessa*). *Journal of Sea Research* **39**, 103-112.
- Wennhage, H, Pihl, L, and Stal, J. 2007. Distribution and quality of plaice nursery grounds on the Swedish west coast. *Journal of Sea research* **57**(2-3), 218-229.
- Wilson, R.M., Chanton, J., Lewis, G. and Nowacek, D. 2009. Combining organic matter source and relative trophic position determinations to explore trophic structure. *Estuaries and Coasts* **32**, 999-1010.
- Winemiller K.O. Akin S., and Zeug S.C. 2007. Production source and food web structure of a temperate tidal estuary: integration of dietary and stable isotope data. *Marine ecology Progress series* **343**, 63-76.
- Wouters, N. and Cabral H.N. 2009. Are flatfish nursery grounds richer in benthic preys. *Estuarine, Coastal and shelf science* **83**, 613-620.
- Y**okoyama, H. and Ishihi, Y. 2007. Variation in food sources of the macrobenthos along a land-sea transect: a stable isotope study. *Marine Ecology Progress Series* **346**, 127-141.
- Z**euq S.C. and Winemiller K.O. 2008. Evidence supporting the importance of terrestrial carbon in a large river food web. *Ecology* **89** (6), 1733-1743.

Liste des figures

- Figure 1:** Représentation schématique des facteurs déterminants dans les nourriceries (d'après Beck *et al.*, 2001) 2
- Figure 2:** Situation géographique de l'estuaire de la Vilaine..... 6
- Figure 3:** Situation géographique de la baie du Mont-Saint-Michel 8
- Figure 4:** Cycle de vie de la sole commune. Juvéniles nés dans l'année ou groupe 0 (G0), groupe 1 (G1) et groupe 2 (G2)..... 11
- Figure 5:** Schéma général présentant les relations entre les invertébrés benthiques et les juvéniles de poissons plats investigués dans cette thèse : relations trophiques (flèches pleines) et relations spatiales (flèche en pointillé) 13
- Figure 6:** Vilaine estuary and location of the sampling areas A and B. In the upper left corner of the figure: general location of the study area in France..... 23
- Figure 7:** Mean Vilaine river flow calculated from February to June at Arzal dam (in $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) 24
- Figure 8:** Mean (\pm Standard Deviation) $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in area A in 2005 (a) and 2007 (b) for carbon and nitrogen sources [particulate organic matter from freshwater (POM fw) and from area A (POM); sediment organic matter (SOM) and microphytobenthos (MPB)], benthic invertebrates [*Macoma balthica* (Mac), *Cerastoderma edule* (Cer), *Hydrobia ulvae* (Hyd), *Nephtys hombergii* (Nep), *Crangon crangon* (Cra)] and young-of-the-year common sole (Sole)..... 29
- Figure 9:** Mean (\pm Standard Deviation) stable carbon isotope values for young-of-the-year sole in each area (A and B) for all years (2004, 2005, 2007 and 2008)..... 31
- Figure 10:** Mont Saint-Michel Bay situation and location of sampling stations. Densities of trawled 0G-plaice (white), 0G-sole (light grey) and 1G-sole (dark grey) in August 2008; crosses indicated no catch trawl hauls. In the upper left corner of the figure: general location of the study area. 41
- Figure 11 :** $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (mean \pm standard deviation) of sources in grey circles [particulate organic matter from Couesnon, from Sée and Sélune, marine POM, microphytobenthos (MPB), dead leaf of *Elymus athericus* (Ely. at.) and of *Halimione portulacoides* (Hal. po.)], benthic invertebrates in black triangles (*Nephtys sp.* (Nep. sp.), *Arenicola marina* (Are. ma.), *Cerastoderma edule* (Cer. ed.) and *Abra alba* (Abr. al.) and juvenile flatfish in black squares [0G-plaice, 0G-sole and 1G-sole]. All samples are represented for the sources but not for the benthic invertebrates nor for the flatfishes, where grey polygons represent data dispersion and increase figure readability. 48
- Figure 12:** Boxplots of the feasible contributions of the 6 sources (MPB, Couesnon POM, Sée+Sélune POM (SS POM), Marine POM, *Elymus athericus* (*E. athericus*) and *Halimione portulacoides* (*H. portulacoides*) for 0G-plaice (P0), 0G-sole (S0) and 1G-sole (S1). Trophic enrichments factors were calculated based on a) data from our study, b) experiments *in situ* (F. Le Loc'h, personal communication), and c) data from literature (see Table 5 for details). 50
- Figure 13:** $\delta^{13}\text{C}$ of organic matter and theoretical sources for juvenile common sole in a bay (BMSM) and in estuaries (Tagus, Rhône and Vilaine) using literature TEF. Sources used in this figure: freshwater POM (white circle), *in situ* POM (grey circle) and MPB (black circle)..... 51
- Figure 14:** Signature en isotope stable du carbone et de l'azote (moyenne et écart-type) des différentes sources échantillonnées en estuaire de Vilaine en 2005 (triangle), en 2008 (carré) et en baie du Mont-Saint-Michel (rond) : MOP d'eau douce (vert d'eau), MOP *in situ* (bleu-vert), MOP marine (bleu marine), MOS (orange) et MPB (vert pâle). 58

| | |
|---|----|
| Figure 15: Signatures isotopiques du carbone des soles G0, des soles G1 et des plies G0 en baie du Mont-Saint-Michel en 2008. Le gradient de couleur (beige, jaune, orange puis rouge) symbolise dans ce sens un appauvrissement en carbone des signatures isotopiques..... | 60 |
| Figure 16: Flux de sédiments charriés (t m ⁻¹ marée ⁻¹) en baie du Mont-Saint-Michel pour un coefficient de marée de 103 (figure extraite de Ehrhold <i>et al.</i> , 2003)..... | 61 |
| Figure 17: Positions moyennes des chalutages effectués dans la baie de Vilaine en septembre 2000 à 2005 : les années sont classées par ordre croissant du débit moyen de la Vilaine calculé entre février et juin (de gauche à droite puis de haut en bas). | 71 |
| Figure 18: Positions moyennes des stations de prélèvements, bennes (triangle) et chalutages (rond) réalisés dans l'estuaire de la Vilaine à la mi-juillet en 2004 (blanc), 2005 (gris) et 2007 (noir) et des strates A et B. La ligne en pointillé renseigne sur la méthode de calcul de distance entre le barrage d'Arzal et les stations. | 72 |
| Figure 19: Positions moyennes des points de prélèvements des invertébrés benthiques (triangles noirs) en 2003 et 2004 et des juvéniles de sole en août-septembre 2008 (ronds blancs). | 73 |
| Figure 20: Taille maximale des juvéniles de sole de groupe 0 (prélèvements effectués dans l'estuaire de la Vilaine au mois de septembre de 2000 à 2005)..... | 74 |
| Figure 21: Densités théoriques (ind. m ⁻²) en fonction de la distance au barrage et du débit (année sèche: vert pâle, année humide: vert foncé) | 76 |
| Figure 22: Densités (ind. ha ⁻¹) lissées après transformation logarithmique des juvéniles de soles en fonction de la distance au barrage (km) et de l'année de prélèvement. Les années sont classées selon le débit croissant de la Vilaine (de gauche à droite puis de haut en bas)..... | 78 |
| Figure 23: Densités (ind. ha ⁻¹) lissées après transformation logarithmique des invertébrés (tous groupes trophiques confondus) en fonction de la distance au barrage (km) et de l'année de prélèvement. Les années sont classées selon le débit croissant de la Vilaine (de gauche à droite puis de haut en bas)..... | 79 |
| Figure 24: Densités (ind. ha ⁻¹) lissées après transformation logarithmique des invertébrés carnivores en fonction de la distance (km) au barrage et de l'année de prélèvement. Les années sont classées selon le débit croissant de la Vilaine (de gauche à droite puis de haut en bas)..... | 80 |
| Figure 25: Densités (ind. ha ⁻¹) lissées après transformation logarithmique des invertébrés suspensivores en fonction de la distance au barrage (km) et de l'année de prélèvement. Les années sont classées selon le débit croissant de la Vilaine (de gauche à droite puis de haut en bas)..... | 81 |
| Figure 26: Densités (ind. ha ⁻¹) lissées après transformation logarithmique des invertébrés dépositivores/détritivores en fonction de la distance au barrage (km) et de l'année de prélèvement. Les années sont classées selon le débit croissant de la Vilaine (de gauche à droite puis de haut en bas)..... | 82 |
| Figure 27: Densités (ind. ha ⁻¹) lissées après transformation logarithmique des juvéniles de sole en fonction de la distance au barrage (km) et de l'année de prélèvement (2004, 2005 ou 2007)..... | 84 |
| Figure 28: Densités (ind. ha ⁻¹) lissées après transformation logarithmique des invertébrés (densité totale) et des invertébrés carnivores (à droite) en fonction de la distance au barrage (km) et de l'année de prélèvement (2004, 2005 ou 2007). | 85 |
| Figure 29: Densités (ind. ha ⁻¹) lissées après transformation logarithmique des invertébrés suspensivores (à gauche) et des invertébrés dépositivores/détritivores (à droite) en fonction de la distance au barrage (km) et de l'année de prélèvement (2004, 2005 ou 2007)..... | 86 |

- Figure 30:** Répartition par groupe trophique (en pourcentage) des proies des soles G0 dans les strates A et B en 2004, 2005 et 2007 : invertébrés carnivores (noir), suspensivores (gris foncé), dépositivores/détritivores (gris clair) et herbivores (blanc). 87
- Figure 31:** Densité totale (ind. m⁻²) en invertébrés dans la BMSM en 2002 et 2003 (source de données : R.J. Trigui) 89
- Figure 32:** Densité (ind. m⁻²) en invertébrés carnivores dans la BMSM en 2002 et 2003 (source de données : R.J. Trigui)..... 89
- Figure 33:** Densité (ind. m⁻²) en invertébrés suspensivores dans la BMSM en 2002 et 2003 (source de données : R.J. Trigui)..... 90
- Figure 34:** Densité (ind. m⁻²) en invertébrés dépositivores/détritivores dans la BMSM en 2002 et 2003 (source de données : R.J. Trigui)..... 90
- Figure 35:** Répartition par groupe trophique (en pourcentage) des proies des soles G0, soles G1 et plies G0 dans toute la BMSM en 2008: carnivore (noir), suspensivore (gris foncé), dépositivore/détritivore (gris clair) et nécrophage (pointillé). 91
- Figure 36:** Densité (ind. ha⁻¹) en crevette grise (*Crangon crangon*) dans la BMSM en août 2008..... 97
- Figure 37:** Map of the Mont Saint-Michel Bay with the location of the study area (light grey), the oyster (O) and mussels (M) cultures. In the upper right corner of the figure: general location. 103
- Figure 38:** American slipper-limpet distribution in 1978-1979 (a) and in 2003-2004 (b). Polygons inside the studied area represent oyster and mussels cultures of the respective studied period. No predictions were calculated within these cultures. 104
- Figure 39:** Flatfish distribution in 1979-1980 and in 2008 for common sole *Solea solea* (a and b), plaice *Pleuronectes platessa* (c and d), flounder *Platichthys flesus* (e and f) and brill *Scophthalmus rhombus* (g and h). Polygons inside the studied area represent oyster and mussels cultures of the respective studied period. No predictions were calculated within these cultures. 109
- Figure 40:** Proportion of interpolated stations of the regular grid in each density class with relation to slipper-limpet biomass for common sole *Solea solea* (a), plaice *Pleuronectes platessa* (b), flounder *Platichthys flesus* (c) and brill *Scophthalmus rhombus* (d) for the recent period. The increasing grey gradient distinguishes classes of increasing densities of the flatfishes distributions: white for absence, light grey for low densities, dark grey for medium and black for high densities. Limits for the slipper-limpets biomass classes are: low [0 ; 920], medium [920 ; 2655] and high > 2655g m⁻² 110
- Figure 41:** Schéma général de la nurricerie de sole commune dans l'estuaire de la Vilaine présentant les vasières intertidales (en vert) avec le microphytobenthos (MPB), les apports d'eau douce (ED) et d'eau de mer (EDM) et la nurricerie de sole (en bleu). 122
- Figure 42:** Schéma général de la nurricerie de sole commune et de plie dans la baie du Mont-Saint-Michel présentant la baie occidentale maritime et la baie orientale estuarienne, les vasières intertidales (en vert) avec le microphytobenthos (MPB), les marais salés, les apports d'eau douce (Couesnon, Sée et Sélune) et d'eau de mer (EDM), la nurricerie de poissons plats (en bleu), la zone envahie par les crépidules (en rouge) et les exploitations conchylicoles..... 122
- Figure 43:** Schéma simplifié du réseau trophique benthique des juvéniles de sole dans la partie externe (à gauche) et dans la partie interne (à droite) de l'estuaire de la Vilaine. L'épaisseur de la flèche renseigne sur l'intensité des relations trophiques. Les flèches en pointillé représentent les fèces et biodépôts..... 125
- Figure 44:** Schéma simplifié du réseau trophique benthique dans la partie occidentale (à gauche) et dans la partie orientale (à droite) de la baie du Mont-Saint-Michel.

L'épaisseur de la flèche renseigne sur l'intensité des relations trophiques. Les flèches en pointillé représentent les fèces et biodépôts..... 127

Liste des tableaux

| | |
|--|-----|
| Table 1: Number of samples (<i>Solea solea</i> , invertebrates and organic matter: POM (Particulate Organic Matter), SOM (Sediment Organic Matter), and MPB (Microphytobenthos)) used in his study for each area and each year | 26 |
| Table 2: Tukey test on the stable carbon isotope values for YoY sole between areas (* p < 0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001) | 31 |
| Table 3: Tukey test on the stable carbon isotope values for YoY sole between years (* p < 0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001) | 32 |
| Table 4: Total length range (mm) and number of samples used for the gut content analyses and for the stable isotope analyses | 42 |
| Table 5: Trophic enrichment factors used for SIAR predictions..... | 45 |
| Table 6: Relative abundance (% N) and percentage of occurrence (% O) by number of taxa in the flatfishes diet | 47 |
| Table 7 : Information on flatfish catches for each period..... | 106 |

ANNEXES

Estuaire de la Vilaine

Informations sur les échantillons analysés

| Année de prélèvements | 2004 | 2005 | 2007 | 2008 |
|--|-------|-------|------|------|
| Nombre de traits de chalut | 15 | 8 | 12 | 3 |
| Détermination faunistique systématique (poissons uniquement) | Oui | Oui | Oui | Non |
| Nombre d'échantillons analysés de juvéniles G0 de sole : | | | | |
| - isotopes stables (C et N) | - 24 | - 20 | - 22 | - 42 |
| - contenus digestifs | - 151 | - 114 | - 74 | - 27 |

Carte des stations

Voir la figure 18

Liste faunistique (poissons uniquement identifiés en 2004, 2005 et 2007)

- 1 *Anguilla anguilla*
- 2 *Arnoglossus laterna*
- 3 *Atherina presbyter*
- 4 *Buglossidium luteum*
- 5 *Callionymus lyra*
- 6 *Crystallogobius*
- 7 *Dicentrarchus labrax*
- 8 *Dicologlossa cuneata*
- 9 *Engraulis encrasicolus*
- 10 *Gobius niger*
- 11 *Merlangius merlangus*
- 12 *Merluccius merluccius*
- 13 *Platichthys flesus*
- 14 *Pleuronectes platessa*
- 15 *Pomatoschistus minutus*
- 16 *Solea solea*
- 17 *Sprattus sprattus*
- 18 *Trachurus trachurus*
- 19 *Trisopterus luscus*

En ce qui concerne les prélèvements effectués à la benne, se référer à Nicolas *et al.* (2007).

Baie du Mont Saint Michel

Informations sur les échantillons analysés

| Année de prélèvements | 2008 | 2009 |
|---|-------|------|
| Nombre de traits de chalut | 46 | 31 |
| Détermination faunistique systématique (vertébrés et invertébrés) | Oui | Oui |
| Nombre d'échantillons analysés de juvéniles de sole et de plie : | | |
| - isotopes stables (C et N) | - 163 | - 37 |
| - contenus digestifs | - 349 | - 60 |

Cartes des stations

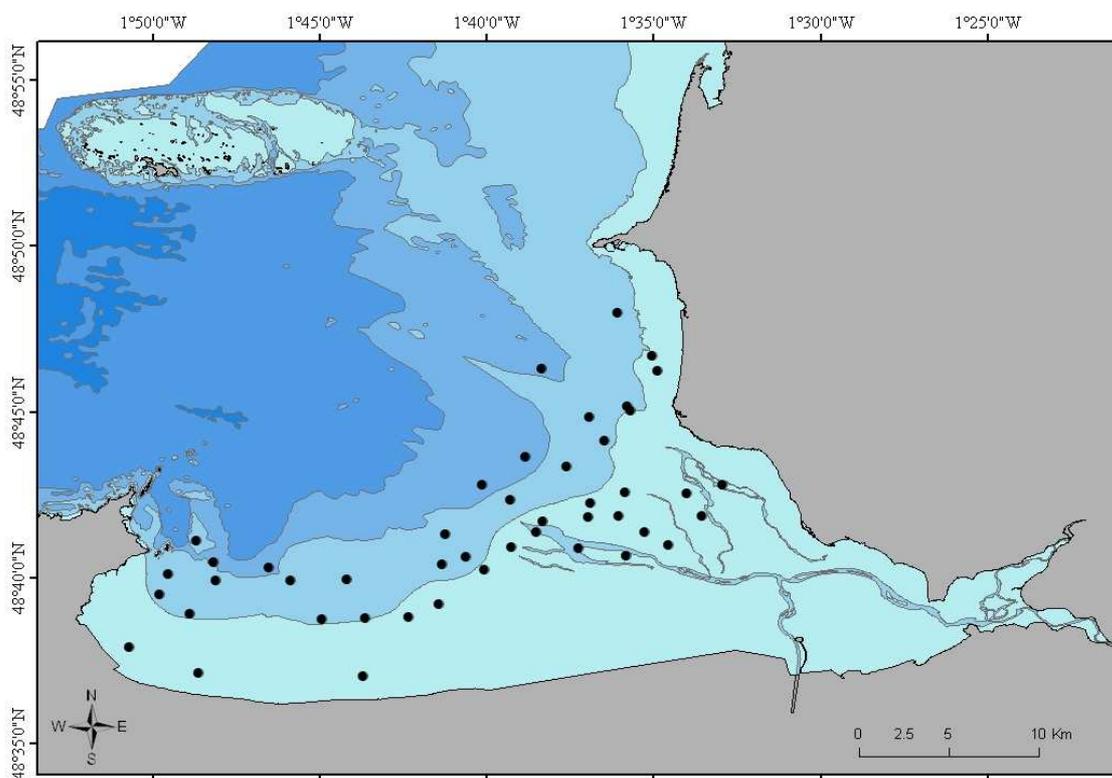


Figure A : Position moyenne des traits de chalut effectués en 2008 dans la baie du Mont-Saint-Michel

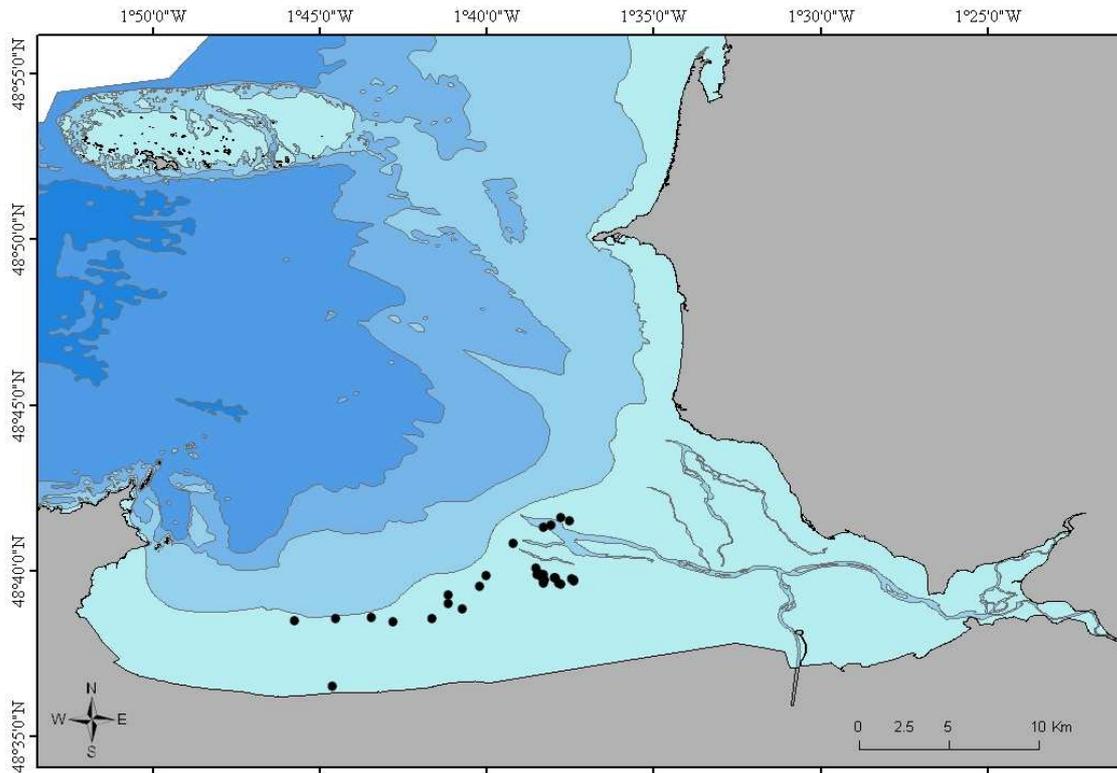


Figure B : Position moyenne des traits de chalut effectués en 2009 dans la baie du Mont-Saint-Michel

Liste faunistique (poissons et invertébrés identifiés en 2008 et 2009)

| | | | |
|----|--------------------------------|----|--------------------------------|
| 1 | <i>Abra alba</i> | 20 | <i>Calliactis parasitica</i> |
| 2 | <i>Abra sp</i> | 21 | <i>Callionymus lyra</i> |
| 3 | <i>Acanthochitona sp</i> | 22 | <i>Calliostoma zizyphinum</i> |
| 4 | <i>Aequipecten opercularis</i> | 23 | <i>Calyptraea chinensis</i> |
| 5 | <i>Agonus cataphractus</i> | 24 | <i>Cancer pagurus</i> |
| 6 | <i>Alloteuthis sp</i> | 25 | <i>Carcinus maenas</i> |
| 7 | <i>Ampelisca sp</i> | 26 | <i>Cerastoderma edule</i> |
| 8 | <i>Anapagurus hyndmanni</i> | 27 | <i>Chelidonichthys lucerna</i> |
| 9 | <i>Anapagurus sp</i> | 28 | <i>Chlamys varia</i> |
| 10 | <i>Aphia minuta</i> | 29 | <i>Ciliata mustela</i> |
| 11 | <i>Aplidium elegans</i> | 30 | <i>Ciona intestinalis</i> |
| 12 | <i>Ascidia mentula</i> | 31 | <i>Crangon crangon</i> |
| 13 | <i>Ascidia sp</i> | 32 | <i>Crassostrea gigas</i> |
| 14 | <i>Atherina presbyter</i> | 33 | <i>Crepidula fornicata</i> |
| 15 | <i>Bathyraja brachyurops</i> | 34 | <i>Ctenolabrus rupestris</i> |
| 16 | <i>Botrylloides leachii</i> | 35 | <i>Dicentrarchus labrax</i> |
| 17 | <i>Buccinidae</i> | 36 | <i>Dicentrarchus punctatus</i> |
| 18 | <i>Buccinum undatum</i> | 37 | <i>Diogenes pugilator</i> |
| 19 | <i>Buglossidium luteum</i> | 38 | <i>Doris sp</i> |

| | | | |
|----|----------------------------------|-----|---------------------------------|
| 39 | <i>Dromia sp</i> | 81 | <i>Murex sp</i> |
| 40 | <i>Ebalia tumefacta</i> | 82 | <i>Mustelus asterias</i> |
| 41 | <i>Echiichthys vipera</i> | 83 | <i>Mytilus edulis</i> |
| 42 | <i>Engraulis encrasicolus</i> | 84 | <i>Nassarius pygmaeus</i> |
| 43 | <i>Euspira catena</i> | 85 | <i>Nassarius reticulatus</i> |
| 44 | <i>Galathea sp</i> | 86 | <i>Natica sp</i> |
| 45 | <i>Gammarus sp</i> | 87 | <i>Necora puber</i> |
| 46 | <i>Gibbula cineraria</i> | 88 | <i>Nephtys hombergii</i> |
| 47 | <i>Gibbula magus</i> | 89 | <i>Nereis sp</i> |
| 48 | <i>Gibbula umbilicalis</i> | 90 | <i>Nucella lapillus</i> |
| 49 | <i>Glycymeris glycymeris</i> | 91 | <i>Nucula sp</i> |
| 50 | <i>Gobius niger</i> | 92 | <i>Nudibranchia</i> |
| 51 | <i>Hemigrapsus sp</i> | 93 | <i>Ocenebra erinaceus</i> |
| 52 | <i>Hippocampus hippocampus</i> | 94 | <i>Ophiura ophiura</i> |
| 53 | <i>Hyperoplus lanceolatus</i> | 95 | <i>Ophiura sp</i> |
| 54 | <i>Idotea balthica</i> | 96 | <i>Osilinus lineatus</i> |
| 55 | <i>Idotea linearis</i> | 97 | <i>Ostrea edulis</i> |
| 56 | <i>Idotea sp</i> | 98 | <i>Pagurus bernhardus</i> |
| 57 | <i>Inachus sp</i> | 99 | <i>Pagurus prideaux</i> |
| 58 | <i>Labrus bergylta</i> | 100 | <i>Palaemon serratus</i> |
| 59 | <i>Labrus sp</i> | 101 | <i>Parvicardium sp</i> |
| 60 | <i>Lepadogaster lepadogaster</i> | 102 | <i>Pecten maximus</i> |
| 61 | <i>Lepidochitona sp</i> | 103 | <i>Pegusa lascaris</i> |
| 62 | <i>Liocarcinus depurator</i> | 104 | <i>Phallusia mammillata</i> |
| 63 | <i>Liocarcinus holsatus</i> | 105 | <i>Pilumnus hirtellus</i> |
| 64 | <i>Liocarcinus marmoreus</i> | 106 | <i>Pisa tetraodon</i> |
| 65 | <i>Liocarcinus navigator</i> | 107 | <i>Pisidia longicornis</i> |
| 66 | <i>Liocarcinus pusillus</i> | 108 | <i>Platichthys flesus</i> |
| 67 | <i>Liocarcinus sp</i> | 109 | <i>Pleuronectes platessa</i> |
| 68 | <i>Liza aurata</i> | 110 | <i>Pomatoschistus minutus</i> |
| 69 | <i>Liza ramada</i> | 111 | <i>Pomatoschistus sp</i> |
| 70 | <i>Loligo sp</i> | 112 | <i>Portumnus latipes</i> |
| 71 | <i>Loligo vulgaris</i> | 113 | <i>Raja clavata</i> |
| 72 | <i>Macoma balthica</i> | 114 | <i>Raja microocellata</i> |
| 73 | <i>Macropodia sp</i> | 115 | <i>Raja undulata</i> |
| 74 | <i>Mactra stultorum</i> | 116 | <i>Ruditapes philippinarium</i> |
| 75 | <i>Maja brachydactyla</i> | 117 | <i>Sardina pilchardus</i> |
| 76 | <i>Merlangius merlangus</i> | 118 | <i>Scomber scombrus</i> |
| 77 | <i>Modiolus modiolus</i> | 119 | <i>Scophthalmus rhombus</i> |
| 78 | <i>Molgula sp</i> | 120 | <i>Scrobicularia plana</i> |
| 79 | <i>Morchellium argus</i> | 121 | <i>Sepia officinalis</i> |
| 80 | <i>Mullus surmuletus</i> | 122 | <i>Sepiola atlantica</i> |

- 123 *Solea solea*
- 124 *Spisula elliptica*
- 125 *Spisula sp*
- 126 *Spondylisoma cantharus*
- 127 *Spongia sp*
- 128 *Sprattus sprattus*
- 129 *Styela clava*
- 130 *Symphodus bailloni*
- 131 *Syngnathus*
- 132 *Tapes rhomboides*
- 133 *Tethya aurantium*
- 134 *Thia scutellata*
- 135 *Torpedo marmorata*
- 136 *Trachurus trachurus*
- 137 *Trisopterus luscus*
- 138 *Trisopterus minutus*
- 139 *Xantho incisus*
- 140 *Zeus faber*

Abstract

For a large proportion of flatfish species, and especially common sole and plaice, juveniles grow in restricted coastal and estuarine nursery grounds during their first years of life. Once their sexual maturity reached, they move to more extended adults habitat located on the continental shelf and contribute to the reproduction. Nursery grounds area depends on freshwater inputs which enhance the juvenile distribution to the open sea and the recruitment. The link between organic matter sources, benthic invertebrates populations that constitute their food supply and flatfish juveniles is complex and remains poorly known. Trophic and spatial interactions between these components have thus been investigated in two contrasted nursery grounds: the Vilaine estuary and the Mont-Saint-Michel bay.

The first part of this project aimed to describe flatfish juveniles benthic food web using stable isotopes and gut contents analyses. Carbon stable isotope signatures in common sole juvenile in the Vilaine estuary showed the incorporation of terrigenous organic matter into their benthic food web. Furthermore, this assimilation varied according to Vilaine river flow. Conversely, the Mont-Saint-Michel bay receives little freshwater inputs, but supports an important nursery ground for plaice and common sole. In this nursery ground, microphytobenthos produced on the wide intertidal mudflats mainly contributed to flatfish juveniles food web. Combined utilisation of both stable isotopes and gut contents analyses thus improved coastal and estuarine nursery grounds description: these analyses particularly pointed out the terrigenous organic matter role and benthic diatoms production in the flatfish nursery grounds trophic functioning and the spatio-temporal variability of the respective influence of these two sources.

The second part got interested in the spatial relationship between benthic invertebrates and flatfish juveniles. Spatio-temporal variability in common sole juveniles distribution in the Vilaine bay and estuary was compared to the repartition of benthic invertebrates gathered into trophic groups. Spatial extent of common sole juveniles towards the open sea was positively correlated to the Vilaine river flow but not to the benthic invertebrates abundance, yet flatfish preys. The same approach was applied to common sole and plaice juveniles in the Mont-Saint-Michel bay and no relation between these juveniles and potential preys was found. As the Mont-Saint-Michel bay is threatened since thirty years by the proliferation of an invasive mollusc, the slipper limpet, its impact on flatfish distribution was examined. Indeed, slipper-limpet shells accumulation on the bottom modifies benthic habitat structure and reduces the soft bottom suitable habitat. As a result of slipper-limpet proliferation, the spatial distribution of four flatfish species has deeply changed.

Keywords

Coastal and estuarine nursery grounds, flatfish juveniles, river flow, benthic food web, stable isotopes, gut contents, invasive species, *Solea solea*, *Pleuronectes platessa*, Vilaine estuary, Mont-Saint-Michel bay

Résumé

Durant les premières années de leur vie, les juvéniles de nombreuses espèces de poissons plats, et en particulier la sole commune et la plie, fréquentent des zones de nourricerie côtières et estuariennes. Une fois leur maturité sexuelle atteinte, ils rejoignent l'aire de vie plus étendue des adultes, située sur le plateau continental, et participent à la reproduction. L'emprise spatiale de ces nourriceries, très localisées, dépend notamment des apports en eau douce qui favorisent l'extension de la nourricerie vers le large et conduisent à un recrutement supérieur. Le lien entre les sources de matière organique, les populations d'invertébrés benthiques et les juvéniles de poissons plats étant complexe et mal connu dans ces milieux, il a été choisi d'étudier les relations trophiques et spatiales entre ces compartiments dans deux nourriceries différentes : l'estuaire de la Vilaine et la baie du Mont-Saint-Michel.

La première partie de ce travail s'est attachée à décrire le réseau trophique benthique des juvéniles de poissons plats *via* l'analyse des isotopes stables (carbone et azote) et des contenus digestifs. L'analyse spatio-temporelle de la signature isotopique du carbone des juvéniles de sole dans l'estuaire de la Vilaine a indiqué une incorporation, variable selon le débit fluvial, de la matière organique d'origine terrigène dans le réseau trophique benthique. La baie du Mont-Saint-Michel, qui ne bénéficie pas d'autant d'apports en eau douce que les systèmes purement estuariens, abrite une importante nourricerie pour les juvéniles de sole et de plie. Dans cette dernière, la production microphytobenthique issue des larges vasières intertidales (source autochtone de matière organique) a largement contribué au fonctionnement du réseau trophique des juvéniles de poissons plats. Ces analyses ont permis d'améliorer la description du fonctionnement trophique des nourriceries côtières et estuariennes : elles ont, en particulier, mis en avant l'importance de la matière organique terrigène et du microphytobenthos dans le fonctionnement trophique des nourriceries de poissons plats, ainsi que la variabilité spatio-temporelle de la contribution respective de ces sources.

La seconde partie s'est intéressée aux relations spatiales entre les invertébrés benthiques et les juvéniles de poissons plats. Dans la baie et dans l'estuaire de la Vilaine, l'extension vers le large des jeunes soles était positivement corrélée au débit fluvial de la Vilaine mais l'abondance en invertébrés benthiques, proies de ces juvéniles, n'a pas permis d'expliquer ces variations. La même approche appliquée à la baie du Mont-Saint-Michel sur les juvéniles de sole et de plie a conduit à une conclusion similaire (absence de corrélation entre la répartition des invertébrés benthique et la zone de nourricerie). Par ailleurs, la baie du Mont-Saint-Michel est envahie par les crépidules depuis une trentaine d'années et l'impact de ce gastéropode allochtone sur la distribution spatiale des poissons plats a été examiné. L'accumulation de coquilles de crépidules modifie la structure de l'habitat benthique et diminue ainsi la surface de fonds meubles disponibles pour les juvéniles de poissons plats. La distribution spatiale de quatre espèces de poissons plats, limitée par la présence des crépidules, a profondément changé depuis leur prolifération.

Mots clés

Nourriceries côtières et estuariennes, juvéniles de poissons plats, réseau trophique benthique, isotopes stables, contenus digestifs, espèce invasive, débit fluvial, *Solea solea*, *Pleuronectes platessa*, estuaire de la Vilaine, baie du Mont-Saint-Michel