



Connectivité trophique entre écosystèmes : rôle des accumulations détritiques subtidales et intertidales issues de l'exportation des laminaires

Florian De Bettignies

► To cite this version:

Florian De Bettignies. Connectivité trophique entre écosystèmes : rôle des accumulations détritiques subtidales et intertidales issues de l'exportation des laminaires. Ecologie, Environnement. Sorbonne Université, 2019. Français. NNT : 2019SORUS491 . tel-02926276

HAL Id: tel-02926276

<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02926276>

Submitted on 31 Aug 2020

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

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

THÈSE DE DOCTORAT

SORBONNE UNIVERSITE

ECOLE DOCTORALE 227 :

Science de la Nature et de l'Homme: écologie et évolution

Présentée par

Florian de Bettignies

Pour obtenir le grade de docteur

SPECIALITE : Ecologie marine

**CONNECTIVITE TROPHIQUE ENTRE ECOSYSTEMES :
ROLE DES ACCUMULATIONS DETRITIQUES SUBTIDALES
ET INTERTIDALES ISSUES DE L'EXPORTATION DES
LAMINAIRES**

Directeur de recherche : **Dominique Davoult**

Co-directeur de recherche : **Patrick Dauby**

Laboratoire : **UMR 7144, équipe EDYCO, Station Biologique de Roscoff**

Soutenue le 2 décembre 2019 à Roscoff, devant la commission d'examen formée de :

M. Thierry THIBAUT	MC (HDR), Université Aix-Marseille	Rapporteur
M. Stanislas DUBOIS	CR (HDR), Centre Ifremer de Brest	Rapporteur
Mme Valérie STIGER	MC (HDR), Université de Bretagne Occidentale	Examinatrice
M. Philippe POTIN	DR, CNRS	Examineur
M. Dominique DAVOULT	Pr., Sorbonne Université	Directeur de thèse
M. Patrick DAUBY	Pr., Université de Liège	Directeur de thèse
Mme Line LE GALL	MC (HDR), Museum National d'Histoire Naturelle	Invitée



*Œuvre originale du Street-Artiste
Teuthis*

Décembre 2019

« The numbers of living creatures of all Orders whose existence intimately depends on kelp is wonderful ... I can only compare these great aquatic forests of the southern hemisphere with the terrestrial ones in the intertropical regions. Yet if in any country a forest was destroyed, I do not believe as many species of animals would perish as would here from the destruction of kelp. »

**Voyages of the adventure and beagle
Charles Darwin, 1 June 1834, p 304 Tierra del Fuego**

REMERCIEMENTS

« Je dédie cette thèse aux centaines de lamineurs prélevés et aux milliers d'individus de macrofaune formolés par mes soins, sacrifiés pour essayer de faire avancer la science. »

Avant de commencer les remerciements aux nombreuses personnes m'ayant aidé et soutenu pendant la thèse, je tiens à remercier sincèrement les partenaires financiers qui ont permis la réalisation des différents travaux. Je remercie la Région Bretagne, dont je suis originaire, de m'avoir octroyé un demi-financement de thèse, le Centre National de la Recherche Scientifique ainsi que le projet d'investissement d'avenir IDEALG.

Je tiens ensuite à remercier chaleureusement et amicalement mes deux directeurs de thèse, Dominique Davoult et Patrick Dauby, pour leur encadrement durant ces trois années. Merci Dominique de m'avoir proposé ce sujet en écologie des lamineurs. Après avoir monté en 2015-2016 mon propre sujet de thèse à l'Institut Universitaire Européen de la Mer, sur une thématique proche, qui n'a finalement pas abouti, ta proposition à Roscoff tombait à pic. Merci de m'avoir laissé beaucoup de liberté et permis de réaliser les nombreux projets et collaborations annexes (même si je m'éparpillais légèrement). J'espère avoir été un bon colocataire de bureau et binôme de plongées. Je remercie également mon co-directeur belge, Patrick, pour ses nombreuses corrections et conseils. Je me rappelle que la diversité des projets que j'envisageais 'te foutait un peu les chocottes'. J'espère finalement t'avoir montré que ce n'était pas impossible.

Merci aux deux directeurs successifs de la Station Biologique de Roscoff, Bernard Kloareg et Catherine Boyen et aux deux directeurs successifs de l'UMR 7144, François Lallier et Fabrice Not, de m'avoir accueilli au sein du laboratoire.

Je remercie l'ensemble des membres de mon jury pour l'évaluation de mon travail. Plus particulièrement, Stanislas Dubois et Thierry Thibaut d'avoir accepté de rapporter mon manuscrit de thèse. Merci également à Philippe Potin, Valérie Stiger et Line Le Gall d'avoir bien voulu évaluer ma soutenance. Je veux également adresser mes remerciements aux membres de mon comité de thèse, permanents ou invités, Catherine Leblanc, Valérie Stiger, Martial Laurans, François Thomas, Angélique Gobet et Pascal Riera.

Je tiens à remercier l'ensemble des membres de l'équipe EFEB, devenue EDYCO, après la fusion avec les 'Chimistes à Moustache'. Cette thèse a demandé un travail de terrain très conséquent et la préparation et réalisation des expérimentations ont été largement facilitées par le travail de Stéphane Loisel, le MacGyver de l'équipe, et Olivier Bohner, l'ex-Indiana Jones de la Guyane Française. On en a construit des dizaines de cages en plastique ostréicole et vous en avez récupéré des centaines de seringues envoyées par mes soins depuis les fonds de la Baie de Morlaix ! Merci Pascal Riera, pour nos nombreuses discussions sur les zztopes et pour ton soutien pendant la période de rédaction. Je remercie également tous les autres membres de l'équipe : Aline Migné (et son rire reconnaissable depuis l'autre bout du couloir), Sophie Martin (mon ex-colocataire de bureau), Eric Thiébaut, Jérôme Coudret, Lydia White, Laure Sevin, les différents 'chimistes à moustaches', les ex et nouveaux doctorants, Lise Bacouillard, Erwan Legrand (dit 'Yvon Le Bras', collègue de handball), Zujaila Qui Minet, Robin Gauff, Camille Poitrimol, Jean-Philippe Gac ainsi que les collègues du 'Comité des Prunes', Julie Duchêne et Mathilde Laboulais.

Au cours de ce travail de thèse, j'ai encadré de nombreux stagiaires très motivés par l'écologie marine. Je remercie Sandra, David, Maëlis, et plus particulièrement, Nadia et Enora. Nadia Frontier et Enora Bocher sont toutes deux ce que l'on peut appeler 'la crème de la crème des stagiaires'. Nadia, alias 'Crazy Squirrel', a participé à de nombreux projets, depuis le travail de terrain pour ma thèse et pour le projet NATURALG jusqu'à l'expérimentation en aquarium qui nous a demandé beaucoup de travail (notamment les week-ends). J'avais peut-être sous-estimé le temps nécessaire pour réaliser ce projet. Enora, taxonomiste en herbe, a trié et identifié de nombreux individus de macrofaune et a largement contribué à l'acquisition des données pour la réalisation de l'article sur la communauté de macrofaune associée aux accumulations de laminaires.

Au cours de cette thèse, j'ai eu la chance de réaliser une centaine de plongées avec la 'Dream Team' du Service Mer et Plongée. C'est sans doute l'un des meilleurs services de plongée scientifique en France. À mon arrivée avec ma combinaison australienne, 1 pièce-7 mm, j'ai pu voir dans leur regard quelques doutes au vu des plongées hivernales à venir. Je tiens particulièrement à remercier Laurent Lévêque pour son soutien tout au long de la thèse tant scientifique que technique. Je remercie chaleureusement Mathieu Camusat (spécialiste matos), Yann Fontana (mon maître Jedi) et Wilfried Thomas (artiste-photographe sosie officiel de Bruce Willis) pour leur aide à la préparation des manips, leur bonne humeur même en hiver quand on se les gelait pour plonger sur des 'algues pourries' et pour toutes les plongées au cours de la thèse et pendant les projets NATURALG et SUGAR NETWORK. Leur soutien a largement facilité le travail de thèse pendant ces trois années. J'espère qu'on aura l'occasion de bosser de nouveau ensemble. Merci également aux marins de la station : Noël Guidal, François Leven et Gilles Maron.

Les membres du Service Observation ont également contribué à la réalisation de cette thèse. Je remercie chaleureusement Caroline Broudin et Céline Houbin, maîtres taxonomistes, pour leur aide dans l'identification de la macrofaune et leur soutien tant auprès de moi qu'auprès de Nadia et Enora. Je remercie Lucile Perrier, grande spécialiste des chansons pourries qui restent dans la tête, pour la bonne humeur et les séances de hockey-subaquatique. Je remercie également la plateforme Corsaire Métabomer et plus particulièrement Cédric Leroux, responsable de la plateforme de spectrométrie de masse, pour ses conseils techniques et pour le passage des échantillons d'isotopes stables.

Qui dit terrain, dit retour terrain, ..., des journées entières de retour terrain. Pour l'accessibilité aux infrastructures de l'Aquarium Historique et du CRBM et pour l'aide à l'installation des expérimentations en aquarium, je tiens à remercier amicalement Ronan Garnier, Sébastien Henry et Gaëtan Schires.

Ce travail de thèse a été réalisé en collaboration avec le Laboratoire d'Océanologie de l'Université de Liège. Je tiens à remercier sincèrement Sylvie Gobert, responsable du laboratoire, de m'avoir accueilli chaleureusement à trois reprises. Merci particulièrement à Gilles Lepoint, de m'avoir aidé pour la préparation des échantillons, le passage au spectromètre de masse d'une grande partie des échantillons et les nombreuses discussions et conseils sur les isotopes stables. Je remercie également l'ensemble des personnes qui m'ont permis de ne pas me sentir perdu au pays de la frite : Krishna, France, Baptiste, Laurence, Mariana, Jane, Patricia et mon ami corse, Michel.

Les différentes collaborations annexes à ma thèse ont permis d'enrichir mon parcours professionnel et mes connaissances en écologie marine. Pour cela, je tiens à saluer: Maéva Brunet, Angélique Gobet et François Thomas pour le projet HyperBact, Thibaut de Bettignies et Pierre Thiriet pour le projet NATURALG, Jean-Charles Leclerc pour le projet LINK et enfin Karen Filbee-Dexter et Thomas Wernberg pour le projet SUGAR NETWORK.

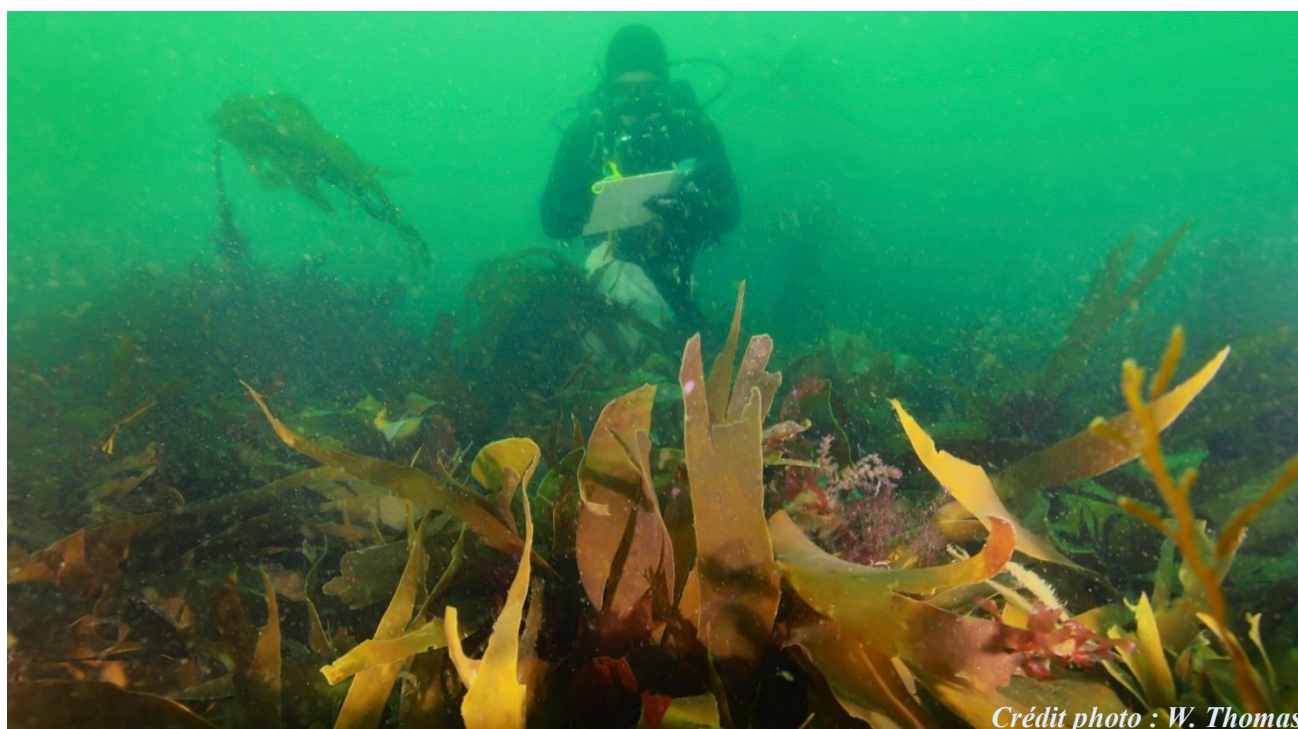
Même si la thèse que nous avons montée à l'IUEM n'a pas aboutie, je souhaite remercier Gauthier Schaal pour le soutien et les nombreux conseils et avis sur les isotopes. J'espère qu'on aura l'occasion de faire des projets en collaboration dans les années à venir. Une petite dédicace à mon binôme de master et collègue Dr. Titi Androuin, pour ses conseils script R et en souvenir de notre expédition pêche à la ligne qui avait finalement duré 6 heures, bloqués sur un rocher, après avoir suivi scrupuleusement les horaires de marées du Pr. D. Davoult.

J'ai mis plusieurs mois à venir m'installer sur Roscoff, ne voulant pas quitter Brest, mais je ne regrette pas mon installation sur la terre du Léon. Je salue tous les amis du coin :

- les apprentis surfeurs du Dossen : Erwan, Aurélien et Charles
- les nageurs du dimanche et du mardi midi : Laura, Mathilde, Jade et Erwan
- les buveurs de bières du Ty Pierre/Albatros/Chez Chloé : Damien Patte (m³), Damien, Martin, Erwan, Laura, Mathieu, Mathilde, Alicia, Max, Ulysse, Camille, Bertille, Charles, Steph, Julie, Mathilde, Lancelot, Hugo, Laura, Théo, Justine, ... et nos serveurs de luxe : Goul, Do, Marie et Polo
- les nombreux potes venus passer quelques soirées sur la terre des Oignons Rosés de Rosko®.

Finalement, je tiens à remercier ma famille pour son soutien au cours de mes études, des différents boulots d'avant-thèse et finalement de cette thèse. Mon parcours en écologie marine est largement lié à l'histoire familiale et plus particulièrement à l'Île d'Arz. Je tiens à dédier ce travail de thèse à mon grand-père, le Capitaine Jo le Bourdieu et à ma mamie, Marcelle le Bourdieu. Ma sensibilité pour le milieu marin vient en grande partie du temps passé sur l'Île d'Arz à Gréavo, à Kerjoly et à la plage de la Falaise. Thibaut, on va être deux Docs, spécialistes des environnements côtiers, dans la Fafa. Après l'Australie et NATURALG, je n'ai pas de doutes qu'on fera d'autres colabs ensemble. Cela nous empêchera pas d'arriver à nous engueuler sous l'eau pour un problème d'orientation, sous les yeux étonnés de tes collègues du MNHN... Tiphaine, c'est à mon tour de venir te voir sur Grenoble, merci d'être souvent venue sur Roscoff. Finalement, je tiens à remercier tout particulièrement mes parents pour leur soutien constant et ceci même dans les moments de doutes.

Merci aussi à ceux que j'ai sûrement oubliés ...



Crédit photo : W. Thomas

TABLE DES MATIERES

CHAPITRE I: INTRODUCTION GENERALE	1
I.1. Fonctionnement et dynamique des milieux côtiers	3
<i>I.2. Rôle des détritits au sein des écosystèmes côtiers</i>	4
a. Définition générale des détritits	4
b. Transport des détritits et connectivité entre les milieux côtiers	4
c. Production des détritits issus des macroalgues en milieu côtier	5
d. Rôles écologiques des détritits	5
e. Effet des pulses de matière organique allochtone sur les écosystèmes receveurs	7
<i>I.3. Les forêts de laminaires : biotope, fonctionnement, production et exportation</i>	10
a. Les forêts de laminaires : définition et distribution	10
b. Morphologies des différentes espèces	11
c. Phénologie des laminaires et influence des paramètres environnementaux	13
d. Des espèces fondatrices qui soutiennent une grande diversité	16
e. Services écosystémiques	17
f. Des écosystèmes menacés	18
<i>I.4. Les forêts à <i>Laminaria hyperborea</i></i>	22
a. Présentation de <i>Laminaria hyperborea</i>	22
b. Biodiversité et réseaux trophiques	23
c. Production et exportation	24
d. Le genre <i>Laminaria</i> : une ressource localement exploitée	25
<i>I.5. Dégradation des laminaires</i>	27
<i>I.6. Problématiques et objectifs de l'étude</i>	28
<i>I.7 Présentation de l'organisation du manuscrit</i>	30
CHAPITRE II: SITES D'ETUDES & MATERIEL ET METHODES	33
<i>II.1. Présentation du secteur : Baie de Morlaix–Ile de Batz</i>	35
a. Aires d'études	35
b. Paramètres physiques	35
c. Importance des forêts de laminaires dans le secteur	37
<i>II.2. Prospections & suivis dans les zones subtidale et intertidale</i>	39
a. Suivi intertidal par photographies sur points fixes	39
b. Prospection de zones subtidales d'accumulation de fragments de laminaires	41
c. Suivi subtidal par transects fixes	43
<i>II.3. Expérimentations sur la dynamique des accumulations</i>	45
a. Dynamique de dégradation par expérimentations <i>in-situ</i>	45
b. Evolution de la communauté de macrofaune et organisation du réseau trophique	47

c. Rôle trophique des laminaires : expérimentation <i>in situ</i> de marquage par enrichissement en isotopes stables (^{13}C et ^{15}N).	48
d. Maintien de la fonction de production : expérimentation en aquarium	51
II.4. Description des mesures de production et respiration par incubation	54
CHAPITRE III: DESCRIPTION DE LA DYNAMIQUE DES ACCUMULATIONS DANS LE SECTEUR ÎLE DE BATZ – BAIE DE MORLAIX	57
III.1. Suivi intertidal	61
a. Description des zones d'accumulation	61
b. Variabilité spatiale	62
c. Variabilité temporelle	63
III.2. Suivi subtidal	64
a. Description des zones d'accumulation et variabilité spatiale	64
b. Variabilité temporelle au niveau du site de Kivilc'hi	64
III.3. Mise en relation de ces deux suivis	65
CHAPITRE IV: DYNAMIQUE DE DEGRADATION DES LAMINAIRES	67
IV.1. Dynamique de dégradation des accumulations	71
<i>Article 1: de Bettignies F, Dauby P, Thomas F, Gobet A, Delage L, Bohner O, Loisel S, Davoult D (In Revision) Degradation dynamics and processes within kelp fragments accumulations: an in situ experimental approach. Journal of Phycology</i>	
IV.2. Maintien des fonctions productrices et reproductrices au cours de la dégradation	91
<i>Article 2: Frontier N^o, de Bettignies F[†], Foggo A, Dauby P, Davoult D (In. Prep.) Sustained productivity and respiration of degrading kelp detritus in the shallow benthos: detached or broken, but not dead. Functional Ecology</i>	
CHAPITRE V: FONCTIONNEMENT DES COMMUNAUTES ASSOCIEES AUX ACCUMULATIONS DE LAMINAIRES	111
V.1. Dynamique des communautés colonisant les accumulations & description du réseau trophique associé	115
<i>Article 3: de Bettignies F, Dauby P, Lepoint G, Riera P, Bocher E, Bonher O, Broudin C, Houbin C, Leroux C, Loisel S, Davoult D (In. Prep.) Temporal succession of macrofaunal community associated with kelp fragment accumulations in an in situ experiment. Marine Ecology Progress Series, special ITRS edition</i>	
V.2. Confirmation de l'utilisation des débris de laminaires comme sources au sein du réseau trophique : application des isotopes enrichis	135
<i>Article 4: de Bettignies F, Riera P, Dauby P, Bonher O, Leroux C, Davoult D (In. Prep.) Laminaria hyperborea as a food source within food-web associated with kelp detritus accumulations: an in situ and dual stable isotope (^{13}C, ^{15}N) labelling experiment. Marine Environmental Research</i>	

CHAPITRE VI: DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES	153
<i>VI.1. Fonctionnement et rôle des accumulations de laminaires.</i>	155
a. Les accumulations de <i>Laminaria hyperborea</i> : un phénomène dynamique	155
b. Dynamique de dégradation	157
c. Communauté associée et rôle trophique de <i>L. hyperborea</i>	161
d. Comparaison avec d'autres systèmes (détritus de phanérogames, laisses de mers) : similitudes et différences des taxons les plus représentés	164
<i>VI.2. Un rôle plus vaste dans la dynamique des écosystèmes côtiers</i>	166
a. Rôle des et fonctionnement du biofilm bactérien et de la méiofaune	166
b. Influence des accumulations sur les espèces sous-jacentes	167
c. La récolte de <i>L. hyperborea</i> par les goémoniers : un vecteur probable d'exportation des détritux de laminaires	167
d. Changements climatiques et influence sur l'ensemble de la dynamique	168
<i>VI.3. Perspectives et conclusion</i>	169
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	173
ANNEXE : LISTE DES ESPECES DE MACROFAUNE IDENTIFIEES	201
VALORISATIONS SCIENTIFIQUES	207
<i>Publications</i>	209
<i>Communications orales</i>	209
Conférences internationales	209
Congrès nationaux	210
Congrès internes à la Station Biologique de Roscoff	210
PROJETS DE RECHERCHE ANNEXES	211
<i>Collaboration interne à la station</i>	213
<i>Collaboration nationale</i>	214
<i>Collaborations internationales</i>	216
SUPERVISIONS ET ENSEIGNEMENTS	219
<i>Supervision d'étudiants</i>	221
<i>Enseignements</i>	222
<i>Sensibilisation grand public</i>	222
RESUME & ABSTRACT	223

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Représentation schématique des flux de matière au sein d'un réseau trophique théorique (d'après Moore et al., 2004).

Figure 2: Schéma conceptuel des trois classes de perturbations en fonction de la tendance de leur intensité. Le pulse (A) est caractérisé par une perturbation intense mais brève. La 'press' (B) est une perturbation rapide et constante jusqu'à atteindre un plateau. La 'ramp' est une perturbation croissante (d'après Lake, 2000)

Figure 3: Représentation schématique d'un 'pulse' de matière organique dans un écosystème présentant ses caractéristiques : durée, amplitude et fréquence (d'après Yang et al., 2008)

Figure 4: Distribution mondiale des laminaires. Les lignes de couleur indiquent la distribution des principaux genres de lamineaire et les numéros le nombre d'espèces que l'on retrouve dans les différentes régions (d'après Wernberg et al., 2019).

Figure 5: Représentation schématique de la morphologie d'une lamineaire à canopée dressée *Laminaria hyperborea* (d'après Leclerc, 2013).

Figure 6: Diversité morphologique des forêts de laminaires autour du globe (d'après Wernberg et al., 2019).

Figure 7: Cycle de vie des laminaires du genre *Laminaria*, exemple de *Laminaria hyperborea* (d'après Leclerc, 2013)

Figure 8: Réchauffement moyen (par décennie) des eaux côtières aux cours des 10 dernières années et exemples de réponses des populations de laminaires (d'après Smale et al., 2019)

Figure 9: Exemple de l'effet combiné du réchauffement climatique et des 'heatwaves' sur les communautés des écosystèmes rocheux subtidaux sur la côte sud-est australienne (crédit infographie Aworoo, d'après Wernberg et al., 2016)

Figure 10: Remplacement des forêts de laminaires par trois écosystèmes alternatifs : 'urchin barrens', récifs de 'turf', récifs dominés par d'autres macroalgues (d'après Wernberg et al., 2019).

Figure 11: Carte de distribution de *L. hyperborea*. Les données d'occurrence géoréférencées (points noirs) proviennent des programmes Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2019) et Ocean Biogeographic Information System (OBIS, 2019) (D'après le rapport de la convention OSPAR 2019)

Figure 12: Dynamique annuelle de croissance de la fronde. La vieille fronde est libérée dans l'environnement au cours du printemps une fois que la nouvelle fronde est bien développée (d'après Leclerc, 2013)

Figure 13: Récolte manuelle du goémon sur l'île de molène en 1953 (crédit photo : Revue Semaine du Monde, molene.fr. Four à soude utilisé pour le brûlage du goémon, Balanec (crédit photo : Vincent Squiban, molene.fr).

Figure 14: Outils de récolte des laminaires de la flottille Française. (a) le 'scoubidou' pour la récolte de *L. digitata* (crédit photo : Fabien Boileau / Agence française pour la biodiversité), (b) le peigne norvégien pour la récolte de *L. hyperborea* (crédit photo : CRPM Bretagne)

Figure 15: Représentation schématique de l'export de fragments et de l'accumulation de ceux-ci au-dessus d'un système benthique sableux subtidal. Le schéma représente l'ensemble des objectifs de la thèse avec (1), l'étude de la dynamique des accumulations, (2) la cinétique de dégradation et les processus de dégradation et (3) la communauté de macrofaune associée, leur succession et l'évolution du réseau trophique. (crédit schéma : F. de Bettignies)

Figure 16: Bathymétrie du secteur Ile de Batz-Baie de Morlaix. Réalisée à partir du modèle numérique de terrain, Litto3D (source des données : A. Ehrhold Ifremer, plateforme sextant)

Figure 17: Cartographie des milieux rocheux et meubles du secteur Ile de Batz-Baie de Morlaix. Réalisée à partir d'une extrapolation des données des habitats de la typologie Eur27 (source des données : Ifremer, plateforme SEXTANT)

Figure 18: Carte d'estimation de la répartition de la biomasse de *L. hyperborea* le long des côtes de la zone d'étude (d'après Gorman et al., 2013)

Figure 19: Cartographie de la zone d'étude et photographie aérienne de l'ensemble des sites présentant le secteur des points d'observation. Réalisée à partir des cartes marines du SHOM et des photographies aériennes ortho-littorales (source des données : SHOM, Geoportail).

Figure 20: Photographies de différents points de vue sur différents sites du suivi intertidal. a) correspond au site 1 Blosson-sud, b) au site 2 Perha-est et c) le site 9 Santec-Staol. d) montre un dépôt de laisses de mer important au niveau du site 9 Santec-Staol : dominance de *L. hyperborea* dans une accumulation à la suite d'une semaine de tempête (crédit photo : F. de Bettignies).

Figure 21: Cartographie des sites de prospection et photographies d'accumulations ou de détritus épars prises lors de ces plongées (source des données : SHOM, crédit photos : F. de Bettignies, W. Thomas)

Figure 22: Cartographie générale, et cartographie précise de la zone d'accumulation de Kivile'hi avec le tracé du transect réalisé. Photographies de différentes formes d'accumulations de *L. hyperborea* sur ce site (source des données : SHOM, crédit photos : F. de Bettignies, W. Thomas)

Figure 23: Schéma et photographies sous-marines du dispositif expérimental (crédit illustration : F. de Bettignies, crédit photo : W. Thomas)

Figure 24: Photographies illustrant le prélèvement des cages. A gauche, les plongeurs glissent le filet sous la cage délicatement et coupent les liens qui l'attachent à la chaîne. A droite, le plongeur referme le filet rapidement une fois la cage libérée de la chaîne. (crédit photo : W. Thomas)

Figure 25: Photographies de l'aquarium d'enrichissement et du dispositif expérimental sur le fond (crédit photos : F. de Bettignies)

Figure 26: Photographies montrant : (a) l'acclimatation des fragments pendant 24h avant d'être placés dans les aquariums, (b) une section de *Laminaria hyperborea* permettant la datation par comptage des anneaux de croissance, (c) la découpe des fragments d'une fronde, (d) le dispositif composé de 8 aquariums expérimentaux et 1 aquarium où ont été placés des capteurs de température/lumière et PAR (crédit photo : F. de Bettignies & N. Frontier)

Figure 27: Photographie de mesures de respiration par incubation (crédit photo : W. Thomas).

Figure 28: Schéma du déroulement des incubation et photographie de la prise de mesure à l'aide de l'oxymètre au niveau de la condition de lumière '30 m'

Figure 29: Localisation des 11 sites de suivis entre la plage au sud de Blosson à Roscoff et la plage du Dossen à Santec (réalisation : F. de Bettignies, source de la photo ortholittorale : Geoportail).

Figure 30: Variabilité des caractéristiques des accumulations de laisses de mer suivant la quantité de biomasse, le recouvrement de la zone d'étude, la composition algale et état de dégradation (crédit photo : F. de Bettignies).

Figure 31: Variabilité des caractéristiques des accumulations en milieu subtidal : quantité de fragments et habitats sur lesquels s'accumulent les fragments de laminaire (crédit photo : F. de Bettignies, Y. Fontana, W. Thomas)

Figure 32: (a) In situ experimental set-up on the seabed in the Bay of Morlaix (Guerhéon: 48°42'33.78" N, 003°57'12.36" W) at 9 m depth (on average). Panel (b) shows 40 custom-built plastic cages filled with 1 kg of fresh *Laminaria hyperborea* blades arranged to form an artificial accumulation

of kelp fragments (c). (d) Benthic chamber incubations to estimate the holobiont respiration rates. (Photographs: Wilfried Thomas, experimental schematic: Florian de Bettignies).

Figure 33: Présentation des données récoltées lors des suivis sur les quantités d'accumulations de laminaires et comparaison avec les paramètres de vent (vitesse moyenne, vitesse maximale des rafales, mode de la direction) (Réalisation : F. de Bettignies, source des données de vent : Météo France)

Figure 34: Parameters of degradation dynamics showing the change in (a) remaining biomass, (b) biomass decomposition models for new-blades (black circles) and old-blades (grey triangles) cages, (c) phlorotannin content, (d) C:N composition, (e) holobiont respiration rate and (f) Fv/Fm values for large (dark grey) and small (light grey) fragments. Bars give means with standard deviations ($n = 5$, except for respiration $n = 3$). Measures were taken at seven sampling times (0, 2, 4, 6, 11, 15, 20, 24 weeks). All measures are for new blades, except in panel b.

Figure 35: Cultivable bacterial counts (in number of colony-forming units per unit area of algal tissue: cfu.cm^{-2}) on different growth media: (a) Zobell-agar, (b) KI-supplemented Zobell-agar, (c) alginate-Phytigel, (d) mannitol-Phytigel. Proportion of iodine-resistant bacteria was estimated as the ratio of counts obtained on KI-supplemented Zobell agar relative to the counts obtained on Zobell agar. Dots represent the raw data points from each cage replicate and the open diamonds represent the mean values.

Figure 36: (a) Shaded acclimation tank. (b) Individuals were aged by slicing a stipe section and counting annual growth rings. (c) Individuals fragments were cut at a standardized distance from the meristem. (d) Experimental set-up composed of filters for 15 and 30 m aquariums and bubbling air with HOBO loggers.

Figure 37: Remaining biomass (%) across time for three respective depths.

Figure 38: (a) Net Primary Production (NPP), (b) Respiration (R) and (c) Gross Primary Production (GPP) response variables across time for three respective depths. NPP and GPP correspond to oxygen production and R corresponds to oxygen consumption. Dots represent raw data and lines represent predicted results from the GLS model

Figure 39: (a) ΦPSII and (b) Fv/fm measurements across time for three respective depths. Dots represent raw data and lines represent predicted results from the GLS model

Figure 40: Change in macrofaunal community parameters over elapsed (sampling) time (from 2 to 24 weeks). Filled circles represent the mean values and black bars the standard deviation ($n = 3$ cages).

Figure 41: Factorial correspondence analysis for kelp fragment accumulation communities over time and with decay (from 2 to 24 weeks). Projection of time and species structuring on the plane of factorial axes 1 and 2. A total of 113 species were included in the analysis. Species with a relative contribution (CTR) greater than the null hypothesis of equal contribution are named and species with a squared cosine (COS^2) value greater than 0.5 are underlined. The community at each sampling time is represented by a red square. Community succession is indicated with grey arrows that connect the three distinct community stages (circled in black).

Figure 42: Scatterplot of the $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) compositions (mean $\pm$ SE) of the two main food sources (decaying kelp and POM) and the most abundant or characteristic consumers within the kelp fragment accumulations for all the sampling times.

Figure 43: Relative contribution of the two main food sources: decaying *Laminaria hyperborea* and particulate organic matter (POM) to the diet of four macrofaunal species at different sampling times using the stable-isotope mixing model (SIAR package, R software). Density plots indicate the 50, 75, 95% credible intervals.

Figure 44: Bayesian results of Layman's community metrics for primary consumers over time (from 2 to 24 weeks). Density plots indicate the 50, 75, 95% credible intervals and the black circles represent the mode. TA = mean convex hull area, CD = mean distance to centroid, MNND = mean nearest neighbour distance, SDNND = standard deviation of the nearest neighbour distance.

Figure 45: Dendrograms based on Cucherousset isotopic metrics (similarity and nestedness) calculated with pairwise ellipse overlap comparison.

Figure 46: Scatterplot of the $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) of 4 species (in orange scale) and *Laminaria hyperborea* (in grey scale) during the sampling time (from weeks 2 to 24). Ellipses represent standard ellipses analysis (SEAc) performed using SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R, Jackson et al., 2011).

Figure 47: Scatterplot of the $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) compositions (mean $\pm$ SE) of the labelled source (degrading kelp) and the most abundant or characteristic consumers within the kelp fragments accumulation for all the degradation times gathered. $\delta^{15}\text{N}$ (‰) scale is expressed in $\log_{10}$ due to data dispersion.

Figure 48: Scatterplots of the $\delta^{13}\text{C}$ (‰) compositions (mean $\pm$ SE) of each taxon sampled during the labelling experiment ('Enriched'). Natural data represent results from experimental accumulation study and local studies (de Bettignies, in revision; Leclerc et al., 2015; Riera & Thiébaut, unpublished data). Data are compared vs time of degradation and natural data. Letters: significant ANOVA and Tukey HSD post-hoc tests.

Figure 49: Scatterplots of the $\delta^{15}\text{N}$ (‰) compositions (mean $\pm$ SE) of each taxon sampled during the labelling experiment ('Enriched'). Natural data represent results from experimental accumulation study and local studies (de Bettignies, in revision; Leclerc et al., 2015; Riera & Thiébaut, unpublished data). Data are compared vs time of degradation and natural data. Letters: significant ANOVA and Tukey HSD post-hoc tests. $\delta^{15}\text{N}$ (‰) scale is expressed in $\log(10)$ due to data dispersion.

Figure 50: Distribution prédictive des forêts de laminaires le long des côtes de la région Bretagne (source : Ifremer ; Meleder et al., 2007)

Figure 51: Différents types d'accumulations en milieu subtidal. À gauche, dépôts épars de fragments de laminaires au niveau des ridens de sable. Au centre, importante accumulation de 30 cm d'épaisseur sur une surface de 100 m². À droite, accumulation de débris très dégradés entre les blocs rocheux à la base d'un tombant rocheux. Le sable sous-jacent est noirâtre et présente de nombreuses particules fines d'origine algale.

Figure 52: Photographies d'un même fragment prises au cours de l'expérience de dégradation en aquarium. À gauche la photo a été prise après 60 jours et à droite après 99 jours de dégradation. La tâche sombre sur le fragment de la photo de droite correspond à des tissus reproducteurs ou sores.

Figure 53: Photographie en microscopie à balayage électronique de la surface de frondes de *Laminaria digitata* (crédit photo : S. Salaun).

Figure 54: Succession de la communauté associée aux accumulations de fragments de laminaires. Les schémas représentent les différentes étapes de la succession (a) entre 2 à 6 semaines, (b) entre 2 à 4 mois, (c) entre 4 à 6 mois de dégradation (crédit schéma : F. de Bettignies, crédit dessin de faune et flore : S. Mortensen).

Figure 55: Photographie du passage du peigne norvégien dans une forêt à *Laminaria hyperborea*. Des fragments ou thalles entiers sont arrachés sans être récoltés (source : PNMI, AFB).

Figure 56: Schéma général des résultats obtenus au cours de la thèse, processus d'exportation et accumulation de fragments de laminaires, succession des communautés, cinétique de dégradation lente et maintien des fonctions de photosynthèse et respiration (crédit schéma : F. de Bettignies, crédit dessin de faune et flore : S. Mortensen)

LISTE DES TABLEAUX

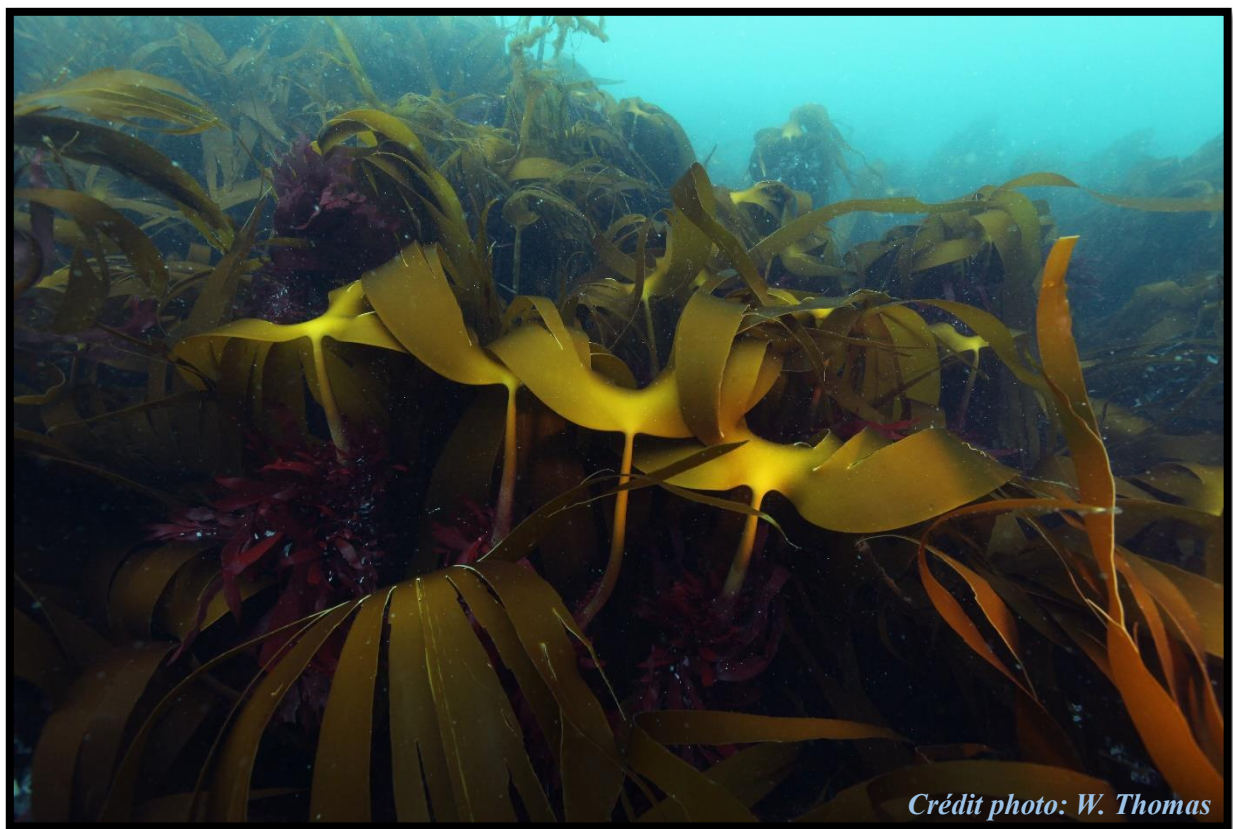
Tableau 1: Environmental parameters for each sampling time. Data provided are those measured the week before retrieval. Relative water motion data for week 20 are missing due to sensor failure.

Tableau 2: Results of likelihood ratio testing based upon GLS models to examine responses of (a) Net Primary Production (b) Respiration (c) Gross Primary Productivity (d) Φ_{PSII} (e) F_v/F_m across time (56 days) and between kelp species and depth (fixed factors) with PAR and temperature as candidate covariates. Significant values are indicated in bold accepted at a threshold of $P < 0.05$

Tableau 3: $\delta^{13}C$ values for *Laminaria hyperborea* and its potential consumers sampled during the labelling experiment and obtained by previous study in 'natural' conditions from an experimental accumulation study (de Bettignies, in revision) and from local surveys (†) (Leclerc et al., 2015 ; Riera & Thiébaud, unpublished data). ANOVA p-value * < 0.05 ; ** < 0.01 ; *** < 0.001 .

Tableau 4: $\delta^{15}N$ values for *Laminaria hyperborea* and its potential consumers sampled during the labelling experiment and obtained by previous study in 'natural' conditions from an experimental accumulation study (de Bettignies, in revision) and from local surveys (†) (Leclerc et al., 2015 ; Riera & Thiébaud, unpublished data). ANOVA p-value * < 0.05 ; ** < 0.01 ; *** < 0.001 .

CHAPITRE I: INTRODUCTION GENERALE



1.1. Fonctionnement et dynamique des milieux côtiers

Les milieux côtiers se situent à l'interface entre le milieu terrestre et le milieu océanique. Ces environnements se distribuent depuis la zone de balancement des marées ou zone intertidale jusqu'à la limite inférieure du plateau continental (profondeur moyenne de 200 m) qui se prolonge ensuite vers les milieux profonds au niveau du talus océanique (Kaiser et al., 2011). Ce plateau continental s'étend en largeur de quelques dizaines de mètres jusqu'à plusieurs centaines de kilomètres depuis la frange côtière. Les milieux côtiers occupent ainsi une faible proportion de la surface océanique totale (~ 7 %) (Gattuso et al. 1998). Malgré la faible surface d'occupation, ils jouent un rôle considérable dans les cycles biogéochimiques (Gazeau et al., 2004) en recevant l'ensemble des nutriments et la matière organique d'origine terrigène par l'apport des fleuves et estuaires. Ces écosystèmes sont particulièrement actifs en terme de processus biogéochimiques. En effets, ils participent entre 14 et 30 % à la production primaire océanique totale (Gattuso et al., 1998) et à 90 % des captures de poissons par l'industrie de la pêche (Pauly & Christensen, 1995). Ce dernier chiffre est toutefois vraisemblablement à revoir à la baisse avec l'augmentation de la pêche des poissons profonds (Morato et al., 2006; Watson & Morato, 2013).

Les écosystèmes côtiers sont structurés par de nombreux paramètres environnementaux particulièrement fluctuants aussi bien dans le temps que dans l'espace. En effet, ils sont soumis à des variations d'hydrodynamisme (courants, vagues et marées), d'apports de matériaux terrigènes, ainsi que de changements physico-chimiques tels que la température, la lumière ou la salinité. Ces fluctuations de conditions environnementales entraînent une grande diversité de niches écologiques et génèrent une biodiversité particulièrement importante (Kaiser et al., 2011). Parmi ces écosystèmes, les forêts de laminaires se distribuent au niveau des environnements rocheux des régions tempérées et boréales (Steneck et al., 2002). Les forêts de laminaires sont parmi les écosystèmes les plus productifs sur terre et soutiennent une forte diversité d'espèces de faune et flore (Dayton, 1985). De plus, une large part de leur production est exportée dans les écosystèmes côtiers sous forme de détritus.

1.2. Rôle des détritits au sein des écosystèmes côtiers

a. Définition générale des détritits

En écologie, les détritits sont définis comme la matière organique issue d'organismes morts et en cours de dégradation. Cette matière organique peut être de diverses origines, incluant les tissus de producteurs primaires tels que les feuilles formant les litières, les morceaux de bois mort, les fragments de plantes aquatiques ou les algues en cours de dégradation, les tissus d'origine animale (cadavres), les microorganismes morts, les fèces ainsi que l'ensemble des produits excrétés, sécrétés ou exsudés des organismes (Moore et al., 2004). Cette grande diversité d'origine des détritits entraîne également une grande diversité de taille ainsi que d'état et de vitesse de dégradation. Ainsi, il est possible de subdiviser les détritits suivant leur taille depuis la plus petite fraction, formant la matière organique dissoute (DOM), jusqu'aux fragments de taille plus importante formant la matière organique particulaire (POM). Le transport des macro-détritits et leur accumulation dans les écosystèmes receveurs peut modifier la dynamique des écosystèmes receveurs.

b. Transport des détritits et connectivité entre les milieux côtiers

Les environnements côtiers diffèrent en termes de production primaire, biomasse et diversité de leurs communautés. Le transfert tant horizontal que vertical des nutriments et des détritits est essentiel pour assurer productivité et dynamique des réseaux trophiques (Polis et al., 1997). L'apport de matière organique est d'autant plus important s'il y a une forte différence de productivité entre l'écosystème donneur et l'écosystème receveur (Persson et al., 1996 ; Polis, 1997). Loreau et al. (2003) définissent le concept de « méta-écosystème » comme un ensemble d'écosystèmes connectés par un ensemble de flux d'énergie, de matière organique et d'organismes qui transitent entre ceux-ci. Suivant ce concept, les détritits jouent un rôle central pour structurer et influencer la dynamique et le fonctionnement des communautés receveuses (Polis et al., 1997). Ce concept est particulièrement applicable aux écosystèmes côtiers situés à l'interface entre de nombreux environnements tels que : terre-mer, mer-atmosphère, benthique-pélagique, côte-large). De plus, le fort hydrodynamisme des milieux côtiers favorise les échanges de matière et d'énergie entre écosystèmes (Fasham, 1985).

Un exemple concret de cette interdépendance entre écosystèmes est le couplage benthopélagique. Les écosystèmes benthiques, notamment ceux dominés par des organismes sessiles suspensivores (i.e. moulières) sont fortement dépendants de la production primaire et

secondaire de la masse d'eau. Ce couplage est d'autant plus important lorsque les écosystèmes benthiques se situent dans la zone aphotique et dépendent directement de la production de la zone euphotique (Boero et al., 1996 ; Mann & Lazier 2013).

Dans le cas d'écosystèmes benthiques fortement productifs tels que les forêts de laminaires et les champs de phanérogames marines, la quantité de biomasse produite et le mouvement des débris peuvent fortement influencer la dynamique des communautés et la structure des réseaux trophiques adjacents (Polis et al., 1997). Ces débris peuvent influencer un nombre important d'habitats, depuis les écosystèmes supralittoraux (Duggins et al. 1989, Polis & Hurd 1996) jusqu'aux écosystèmes intertidaux (Bustamante et al., 1995), subtidaux (Wernberg et al., 2006 ; Vanderklift & Wernberg, 2008) et profonds (Vetter, 1994 ; Bernadino et al., 2010 ; Krause-Jensen & Duarte 2016).

c. Production des débris issus des macroalgues en milieu côtier

Que ce soit en milieu terrestre ou marin, une faible part de la biomasse accumulée par les grands producteurs primaires est directement consommée par les herbivores. Il a été estimé que seulement 10 à 20 % de la production primaire est directement consommée et qu'environ 80-90 % entre dans la voie détritique, où cette matière organique est dégradée (Hairston, & Hairston, 1993, Polis & Strong 1996). Les macroalgues brunes ne dérogent pas à cette règle et la grande majorité de la biomasse produite est exportée en tant que débris et constitue la POM et DOM côtière (Mann, 1988 ; Moore et al., 2004 ; Krumhansl & Scheibling, 2012).

d. Rôles écologiques des débris

Rôle d'habitat

L'accumulation de macro-débris peut notamment jouer le rôle d'habitat pour un grand nombre d'organismes et modifier les caractéristiques de l'environnement receveur (Moore et al., 2004). Ces accumulations peuvent faire varier les conditions environnementales du milieu telles que la structure physique (complexification du milieu), la quantité de lumière disponible, ou encore l'hydrodynamisme (Moore et al., 2004). Ces modifications structurelles peuvent par exemple augmenter l'abondance relative des consommateurs primaires (Hagen et al., 2012) et des prédateurs tels que les poissons (Le Luherne et al., 2016), et ainsi complexifier la structure du réseau trophique des communautés associées.

Rôle trophique

Les détritits constituent un maillon essentiel et une source d'énergie et de nutriments primordiale pour les organismes dans la plupart des réseaux trophiques côtiers (Figure 1 ; Lindeman, 1942 ; Moore et al., 2004). *De facto*, les détritits influent les détritivores qui s'en nourrissent mais également l'ensemble des niveaux trophiques de l'écosystème. Ils peuvent soutenir une plus grande abondance de consommateurs comparativement aux réseaux trophiques exclusivement soutenus par la voie des herbivores (Polis et al., 1997).

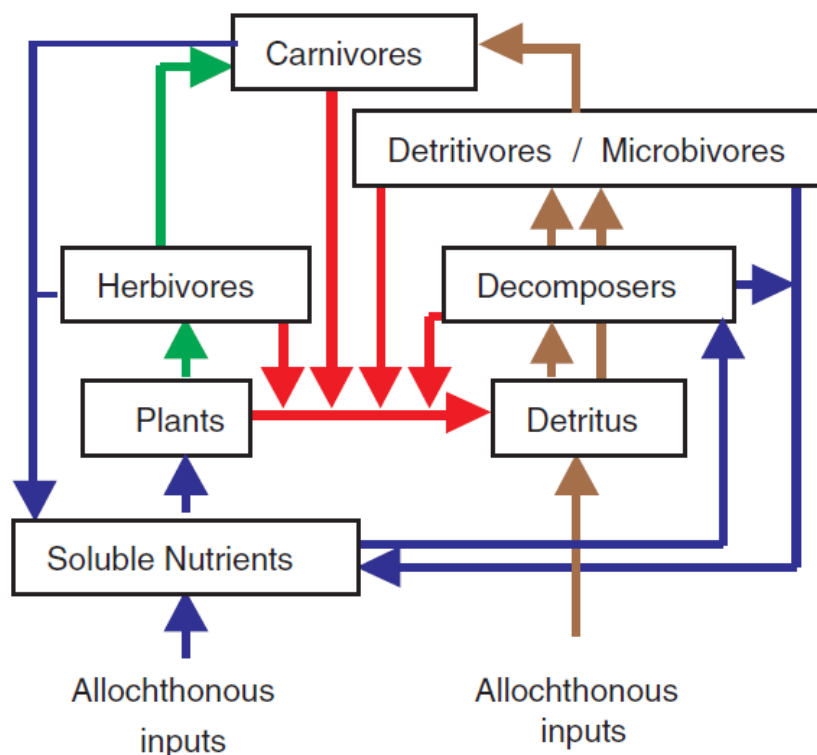


Figure 1 : Représentation schématique des flux de matière au sein d'un réseau trophique théorique. Les flèches vertes représentent la voie classique de transfert de matière depuis les producteurs primaires sur lesquels s'alimentent les herbivores. Les flèches marrons représentent la voie de transfert détritique. Les flèches rouges représentent le flux de matière autochtone vers le pool de matière détritique. Les flèches bleues représentent la reminéralisation des cadavres en nutriments solubles (Moore et al., 2004).

De plus, la présence des macro-détritits peut augmenter la biomasse en prédateurs, menant dans certains cas à une diminution temporaire de l'abondance de certains herbivores sur lesquels ils se nourrissent et ainsi avoir un effet positif ponctuel sur l'abondance en producteurs primaires (contrôle *top-down*) (Polis & Hurd, 1996). Les détritits peuvent également avoir un effet fertilisateur en augmentant la productivité primaire de l'écosystème via la reminéralisation

et la mise à disposition d'une plus grande concentration de nutriments (contrôle *bottom-up*) (Hagen et al., 2012). En règle générale, l'apport de détritus influence à la fois la composition et la longueur des réseaux trophiques ainsi que leur dynamique, leur stabilité, leur persistance voire leur résilience. En effet, les écosystèmes où la voie détritique est importante soutiennent généralement plus de niveaux trophiques que les écosystèmes où celle-ci est plus faible (Moore et al., 2004).

Plus spécifiquement, les détritus issus des macroalgues peuvent avoir une forte influence sur la dynamique des réseaux trophiques des écosystèmes adjacents. Par exemple, les populations d'invertébrés intertidaux consommant des débris de laminaires montrent une production secondaire nettement plus importante que les populations ne recevant pas cet apport de matière organique détritique (Duggins et al., 1989 ; Bustamante et al., 1995). C'est également le cas pour les accumulations de débris de laminaires au sein d'environnements profonds qui soutiennent une très forte abondance d'invertébrés et de poissons commercialement exploités (Vetter 1994, Vetter & Dayton 1999). Ces accumulations peuvent influencer les écosystèmes receveurs pendant plusieurs mois si les tissus ne sont pas rapidement consommés par les macro-herbivores tels que, par exemple, les oursins (Tzvetlin et al., 1997, Filbee-Dexter & Scheibling, 2012).

e. Effet des pulses de matière organique allochtone sur les écosystèmes receveurs

Les perturbations sont définies comme un ensemble de forces qui peuvent affecter un habitat occupé par une communauté d'organismes. Elles jouent un rôle central dans la structure et la dynamique des écosystèmes (Lake, 2000). Ces perturbations peuvent être classées suivant leur fréquence et leur durée : le 'pulse' ou perturbation importante et brève, la 'press' ou perturbation brutale mais qui reste constante et la 'ramp' ou perturbation longue et croissante (Figure 2, Lake, 2000). L'accumulation de macro-détritus à la suite d'un arrachage lié aux tempêtes peut être considérée comme un 'pulse' de matière organique, c'est-à-dire comme un apport important et instantané d'une ressource qui va influencer la structure et la dynamique de l'écosystème receveur (Yang et al., 2008).

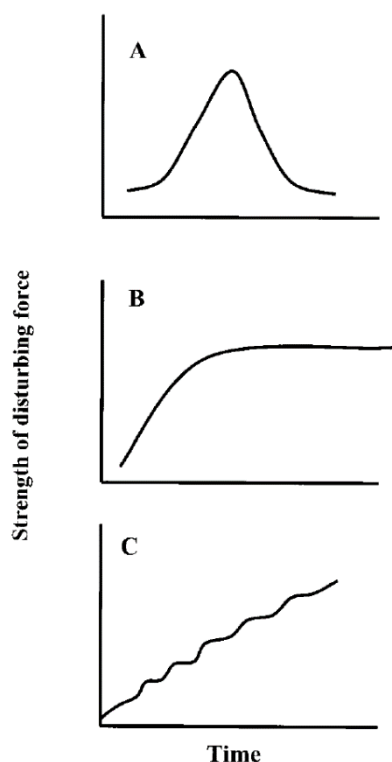


Figure 2 : Schéma conceptuel des trois classes de perturbations en fonction de leur intensité et leur durée. Le pulse (A) est caractérisé par une perturbation intense mais brève. La 'press' (B) est une perturbation rapide et constante jusqu'à atteindre un plateau. La 'ramp' est une perturbation croissante (Lake, 2000)

Les 'pulses' peuvent jouer un rôle central dans la structure des communautés et dans l'organisation de leurs réseaux trophiques, dont l'influence est liée à la durée, l'ampleur et la fréquence de la perturbation (Figure 3, Holt 2008 ; Yang et al., 2008). Ainsi, dans le cas des accumulations de débris de laminaires, la dynamique des dépôts, leur quantité, ainsi que leur temps de résidence (dépendant de la dynamique de dégradation) sont des éléments essentiels pour la compréhension de leurs impacts sur les écosystèmes receveurs.

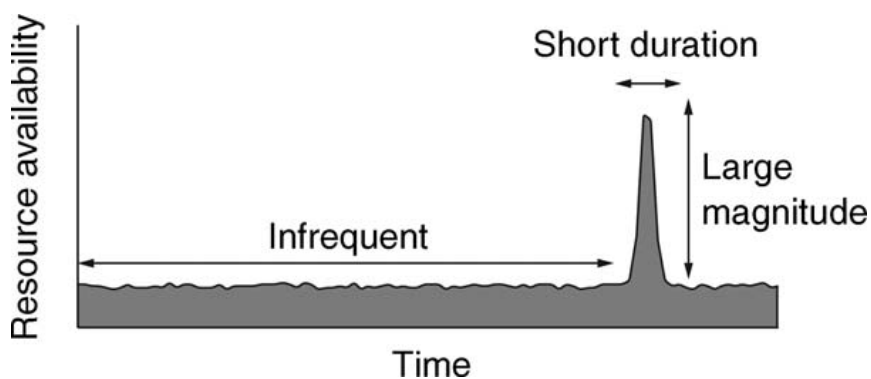


Figure 3 : Représentation schématique d'un 'pulse' de matière organique dans un écosystème présentant ses caractéristiques : durée, amplitude et fréquence. (Yang et al., 2008)

Les ‘pulses’ de matière organique peuvent modifier les écosystèmes receveurs à différents niveaux. Tout d’abord, à l’échelle de la population, l’apport d’une nouvelle ressource peut modifier le régime alimentaire d’une espèce. A l’échelle de la communauté, l’apport d’une nouvelle source peut accroître la diversité, booster certaines espèces, en défavoriser d’autres, et amplifier la voie de transfert détritique (Ostfeld & Keesing, 2000 ; Chesson et al., 2004 ; Yang et al., 2008). Dans le cas des détritits issus de phanérogames marines, les ‘pulses’ de détritits sont caractérisés par une dégradation lente liée à une forte teneur en matériel peu labile (*e.g.* lignine) dans leurs tissus. L’influence de l’accumulation de ces débris va donc être relativement longue. Leur impact est particulièrement important sur les populations de détritivores et de prédateurs mais plus faible sur les populations d’herbivores (Holt, 2008 ; Nowlin et al., 2008).

1.3. Les forêts de laminaires : biotope, fonctionnement, production et exportation

a. Les forêts de laminaires : définition et distribution

Les laminaires, encore appelées « kelp », sont des macroalgues brunes ou Phaeophyceae de l'ordre des Laminariales au sens strict (Bolton, 2010). Elles dominent les écosystèmes rocheux côtiers des milieux tempérés et arctiques (Steneck et al., 2002) ; elles sont également présentes au niveau de certaines remontées d'eaux profondes froides (upwellings) en milieu tropical ou subtropical (Figure 4, Wernberg et al., 2019). Les laminaires se retrouvent depuis la frange infralittorale jusqu'à une centaine de mètres de profondeur lorsque la faible turbidité et les conditions locales de lumière le permettent (Steneck et al., 2002). Actuellement, 112 espèces de laminaires ont été décrites appartenant à 33 genres différents (Bolton, 2010).

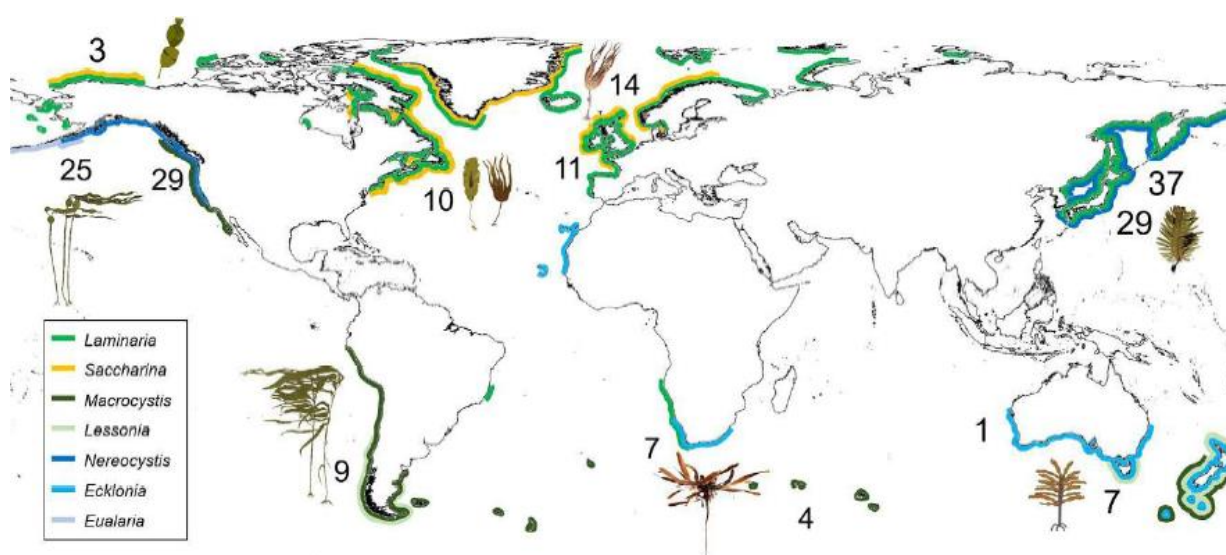


Figure 4 : Distribution mondiale des laminaires. Les lignes de couleur indiquent la distribution des principaux genres de linaire et les numéros le nombre d'espèces que l'on retrouve dans les différentes régions (Wernberg et al., 2019).

Malgré une diversité spécifique importante, certaines caractéristiques sont communes aux Laminariales : durée de vie généralement longue (~3-15 ans), taille importante (~1-45 m), croissance rapide, productivité forte (~1000 gC.m².an⁻¹). Ces caractéristiques mènent à la formation d'importantes structures tridimensionnelles qui affectent leur environnement physique et génèrent un nombre important d'habitats soutenant une biodiversité particulièrement élevée (Steneck et al., 2012). D'où le nom de 'forêts de laminaires' ou 'kelp

forests' donné à ces denses populations algales, qui présentent une canopée (strate supérieure), une sous strate plus ou moins haute et dressée et un environnement particulier au niveau de leurs crampons (Christie et al. 2003, Leclerc et al. 2015, 2016).

b. Morphologies des différentes espèces

Le thalle des laminaires consiste en une ou plusieurs lames aplaties ou frondes reliées à l'équivalent structurel d'un tronc plus ou moins rigide ou stipe. Ce dernier est fixé au substrat rocheux par l'intermédiaire d'un crampon pouvant être composé de ramifications ou haptères (Figure 5). Les laminaires possèdent néanmoins une très grande diversité morphologique intra- et intergénérique (Figure 6, Steneck et al., 2002).

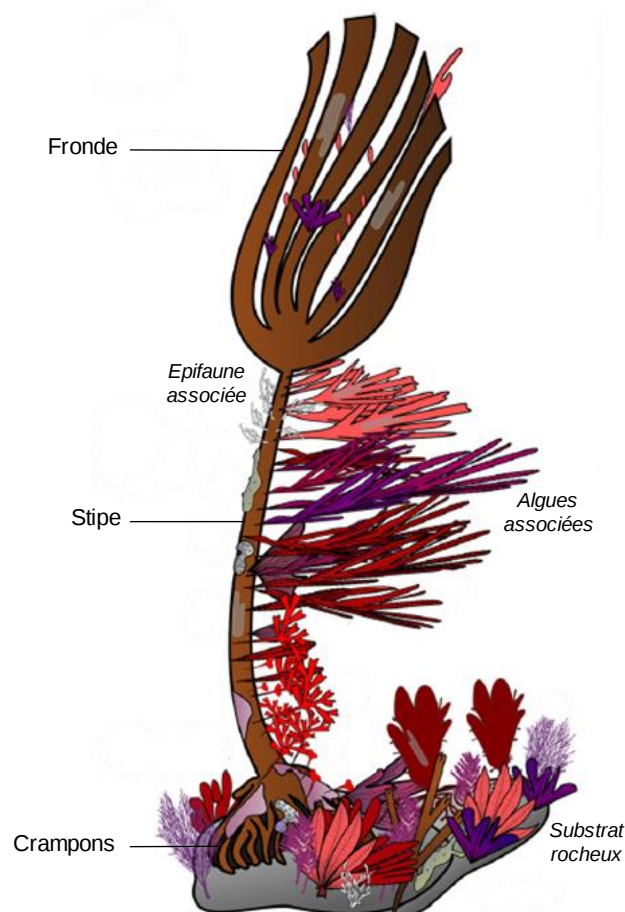


Figure 5 : Représentation schématique de la morphologie d'une linaire à canopée dressée *Laminaria hyperborea* (Leclerc, 2013).

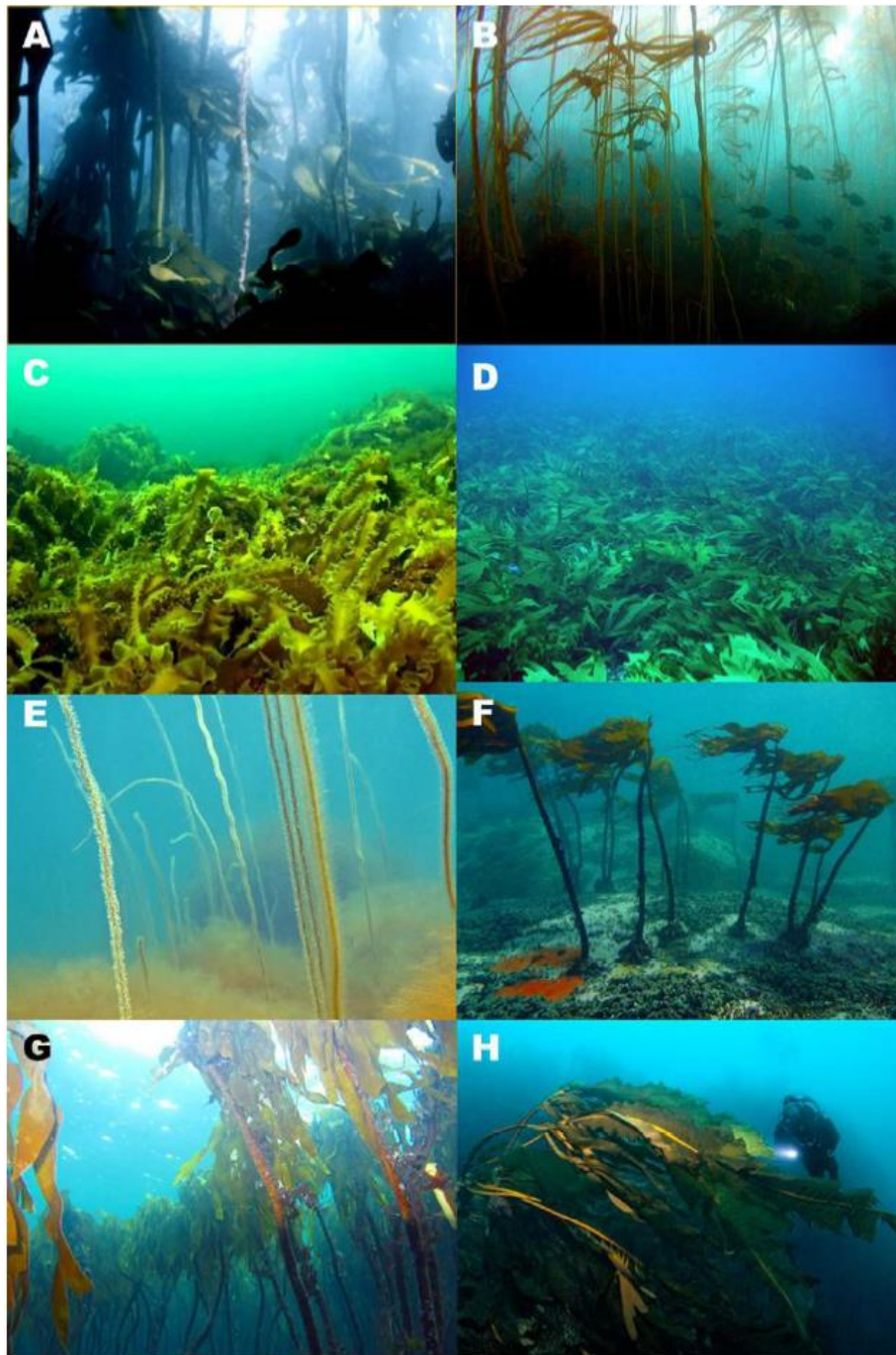


Figure 6 : Diversité morphologique des forêts de laminaires autour du globe. (A) *Ecklonia maxima*, Afrique du Sud (crédit photo : T. Wernberg), (B) *Nereocystis lutkaena*, Canada façade Pacifique (crédit photo : J. Figurski), (C) *Saccharina latissima*, Canada façade Atlantique (crédit photo : R. E. Scheibling), (D) *Ecklonia radiata*, Australie (crédit photo : T. Wernberg), (E) *Chorda filum* Canada façade Atlantique (crédit photo : J. O'Brien), (F) *Laminaria pallida*, Afrique du Sud (crédit photo : T. Wernberg), (G) *Laminaria hyperborea*, Norvège (crédit photo : K. Filbee-Dexter), (H) *Alaria esculenta*, Groenland (Crédit photo : Alamy). (Wernberg et al., 2019).

Trois groupes morphologiques fonctionnels ont été définis suivant la structure de leur canopée (Dayton, 1985). Premièrement, les laminaires à canopée flottante, les plus grandes, sont

caractérisées par un stipe flexible et une fronde présentant des structures remplies de gaz ou pneumatocystes. Elles sont représentées par *Macrocystis spp.* (Linnaeus, C. Agardh, 1820) pouvant atteindre plus de 45 m de hauteur (Abbott & Hollenberg 1976), et trois autres espèces pouvant atteindre jusqu'à 10 m de hauteur, *Nereocystis luetkeana* (Postels & Ruprecht, 1840), *Ecklonia maxima* (Papenfuss, 1940) et *Eualaria fistulosa* (Wynne, 2009). Deuxièmement, les laminaires dressées sont caractérisées par un stipe rigide. Elles sont représentées par plusieurs espèces des genres *Laminaria* (Lamouroux, 1813), *Ecklonia* (Hornemann, 1828), *Lessonia* (Bory de Saint-Vincent, 1825), *Pterygophora* (Ruprecht, 1852), *Eisenia* (Areschoug, 1876), *Pleurophycus* (Setchell & Saunders, 1900) et *Thalassiophyllum* (Postels & Ruprecht, 1840) (Steneck et al., 2002). Enfin, les laminaires prostrées sont plus petites et caractérisées par une fronde qui recouvre le substrat. Elles sont représentées par différentes espèces des genres *Laminaria* et *Saccharina* (Stackhouse, 1809) (Steneck et al., 2002).

En France et au niveau de la façade Atlantique Nord-Est, les forêts de laminaires regroupent six espèces possédant des caractéristiques biologiques particulières : *Laminaria hyperborea* (Foslie, 1884), *Laminaria digitata* (Lamouroux, 1813), *Laminaria ochroleuca* (Bachelot de la Pylaie, 1824), *Saccharina latissima* (Lane, Mayes, Druehl & Saunders, 2006), *Alaria esculenta* (Greville, 1830), *Undaria pinnatifida* (Suringar, 1873). *Laminaria digitata* est l'espèce dominante des écosystèmes rocheux infralittoraux supérieurs et *Laminaria hyperborea* domine les écosystèmes rocheux subtidaux jusqu'à 30 m de profondeur.

c. Phénologie des laminaires et influence des paramètres environnementaux

Cycle de vie, dispersion et recrutement

Plusieurs espèces sont annuelles, mais la plupart sont pérennes. La durée de vie varie entre espèces mais aussi au sein d'une même espèce suivant les conditions environnementales. La durée de vie de la laminaire dominante en Atlantique Nord-Est, *Laminaria hyperborea*, estimée par le décompte des anneaux de croissance à la base du stipe, peut varier en moyenne de 6 à 11 ans en Norvège (Rinde & Sjøtun, 2005) mais des individus de 18 ans ont été observés au Royaume-Uni (Kain, 1979). Les laminaires pluriannuelles possèdent un cycle de vie hétéromorphe diplo-haplophasique, avec alternance d'une forme gamétophyte microscopique haploïde et d'une forme sporophyte macroscopique diploïde qui constitue les forêts (Figure 7). La reproduction débute lorsque les individus sont matures (de 2 à 5 années pour *L. hyperborea*) par la formation de tissus reproducteurs au cours de la sporogénèse sur des frondes spécialisées

dans la reproduction, ou au niveau de sores retrouvés sur la fronde du sporophyte (e.g. taches sombres sur les fondes de *L. hyperborea*). Les sores sont porteurs de sporocystes, petits sacs renfermant chacun 32 à 64 spores. Lorsque les sporocystes s'ouvrent, ils libèrent dans le milieu des spores haploïdes munis de deux flagelles, ou zoospores, qui se dispersent pendant plusieurs heures jusqu'à rejoindre le fond où elles se fixent. Après fixation et germination le spore donne lieu à un organisme de petite taille, mâle ou femelle, appelé gamétophyte. Les gamétophytes produisent des gamètes qui, dans le cas du gamétophyte mâle sont mobiles et vont fertiliser le gamète femelle immobile porté par gamétophyte femelle. Après fécondation, l'œuf qui en résulte, appelé oogone, va donner lieu à un zygote qui après libération, va dériver avant de recruter, germer et se développer pour former, après divisions cellulaires et croissance, un sporophyte macroscopique juvénile. La reproduction des laminaires est généralement très dépendante des conditions environnementales telles que la photopériode, la composition spectrale et l'irradiance, la concentration en nutriments, la température et l'hydrodynamisme (e.g. Bartsch et al. 2008, 2013, de Bettignies et al., 2018).

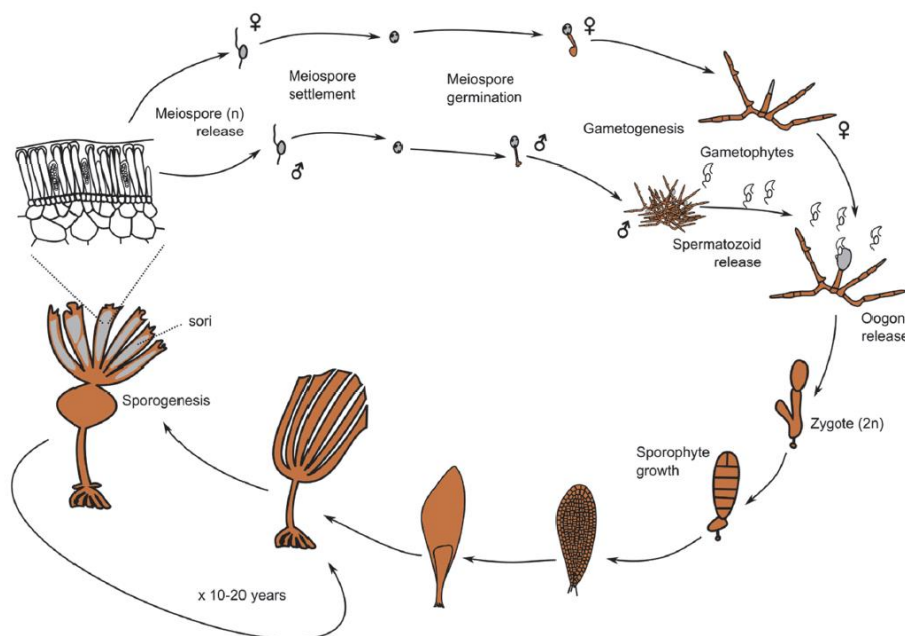


Figure 7 : Cycle de vie des laminaires du genre *Laminaria*, exemple de *Laminaria hyperborea* (Leclerc, 2013)

La dispersion des laminaires se fait à partir du déplacement des zoospores, mobiles grâce à leurs flagelles et leur flottabilité, libérées en très forte abondance par les sporophytes. Le déplacement des zoospores est relativement faible et la capacité de dispersion est ainsi limitée et dépendante de l'hydrodynamisme local. Le recrutement des gamétophytes varie d'une centaine de mètres

(e.g. *L. hyperborea*, Fredriksen et al., 1995) à plusieurs kilomètres pour certaines espèces (e.g. *Macrocystis pyrifera*, Agardh, 1820 ; Gaylord et al., 2002). Après fécondation, le sporophyte microscopique va croître suivant les conditions de lumière (Reed & Foster, 1984). Le développement des sporophytes en individus adultes matures, capables de reproduction, peut varier de plusieurs mois à plusieurs années (i.e. entre 15 mois et 5 ans pour *L. hyperborea* ; Kain & Jones, 1975).

Croissance, production et exportation

La croissance des laminaires est marquée par une dynamique saisonnière. Celle-ci est généralement forte à la fin de l'hiver et au printemps et plus faible en l'été et automne (Lüning, 1979 ; Reed et al., 2008 ; de Bettignies et al., 2013). La croissance correspond à une élongation du stipe et de la fronde et parfois à l'augmentation du nombre d'haptères au niveau du crampon. Celle-ci a lieu au niveau des tissus de la zone méristématique. La localisation de ces tissus diffère suivant les familles de laminaires. Pour la famille des Laminariaceae à laquelle appartient l'espèce étudiée (*L. hyperborea*), la zone méristématique correspond à la jonction entre le stipe et la fronde. Les laminaires sont considérées comme l'un des producteurs primaires les plus performants sur Terre. La production nette des forêts de laminaires varie de 30 à 2500 gC.m⁻².an⁻¹ (Krumhansl & Scheibling, 2012), ce qui correspond en ordre de grandeur, pour les laminaires les plus performantes, à la production des forêts primaires tropicales (≈ 2200 gC.m⁻².an⁻¹) ou des zones humides (≈ 2000 gC.m⁻².an⁻¹) (Mann, 1973 ; Cebrian, 1999).

Krumhansl & Scheibling (2012) estiment qu'environ 82 % de la production annuelle des laminaires est érodée ou exportée comme détritits dans l'environnement. Le taux de production de détritits est dépendant de la saison et des conditions hydrodynamiques (courant et vagues) et peut être amplifié avec les dommages causés par les herbivores ou par l'épifaune sessile (de Bettignies et al., 2012). Une fois arrachés, les fragments de laminaires peuvent résider un certain temps au sein de la forêt (e.g. Filbee-Dexter et al., 2018) ou être exportés dans des environnements adjacents (e.g. Wernberg et al., 2006) où ils pourront être piégés suivant la topographie et s'accumuler. Les détritits des laminaires peuvent se retrouver dans une grande variété d'habitats telle que les plages sableuses, les estrans rocheux, les milieux subtidaux et les environnements profonds (Vetter, 1994 ; Bustamante et al., 1995 ; Wernberg et al., 2006 ; Kelly et al., 2012) où ils vont fortement influencer la structure et la dynamique des communautés locales.

Paramètres environnementaux structurants : lumière, température, profondeur, hydrodynamismes

Le développement et la croissance des laminaires dépendent de différents paramètres environnementaux : lumière, température, hydrodynamisme et disponibilité en nutriments (Steneck et al., 2002). La limite inférieure de la répartition des laminaires est principalement dépendante de la disponibilité en lumière. La lumière est un paramètre essentiel au développement des laminaires. L'intensité lumineuse est dépendante de la profondeur, la production du phytoplancton, la turbidité ainsi que de la densité de la canopée qui influence le recrutement des jeunes sporophytes (Kain & Jones, 1971 ; Dayton, 1985). La disponibilité en nutriments est également un paramètre important pour la croissance et la productivité des laminaires (Dayton, 1985 ; Johnson et al., 2011). Cependant certaines espèces peuvent stocker les nutriments pendant les périodes de forte concentration pour les remobiliser lors des périodes de faible concentration (Gevaert et al., 2008). Enfin, la plupart des espèces de laminaires requiert un hydrodynamisme important pour leur bon développement. Les turbulences de la masse d'eau sont en effet nécessaires pour rompre la couche limite de diffusion afin de permettre un bon échange des nutriments dissous et l'élimination des déchets métaboliques (Noisette & Hurd, 2018). Cependant, un hydrodynamisme trop important peut entraîner des dommages voire l'arrachage des plants (de Bettignies et al., 2012).

d. Des espèces fondatrices qui soutiennent une grande diversité

Les laminaires peuvent être considérées comme des espèces fondatrices (Jones et al., 1994 ; Bruno & Bertness, 2001) qui modifient profondément leur environnement en fournissant par leur structure tridimensionnelle un substrat et une zone de refuge pour de nombreuses espèces de macrofaune et macroflore, incluant algues, invertébrés, poissons ou mammifères. Les forêts de laminaires sont ainsi des 'hotspots' de biodiversité en milieu côtier. En effet, les différentes strates (canopée, stipe et crampon) forment un grand nombre de microhabitats qui apportent des conditions particulières et soutiennent des communautés diversifiées. Les crampons abritent la plus grande diversité par les nombreux microhabitats produits au sein de sa structure. Les stipes et les épiphytes fixés sur leur surface abritent également une communauté diversifiée et abondante dont la composition varie saisonnièrement suivant la dynamique des algues épiphytes. La canopée supporte une diversité et une abondance plus faible et est composée

d'espèces inféodées à cet habitat (e.g. *Patella pellicida* et *Membranipora manbranacea* sur les frondes de *L. hyperborea*).

Les forêts de laminaires abritent de nombreuses espèces d'intérêt commercial (e.g. ormeaux, langoustes, poissons). Elles jouent un rôle particulièrement important pour les poissons par leur fonction de nourricerie pour des juvéniles et d'alimentation (Steneck et al., 2002). Une partie de la biomasse des laminaires est directement consommée par les invertébrés et poissons herbivores. Cependant, à l'exception de l'importante pression de broutage exercée par des oursins (Filbee-Dexter & Scheibling, 2014) ou par des poissons tropicaux (Vergés et al., 2016), la consommation par les herbivores est généralement faible (Krumhansl & Scheibling, 2012). Ainsi, la majorité de la biomasse produite rentre dans la voie des détritits. Les détritits peuvent être consommés localement (Norderhaug et al., 2003) ou être transportés dans les écosystèmes adjacents (Tallis, 2009) ou plus distants (Vanderklift et Wernberg, 2008). De plus, la matière organique dissoute issue des laminaires peut contribuer significativement au régime alimentaire des dépositivores et filtreurs au sein des forêts à certaines périodes de l'année (Leclerc et al., 2013).

e. Services écosystémiques

Depuis plus de 10 000 ans, les sociétés humaines ont exploité les ressources apportées par les forêts de laminaires (Volman, 1978 ; Balasse et al., 2005). Celles-ci ont également joué un rôle sur la biogéographie des populations humaines, par exemple en facilitant la colonisation et l'installation des communautés d'Amérique du Nord il y a 16 000 ans le long de la côte Pacifique ('kelp highway' ; Erlandson et al., 2007). Les laminaires apportent également un grand nombre de services écosystémiques : sociaux, économiques et écologiques (Smale et al., 2013 ; Vasquez et al., 2014 ; Bennett et al., 2016). Ceux-ci incluent l'exploitation directe de ces écosystèmes comme la récolte et la culture des algues, les pêcheries locales et le tourisme, ainsi qu'un ensemble de services indirects. Les forêts de laminaires contribuent à la séquestration du carbone, la protection côtière par la diminution de l'hydrodynamisme, l'épuration des eaux eutrophisées ou encore sont une grande source de connaissances scientifiques et culturelles. Même s'il est fastidieux de chiffrer la valeur économique de ces services écosystémiques, il a été estimé qu'ils pourraient représenter 500,000 à 1,000,000 \$US par kilomètre de côte et par an, valeur vraisemblablement sous-estimée (Vasquez et al., 2003 ; Bennett et al., 2016 ; Blamey & Bolton, 2017).

f. Des écosystèmes menacés

Les forêts de laminaires subissent les conséquences de l'activité anthropique du XXI^{ème} siècle et la pression exercée sur ces écosystèmes s'est amplifiée ces vingt dernières années (Steneck et al. 2002, Krumhansl et al. 2016, Wernberg et al. 2019). Les impacts sur les forêts de laminaires n'ont pas le même ordre de grandeur suivant la zone géographique et les stress auxquels elles sont soumises (Figure 8 ; Krumhansl et al., 2016 ; Wernberg et al., 2019).

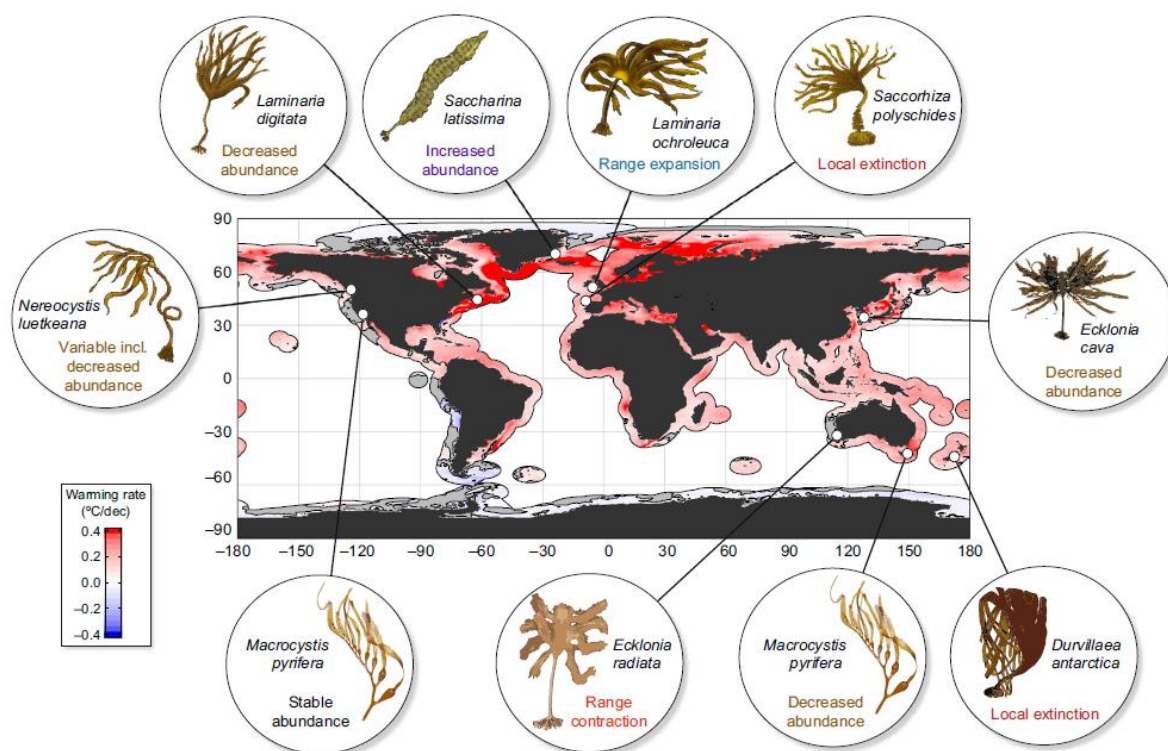


Figure 8 : Réchauffement moyen (par décennie) des eaux côtières aux cours des 10 dernières années et exemples de réponses des populations de laminaires (Smale et al., 2019)

Parmi les pressions exercées, citons le réchauffement climatique, les vagues de chaleurs ('heatwaves'), l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des tempêtes, les changements des réseaux trophiques associés, les pêcheries, l'eutrophication ou encore les pollutions diverses (Wernberg et al., 2019).

Les laminaires se développent dans les eaux froides et tempérées (Steneck et al., 2002). Une augmentation de la température affecte la distribution, la structure, la productivité et la résilience des forêts (Figure 8 ; Dayton et al., 1992 ; Harley et al., 2012 ; Smale et al., 2013). Comme conséquence, une contraction de l'aire de répartition vers les pôles est observable pour

certaines espèces telles que *Laminaria digitata* et *L. hyperborea* (Muller et al., 2009 ; Raybaud et al., 2013). Certaines espèces, plus tolérante, peuvent augmenter leur abondance et aire de répartition, recoupant parfois l'aire de répartition d'espèces indigènes fonctionnellement proches. C'est le cas de *L. ochroleuca* dont l'abondance augmente en Europe et peut, sous certaines conditions environnementales, remplacer les populations de *L. hyperborea* (Smale et al., 2016 ; Franco et al., 2018). Le changement d'abondance relative des deux espèces peut avoir des conséquences importantes sur le fonctionnement des écosystèmes puisqu'elles ne possèdent pas les mêmes caractéristiques de productivité, croissance et formation de microhabitats, bien qu'elles soient morphologiquement proches (Smale et al., 2016 ; Pessarrodona et al., 2018). En Arctique, la perte en surface de glace de mer a induit un changement des communautés ainsi qu'une augmentation de la croissance des laminaires et une expansion de leur aire de répartition vers le Nord (Muller et al., 2009 ; Filbee-Dexter et al., 2019)

Au réchauffement climatique peut se surajouter l'effet des vagues de chaleur ou 'heatwaves'. Celles-ci correspondent à une augmentation brutale et brève de la température. Bien qu'étant un phénomène temporaire, l'effet cumulé du réchauffement et des 'heatwaves' peut mener à un changement brutal de la structure des écosystèmes (Olivier et al., 2018 ; Holbrook et al., 2019). Par exemple, sur la côte ouest de l'Australie, l'effet de ces deux phénomènes a provoqué un changement brutal d'un écosystème dominé par les laminaires à un écosystème dominé par des algues filamenteuses (ou 'turf') et à une tropicalisation des communautés sur plusieurs centaines de kilomètres (Figure 9 ; Wernberg et al., 2016).

Les changements climatiques ont également comme conséquence l'augmentation de la fréquence et de l'amplitude des tempêtes. Le fort hydrodynamisme entraîné par les tempêtes peut accentuer la fréquence et l'importance des arrachages et déchirures des laminaires (Filbee-Dexter & Scheibling, 2012 ; de Bettignies et al., 2013). Les tempêtes peuvent aussi amplifier les dommages causés par les herbivores qui affectent la structure des frondes (Krumhansl & Scheibling, 2011 ; de Bettignies et al., 2013). L'acidification des océans peut également influencer leur croissance et leur recrutement (Leal et al., 2017), menant parfois à un effet positif sur la production (Swanson & Fox, 2007). Cependant les effets de l'acidification cumulés à d'autres changements sont encore difficiles à mesurer.

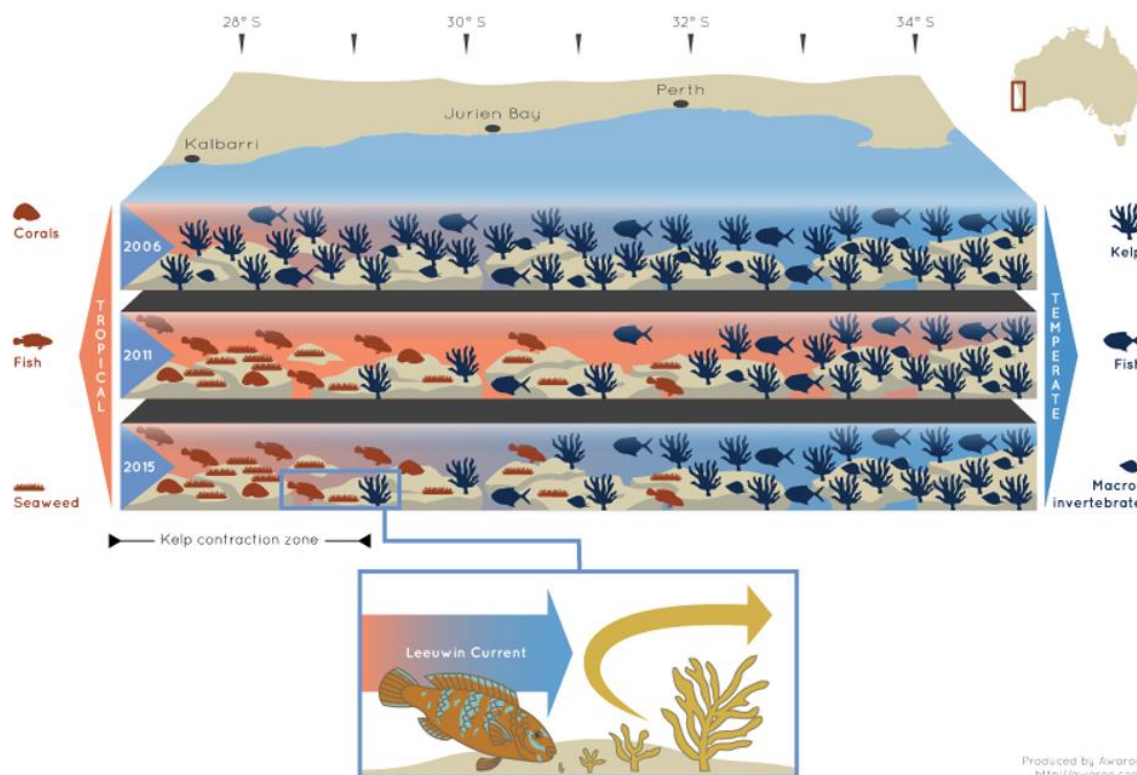


Figure 9 : Exemple de l'effet cumulé du réchauffement climatique et des 'heatwaves' sur les communautés des écosystèmes rocheux subtidaux sur la côte sud-est australienne (crédit infographie Aworoo, Wernberg et al., 2016)

Les activités de pêche peuvent aussi influencer la dynamique et la structure des réseaux trophiques au sein des forêts de laminaires. Dans le monde, l'activité de récolte des laminaires a connu une augmentation ces dernières décennies. L'impact de celle-ci est dépendant des méthodes de prélèvement ainsi que de son intensité. Dans certaines régions, la récolte peut mener à une diminution des populations (Vásquez, 2009), mais les mesures de régulation de l'activité (quotas, période de jachère) diminuent son impact (Laurans, communication personnelle). La pêche des prédateurs supérieurs a quant à elle un impact important et facilement observable sur la dynamique des forêts de laminaires. La diminution de l'abondance de prédateurs d'herbivores peut mener à des cascades trophiques affectant parfois durablement les populations de laminaires. Par exemple, la diminution en abondance de certains prédateurs des oursins dans plusieurs régions (e.g. langouste des roches en Tasmanie) a entraîné une augmentation de l'abondance des populations d'oursins et de leurs pressions de broutage. Cette cascade trophique a pu mener dans certains cas à une disparition des populations de laminaires et à une mise à nu du substrat aussi appelé 'barren grounds' (Figure 10 ; Ling et al., 2015).

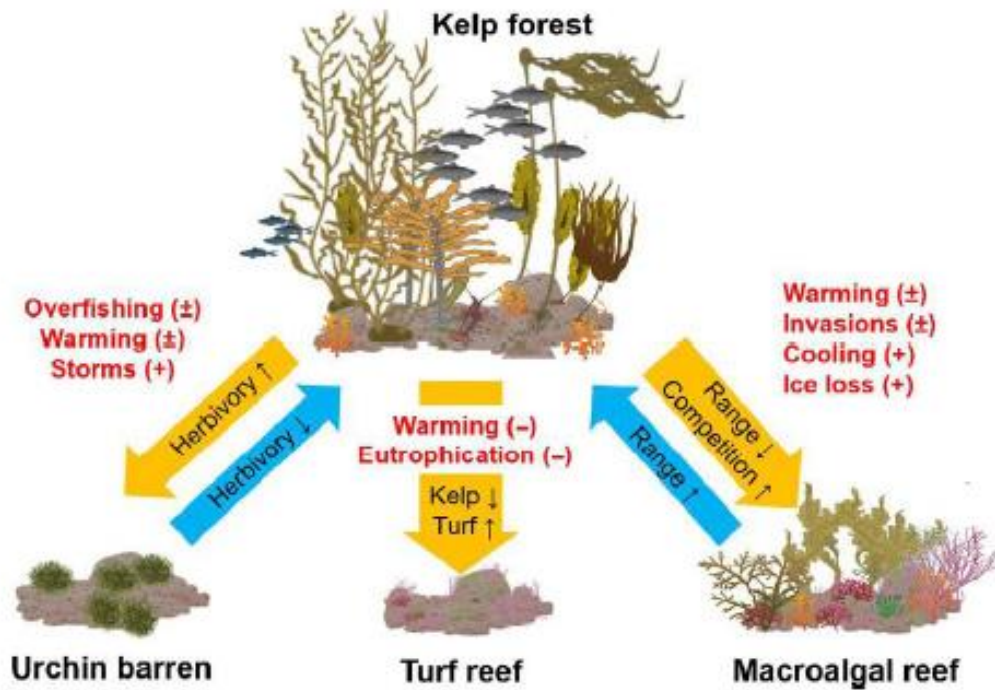


Figure 10 : Remplacement des forêts de laminaires par trois écosystèmes alternatifs : 'urchin barrens', récifs de 'turf', récifs dominés par d'autres macroalgues. En rouge sont représentées les activités anthropiques ou les conséquences des changements climatiques. Les (+) représentent les drivers menant à un déclin des laminaires et les (-) représentent les drivers menant à une augmentation des laminaires. Les flèches renseignent sur les mécanismes qui mènent à une perte ou un gain de laminaires (Wernberg et al., 2019).

I.4. Les forêts à *Laminaria hyperborea*

a. Présentation de *Laminaria hyperborea*

Laminaria hyperborea est une espèce de la famille des Laminariaceae distribuée sur les côtes Atlantique nord-est depuis le Portugal jusqu'au nord de la Norvège et aux côtes islandaises (Figure 11). Elle domine les écosystèmes rocheux depuis la frange infralittorale jusqu'à une trentaine de mètre suivant l'intensité lumineuse (Kain & Jones, 1971).

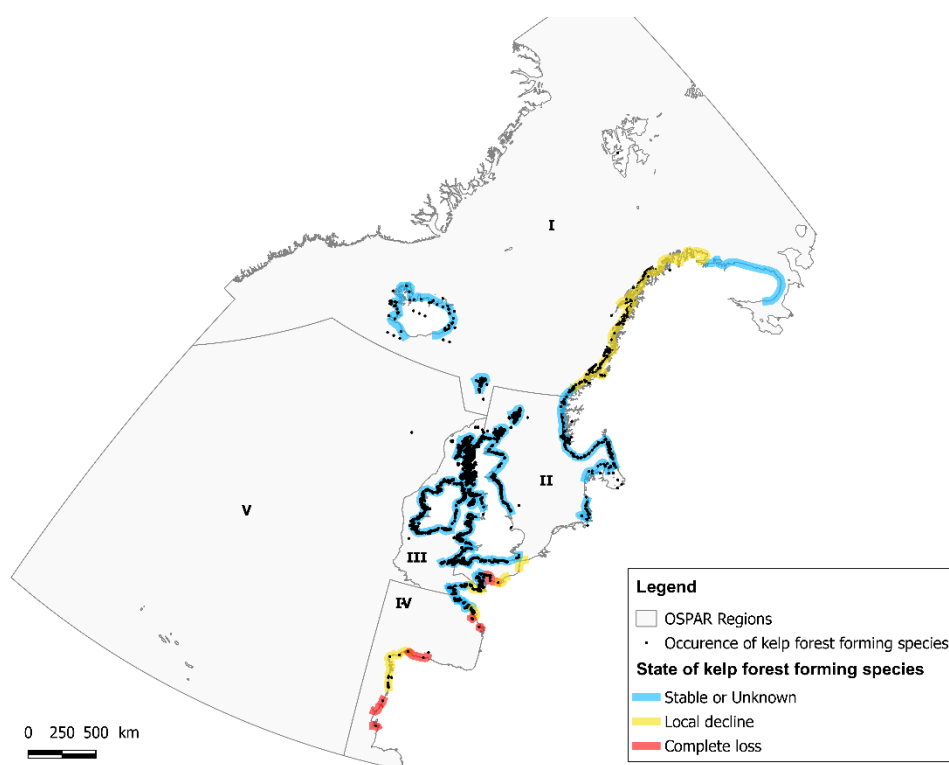


Figure 11 : Carte de distribution de *L. hyperborea*. Les données d'occurrence géoréférencées (points noirs) proviennent des programmes Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2019) et Ocean Biogeographic Information System (OBIS, 2019) (source : rapport de la convention OSPAR 2020)

L'espérance de vie de *L. hyperborea* varie selon les conditions environnementales et la latitude entre 10 et 18 ans (Kain & Jones, 1963 ; Sjötn et al., 1993 ; Rinde & Sjötn, 2005). La croissance des individus adultes a lieu principalement en hiver et au printemps et s'arrête en juillet (Lüning, 1979). Elle est marquée par l'apparition d'une nouvelle fronde au niveau de la zone méristématique au début du printemps. Une fois la croissance bien initiée, entre avril et mai, la fronde de l'année précédente se décroche (Figure 12 ; Lüning et al., 1973). Le stipe rugueux croît en épaisseur et il est possible de dater un individu en dénombrant les stries de

croissance. Le crampon se complexifie par la production annuelle de nouveaux haptères. La première reproduction varie entre 15 mois et 5 ans. Les tissus reproducteurs sont observables, entre septembre et avril, sur la surface des frondes par des plaques brunâtres contenant les spores (Bartsch et al., 2008).

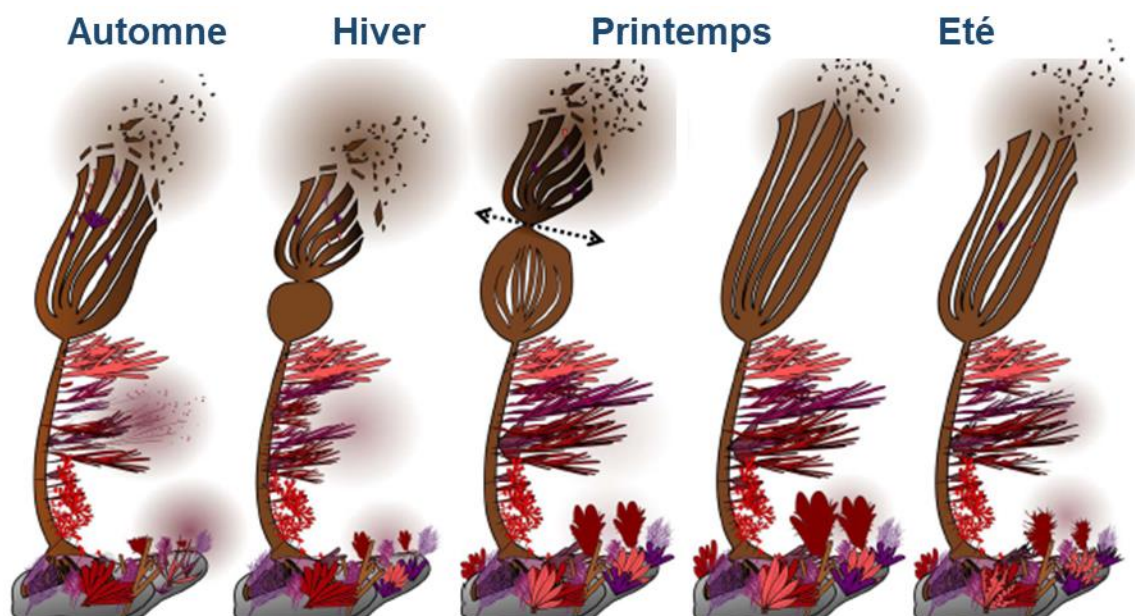


Figure 12 : Dynamique annuelle de croissance de la fronde. La vieille fronde est libérée dans l'environnement au cours du printemps une fois que la nouvelle fronde est bien développée (Leclerc, 2013)

b. Biodiversité et réseaux trophiques

Laminaria hyperborea forme des forêts de laminaires denses pouvant atteindre 4 m de hauteur. Par son importante structure tri-dimensionnelle, les forêts modifient les conditions environnementales locales et font également de *L. hyperborea* une espèce fondatrice. Un nombre important d'espèces de mégafaune mobile transite ou habitent les forêts de laminaires, telles certaines commercialement exploitées (lieux jaunes, labres, langoustes) ou à forte valeur patrimoniale (phoques gris). A l'échelle individuelle, de nombreux organismes colonisent le stipe rugueux et les crampons, ainsi que la fronde dans une moindre mesure. Le stipe d'un individu adulte est utilisé comme support pour un grand nombre d'épiphytes (plus de 100 espèces de macroalgues ; Castic-Fey et al., 1993 ; Leclerc et al., 2016) constituant un habitat secondaire pour de nombreuses espèces de macrofaune. Le long des côtes norvégiennes, Christie et al. (2003) ont dénombré sur le stipe d'un individu âgé plus de 80 000 individus de macrofaune mobile appartenant à 42 espèces (pour un total de 199 espèces sur l'ensemble des

stipes étudiés). Sur le crampon, il a été dénombré jusqu'à 10 000 individus correspondant à 389 espèces de macrofaune et méiofaune (Moore, 1973 ; Christie et al., 2003). Régionalement, Leclerc et al. (2016) ont identifié, au sein de deux stations de la côte bretonne, plus de 110 espèces de macroalgues et 462 espèces de macrofaune au sein des forêts à *L. hyperborea*.

Seul un nombre restreint d'espèces s'alimente directement sur les tissus frais de *L. hyperborea*. C'est le cas de *Patella pellucida* qui broute directement les tissus des frondes et dont les marques causées par la radula sont facilement observables (Fredriksen, 2003 ; Leclerc et al., 2015). Les détritits de laminaires issus de l'érosion des frondes, l'arrachage lié à l'hydrodynamisme et la perte de la vieille fronde contribuent significativement à la POM et à la DOM de la masse d'eau environnante et constituent une source importante pour la macrofaune suspensivore lors des périodes de faible abondance en plancton, en hiver (Norderhaug et al., 2003 ; Leclerc et al., 2013a et b). Les épiphytes associés au stipe contribuent également significativement à la DOM à la fin de l'automne (Leclerc et al., 2013b.) Les gros fragments de laminaires, une fois exportés en dehors de la forêt, peuvent transiter dans différents écosystèmes et s'accumuler sur différents habitats. Ces accumulations de laminaires peuvent dépasser 1 m d'épaisseur et modifier la structure et la dynamique des communautés (Tzvetlin et al., 1997).

c. Production et exportation

La production primaire de *L. hyperborea* est importante et peut être supérieure à 1000 gC.m⁻².an⁻¹, comparativement à la production du phytoplancton en milieu côtier qui est généralement comprise entre 100 et 300 gC.m⁻².an⁻¹. En Angleterre, Smale et al. (2013) ont estimé que cette production peut représenter jusqu'à 45 % de la production primaire des eaux côtières. Etant généralement peu consommée par les herbivores, la grande majorité de la biomasse produite (~ 80 %) est exportée comme détritits. L'exportation de cette grande quantité de détritits est caractérisée par une dynamique complexe et son accumulation dans différents environnements est dépendante de plusieurs facteurs : hydrodynamisme, bathymétrie, nature du substrat et taille des fragments (Smale et al., 2013 ; Filbee-Dexter et al., 2018 ; Wernberg & Filbee-Dexter, 2018). Sur les côtes bretonnes, de fortes accumulations sont facilement visibles sur l'estran et ces dépôts sont utilisés depuis des siècles pour amender les champs des agriculteurs. En milieu subtidal, les accumulations sont plus rarement observées. Cependant, un certain nombre de pêcheurs et de plongeurs font régulièrement état de la présence temporaire

de denses accumulations. Ces zones, généralement connues par les pêcheurs locaux, ne sont pas cartographiées mais largement évitées.

d. Le genre *Laminaria* : une ressource localement exploitée

En Bretagne, l'utilisation des algues remonte au XII^{ème} siècle (Chapman, 1970). L'activité s'est d'abord concentrée sur l'utilisation des algues en épaves encore appelé laisses de mer ou goémons épaves. Elles étaient ramassées sur les plages, séchées sur les talus bordant le littoral et utilisées comme engrais pour amender les champs. Le goémon épave et de rive a ensuite été utilisé pour en extraire la soude qui servait à l'industrie du verre au cours du XVII^{ème} siècle. Pour extraire ce composé, les algues étaient brûlées dans des fours à goémon (tranchées bordées de granit, Figure 13) disposés le long des côtes bretonnes et dont les vestiges sont encore visibles aujourd'hui. Au XIX^{ème} siècle, l'intérêt pour les laminaires, particulièrement riches en iode, a démarré et les premiers goémoniers professionnels sont apparus. La récolte de *Laminaria digitata*, souvent dangereuse, se faisait par petites embarcations en récoltant les algues à l'aide d'une perche terminée par une faucille (Figure 13, Chapman, 1970 ; Arzel, 1998).



Figure 13 : Récolte manuelle du goémon sur l'île de Molène en 1953 (crédit photo : Revue Semaine du Monde, molene.fr. Four à soude utilisé pour le brûlage du goémon, Balanec (crédit photo : Vincent Squiban, molene.fr).

Au cours du XX^{ème} siècle et plus particulièrement après 1950, l'industrie s'est intéressée aux alginates contenus dans les algues. Ce changement de marché a été accompagné par une

modification de la flottille des goémoniers et une motorisation des navires. La récolte n'était plus manuelle mais se faisait à l'aide d'un bras hydraulique appelé « scoubidou » (Figure 14). Cette technique a permis une augmentation du rendement et de la sécurité et est encore utilisée de nos jours.

A la fin du XXème siècle, la profession a diversifié son activité avec le début de la récolte de *L. hyperborea* en s'inspirant des méthodes de la flotte norvégienne. L'outil utilisé, appelé « peigne norvégien », se compose d'une structure métallique armée de longues dents. Le peigne est trainé dans le fond sur une certaine distance et les stipes de laminaires sont arrachés avant d'être remontés à bord (Figure 14, Arzel, 1998). A ce jour, la flottille française est constituée de 35 navires et récolte environ 20 à 25 000 tonnes de *L. hyperborea* chaque année (Laurans, communication personnelle). L'activité française se concentre quasi-exclusivement en mer d'Iroise, dans le Pays des Abers et le Pays Pagan et dans le secteur Île de Batz-Baie de Morlaix. Les composés des laminaires sont maintenant utilisés dans différents secteurs : agriculture, nutrition et cosmétique (Mesnildrey et al., 2012).



Figure 14 : Outils de récolte des laminaires de la flottille Française. (a) le 'scoubidou' pour la récolte de *L. digitata* (crédit photo : Fabien Boileau / Agence française pour la biodiversité), (b) le 'peigne norvégien' pour la récolte de *L. hyperborea* (crédit photo : CRPM Bretagne)

1.5. Dégradation des laminaires

Une fois exportés, les détritiques de laminaires vont se dégrader lentement. Les tissus sont rapidement colonisés par des microorganismes qui vont utiliser le carbone et l'azote des tissus en cours de dégradation et des exsudats excrétés par les fragments (Sosik & Simenstad, 2013). Certaines études ont montré que l'activité des bactéries diminue le ratio C:N et ainsi augmente la qualité nutritive des tissus pour les consommateurs (Duggins & Eckman, 1997 ; Norderhaug et al., 2003). Cependant cet enrichissement en azote de la surface des frondes n'est pas observé dans toutes les études. En effet, une expérimentation récente de Sosik & Simenstad (2013) n'a pas observé de changement significatif de ce ratio C:N.

La vitesse de dégradation des algues est très dépendante du microbiote associé et de l'intensité de son activité de dégradation (Tenore & Hanson, 1980). De plus, une expérimentation a montré que la présence de macrofaune consommatrice de biofilm pouvait ralentir la dégradation en inhibant l'activité des microorganismes (Bedford & Moore, 1984). La concentration en métabolites secondaires dans les tissus, tels que les phlorotannins, abondants chez les laminaires (Iken et al., 2009), peut affecter la consommation des herbivores. Cependant, au cours de la dégradation, les phlorotannins des laminaires semblent être rapidement détériorés (Norderhaug et al., 2003) augmentant ainsi la palatabilité des tissus.

De nombreux paramètres environnementaux peuvent influencer la dynamique de dégradation des laminaires tels que l'hydrodynamisme, la lumière, la température, la sédimentation, la profondeur. Ainsi, la zone d'exportation des fragments et la saison d'arrachage sont des éléments déterminant pour la cinétique des accumulations de laminaires. La dynamique de dégradation des fragments de laminaires va influencer les écosystèmes receveurs et jouer un rôle central dans la dynamique des communautés qui colonisent les accumulations, le recyclage des nutriments (Simões et al., 2011) et le taux de stockage de la matière organique dans les écosystèmes sous-jacents (Abdullah et al., 2017).

Au vu de la productivité des laminaires et de la quantité de matière exportée dans les milieux côtiers adjacents, il apparaît essentiel d'étudier à la fois la dynamique d'export, d'accumulation et de dégradation, ainsi que le fonctionnement de la communauté colonisant les accumulations.

I.6. Problématiques et objectifs de l'étude

Ce travail de thèse, s'est intéressé à l'exportation de matière organique sous forme de larges fragments depuis les forêts de laminaire à *Laminaria hyperborea* jusqu'aux milieux côtiers adjacents. Des accumulations de fragments de laminaires sont observées en quantité sur les hauts d'estran ainsi qu'au large, en milieu subtidal au niveau de zones de rétention (petits gyres, dépressions rocheuses ou fonds sableux). Bien que ces zones d'accumulations subtidales aient été rapportées oralement par certains plongeurs et par de nombreux pêcheurs locaux, nous possédons peu d'informations sur la dynamique de ces amas de fragments et sur leur temps de résidence dans les systèmes receveurs.

Ces fragments de laminaires proviennent de l'érosion des frondes, de la mortalité naturelle des individus, de la perte de la fronde de l'année précédente ou encore de l'arrachage pendant les périodes de tempêtes. Au sein des forêts de laminaires, seul un faible nombre d'organismes sont capables de s'alimenter directement sur les tissus frais (Leclerc et al., 2015). En effet, seuls l'helcion pellucide (*Patella pellucida*) et l'oursin globuleux (*Equinus esculentus*) semblent directement brouter les thalles fixés de *L. hyperborea* (Christie et al., 2003). Une fois décrochés et exportés, les bactéries présentes à la surface des frondes décomposent les tissus et peuvent dégrader les composés phénoliques, rendant ces détritiques plus consommables pour une plus grande diversité d'organismes. Cependant, peu d'études ont été menées pour comprendre la dynamique de ces environnements transitoires et la macrofaune colonisant et habitant ces accumulations.

L'objectif principal de cette thèse est donc d'étudier les accumulations issues de l'exportation des laminaires en Bretagne afin de mieux comprendre :

(1) leur dynamique de dégradation,

(2) la biocénose &

(3) le réseau trophique associés (Figure 15).

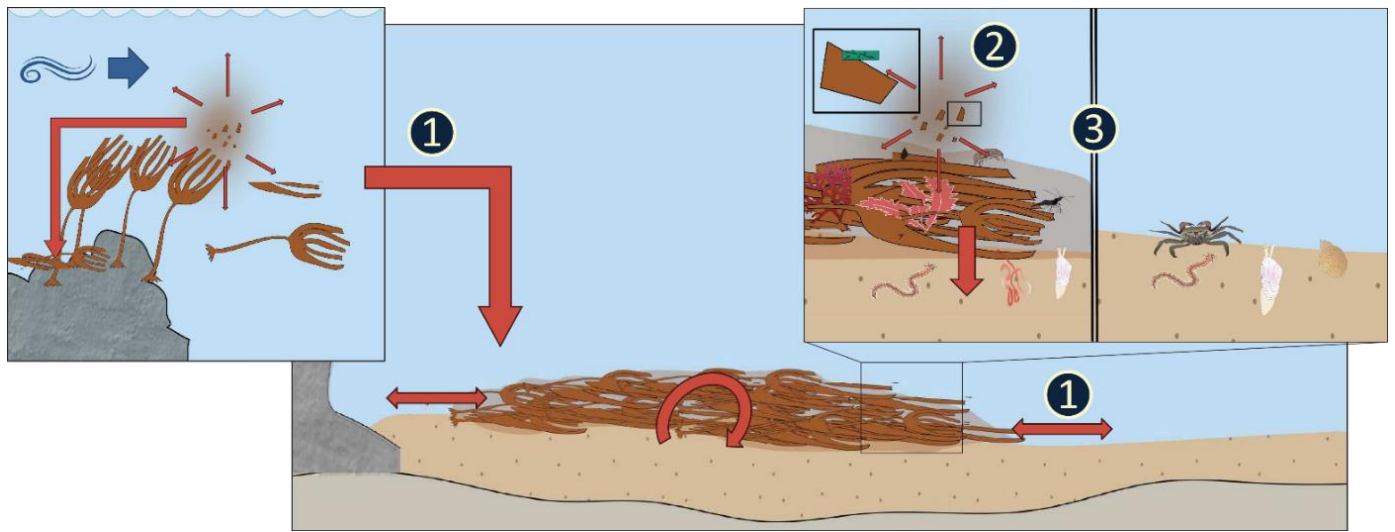


Figure 15 : Représentation schématique de l'export de fragments et de l'accumulation de ceux-ci au-dessus d'un système benthique sableux subtidal. Le schéma représente l'ensemble des objectifs de la thèse avec (1), l'étude de la dynamique des accumulations, (2) la cinétique de dégradation et les processus de dégradation et (3) la communauté de macrofaune associée, leur succession et l'évolution du réseau trophique. (crédit schéma : F. de Bettignies)

1.7 Présentation de l'organisation du manuscrit

Dans le cadre de ce travail de thèse, je me suis intéressé à la dynamique des accumulations de laminaires dans le secteur Ile de Batz-Baie de Morlaix. La thèse a nécessité l'utilisation de nombreuses méthodes et outils. Tout d'abord pour comprendre la dynamique générale, un ensemble de prospections et suivis en plongée ont été réalisés. Les accumulations ont également été étudiées en milieu intertidal par un suivi photographique régulier. Afin de comprendre plus précisément les mécanismes et la cinétique de dégradation ainsi que les communautés de macrofaune et le réseau trophique associé, un ensemble d'expérimentations *in-situ* ont été menées. Pour comprendre le maintien de certains processus au cours de la dégradation, une expérimentation en aquarium a également été menée.

Le travail effectué pendant ces trois années a été rédigé sous la forme de 4 articles scientifiques visant à être publiés dans des revues internationales. Le premier article est en cours de révision dans la revue *Journal of Phycology*. Le second est prêt à soumission pour une édition spéciale de la revue *Marine Ecology Progress Series*, suite au congrès '12th International Temperate Reefs Symposium', prévue pour début 2020. Le troisième et le quatrième article sont en cours de finalisation et prêt à soumission pour respectivement les revues *Journal of Functional Ecology* et *Marine Environmental Research*.

Le manuscrit s'articule autour de 6 chapitres incluant la présente introduction générale. Le chapitre 2 décrit les caractéristiques de la zone d'étude ainsi que les différentes expérimentations, méthodes et outils employés durant la thèse. Les chapitres 3, 4 et 5 présentent en détails les résultats obtenus au sein des différentes expériences et suivis. Enfin, le chapitre 6 présente une synthèse des résultats obtenus ainsi qu'une discussion générale et des recommandations et perspectives au vue de prochaines études.

Le chapitre 3 a pour objectif de décrire la dynamique des accumulations dans le secteur Ile de Batz-Baie de Morlaix, en milieu subtidal et intertidal. Cette partie résulte d'un ensemble de prospections et suivis réguliers effectués tout au long de la thèse.

Le chapitre 4 est axé sur la caractérisation de la dynamique de dégradation des fragments de laminaires au seins d'accumulations subtidales. La première partie consiste en l'étude de la cinétique générale de dégradation ainsi que de la description et l'évolution des différents processus au cours de la dégradation. Cette étude a été menée par un ensemble d'expériences *in-situ*. La seconde partie a pour objectif d'étudier plus précisément le maintien de la fonction

de production et reproduction au cours de la dégradation par une expérience menée pendant 3 mois en aquarium.

Le chapitre 5 s'intéresse à la description de la communauté et du réseau trophique associé. La première partie décrit la succession de la communauté et l'évolution du réseau trophique associé pendant une expérimentation *in-situ* de 6 mois. La seconde partie a pour objectif de préciser l'utilisation des laminaires comme ressource trophique. Cette expérimentation correspond à l'utilisation de l'enrichissement artificiel en ^{13}C et ^{15}N des fragments de laminaire et au déploiement *in-situ* des fragments pour suivre au cours du temps (4 mois) l'enrichissement dans la communauté associée.

CHAPITRE II: SITES D'ETUDES & MATERIEL ET METHODES



II.1. Présentation du secteur : Baie de Morlaix–Ile de Batz

a. Aires d'études

La zone d'étude Ile de Batz - Baie de Morlaix s'étend sur une surface de 266 km² et présente une mosaïque de fonds rocheux et meubles. La majorité de la zone d'étude fait partie d'un site du réseau Natura 2000 (code site : FR5300015-Baie de Morlaix, INPN) remarquable par sa diversité d'habitats et d'espèces remarquables. On y distingue trois grands ensembles : (i) le secteur Roscoff - Ile de Batz constitué d'un vaste platier rocheux couvert par de denses forêts de laminaires, (ii) l'intérieur de la Baie de Morlaix influencé par la présence de deux rivières (la Penzé à l'ouest et la rivière de Morlaix à l'est), milieu plus abrité composé d'un ensemble d'îles et îlots et récifs rocheux entourés par de vastes milieux meubles, (iii) le plateau de la Méloine qui correspond à un plateau rocheux particulièrement riche en biodiversité (CARTHAM, 2012). L'intérieur de la baie est caractérisé par une profondeur moyenne de 10-15 m, entrecoupé de chenaux pouvant atteindre 30 m de profondeur. Les profondeurs maximales de la zone se retrouvent entre l'île de Batz et le plateau de la Méloine avec des fonds meubles retrouvés entre 50 et 60 m de profondeur (Dauvin, 1984 ; Figure 16).

b. Paramètres physiques

La Baie de Morlaix est soumise à un climat tempéré caractérisé par des fluctuations faibles de la température de l'eau. En hiver, elle peut descendre à 6-8°C et en été atteindre 19°C (DOCOB Baie de Morlaix, NATURA 2000). Vu sa géographie, la baie est semi-abritée des vents d'ouest et d'est. Les vents dominants sont de secteur ouest/nord-ouest et est/nord-est. Les plus fortes rafales (~ 100 km/h) ont lieu pendant les tempêtes de début d'hiver (novembre/décembre) et de printemps (avril/mai). Ces rafales de vents peuvent soulever un important clapot et modifier les courants de la baie (Dauvin, 1984). Bien que peu exposée, la baie est aussi soumise à la houle océanique de secteur ouest/nord-ouest qui peut amplifier l'effet du vent et ainsi l'hydrodynamisme. Les sites externes de la baie, le nord et l'ouest de l'île de Batz ainsi que le plateau de la Méloine, sont soumis à des courants plus importants et sont plus exposés à la houle. Le marnage de la baie atteint 8 mètres pour les marées de moyennes vives eaux (coefficient 95). Les deux rivières de fond de baie génèrent une turbidité plus élevée et la présence de sédiments plus fins en fond de baie (Dauvin, 1984 ; Figure 17).

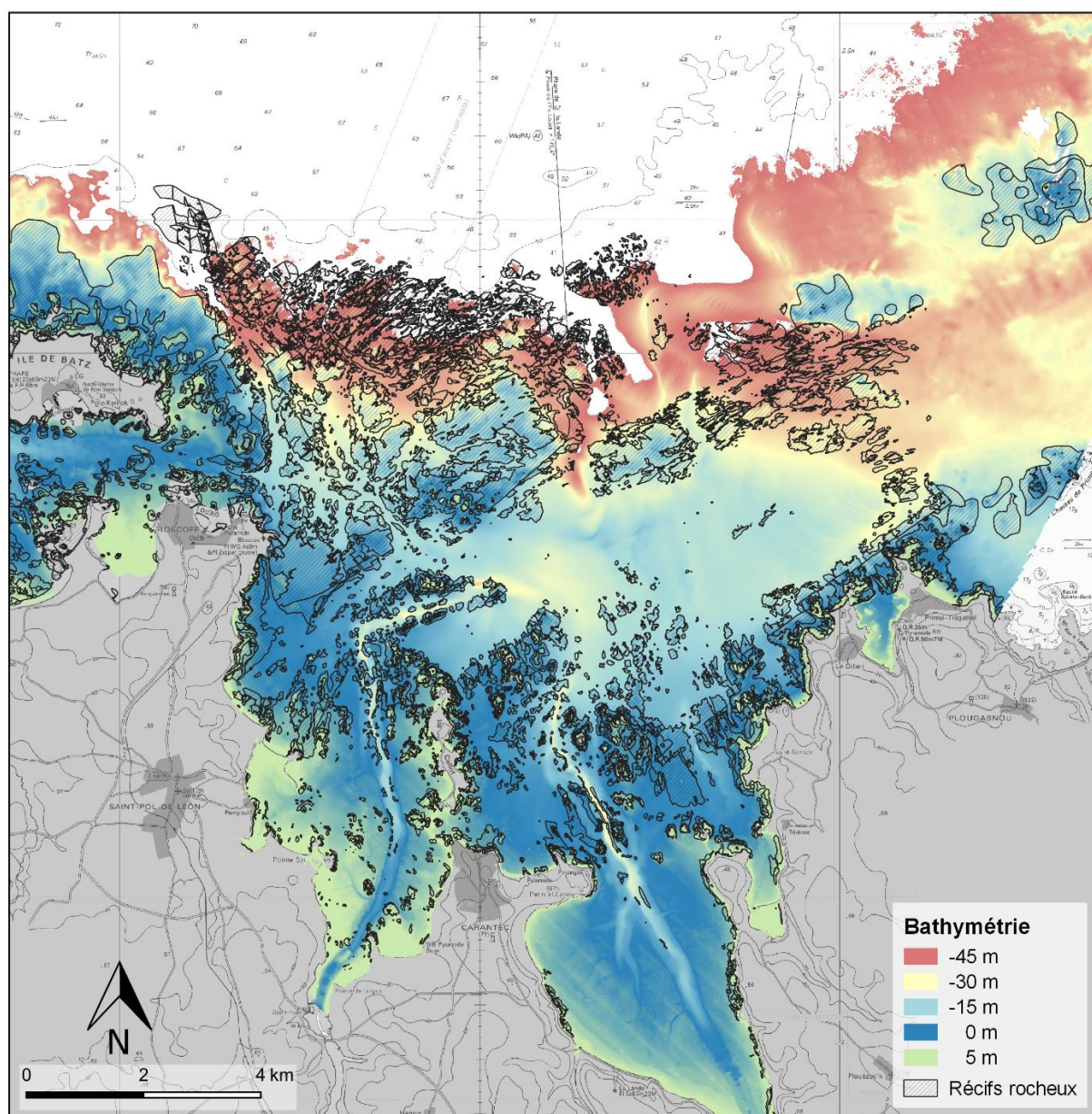


Figure 16 : Bathymétrie du secteur Ile de Batz - Baie de Morlaix. Réalisée à partir du modèle numérique de terrain, Litto3D (réalisation : F. de Bettignies ; source des données : A. Ehrhold Ifremer; plateforme sextant)

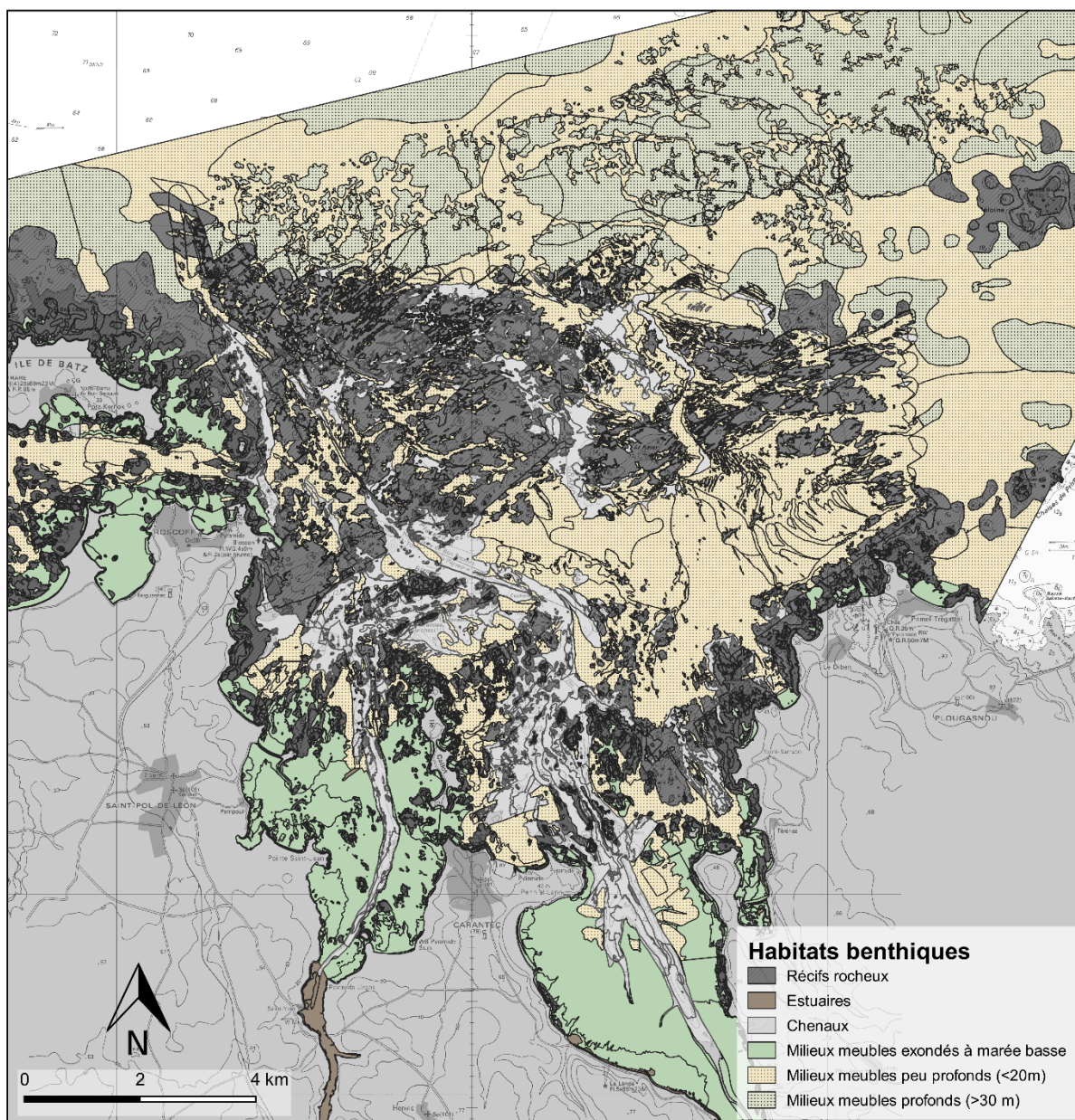


Figure 17 : Cartographie des milieux rocheux et meubles du secteur Ile de Batz-Baie de Morlaix. Réalisée à partir d'une extrapolation des données des habitats de la typologie Eur27 (réalisation : F. de Bettignies ; source des données : Ifremer, plateforme SEXTANT)

c. Importance des forêts de laminaires dans le secteur

Les milieux rocheux, nécessaires à l'installation de forêts de laminaires, représentent 41% de la surface marine (intertidale et subtidale) du secteur Ile de Batz - Baie de Morlaix. Les récifs rocheux subtidaux représentent quant à eux plus de 36% de ce secteur (Figure 17). *Laminaria hyperborea* est l'espèce dominante des forêts en milieu subtidal. Les espèces *Saccorhiza polyschides* et *Laminaria ochroleuca* sont également présentes dans une moindre mesure. S.

polyschides, espèce opportuniste, colonise les récifs rocheux lorsque *L. hyperborea* est récoltée par les goémoniers ou subit d'autres dommages. *L. ochroleuca* domine les forêts dans les parties plus abritées en fond de baie (Lévêque, comm. pers). Gorman et al. (2013) ont réalisé une étude d'estimation de la distribution et de la biomasse des espèces *L. hyperborea* et *L. digitata* dans le secteur Ile de Batz - Baie de Morlaix. D'après les résultats des modèles, le stock de biomasse en été de *L. hyperborea* est estimé à environ 125 000 tonnes (Figure 18).

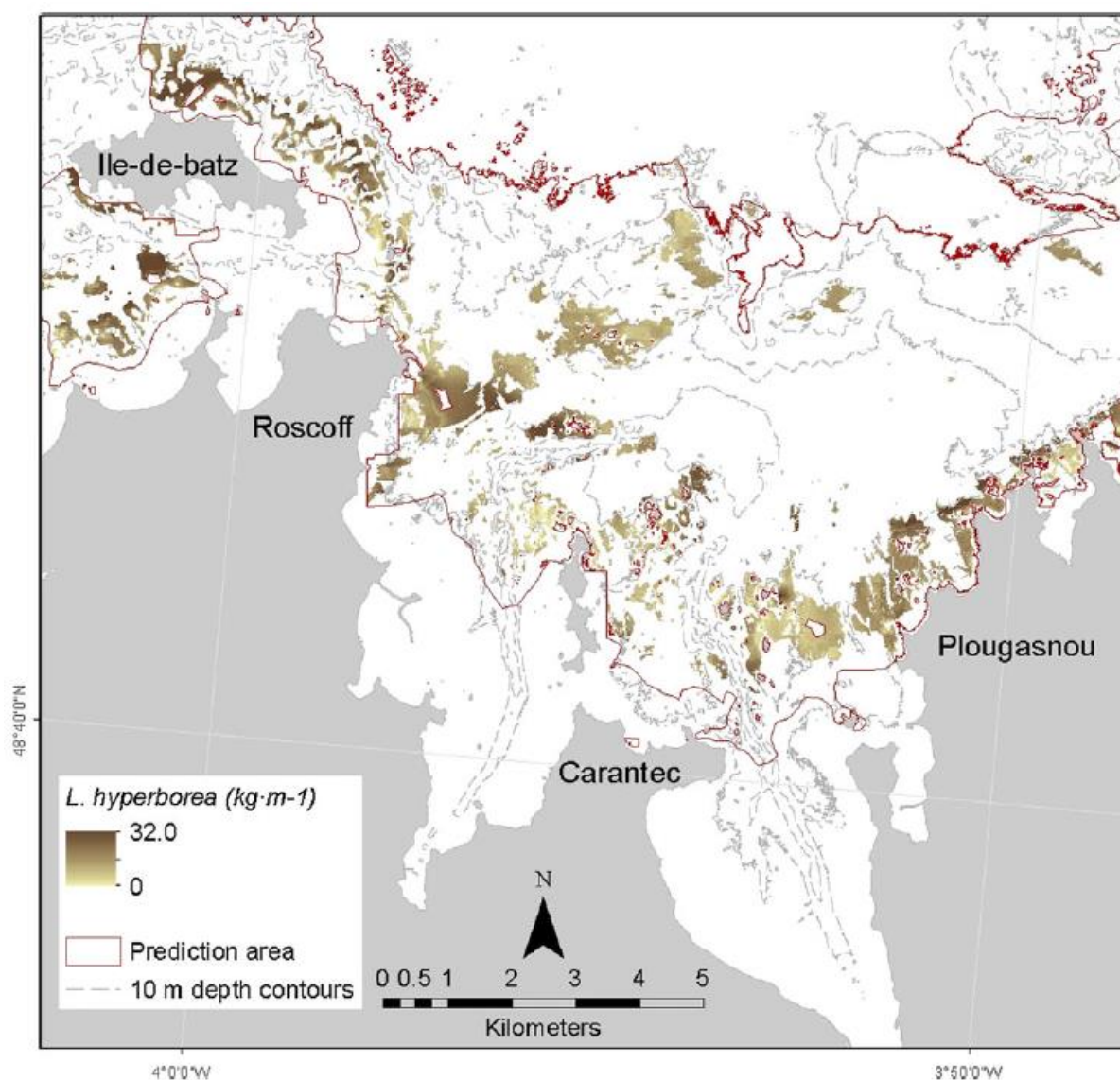


Figure 18 : Carte d'estimation de la répartition de la biomasse de *L. hyperborea* le long des côtes de la zone d'étude (Gorman et al., 2013)

II.2. Prospections & suivis dans les zones subtidale et intertidale

Préalablement aux expérimentations *in situ*, un ensemble d'investigations a été réalisé pour comprendre la dynamique d'exportation et d'accumulation des détritiques de laminaires. Cette phase essentielle à la compréhension du processus s'est opérée en milieu intertidal par un suivi régulier des laisses de mer sur un trait de côte proche de Roscoff. Des suivis ont également été réalisés en plongée pour comprendre la dynamique des accumulations subtidales. Dans un premier temps, un ensemble de prospections a été réalisé sur des fonds sableux, se basant sur les particularités de courant (petits gyres) ou de bathymétrie (cuvettes, dépressions, zones abritées par une 'couronne' de récifs rocheux, ...), susceptibles de favoriser la rétention de détritiques. Un site d'accumulations importantes (100 m de diamètre, 50 cm d'épaisseur) a été sélectionné pour réaliser des suivis réguliers en plongée.

a. Suivi intertidal par photographies sur points fixes

Un suivi a été effectué, toutes les deux semaines puis tous les mois, afin de décrire la dynamique de dépôt des laisses de mer de laminaires sur les estrans sableux. Onze sites ont été sélectionnés entre la plage du Dossen (Santec) et la plage de Traon Erc'h (Bloscon, Roscoff), après plusieurs prospections le long du trait de côte. Ils présentent régulièrement des dépôts de laisses de mer pouvant atteindre 50 cm d'épaisseur et possèdent des expositions à la houle et au vent différentes (Figure 19).

À chacun des sites, un point de vue couvrant l'ensemble de la zone de dépôt a été sélectionné et les coordonnées enregistrées par GPS. À chacune des dates de suivi, une série de trois photos a été réalisée du point d'observation, ceci toujours à marée basse. Les trois photos représentent les haut, milieu et bas de plage (Figure 20). Les photos ont ensuite été compilées pour avoir une photographie panoramique par site et par date. Parallèlement, une détermination visuelle rapide des taxons d'algues présents a été effectuée : laminaires, autres phaeophycées, rhodophytes, chlorophycées. La proportion relative de chacune des catégories a été estimée sur le terrain afin d'obtenir une information semi quantitative de la composition des laisses de mer. Les résultats de ce suivi sont présentés dans la partie 1 du chapitre III.

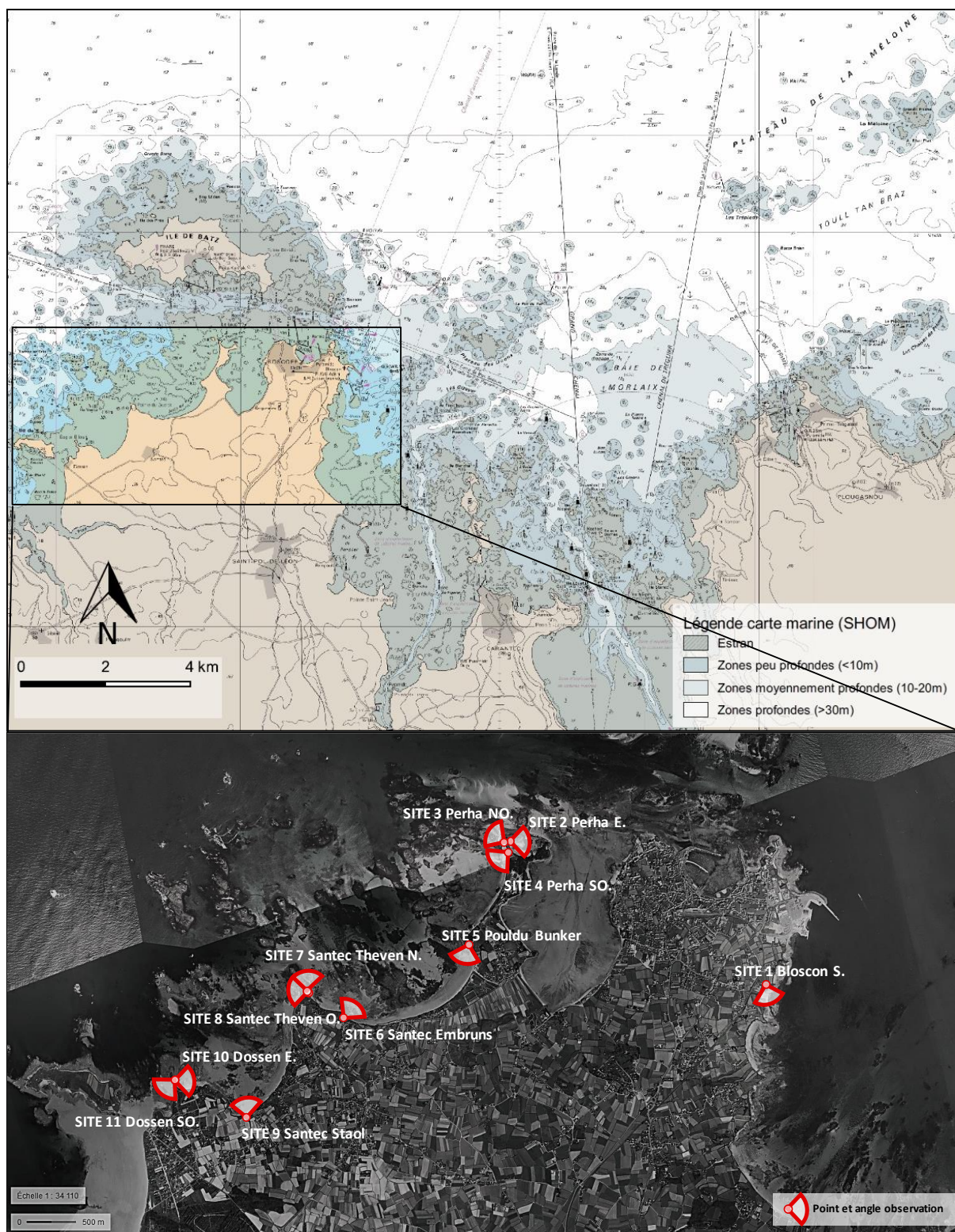


Figure 19 : Cartographie de la zone d'étude et photographie aérienne de l'ensemble des sites, présentant le secteur des points d'observation. Réalisée à partir des cartes marines du SHOM et des photographies aériennes ortho-littorales (réalisation : F. de Bettignies ; source des données : SHOM, Geoportail).



Figure 20 : Photographies de différents points de vue sur différents sites du suivi intertidal. a) correspond au site 1 Blocon-sud, b) au site 2 Perha-est et c) le site 9 Santec-Staol. d) montre un dépôt de laisses de mer important au niveau du site 9 Santec-Staol : dominance de *L. hyperborea* dans une accumulation à la suite d'une semaine de tempête (crédit photo : F. de Bettignies).

b. Prospection de zones subtidales d'accumulation de fragments de laminaires

Un ensemble de prospections en plongée a été effectué en début de thèse afin de mieux comprendre la dynamique des dépôts et de sélectionner une zone propice à la mise en place d'un suivi régulier d'accumulations. Les sites de prospection ont été choisis à partir des observations du Service Mer et Plongée de la Station Biologique de Roscoff ainsi qu'à partir des informations des pêcheurs locaux. Les sites sont également sélectionnés en fonction de

propriétés de bathymétrie et de courantologie favorables à la rétention des débris de laminaires et en fonction de l'accessibilité en plongée. Les sites de prospections sont répertoriés sur la figure 21. Les prospections correspondent chacune à une plongée par site effectuée par 2 plongeurs qui réalisent plusieurs transects afin de couvrir une surface maximale. Plusieurs sites ont présenté des accumulations plus ou moins denses. Parmi ceux-ci, le site de Kivilc'hi, entre l'île de Batz et Santec, qui a été sélectionné pour effectuer un suivi régulier.

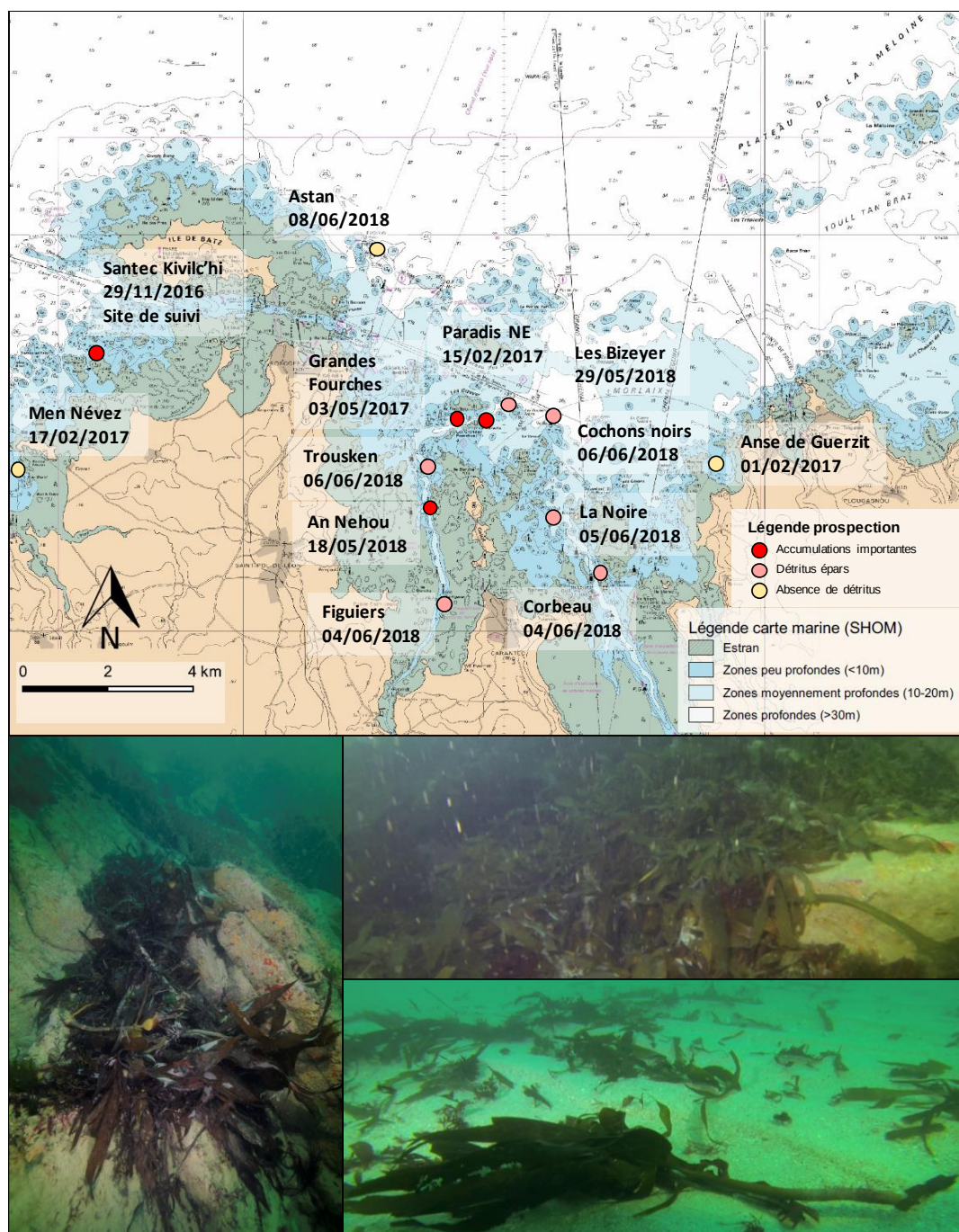


Figure 21: Cartographie des sites de prospection et photographies d'accumulations ou de débris éparés prises lors de ces plongées (réalisation : F. de Bettignies ; source des données : SHOM, crédit photos Y. Fontana)

c. Suivi subtidal par transects fixes

Le site de Kivilc'hi (48°43,469'N ; 004°02,931'W) correspond à une zone sableuse d'environ 15 m de profondeur entourée par un cirque de blocs rocheux. Le haut du récif est à 8 m de profondeur et présente sur l'ensemble de sa surface une forêt dense de *L. hyperborea*. Lors d'une première prospection menée le 29/11/2016, d'importants dépôts ont été observés sur plus de 100 m², présentant une épaisseur atteignant 50 cm par endroits (Figure 22).

A partir d'un point précis (relevé par GPS), le transect est réalisé par deux plongeurs sur une distance de 180 m au cap 150° à faible allure. L'ensemble du transect est filmé pour analyse ultérieure. Le long du transect, un ensemble de prélèvement de détritus est réalisé dans des filets à fines mailles (1 mm), afin d'être analysé au laboratoire. Le transect se termine à la base du tombant rocheux. Une prospection de 5 min est ensuite réalisée au sein de la forêt afin de suivre l'état général de la forêt de laminaires (présence de dégâts liés aux tempêtes, état de croissance des frondes) et de décrire la présence de détritus à la base des laminaires ou dans les interstices des blocs rocheux. Ce suivi a été réalisé à 10 reprises au total entre décembre 2016 et juin 2017 et entre février et juin 2019. Les résultats de ce suivi sont présentés dans la partie 2 du chapitre III.

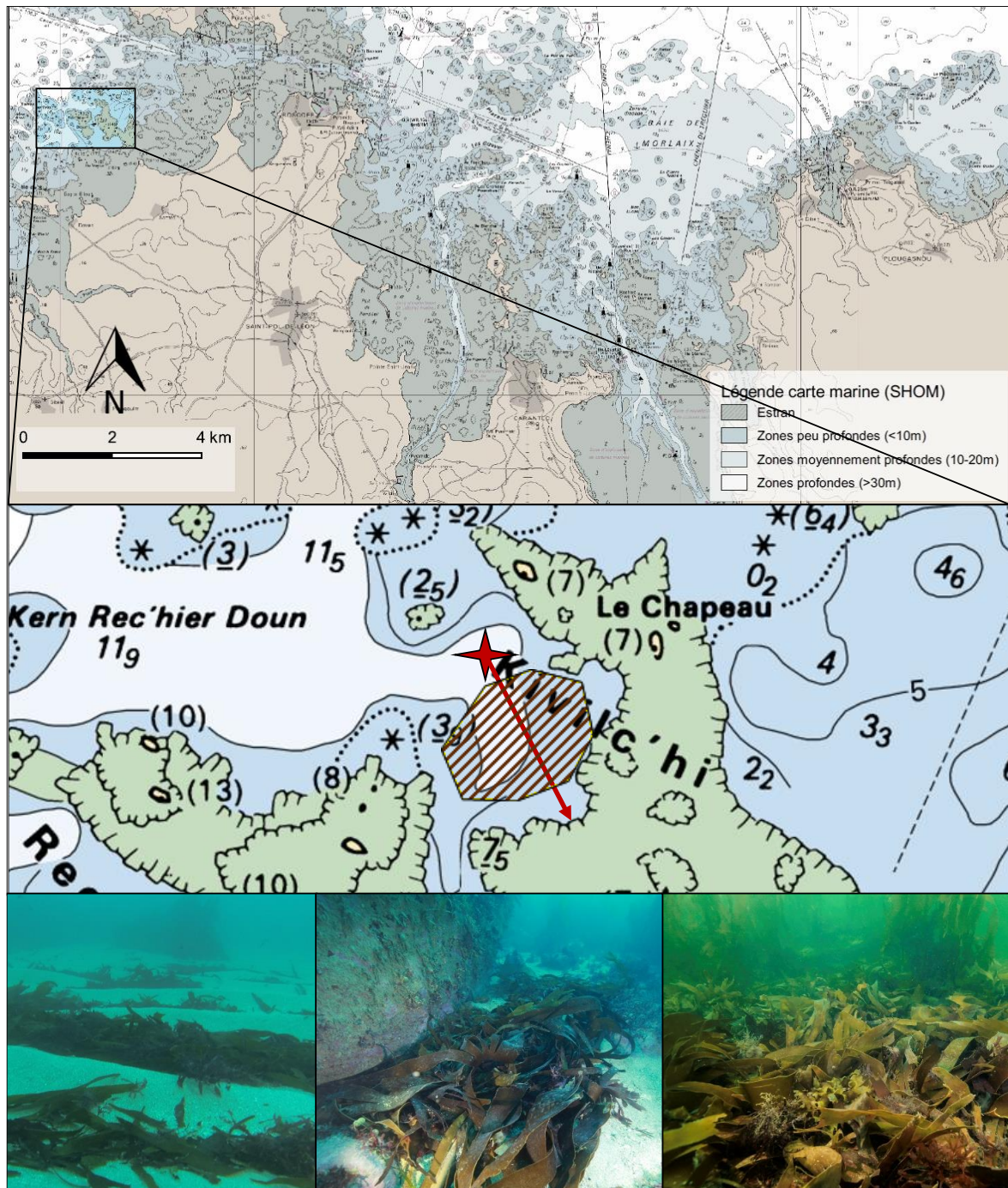


Figure 22 : Cartographie générale, et cartographie précise de la zone d'accumulation de Kivilc'hi avec le tracé du transect réalisé. Photographies de différentes formes d'accumulations de *L. hyperborea* sur ce site (réalisation : F. de Bettignies ; source des données : SHOM, crédit photos : F. de Bettignies, W. Thomas)

II.3. Expérimentations sur la dynamique des accumulations

Pour étudier la dynamique de dégradation ainsi que la colonisation des accumulations par la macrofaune, un ensemble d'expérimentations a été réalisé, tant *in situ* qu'en aquarium. La plupart de ces expériences a consisté à simuler une accumulation de débris en mettant des fragments de laminaires dans des cages maintenues sur le fond. Compte-tenu du fort hydrodynamisme dans ces milieux côtiers, l'approche par mise en cage, en analogie avec les expériences en sac à litière en milieu terrestre, a été favorisée afin de ne pas perdre l'ensemble de l'expérimentation à la suite d'une forte tempête potentielle.

a. Dynamique de dégradation par expérimentations *in-situ*

Afin d'étudier la cinétique de dégradation et l'évolution des processus au cours de la dégradation, plusieurs expérimentations ont été déployées, chacune d'une durée de 6 mois. Le site d'expérimentation (Guerhéon: 48°42'33.78"N, 003°57'12.36"W) est situé dans la Baie de Morlaix sur une zone peu exposée à la houle dominante (ouest), à proximité de forêts denses de laminaires (distance ~ 150 m). Le substrat du site est composé de sable grossier, de brins de maerl morts et de débris coquilliers à une profondeur moyenne de 9 m. Ce site a été sélectionné car il est proche de filières de cultures de macroalgues, ce qui empêche les pêcheurs de travailler sur la zone expérimentale.

Au total, trois expérimentations de six mois ont été déployées afin de comparer les dynamiques de dégradation suivant la saison (printemps-été vs automne-hiver) et suivant l'origine des fragments (nouvelle fronde vs vieille fronde) :

- (i) dégradation des nouvelles (et de quelques anciennes) frondes pendant la période printemps-été simulant un arrachage lié aux tempêtes d'avril.
- (ii) dégradation des nouvelles frondes pendant la période automne-hiver simulant un arrachage lié aux premières tempêtes d'octobre.
- (iii) dégradation des anciennes frondes et des stipes pendant la période printemps-été simulant la chute naturelle annuelle des anciennes frondes pendant les mois d'avril et mai.

La mise en place de ces 3 expérimentations s'est déroulée de la même manière. Les individus de *L. hyperborea* ont été récoltés dans des forêts de laminaires situées à environ 150 m du site expérimental (Guerhéon nord-ouest : 48°42'44.81"N, 003°57'13.49"W). Quatre-vingts individus de *L. hyperborea* ont été récoltés en plongée en coupant au niveau de la jonction

crampon-stipe. Les plongeurs ont sélectionné les individus adultes formant la canopée de la forêt et ayant une longueur de stipe de 80-90 cm correspondant. Un fois récoltées, les lamineaires ont été directement ramenées en surface et transportées jusqu'au ponton dans un tank rempli d'eau de mer prélevée sur le site de récolte.

Avant la mise en cages, des échantillons ont été prélevés sur 5 individus différents pour les analyses de composition des tissus et de bactériologie.

Les frondes ont été découpées une fois dans la longueur et une fois dans la largeur. Cette méthode de découpe permet d'avoir des fragments de différentes tailles comme observés durant les prospections et suivis. Les fragments de deux individus ont été regroupés et pesés à l'aide d'un peson (Amiaud Durer, 40 kg, ± 10 g). Ainsi, des lots de deux fronde de masse entre 900 et 1000 g ont été réalisés. Chaque lot a été placé aléatoirement dans une cage numérotée, cage préalablement fabriquée en laboratoire avec du grillage ostréicole en plastique neutre (taille : $30 \times 25 \times 10$ cm ; maille : 1 cm) et de colliers de serrage (type Serflex) en plastique (Figure 23). Les cages, une fois remplies et refermées à l'aide des colliers, ont été maintenues dans l'eau de mer avant d'être conduites dans l'heure sur le site expérimental. Les ensembles cages/fragments simulent une accumulation de détritits de lamineaires de 10 cm d'épaisseur couramment observée lors des prospections et suivis. Pour chaque expérimentation, 40 cages numérotées ont été déployées sur le site. Les cages ont été disposées par les plongeurs, attachées à 4 chaînes disposées parallèlement. Les cages sont espacées de 10 cm et l'ensemble simule une accumulation de 2 m de largeur et 3 m de longueur (Figure 23).

A proximité du dispositif, des capteurs de température-lumière et des accéléromètres ont été fixés sur des gueuses en béton armé. Température et lumière ont été mesurées à l'aide du même capteur (HOBO Pendant Temperature/Light Weatherproof Pendant Data Logger 16K) fixé sur une plaque disposée à 20 cm de la gueuse. Les mesures d'hydrodynamismes ont été réalisées à l'aide d'accéléromètre (HOBO Pendant G Data Logger) attaché sur une bouée hémisphérique reliée par un bout de 0,75 m à la gueuse en béton d'après une méthode couramment utilisée (Evans & Abdo, 2010 ; Bennet et al., 2015). Les capteurs ont été préalablement paramétrés pour effectuer une mesure toutes les 5 minutes. A chaque plongée, les capteurs ont été nettoyés des algues et animaux fixés afin d'éviter un biais des mesures dû au fouling.

Seule la première expérimentation et quelques résultats de la troisième seront présentés dans ce manuscrit, l'expérimentation hivernale ayant dû malheureusement être interrompue après 4.5

mois, à la suite de tempêtes, d'ensablements massifs des cages et d'ancrage d'un plaisancier sur le dispositif expérimental, sans donner de résultats.

A chaque temps, 5 cages ont été prélevées aléatoirement. Les analyses effectuées sur ces cages, *in situ* et de retour au laboratoire, sont décrites dans la partie II.4 de ce chapitre. Les résultats seront décrits dans les chapitres IV et V.

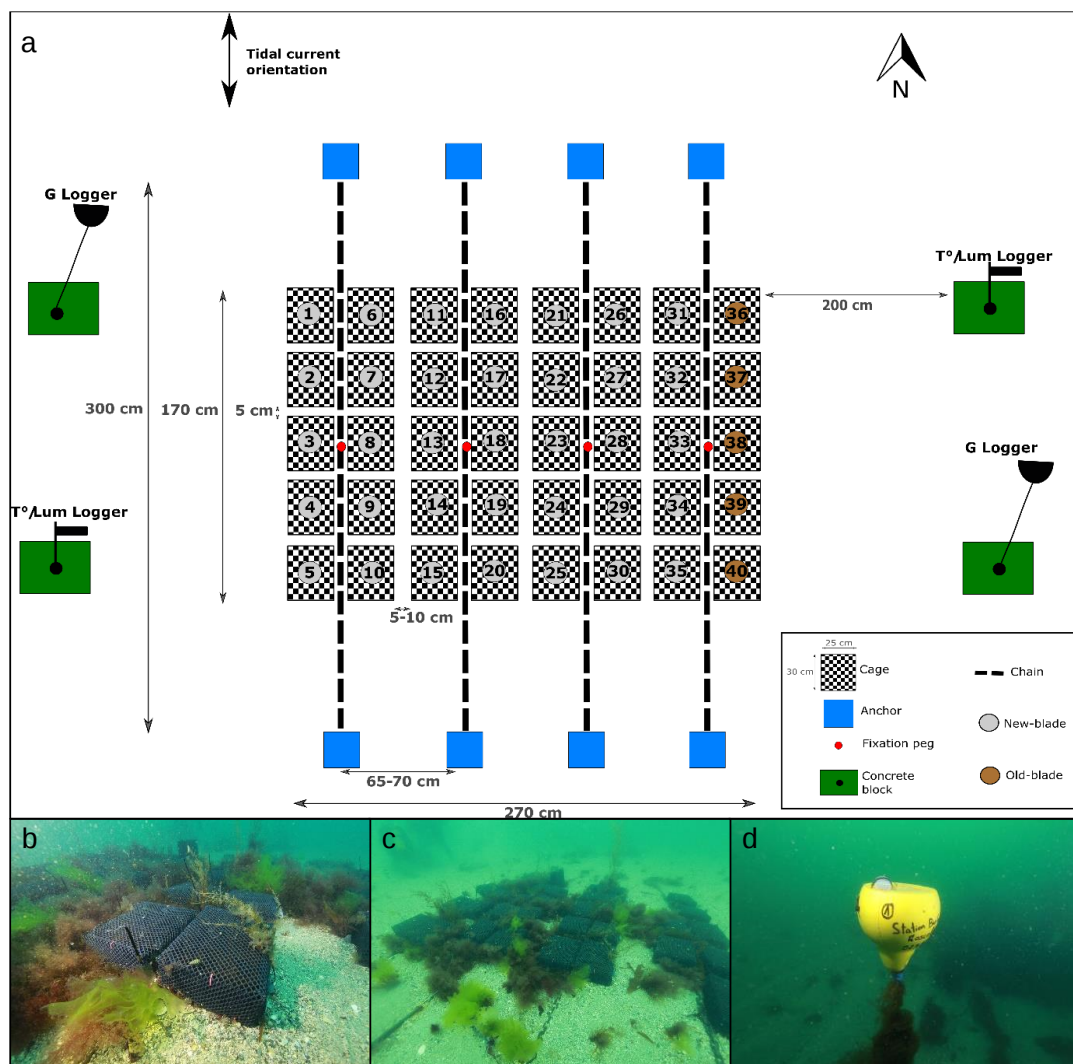


Figure 23 : Schéma et photographies sous-marines du dispositif expérimental (réalisation : F. de Bettignies, crédit photo : W. Thomas)

b. Evolution de la communauté de macrofaune et organisation du réseau trophique

Les études de l'évolution de la communauté de macrofaune et du réseau trophique associé aux accumulations ont été réalisés lors des mêmes expérimentations que pour l'étude de la dynamique de dégradation. La macrofaune a été récoltée au cours des 3 expérimentations

décrites précédemment. Cependant seuls les échantillons de la première expérimentation (nouvelles frondes période printemps-été) ont été identifiés par manque de temps.

A chaque temps de l'expérimentation, cinq cages et la macrofaune associée ont été prélevées à l'aide de filets de fine maille (1 mm) (Figure 24). Une fois remontées en surface, elles ont été transportées dans l'eau de mer prélevée sur le site jusqu'au laboratoire, où les filets contenant les cages ont été maintenus dans l'eau de mer filtrée, constamment renouvelée et oxygénée par bullage. Dans les 24 h suivant l'échantillonnage, les cages ont été ouvertes et chaque fragment a été rincé pour dissocier la macrofaune vagile des tissus de laminaires. Les espèces sessiles ont été prélevées en les décollant des frondes à l'aide d'un couteau fin. Les espèces dominantes en abondance et caractéristiques de groupes trophiques ont été sélectionnées pour l'analyse isotopique et congelées à -20°C. Le reste de la macrofaune a été fixé dans une solution de formaldéhyde à 3% avant identification. Les résultats sont présentés dans l'article de la partie 2 du chapitre V.



Figure 24 : Photographies illustrant le prélèvement des cages. A gauche, les plongeurs glissent le filet sous la cage délicatement et coupent les liens qui l'attachent à la chaîne. A droite, le plongeur referme le filet rapidement une fois la cage libérée de la chaîne (crédit photo : W. Thomas).

c. Rôle trophique des laminaires : expérimentation *in situ* de marquage par enrichissement en isotopes stables (^{13}C et ^{15}N).

Récolte et sélection des individus

Pour confirmer l'utilisation et l'influence des fragments de *L. hyperborea* dans le réseau trophique associé aux accumulations, une expérience d'enrichissement en isotopes stables (^{13}C et ^{15}N) et de dégradation *in situ* a été réalisée. Dix individus de *L. hyperborea* ont été récoltés

en plongée en suivant la même méthodologie que pour les expériences de dégradation. De retour en aquarium, la taille des stipes, la longueur des frondes et l'âge des individus (par lecture des anneaux de croissance sur un disque du stipe) ont été mesurés. Quatre individus âgés de 6 ans et possédant une longueur de stipe de 80 ± 5 cm ont été sélectionnés pour le marquage au ^{13}C et ^{15}N .

Acclimatation et conditions en laboratoire

Les algues ont été maintenues pendant 24 h dans des conditions de lumière faible dans un bac rempli d'eau de mer constamment renouvelée et oxygénée. Cette période a permis aux algues de relarguer les exsudats produits à la suite du stress lié à la récolte et au transport. Le stipe des 4 algues a ensuite été coupé à 10 cm en dessous du méristème et les 4 frondes ont été placées dans un aquarium de 200 L (Figure 25). Le volume de l'aquarium permet un ombrage léger sans que les algues ne soient trop tassées. Un bullage à disques a été installé afin de permettre une oxygénation de l'eau ainsi qu'un mouvement continu des frondes. L'intensité lumineuse du PAR a été mesurée 5 fois par jour et reflète les conditions retrouvées au sein des forêts ($\sim 100 \mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Afin d'acclimater les algues aux conditions du marquage, celles-ci ont été laissées pendant 48 h dans l'aquarium avec un flux constant d'eau de mer filtrée à la température du milieu extérieur ($\sim 16^\circ\text{C}$). A la fin de la période d'acclimatation, les algues ne montraient aucune marque de dégradation et une pesée a été effectuée pour confirmer qu'aucune perte de biomasse n'avait eu lieu.

Enrichissement des laminaires

Pour effectuer le marquage en isotopes stables, deux solutions ont été préparées. Une solution de $^{13}\text{C-HCO}_3^-$ à 1 g.L^{-1} a été préparée en diluant du $\text{NaH}^{13}\text{CO}_3$ (99% d'atome de carbone en ^{13}C) dans 1 L d'eau de mer filtrée à $0.7 \mu\text{m}$. Une seconde solution de $^{15}\text{N-NH}_4$ à 1 g.L^{-1} a été préparée en diluant du $^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$ (99% d'atome d'azote en ^{15}N) dans 1 L d'eau de mer filtrée à $0.7 \mu\text{m}$.

Au total, cinq bouteilles d'1 L ont été préparées pour chacune des solutions. Après la période d'acclimatation de 48 h, le circuit d'eau de mer a été coupé et une bouteille de chacune des solutions enrichies en ^{13}C et ^{15}N a été versée dans l'aquarium. Tous les deux jours, la moitié du volume d'eau de mer de l'aquarium (100 L) a été vidangée et renouvelée avec de l'eau de mer.

Cette vidange régulière a permis l'élimination d'une partie des déchets métaboliques et un renouvellement en phosphate de l'eau de mer. A chaque vidange, une nouvelle bouteille de chacune des solutions a été versée afin de garantir un marquage suffisant en ^{13}C et ^{15}N . Les frondes ont été remuées délicatement 4 fois par jour afin de minimiser les différences de conditions de lumière au sein de l'aquarium (Figure 25). Le marquage en aquarium a été réalisé en continu pendant une période de 10 jours.

Tous les matins, une vérification plus précise de la surface des frondes a été réalisée afin de détecter toute détérioration des tissus. Les 4 frondes n'ont montré aucun signe de dégradation pendant les 10 jours. Au cours de l'enrichissement, deux capteurs de température/lumière (HOBO Pendant Temperature/Light Weatherproof Pendant Data Logger 16K) ont été installés à 5 cm de la surface et sur le fond. La température n'a subi aucune fluctuation anormale et est restée à $16 \pm 1^\circ\text{C}$.

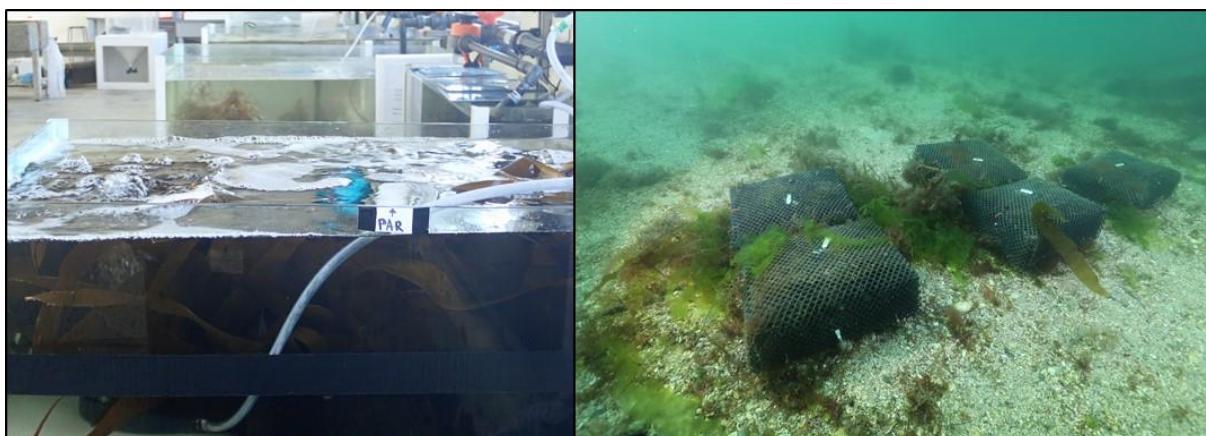


Figure 25 : Photographies de l'aquarium d'enrichissement et du dispositif expérimental sur le fond (crédit photos : F. de Bettignies)

Préparation et déploiement des cages

Une fois la période de 10 jours d'enrichissement terminée, un prélèvement de tissus (5 g) a été effectué sur chacun des 4 individus. Les algues ont ensuite été découpées et mises en cage de la même manière que pour les expériences de dynamique de la communauté. Contrairement à celles-ci, les fragments d'une seule fronde ont été placés dans chacune des cages. Les 4 cages ont ensuite été mises dans un bac d'eau de mer avant d'être rapidement amenées sur le site d'expérimentation (Guerhéon: $48^\circ 42' 33.78'' \text{ N}$, $003^\circ 57' 12.36'' \text{ W}$) et attachées au fond sur une chaîne. Tous les mois, une cage a été prélevée à l'aide de filets de fine maille de la même

manière que pour l'expérimentation de l'évolution de la communauté. Les cages ont ensuite été ouvertes et la macrofaune a été récupérée en laboratoire de la même façon que pour l'étude du réseau trophique basée sur la mesure des isotopes naturels.

d. Maintien de la fonction de production : expérimentation en aquarium

Afin d'étudier plus précisément le maintien des mécanismes de production, respiration et reproduction au cours de la dégradation, une expérimentation en aquarium a été réalisée. Cette expérience a aussi été conçue afin de comparer la dynamique de dégradation production de *L. hyperborea* et *L. ochroleuca*.

Récolte et sélection des individus

D'après les informations obtenues avec les prospections, la collecte des laminaires a été réalisée à proximité des accumulations observées. En mai 2018, 5 individus de chaque espèce ont été récoltés au site de La Vieille (48°42'36.22"N, 3°54'04.81"W) pour *L. hyperborea* et à An Nehou (48°41'34.27"N, 3°56'25.52"W) pour *L. ochroleuca*. Les sporophytes ont été sélectionnés parmi les individus formant la canopée et de tailles de stipe de 76.6 ± 5.8 et 77.6 ± 8.9 cm pour respectivement *L. hyperborea* et *L. ochroleuca*. Une fois récoltés, les individus ont été remontés en surface et placés dans le noir dans un bac rempli d'eau de mer et transportés jusqu'à la Station Biologique de Roscoff. Dans un délai de 2 h après la récoltes, les algues ont été transférées dans un bac rempli d'eau de mer constamment renouvelée et oxygénée, et laissées 48 h à acclimater.

Acclimatation et préparation des fragments

Après 48 h, aucun individu n'a présenté de signe de dégradation visuelle. Pour chaque individu, 4 fragments de longueur égale (20 cm) ont été coupés à une distance de 20 cm à partir du méristème (jonction stipe-fronde) afin d'éviter les parties distales plus abîmées et possiblement plus épiphytées (Bartsch et al., 2008). A chaque fragment a été associé un numéro unique présentant l'individu d'origine. Les fragments ont été laissés 24 h dans des conditions de lumière faibles dans un bac rempli d'eau de mer constamment renouvelée, avant d'être mis dans les différentes conditions décrites dans la prochaine section.

Système expérimental

Le système expérimental est composé de 8 aquariums de 15 L chacun, placés à l'extérieur. Chaque aquarium est alimenté en eau de mer (taux de renouvellement : 10 fois le volume de l'aquarium par heure). L'ensemble des aquariums est placé dans un bac rempli d'eau de mer, servant de bain marin, afin de limiter les trop fortes variations de température liées à l'ensoleillement. Chaque aquarium est également muni d'un système de bullage d'air afin de permettre une oxygénation de l'eau ainsi qu'un mouvement continu des fragments pour rompre la couche limite à la surface de l'algue et donc permettre les échanges (Noisette & Hurd, 2018). Dans chacun des aquariums, une grille en plastique a été installée à 5 cm du fond afin d'empêcher les fragments de se tasser dans le fond et leur permettre de bouger grâce au bullage (Figure 26).

Afin de simuler les conditions d'intensité lumineuses retrouvées à 0, 15 et 30 m, des filtres d'atténuation de lumière (filtres gris neutres) ont été assemblés (pour les conditions 15 et 30 m). Sur chaque aquarium, les filtres correspondant à l'atténuation désirée ont été collés et un couvercle de filtre a été disposé sur le dessus. L'assemblage des filtres a été déterminé en calculant les pourcentages d'extinction de lumière retrouvés à 15 et 30 m de profondeur en utilisant une équation couramment utilisée (e.g. Ouisse et al., 2010) :

$$I(z) = I(s) \cdot e^{-kz}$$

L'intensité lumineuse disponible (I) à une profondeur (z) est fonction de l'intensité lumineuse de surface (s), de la profondeur, et du coefficient d'extinction de la masse d'eau (k). Un coefficient d'extinction de $k = 0.14$ a été choisi à partir d'un suivi réalisé en été à Roscoff (Boutler et al., 1974). Les pourcentages d'extinction de lumière ont été mesurés à partir des données d'intensité lumineuse et sont de 1.1, 87.8 et 98.5% pour respectivement 0, 15 et 30 m. Au cours de cette étude, il n'a pas été possible de prendre en compte les changements de spectre liés la profondeur (Saulquin et al. 2013) par manque de matériel. Les autres changements environnementaux liés à la profondeur (pression, température, ...) n'ont également pas été traités dans cette expérience.

Pour la condition d'intensité de lumière 15 m, un traitement d'enrichissement en nutriment a été réalisé afin d'étudier l'impact d'un enrichissement sur la dynamique de dégradation. Un sachet de 150 g de fertilisant (Osmocote slow release NPK fertiliser 17-11-10+Mgo+TE[®]) a été placé dans 2 aquariums dédiés à *L. hyperborea* et *L. ochroleuca* indépendamment.

Quatre aquariums (0, 15, 30 m et 15 m enrichi) ont été préparés pour chacune des deux espèces. Les aquariums ont été disposés aléatoirement dans le dispositif expérimental (Figure 26). Pour chaque aquarium, 4 fragments provenant des 4 individus de chaque espèce ont été placés. Les mesures de dégradation, production, respiration et capacité du photosystème II ont été réalisées à 6 reprises, toutes les semaines pendant 5 semaines (de T1 à T5) et après 3 semaines pour la dernière mesure (T6). L'expérience a duré 56 jours au total, sauf pour la dernière mesure de biomasse qui a été réalisée 106 jours après la découpe des fragments. Les résultats obtenus sont présentés dans la partie 2 du chapitre IV.

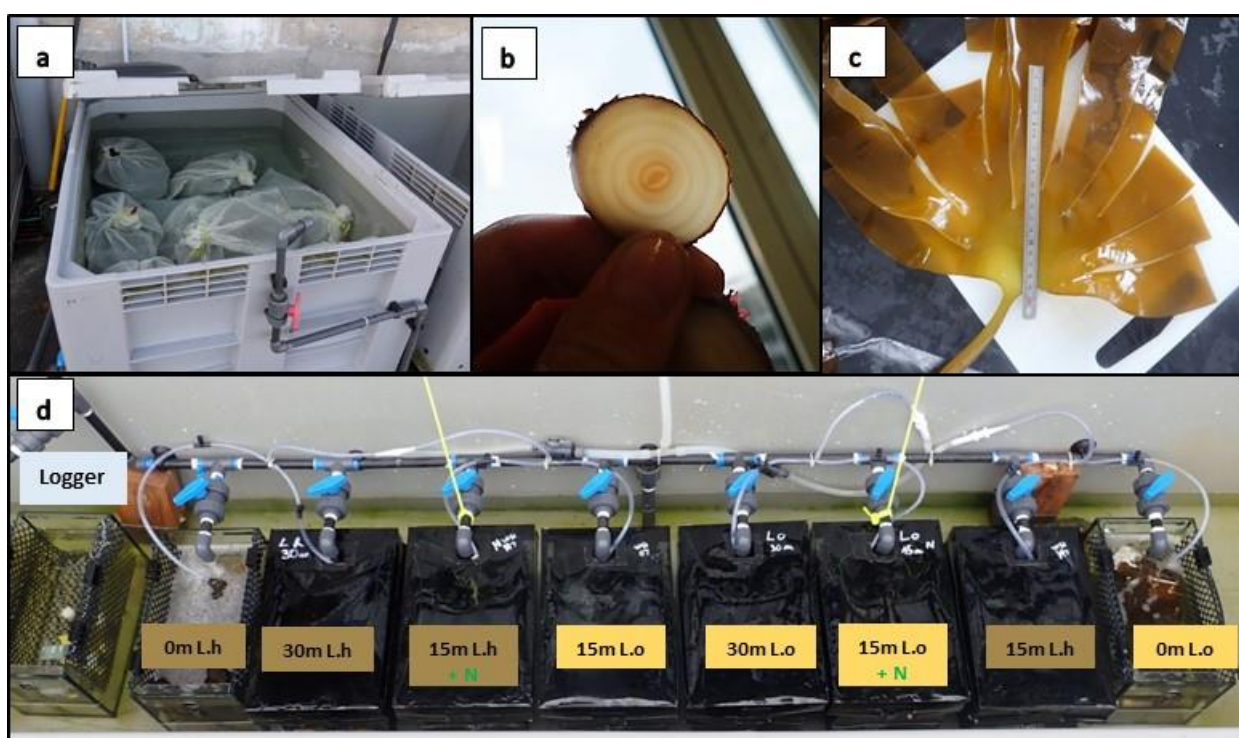


Figure 26 : Photographies montrant : (a) l'acclimatation des fragments pendant 24h avant d'être placés dans les aquariums, (b) une section de *Laminaria* permettant la datation par comptage des anneaux de croissance, (c) la découpe des fragments d'une fronde, (d) le dispositif composé de 8 aquariums expérimentaux et 1 aquarium où ont été placés des capteurs de température/lumière et PAR (crédit photo : F. de Bettignies & N. Frontier)

II.4. Description des mesures de production et respiration par incubation

Respiration estimée par incubations en cloches benthiques (in situ)

Au cours des expérimentations de dynamique de dégradation, 3 incubation *in situ* ont été réalisées à chaque date pour estimer la respiration des fragments de laminaires. Les cages une fois récoltées dans les filets de fine mailles ont été placées chacune dans une cloches benthiques (3 cloches). Les cages ont été fabriquées pour tenir dans le volume des cloches benthiques et de telle manière à occuper une bonne proportion de ce volume afin de pouvoir mesurer des changements significatifs de concentration en gaz dissous. Les chambres benthiques sont constituées d'un socle lesté, sur lequel est attaché un cylindre en plexiglass transparent. Les cloches sont fermées par un dôme en plexiglass transparent. Les différentes parties sont assemblées à l'aide de pinces qui permettent l'étanchéité du système. L'eau à l'intérieur de la cloche est constamment mélangée afin de l'homogénéiser. Le volume total enfermé au sein de la cloche est de 26.2 L. Afin de mesurer la respiration et empêcher les fragments d'effectuer la photosynthèse, la chambre benthique est recouverte par une bâche noire maintenue par un élastique rigide (Figure 27).



Figure 27 : Photographie de mesures de respiration par incubation (crédit photo : W. Thomas).

Pour avoir une variation significative de la concentration en oxygène, les incubations ont été réalisées pendant 30 min. Un échantillon d'eau de mer est prélevé à l'aide d'une seringue de 100 mL au début et à la fin de l'incubation. Une fois chaque prélèvement effectué, la seringue est directement amenée en surface au niveau du bateau par un système de va-et-vient à l'aide de bouts. La seringue est récupérée en surface par un opérateur afin d'effectuer la mesure de concentration en dioxygène (multimètre portable HQ40d, Hach®, Loveland, CO, USA) couplé à une sonde optique qui mesure la concentration en O₂ (Intellical™ LDO101, Hach®, précision $\pm 0.2 \text{ mg.L}^{-1}$). La respiration est ensuite mesurée à partir de la différence de concentration en O₂ entre le temps initial et le temps final. La mesure a été estimée en flux d'O₂ en $\text{mgO}_2.\text{cage}^{-1}.\text{h}^{-1}$.

Production et respiration estimées par incubations successives (en aquarium)

Un ensemble d'incubations a également été réalisé au cours de l'expérimentation menée en aquarium pour étudier le maintien de la production des fragments en cours de dégradation. Les taux de production et respiration ont été calculés par une succession d'incubations. Les fragments de laminaires sont placés dans des bocaux en verre transparents de 1,2 L refermé à l'aide d'un joint en caoutchouc. Les mesures au temps final et initial ont été réalisées de la même manière que pour l'expérience *in situ*, la seule différence étant que la sonde est directement placée dans le bocal au début et à la fin de l'incubation (Figure 28).

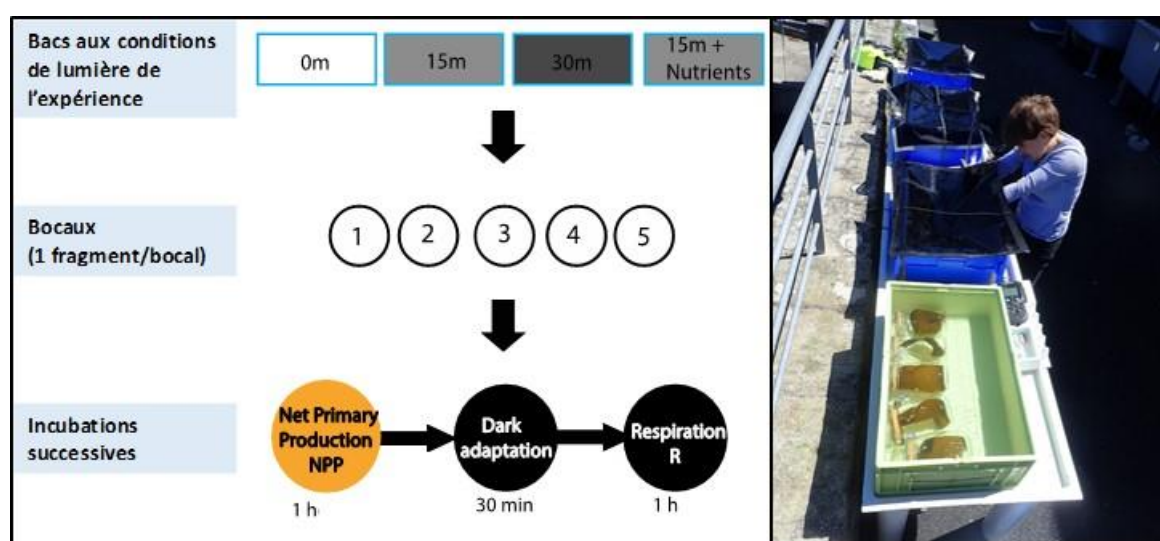


Figure 28 : Schéma du déroulement des incubations et photographie de la prise de mesure à l'aide de l'oxymètre au niveau de la condition de lumière '30 m'.

La succession d'incubations correspond à : (i) une incubation d'1 h sous les conditions de lumière de l'expérience (0, 15 et 30 m) afin de mesurer la production nette, (ii) une mise à l'obscurité pendant 30 minutes afin de stopper le mécanisme de la photosynthèse, (iii) une incubation d'1 h à l'obscurité afin d'estimer la respiration (Figure 28). Les flux d'O₂ de production et respiration ont été mesurés de la même manière que pour l'expérience *in situ* et exprimés en mgO₂.cage⁻¹.h⁻¹.

CHAPITRE III: DESCRIPTION DE LA DYNAMIQUE DES ACCUMULATIONS DANS LE SECTEUR ÎLE DE BATZ – BAIE DE MORLAIX



Crédit photo: W. Thomas

CHAPITRE III

DESCRIPTION DE LA DYNAMIQUE DES ACCUMULATIONS DANS LE SECTEUR ÎLE DE BATZ-BAIE DE MORLAIX

Dans ce chapitre, la dynamique d'exportation et d'accumulation est décrite à partir d'un ensemble de prospections et de suivis réalisés en milieu intertidal et en milieu subtidal peu profond (jusqu'à 30 m de profondeur). Des accumulations de fragments de laminaires ont été observés dans ces deux milieux et une forte variabilité spatiale et temporelle est décrite.

Deux périodes de l'année sont propices à l'exportation et l'accumulation de fragments. La période principale, pendant laquelle ont été observées les plus grandes accumulations, se situe entre avril et juin et correspond à la perte de l'ancienne fronde de *L. hyperborea*. La seconde période se situe à la suite des tempêtes hivernales et printanières et correspond à l'arrachage total ou partiel des individus des forêts adjacentes.

Une fois accumulés, les dépôts peuvent persister pendant plusieurs mois suivant le site d'accumulation (exposition à la houle et aux courants), l'habitat sur lequel se déposent les fragments (plages, fonds sableux, entre les blocs rocheux, base des tombants), et les conditions météorologiques (tempêtes, marées).

Partie 1 : Suivi intertidal

Partie 2 : Suivi subtidal

Partie 3 : Mise en relation des résultats des deux suivis

(Ce chapitre n'a pas été rédigé sous forme d'articles. Une note comprenant les résultats des deux suivis sera écrite ultérieurement)

III.1. Suivi intertidal

a. Description des zones d'accumulation

Un suivi photographique d'une portion de la côte a été réalisé entre la plage du Dossen (Santec) et la plage de Traon Erc'h (Bloscon, Roscoff), représentant une portion de 10 km de côte (Figure 30). La méthodologie du suivi est décrite dans la partie 2 du chapitre II. Onze sites ont été suivis en mai 2017, entre janvier et mai 2018 et entre février et mai 2019, représentant au total 8 dates de suivi.



Figure 30 : Localisation des 11 sites de suivis entre la plage au sud de Bloscon à Roscoff et la plage du Dossen à Santec (réalisation : F. de Bettignies, source de la photo ortholittorale : Geoportail).

Le long de cette portion de côte, de nombreuses accumulations de laisses de mer algales sont observées. Suivant l'orientation de la plage et la période de l'année, les accumulations présentent des différences de composition spécifique, quantité de biomasse et état de dégradation (Figure 31). Les accumulations côtières varient, de petits dépôts de fragments épars couvrant une faible surface de la plage (< 5% de recouvrement ; Figure 31a) à d'épais tapis (> 20 cm d'épaisseur) de large fragments ou d'individus entiers couvrant la quasi-totalité d'une portion de plage (> 70% de recouvrement ; Figure 31c et d). L'état de décomposition des fragments varie également, de petits fragments très dégradés, déposés en surface (Figure 31e) ou enfouis dans le sable (Figure 31c), à de larges fragments paraissant visuellement frais (Figure

31f). L'état de dégradation des fragments donne une indication relative du temps de résidence des dépôts sur la plage.



Figure 31 : Variabilité des caractéristiques des accumulations de laisses de mer suivant la quantité de biomasse, le recouvrement de la zone d'étude, la composition algale et état de dégradation (crédit photo : F. de Bettignies).

b. Variabilité spatiale

Bien que distantes seulement de quelques kilomètres, les plages suivies montrent une forte variabilité spatiale de la quantité de biomasse accumulée (Figure 32). Certains sites sont caractérisés par une forte biomasse d'accumulation largement dominée par les laminaires (> 80 % de la composition algale) qui recouvrent une part importante de la plage lors des périodes de fortes accumulations. Ces sites (par exemple, site 9 : Santec-Staol) présentent des accumulations dont la biomasse varie pendant toute la période du suivi (novembre à juin). À

l'inverse, certains sites (par exemple, site 6 : Santec-Embruns) sont caractérisés par une faible biomasse d'accumulation, sous forme de fragments épars (recouvrement maximal : 15% de la plage), même lors des périodes de fortes accumulations.

Cette variabilité spatiale des dépôts peut être expliquée par l'exposition des sites aux courants côtiers et par la bathymétrie des milieux subtidaux adjacents. Un suivi plus fin couplé à une analyse des conditions environnementales aurait été nécessaire pour mieux comprendre cette variabilité spatiale.

c. Variabilité temporelle

En se focalisant sur les sites présentant de manière récurrente d'importantes accumulations (par exemple, site 1 : Blosson-sud & site 9 : Santec-Staol), une forte variabilité saisonnière des dépôts a été observée. Des données de vent issues des bases de données de Météo France et ont permis de calculer la moyenne, les rafales maximales et le mode de la direction du vent sur des périodes d'une et deux semaines avant la date de suivi. Ces données ont été comparées aux quantités d'accumulations observées sur les différents sites (Figure 32). En janvier 2018 et en février 2019, de fortes rafales (vitesse de vent > 80 km/h) ont été mesurées deux semaines avant la réalisation des suivis. Les résultats des suivis à ces deux dates montrent que le site 9 présente d'importantes biomasses de fragments de lamineux recouvrant plus de 75% de la zone étudiée. De plus, les suivis réalisés en mai 2019 montrent d'importantes accumulations sur les sites 1 et 9. Ainsi, deux périodes présentent des fortes accumulations. La première période se situe entre avril et juin et correspond à la perte de l'ancienne fronde de *L. hyperborea*. La seconde période se situe à la suite des tempêtes hivernales et printanières et correspond à l'arrachage total ou partiel des individus des forêts suite à l'augmentation de l'hydrodynamisme (Figure 32).

III.2. Suivi subtidal

a. Description des zones d'accumulation et variabilité spatiale

Les prospections au niveau du secteur Île de Batz-Baie de Morlaix et le suivi réalisé au niveau du site de Kivilc'hi montrent la présence de fortes accumulations de fragments de *L. hyperborea* en milieu subtidal peu profond (jusqu'à 30 m de profondeur). Ces accumulations ont été observées dans différents habitats, au niveau des failles entre les gros blocs rocheux (Figure 32c), au-dessus de systèmes benthiques sableux situés dans des zones abritées (Figure 33a et b) et à la base des tombants rocheux au niveau des chenaux des deux rivières de la Baie de Morlaix (Figure 32d). Ces accumulations varient de fragments épars (Figure 33a) à d'épais tapis (jusqu'à 30 cm d'épaisseur) (Figure 33b). Pour étudier la variabilité temporelle, le site de Kivilc'hi, au large de Santec, a été suivis de novembre 2016 à juin 2017 et de février à mai 2019 (Figure 32).



Figure 32 : Variabilité des caractéristiques des accumulations en milieu subtidal : quantité de fragments et habitats sur lesquels s'accumulent les fragments de laminaire (crédit photo : F. de Bettignies, Y. Fontana, W. Thomas)

b. Variabilité temporelle au niveau du site de Kivilc'hi

Les accumulations observées au niveau du site de Kivilc'hi varient de dépôts clairsemés de fragments retrouvés dans le creux des ridens et contre les blocs rocheux, à une accumulation épaisse (> 20 cm) couvrant une surface de plus de 100 m². Les fortes accumulations ont été

retrouvées pendant deux périodes de l'année, d'une part en mai, correspondant à la période de perte de la vieille fronde et d'autre part en novembre et décembre à la suite de tempêtes hivernales. Cette période de tempête est caractérisée par des rafales pouvant dépasser les 90 km/h, ce qui a certainement endommagé ou arraché des individus de *L. hyperborea* de la forêt avoisinante. En dehors de ces deux périodes le site présente constamment des fragments de laminaires en quantité moindre. À la suite des accumulations de mai, les fragments semblent persister plusieurs mois sur le site (Figure 32).

III.3. Mise en relation de ces deux suivis

Les deux suivis, subtidal et intertidal, montrent la présence d'importantes accumulations en mai suite à la perte de la vieille fronde et lors de périodes de tempêtes hivernales et printanières. Des suivis couplés en milieu subtidal et intertidal ont été réalisés à 2 jours d'intervalle pendant 4 dates en mai 2017 et entre février et mai 2019. La comparaison des accumulations dans ces deux milieux montre qu'il n'y a pas obligatoirement une concordance parfaite entre les quantités observées en intertidal et en subtidal. Par exemple, en mai 2017 une importante accumulation a été observée sur le site Kivilc'hi (subtidal) alors que les plages ne présentaient pas d'accumulations très importantes. Ceci suggère que les détritiques de laminaires peuvent rester un certain temps en milieu subtidal avant d'être déposés sur les plages quand les courants sont assez forts pour les transporter.

Ces résultats montrent que les accumulations de laminaires peuvent perdurer plusieurs mois au-dessus de systèmes benthiques. L'étude de la dynamique de dégradation des fragments et de la succession des espèces au sein de la communauté associée vont permettre de mieux décrire le rôle et le fonctionnement de ces accumulations.

Période de l'année			Vent (1 semaine avant)				Vent (2 semaines avant)				Subtidal	Intertidal										
Date	Mois	Année	Moyen (km/h)	Max (km/h)	Direction (°)	Secteur	Moyen (km/h)	Max (km/h)	Direction (°)	Secteur	Kivlic'hi	Site1	Site2	Site3	Site4	Site5	Site6	Site7	Site8	Site9	Site10	Site11
29/11/2016	nov	2016	21.4	75.6	60	NE	19.6	93.6	260	SO	4											
03/12/2016	déc	2016	16.7	64.8	70	NE	18.8	93.6	60	NE	4											
29/01/2017	janv	2017	13.2	64.8	150	SE	13.8	64.8	150	SE	1											
14/02/2017	fev	2017	17.1	61.2	70	NE	20.6	79.2	180	SO	1-2											
15/03/2017	mars	2017	16.6	61.2	250	SO	20.3	100.8	250	SO	1-2											
28/03/2017	mars	2017	20.0	75.6	50	NE	17.1	75.6	50	NE	2											
05/05/2017	mai	2017	17.1	57.6	40	NE	16.3	57.6	30	NE	4											
17/05/2017	mai	2017	19.8	57.6	200	SO	18.6	61.2	70	NE	3-4	1	2	2	3	2	0	0	0	1.5	1	1.5
02/06/2017	juin	2017	11.5	39.6	360	NO	12.0	39.6	240	SO	2											
19/06/2017	juin	2017	12.8	43.2	60	NE	18.1	72.0	200	SO	2											
05/01/2018	janv	2018	30.4	93.6	250	SO	21.0	93.6	250	SO		4	3	2	3	1	1	0	3	4	0	2
21/02/2018	fév	2018	17.4	82.8	330	NO	17.2	82.8	330	NO		3	3	2	2	0	1	0	0	3	0	1
29/03/2018	mars	2018	17.3	57.6	230	SO	18.2	64.8	40	NE		2	2	3	2	1	1	1	3	1	2	2
04/05/2018	mai	2018	17.6	82.8	230	SO	16.0	82.8	230	SO		2	3	3	2	2	1	1	3	3	1	2
20/02/2019	fév	2019	15.9	39.6	160	SE	19.2	82.8	170	SE	2	2	3	2	3	1	2	1	2	4	1	2
17/04/2019	avril	2019	14.7	54.0	20	NE	15.2	54.0	150	SE	1-2	3	2	2	3	1	1	0	2	3	1	2
20/05/2019	mai	2019	14.1	43.2	70	NE	14.6	75.6	50	NE	3	4	3	3	3	1	2	1	3	4	1	2

Perte de la vieille
fonde

mai

Intensité du vent

#

km/h

3 > 62

2 45 - 61

1 18 - 45

0 < 18

Direction du vent

Secteur

Direction (°)

N-E 0-90°

S-E 90-180°

S-O 180-270°

N-O 270-360°

Accumulation de détritus

#

Abondance

Recouv (%)

4 Forte > 75%

3 Moyenne 40 - 75 %

2 Par patch 15- 40 %

1 Epars 5 - 15%

0 Absente

Figure 33 : Présentation des données récoltées lors des suivis sur les quantités d'accumulations de laminaires et comparaison avec les paramètres de vent (vitesse moyenn. vitesse maximale des rafales, mode de la direction) (Réalisation : F. de Bettignies, source des données de vent : Météo France)

CHAPITRE IV: DYNAMIQUE DE DEGRADATION DES LAMINAIRES



Crédit photo: W. Thomas

CHAPITRE IV

DYNAMIQUE DE DEGRADATION DES LAMINAIRES

Dans ce chapitre, la dynamique de dégradation et le maintien des fonctions de photosynthèse et de reproduction ont été décrites à partir d'un ensemble d'expérimentations *in situ*, déployées sur un système benthique subtidal peu profond (~ 10 m), et d'une expérience en mésocosme.

La cinétique de dégradation des différentes parties de l'algues (stipe, vieille fronde, nouvelle fronde) a été mesurée et comparée avec celles d'autres phaeophycées et macrophytes. Le processus de dégradation a été examiné à travers l'évolution du taux de respiration et la quantification des bactéries associées. Parallèlement, la composition des tissus en phlorotannins et en carbone/azote a été mesurée. Afin d'estimer le maintien de la photosynthèse au cours de la dégradation, des mesures de fluorescence ont été réalisées pour évaluer la capacité des photosystèmes II.

Afin de préciser les résultats obtenus *in situ*, une expérience a été réalisée en mésocosme pour comparer la dynamique de dégradation et le maintien de la photosynthèse chez deux espèces, *L. hyperborea* et *L. ochroleuca*.

Partie 1 : Dynamique de dégradation des accumulations

Article 1 : de Bettignies F, Dauby P, Thomas F, Gobet A, Delage L, Bohner O, Loisel S, Davoult D (In Revision) Degradation dynamics and processes within kelp fragments accumulations: an *in situ* experimental approach. Journal of Phycology

Partie 2 : Maintien des fonctions productrices et reproductrices au cours de la dégradation

Article 2 : Frontier N[†], de Bettignies F[†], Foggo A, Dauby P, Davoult D (In. Prep.) Sustained productivity and respiration of degrading kelp detritus in the shallow benthos: detached or broken, but not dead. Functional Ecology

IV.1. Dynamique de dégradation des accumulations

ARTICLE 1 :

(Soumis, en révisions mineures dans le journal *Journal of Phycology*)

DEGRADATION DYNAMICS AND PROCESSES ASSOCIATED WITH THE ACCUMULATION OF KELP FRAGMENTS: AN IN SITU EXPERIMENTAL APPROACH

Florian de Bettignies^{1*}, Patrick Dauby², François Thomas³, Angélique Gobet³, Ludovic Delage³, Olivier Bohner¹, Stéphane Loisel¹, Dominique Davoult¹

¹Sorbonne Université, CNRS, UMR 7144 AD2M, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, F-29680 Roscoff, France

²University of Liège, Systematics and Animal Diversity, Sart Tilman B6c, B-4000 Liège, Belgium

³Sorbonne Université, CNRS, UMR 8227 LBIMM, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, F-29680 Roscoff, France

*Corresponding author: f.debettignies@sb-roscoff.fr, +33 2 99 29 23 33

Authors' contributions: FdB, PD and DD conceived the ideas and designed the study. FdB, OB, FT, AG and LD processed the samples. FdB and DD analysed the data. FdB, DD, OB and SL collected the data. FdB and DD wrote the first draft and PD, FT, AG and LD extensively contributed to the corrections.

ABSTRACT:

A high proportion of the kelp *Laminaria hyperborea* production is exported from kelp forests following seasonal storm events or natural annual old blades loss. Drift kelp is transported and can accumulate temporarily in benthic subtidal habitats. We investigated the degradation processes of *L. hyperborea* in a low subtidal (-8 m) sandy bottom ecosystem by setting up a six-month cage experiment to simulate drift kelp accumulation. During the degradation process, we compared changes in biomass, nutritional quality (C:N ratio), respiration, quantum efficiency of photosystem II (Fv/Fm) and chemical defence concentrations. We found that biomass decomposition started after 2 weeks and followed a classic negative exponential pattern. Half of the biomass had degraded after 8 weeks and only 16% of the initial biomass remained after 25 weeks. The degradation process seemed to reach a critical step after 11 weeks, with an increase in respiration rate and phlorotannin concentration. These results likely reflect an increase in bacterial activity and a weakening of the kelp cell wall. Surprisingly, the large fragments remained visually intact after 25 weeks of degradation, and photosystems were still responding correctly to light stimuli, indicating that photosynthesis appears to persist over time in fragments. Reproductive tissues appeared after 4 months of degradation, showing a capacity to maintain the reproductive function. Our results indicate that degrading kelps degrade slowly and because they maintain their major functions (photosynthesis, reproduction, etc.) and accumulate on adjacent ecosystems may play a long-term ecological role in coastal ecosystem dynamics.

KEY INDEX WORDS: Kelp, Degradation, Metabolism, Production, Composition, Bacteria, Organic matter

1. INTRODUCTION

Degradation is a key process in the organic matter cycle and drives biogenic ecosystems in terrestrial and marine environments. Degradation includes the decomposition (biomass breakdown) of primary producers and litter, and leads to remineralisation driven by micro- and macroorganisms that colonise the organic matter (Pandey et al., 2007; Polyakova and Billor, 2007; Rees, 2001). Litterfall amounts and dynamics are closely related to the growth and productivity of source ecosystems (Matala et al., 2008; Miller, 1984). In terrestrial ecosystems, each plant species has a specific decomposition rate depending on its lignin constituents and nitrogen content (Hendricks and Boring, 1992; Wesemael and Veer, 1992), but also depending on environmental conditions (litterfall moisture, temperature) (Krishna and Mohan, 2017). In contrast to terrestrial systems, marine environments are highly dynamic and variable in terms of water motion and environmental conditions, especially in coastal systems. Despite this major difference, accumulations of seagrass (Cardona et al., 2007; Pergent et al., 1994) and macroalgae, such as kelps, are observed on the seafloor from deep (Filbee-Dexter and Scheibling, 2014; Vetter, 1994) to subtidal (Tzetlin et al., 1997) and intertidal habitats (Bustamante et al., 1995). Macroalgal accumulations are comparable to terrestrial litterfall, modifying the recipient substratum and being influenced by associated micro- and macroorganisms and environmental conditions.

Among macroalgae, kelps are major components of marine ecosystem functioning in temperate and sub-polar regions around the globe. Kelp forests play a key role in coastal environments as habitat-forming species, wave-energy dissipaters and major actors in the carbon cycle (Christie et al., 2003; Leclerc et al., 2015; Teagle et al., 2017). As highly productive primary producers, kelps assimilate carbon dioxide to produce organic matter via photosynthetic processes (Bartsch et al., 2008). Kelps are fast growing producers that accumulate a high quantity of organic matter ($>1 \text{ kg C.m}^2.\text{yr}^{-1}$, Krumhansl and Scheibling, 2012a). A high proportion of this biomass is exported during blade erosion, natural mortality or dislodgment related to strong hydrodynamic events (de Bettignies et al., 2013; Krumhansl and Scheibling, 2012; Pessarrodona et al., 2018). Detrital material can drift across habitats and, when hydrodynamic conditions are suitable, accumulates in benthic habitats. Accumulation of kelp detritus can strongly influence the recipient trophic food web (Krumhansl and Scheibling, 2012b; Tzetlin et al., 1997). Globally, 82% of annual kelp production is exported, becoming detrital subsidies (de Bettignies et al., 2013; Krumhansl and Scheibling, 2012a). Within kelp forests, detrital material contributes to

the particulate organic matter (POM) pool and plays an important role in trophic food webs (Leclerc et al., 2013).

Laminaria hyperborea (Laminariales) is a dominant kelp species in the North-East Atlantic, distributed from Portugal to Norway (Steneck et al., 2002). In Brittany, France, this species dominates subtidal rocky ecosystems from 0 to 30 m below chart datum. Growth of *L. hyperborea* sporophytes occurs in winter and spring, ceasing in July (Lüning, 1979). In spring, *L. hyperborea* retains the old blade from the previous year during the rapid growth of the new blade. Between April and May, the old blade is shed from the fast-growing new blade. The release of the previous season's growth contributes significantly to the total detritus production (Pessarrodona et al., 2018). *L. hyperborea* detritus represents a trophic resource that connects habitats, becoming increasingly accessible to consumers as it degrades (Norderhaug et al., 2003). In some areas, within kelp forest grazers may only consume a small fraction of kelp productivity (Hereward et al., 2018), whereas in other systems, grazing by sea urchins is a major process structuring *L. hyperborea* forests (Ling et al., 2014). In Brittany, grazers appear to consume a very small fraction of the *L. hyperborea* production, with a high proportion being exported to adjacent ecosystems. Therefore, the degradation kinetics of *L. hyperborea* detritus and its impact on recipient ecosystems appear to be key elements in ecosystem functioning.

In the present study, we explored *L. hyperborea* decomposition dynamics and the degradation process in an *in situ* six-month experimental approach using litterfall cages to simulate drift kelp accumulation on a sandy bottom ecosystem. To investigate the kinetics of detritus biomass decomposition, we monitored multiple parameters such as carbon (C) and nitrogen (N) content, phlorotannin concentration, photosynthesis, respiration and abundance of cultivable alga-associated bacteria. We tested whether *L. hyperborea* degradation was a quick process, with total decomposition of biomass after several months. The parameters were thus expected to vary accordingly, with a decrease in the C:N ratio (often related to nutritional quality and palatability), a change in tissue phlorotannin concentration (related to stress and defence mechanisms) and a decrease in the major functions such as production, respiration and reproduction.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Study site

The present study was conducted near Roscoff, in the Bay of Morlaix, along the north-western coast of Brittany, France. The bay is composed of numerous rocky reefs supporting high *L. hyperborea* biomass stock (Gorman et al., 2013), separated by large areas of fine and soft sediments that temporarily receive accumulations of drift kelp (personal observation). The experimental site (Guerhéon: 48°42'33.78" N, 003°57'12.36" W) was located in a semi-enclosed part of the bay, protected from the prevailing westerly winds, but exposed to north and easterly winds that occasionally occur during spring and summer anticyclonic conditions. The site substratum was characterised by a mixture of coarse sand and shell fragments at 4.5 m depth below chart datum (9 m average depth) and distant by ca. 100 m from rocky reefs covered with kelp forests.

2.2. Experimental design

We set up an *in situ* cage experiment to investigate the degradation dynamics of *L. hyperborea* on a subtidal sandy ecosystem (Figure 33). The study was conducted from 18 April to 5 October 2017 (5.5 months). The experiment was deployed in April to mimic the storm events that typically occur during spring and break up and dislodge part of the kelp population and increase the amount of detrital kelp deposits. In this experiment, we chose to simulate storm damage on kelps that are losing their old frond and studied the degradation process on the physiologically active new blades.

During scuba dives, we randomly collected whole adults of *L. hyperborea* with a 80-90 cm stipe length corresponding to 5-6 year-old kelps (Sheppard et al., 1978) without visible signs of degradation from a natural population on a rocky reef close to the experimental site. Kelp samples were kept in seawater and brought back to the harbour where they were processed within 2 hours. New blades were cut once in length and once in width. This method gave different fragment sizes similar to those found in the field. Fragments from two individuals were pooled and weighed with a digital spring scale (Amiaud Durer, 40 kg, ± 10 g) for a mean $\pm$ SD wet mass of 911 ± 105 g. Batches were gently packed and randomly allocated to custom-built numbered plastic litterfall cages (30 $\times$ 25 $\times$ 10 cm, 1 cm mesh) made of hard plastic mesh used in oyster farming. The quantity of algal material in the cage corresponded a 10 cm thick

accumulation of kelp fragments with a three-dimensional structure, as previously observed during prospection dives. A total of 35 litterfall cages were prepared with new blades, kept in seawater and quickly immersed on the experimental site by divers. To compare the degradation kinetics between young and old blades, five litterfall cages were filled with old blade fragments following the same procedure. Cages were attached on four anchored chain lines arranged parallel to each other, forming a relatively continuous rectangle of accumulated fragments (Figure 33).

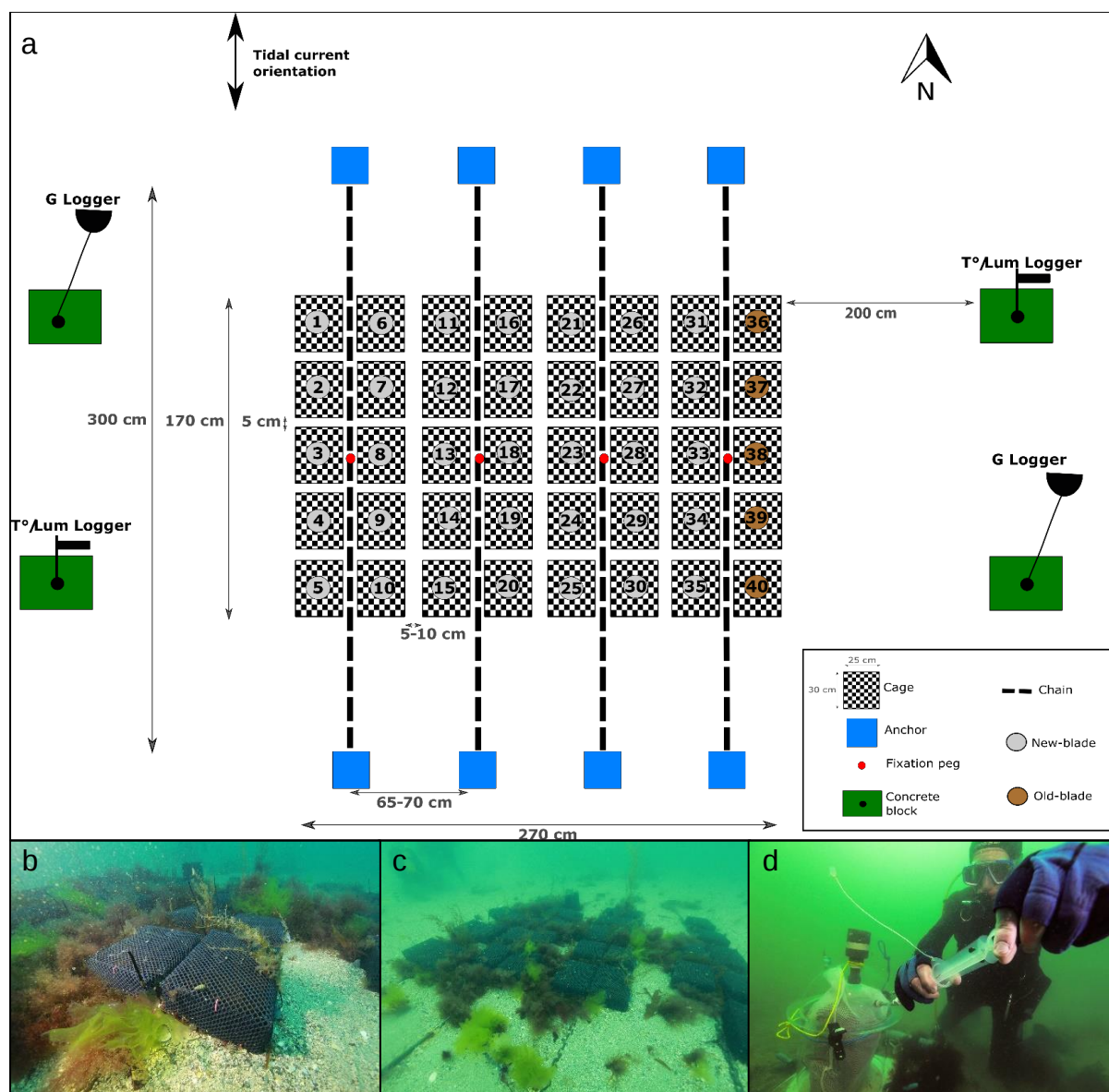


Figure 33: (a) In situ experimental set-up on the seabed in the Bay of Morlaix (Guerhéon: 48°42'33.78" N, 003°57'12.36" W) at 9 m depth (on average). Panel (b) shows 40 custom-built plastic cages filled with 1 kg of fresh *Laminaria hyperborea* blades arranged to form an artificial accumulation of kelp fragments (c). (d) Benthic chamber incubations to estimate the holobiont respiration rates. Photographs: Wilfried Thomas, experimental schematic: Florian de Bettignies.

We checked the cages throughout the experiment to ensure that they were not buried in sediment. At each sampling time (2, 4, 6, 11, 15, 20, 24 weeks), five replicates of new-blade litterfall cages were randomly collected. Additionally, one old-blade litterfall cage was randomly collected at five sampling dates (4, 6, 11, 15, 20 weeks). Cages were collected with caution using 1 mm mesh bags, for 3 of them incubated for *in-situ* respirometry measurements, brought to the surface, transported within site seawater to the laboratory for bacterial sampling before any other processing. Cages were then kept in the dark in a continuous-flow seawater tank with constant air bubbling until laboratory measurements (performed within 24 h).

2.3. Field measurements

2.3.1. Environmental parameters

An array of environmental sensors were deployed on the experimental site to measure temperature, light intensity and water motion over the six-month period. Temperature and light intensity were measured with the same sensor (HOBO Pendant Temperature/Light Weatherproof Pendant Data Logger 16K) attached on a plate fixed horizontally on a threaded rod at 20 cm from a concrete block. Relative water motion was measured with an accelerometer (HOBO Pendant G Data Logger) attached to a small dome-shaped buoy. The buoy was tethered to the seabed with a 0.75 m rope clamp on a different concrete block according to (Bennett et al., 2015) design. These sensors were deployed at 3 m from the experimental system and a replicate set was deployed to offset any sensor failure. At each sampling time, sensors were changed or cleaned to prevent too much fouling on the rope or on the sensor. All sensors were programmed to take one measurement every five minutes. For each sampling time, the maximum, minimum and average values of the previous week were measured for temperature and relative water motion (RWM). Only the daily average was used for light. For the RWM, only two channels were used (x, y) to account for horizontal acceleration (cf. H₂O motion V2 design; Evans and Abdo (2010)). The sensor was set to record acceleration (m.s^{-2}). The RWM was standardised and measured as the vector sum for all pairwise recordings according to (Evans and Abdo, 2010) methodology.

2.3.2. *In situ* litterfall cage respiration rate

Litterfall cage respiration rates were measured underwater at the experimental site during each collection time on three of the five randomly collected new-blade litterfall cages. Three benthic chambers were set up *in situ* by scuba divers. The custom-built incubation chambers (Ouisse et al., 2014) were composed of a base to isolate the measured sample from the sediment, a Plexiglas cylinder and dome sealed by a clamp system enclosing a total volume of 26.2 L of seawater. Chambers were assembled ensuring no air bubbles remained inside and seawater was mixed within the chambers with an autonomous stirrer. The three selected cages harvested in their mesh bags were allocated to one benthic chamber each. Cages were incubated in the benthic chambers covered by black tarpaulins to ensure darkness for 30 min. A sample of seawater was collected from each chamber by using 100 mL syringes at the beginning and at the end of the incubation (two-point method) and directly brought to the surface after sampling. Dissolved oxygen concentration was immediately measured on the boat using a portable multi-meter (HQ40d, Hach®, Loveland, CO, USA) coupled with a luminescent/optical dissolved oxygen probe (Intellical™ LDO101, Hach®, accuracy $\pm 0.2 \text{ mg.L}^{-1}$). Litterfall cage respiration rate was estimated from the difference between initial and final oxygen (O_2) concentrations after being corrected for temperature change. Respiration was expressed as O_2 consumption in $\text{mg O}_2.\text{cage}^{-1}.\text{h}^{-1}$, to allow comparisons between litterfall cages over time. Although continuous O_2 measurement is recommended, measurement only at the beginning and at the end of the incubation is considered acceptable to obtain a correct measurement of community metabolism for short incubations (Ouisse et al., 2014).

2.4. Laboratory measurements

In the laboratory, the contents of each cage were placed in the corresponding 1 mm mesh bag, and kept in the dark in a large tank with running seawater. For each sample and measurement, bags were opened in the laboratory and directly brought back to the seawater tank after processing.

2.4.1. *Cultivable bacteria counts*

For each litterfall cage, 10 pieces of algal tissue were collected using a stainless steel punch (13 mm diameter) sterilised by flaming with 70% ethanol. Algal pieces were transferred to 20 mL

of sterile saline solution (for 1 L: 24.7 g NaCl, 6.3 g $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 4.6 g $\text{MgCl}_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$, 0.7 g KCl), stored on ice and returned within 1 h to the laboratory for further processing. The 10 algal pieces from one cage were rinsed twice in 20 mL sterile saline solution and homogenised in a single batch for 1 min at 8000 rpm in 20 mL sterile saline solution using a T25 Ultra-Turrax blender, followed by 1 min of vortex agitation at maximum speed. Serial dilutions (from 10^{-1} to 10^{-4}) of homogenates were prepared in sterile saline solution. Then, 100 μL of the dilutions were spread-plated in duplicate and incubated at 20°C for 7 days. Four media were used to screen cultivable bacteria presenting different functions. The Zobell agar medium (for 1 L: 5 g tryptone, 1 g yeast extract, 15 g agar in natural seawater), a highly nutritive medium, was used as a proxy of the total community of cultivable bacteria. Bacteria resisting high concentrations of iodine, one of the defence compounds released by kelps (Verhaeghe et al., 2008), were screened on a Zobell agar medium supplemented with 100 mM KI. Bacteria were also grown on a minimum medium solidified with Phytigel (for 1 L: 24.7 g NaCl, 6.3 g $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 4.6 g $\text{MgCl}_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$, 2 g NH_4Cl , 0.7 g KCl, 0.6 g CaCl_2 , 200 mg NaHCO_3 , 100 mg K_2HPO_4 , 1X vitamin mix, 20 mg $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 20 g Phytigel) (Thomas et al., 2011) and supplemented with 4 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ alginate, a polysaccharide accounting for 10-45% of the dry mass of brown algal cell wall (Kloareg and Quatrano, 1988) or 4 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ mannitol, one of the main carbon storage forms in brown algae (Iwamoto and Shiraiwa, 2005). (Technical) duplicate measurements were averaged and results were expressed as the number of colony-forming units per unit area of algal tissue ($\text{cfu} \cdot \text{cm}^{-2}$). The detection limit was $75 \text{ cfu} \cdot \text{cm}^{-2}$. The proportion of iodine-resistant cultivable bacteria was estimated as the ratio of counts obtained on KI-supplemented Zobell agar compared to counts obtained on Zobell agar.

2.4.2. *Phlorotannin assay*

For each cage, 10 disks of 28 mm diameter were randomly cored on kelp fragments and stored at -20°C before processing. Phlorotannin extraction was performed using a method adapted from Li et al. (2017) and Koivikko et al. (2007). Frozen samples were stored overnight at -80°C and freeze-dried for 24 h. First, 100 mg of freeze-dried tissue were ground into a fine homogeneous powder under liquid nitrogen with a mortar and pestle and stored at -20°C until analyses. The extraction buffer consisted of a 30:70 ethanol:water mixture acidified with hydrochloric acid ($\text{pH} = 2.6$) to prevent oxidation. Extraction was performed at 25°C for 30 min with 0.5 mL of extraction buffer under constant agitation. The extract was centrifuged and the supernatant was retrieved and stored at -20°C . Total soluble phlorotannin quantification in

the extracts was determined using a modified Folin-Ciocalteu method (Van Alstyne et al., 1999; Zhang et al., 2006). Phloroglucinol (Sigma) was used as a standard. Extracts were diluted 2 to 10 times with extraction buffer for absorbance to be in the range of the standard curve. Absorbance measurements were performed using multiwall plates (Nunc UV-Star 96 wells) containing 10 μL of extract, 50 μL of Folin-Ciocalteu reagent (Sigma) and 40 μL of Na_2CO_3 7.5 % (m/v). Plates were incubated in the dark at room temperature for 2 h. Absorbance was measured at $\lambda = 750 \text{ nm}$ on a spectrophotometric microplate reader (Safire²Tecan Multi-detection Microplate reader). For each sampling time, the cage was used as biological replicate ($n = 5$) and each sample was measured in two technical replicates. Technical (measurement) replicate values were averaged prior to statistical analyses. Each standard solution was run in triplicate. The concentration of soluble phlorotannins within kelp fragments was calculated according to the phloroglucinol standard curve and expressed in phloroglucinol equivalent in $\text{mg.g}_{\text{DM}}^{-1}$ (where DM is kelp dry mass).

2.4.3. Carbon-nitrogen content

For each cage, 10 disks of 28 mm diameter were randomly cored on kelp fragments and stored at -20°C until preparation and analysis. Algal samples were rinsed with freshwater to remove possible epiphytes and dried at 60°C during 48 h. Dried material was ground with a mortar and a pestle and powder samples were put in tin capsules before C:N analyses. Carbon and nitrogen content were measured using a Flash EA 1112 CHN analyser (ThermoFinnigan) coupled with a Finnigan Delta Plus mass spectrometer, via a Finnigan Con-Flo III interface. C:N data were expressed as a mass ratio.

2.4.4. Chlorophyll fluorescence measurements

Fluorescence was measured to evaluate the conservation of photosynthetic capacity of algal tissues. Blades were transported from the seawater tank to the laboratory inside a dark box filled with seawater. All measurements were carried out 24 h after collection between 4:00 pm and 6:00 pm to avoid differences in physiology related to daily cycles (Edwards and Kim, 2010; Gevaert et al., 2002). Visually, the degradation state of blade fragments varied with size. Fragments were therefore separated in two groups according to their surface area: small (area $< 25 \text{ cm}^2$) and large (area $> 50 \text{ cm}^2$) fragments. The fluorescence signals were taken from the middle of the fragments for three small and three large fragments randomly selected from each

cage. At each sampling time, measurements were taken for the five new-blade cages collected. Fragments were dark-adapted for an additional 15 min using the Dark Leaf Clip Diving-LC (Walz) to which the optical fibre of the fluorometer was applied to perform the measurements. *In vivo* Chl. a fluorescence of photosystem II (PSII) was measured from each fragment using an underwater pulse amplitude modulated fluorometer (Diving-PAM; Heinz Walz, Effeltrich, Germany). The maximum quantum yield (F_v/F_m) of PSII, here used as a proxy of physiological capacity, was measured using a 0.8 s saturating light pulse of white light ($2500 \mu\text{mol photons.m}^{-2} \text{s}^{-1}$). F_v represents the variable fluorescence and corresponds to the difference between the minimum fluorescence yield (F_0) measured under weak red modulated light and the maximal fluorescence (F_m) measured following the short saturating light pulse.

2.4.5. Remaining biomass

The remaining fragments from each litterfall cage were air-dried for 1 minute and wet-weighed (wet mass, WM). Samples were then dried at 60°C for at least 48 h until reaching a constant mass before being reweighed (dry mass, DM). The remaining biomass was estimated by dividing the final WM by the initial WM measured at the beginning of the experiment and expressed in percentage of remaining biomass (%RB). To estimate the decomposition kinetics, we calculated a decomposition rate with a single exponential decay model commonly used in the literature (Enríquez et al., 1993; Olson, 1963). The decomposition rate (k , in day^{-1}) was calculated from the change of biomass (M) over time (t , in days) since the beginning of the experiment following the equation:

$$M_t = M_0 e^{-kt}$$

From this equation, the half-life of fragment detritus was measured ($T_{1/2} = k^{-1} \cdot \ln(2)$, days). It gives a more intuitive description of detritus turnover times (Enríquez et al., 1993). In our case, M_0 corresponds to the initial percentage of remaining biomass that is equal to 100. Additionally, before drying algae, frond surface was checked for reproductive tissue presence.

2.5. Data analysis

Phlorotannin concentrations and C:N contents were compared with a one-way ANOVA using degradation time as fixed factor. Post-hoc comparisons were applied using Tukey's honestly significant difference (HSD) tests when significant ANOVA results were found ($p < 0.05$).

Phlorotannin concentration data were square-root transformed prior to analysis to meet the assumptions of normality (Shapiro Wilk's test, $\alpha = 0.05$) and homogeneity of variance (Levene's test, $\alpha = 0.05$). Remaining biomass, litterfall cage respiration and bacterial count values were compared using a non-parametric one-way analysis of variance Kruskal-Wallis H-test with degradation time as fixed factor. This procedure was used for biomass data because assumptions of normality and homoscedasticity were not met even after $\log(x)$ and square-root transformations. For litterfall cage respiration and bacterial counts, the low number of replicates ($n = 3$) at each sampling time were not amenable to parametric analyses. Bonferroni adjustment and the low number of replicates precluded the detection of differences by post-hoc Dunn pairwise tests. Fv/Fm data within the same litterfall cage were averaged for small and large fragments prior to analysis, due to data dependency. Fv/Fm values were compared using a two-way ANOVA with degradation time and fragment size as fixed factors. Given that the response of the fragment size depended on degradation time, we chose a nested design. The assumption of homoscedasticity was met. Although the data did not meet the assumption of normal distribution of residuals (Shapiro Wilk's test, $\alpha = 0.05$), we nonetheless selected this parametric analysis because the distribution of residuals was nearly normal in the histograms and the ANOVA is robust to small deviations from normality (Schmider et al., 2010).

All statistical analyses and graphics were carried out using the freeware R statistical environment (R Core Team 2019).

3. RESULTS

3.1. Environmental parameters

During the experiment, temperature ranged from 11.7 to 17.8 °C reflecting seasonal fluctuation typically observed in the Bay of Morlaix. No lengthy strong storms were experienced during the experiment, indicating that there were no long periods of low light and high RWM between experimental times (Table 1).

3.2. Decomposition of biomass and tissue content

The biomass of new *L. hyperborea* blades decreased with degradation time (Kruskal-Wallis, $H = 34.2$, $df = 7$, $p < 0.001$). Biomass decomposition started after 2 weeks and showed negative

exponential dynamics with rapid loss during the first 11 weeks and then slowing after 15 weeks (Figure 34a). After 24 weeks (5.5 months), the remaining biomass represented 16.5% and 3.8% of initial mass for new blades and old blades, respectively. The decomposition rate calculated with the non-linear regression model was three times higher for old blades ($k = 0.0366 \text{ day}^{-1}$, $p < 0.001$, $R_{\text{raw}}^2 = 0.9682$) compared with new blades ($k = 0.0107 \text{ day}^{-1}$, $p < 0.001$, $R_{\text{raw}}^2 = 0.949$), corresponding to a fragment degradation half-life ($T_{1/2}$) of 18.9 and 65.0 days, respectively (Figure 34b). Furthermore, after 20 and 24 weeks of degradation, reproductive tissues were observed on the surface of degrading new blades. Tissue composition was significantly affected by degradation time (Figure 34c, 2d). Phlorotannin concentration in degrading *L. hyperborea* fragments increased significantly with time ($F_{7, 32} = 30.492$, $p < 0.001$). The concentration was two times higher after 11 weeks of degradation compared with any time point the first 6 weeks. This increase was significant (Tukey's HSD test, $p < 0.05$) except for the comparison between week 4 and 15 ($p = 0.116$, Figure 34c). The content in C:N (mass ratio) was significantly affected by degradation time ($F_{7, 32} = 6$, $p < 0.001$), with the ratio increasing slightly from 4.6 after 2 weeks to a maximum of 7.3 after 15 weeks of degradation. The Post-hoc Tukey's HSD test showed only some differences between times within the first 6 weeks and after 11 weeks. No significant differences in C:N ratio were observed among sampling times after 11 weeks (Figure 34d).

Table 1: Environmental parameters for each sampling time. Data provided are those measured the week before retrieval. Relative water motion data for week 20 are missing due to sensor failure.

Time (weeks)	Temperature (°C)			Light (lux)	Relative Water Motion (m.s^{-2})		
	Mean	MinT°	Max T°	Mean	Mean	Min	Max
0	12.7	12.2	13.3	2284	0.38	0.00	1.98
2	12.3	11.7	13.7	650	0.30	0.00	2.63
4	13.4	12.6	14.5	1154	0.13	0.00	1.08
6	14.5	13.5	16.5	2260	0.25	0.00	2.02
11	15.9	15.2	17.1	956	0.33	0.00	3.08
15	16.5	15.9	17.1	272	0.22	0.00	2.27
20	17.2	16.4	17.8	199	--	--	--
24	16.1	15.9	16.4	515	0.15	0.00	1.86

3.3. Detritus metabolism

The litterfall cage respiration rate was significantly influenced by degradation time (Kruskal-Wallis, $H = 15.406$, $df = 7$, $p < 0.05$, Figure 34e). Respiration dramatically decreased by a factor of 3 after 2 weeks of degradation; thereafter the rate did not vary from 2 to 6 weeks. A gradual

increase was measured starting from 11 weeks with a maximum rate after 20 and 24 weeks of degradation. At the end of the experiment, the respiration rate doubled relative to the rate observed between 2 and 6 weeks (Figure 34e).

The photosynthetic capacity (F_v/F_m) of degrading algae varied significantly across degradation time ($F_{7,60} = 6.858$, $p < 0.001$) and according to fragment size ($F_{7,60} = 11.821$, $p < 0.001$) (Figure 34f). Under optimal conditions, F_v/F_m values range from 0.7 to 0.8 for brown algae (Bischof et al., 1999) and a reduction reflects a stress response in algae (Pearson et al., 2009). In large fragments, F_v/F_m remained stable (Tukey's HSD, $p > 0.05$) and high (between 0.70 and 0.76), reflecting satisfactory photosynthetic capacity, whereas the F_v/F_m of small fragments was affected over time. Especially after 15 weeks, F_v/F_m values decreased and were highly variable (mean $\pm$ SD; 0.43 ± 0.24 , 0.32 ± 0.15 , 0.59 ± 0.16 after 15, 20, 24 weeks, respectively, Figure 34f).

3.4. Fluctuations of cultivable bacteria during the degradation of *L. hyperborea*

Bacterial counts on Zobell agar, alginate-Phytigel and mannitol-Phytigel plates increased by 1-2 orders of magnitude in the first two weeks of the experiment (Figure 35), and thereafter remained stable until the end of the experiment. This variation over time was found to be statistically significant for counts on alginate-Phytigel (Kruskal-Wallis chi-squared = 11.697, $df = 5$, $P = 0.039$) and mannitol-Phytigel (Kruskal-Wallis chi-squared = 11.655, $df = 5$, $P = 0.040$) plates. Furthermore, the proportion of iodine-resistant bacteria decreased with time (Kruskal-Wallis chi-squared = 10.5, $df = 4$, $P = 0.033$, Fig. 35b), from 75% at the beginning of the experiment to 5% after 24 weeks.

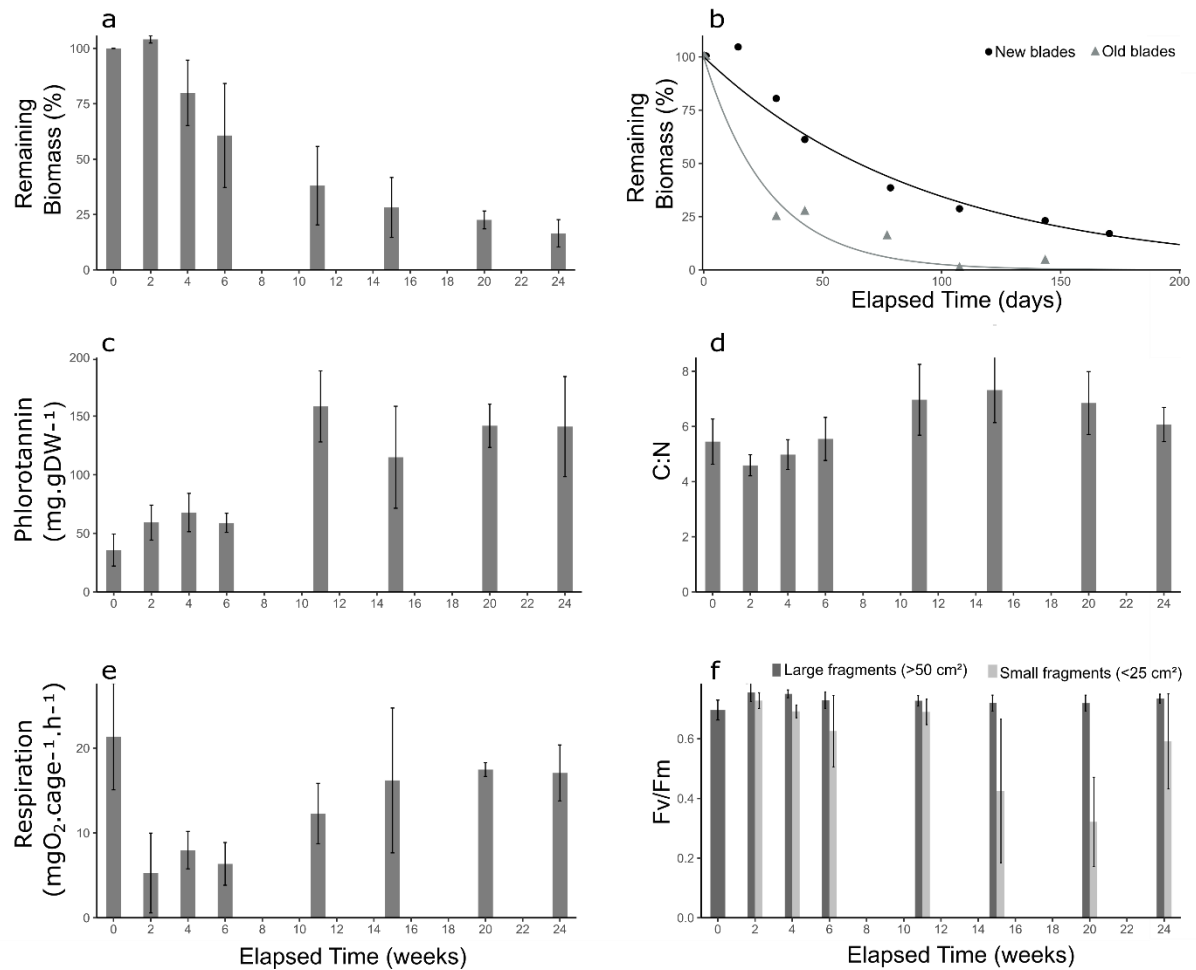


Figure 34 : Parameters of degradation dynamics showing the change in (a) remaining biomass, (b) biomass decomposition models for new-blades (black circles) and old-blades (grey triangles) cages, (c) phlorotannin content, (d) C:N composition, (e) holobiont respiration rate and (f) Fv/Fm values for large (dark grey) and small (light grey) fragments. Bars give means with standard deviations ($n = 5$, except for respiration $n = 3$). Measures were taken at seven sampling times (0, 2, 4, 6, 11, 15, 20, 24 weeks). All measures are for new blades, except in panel b.

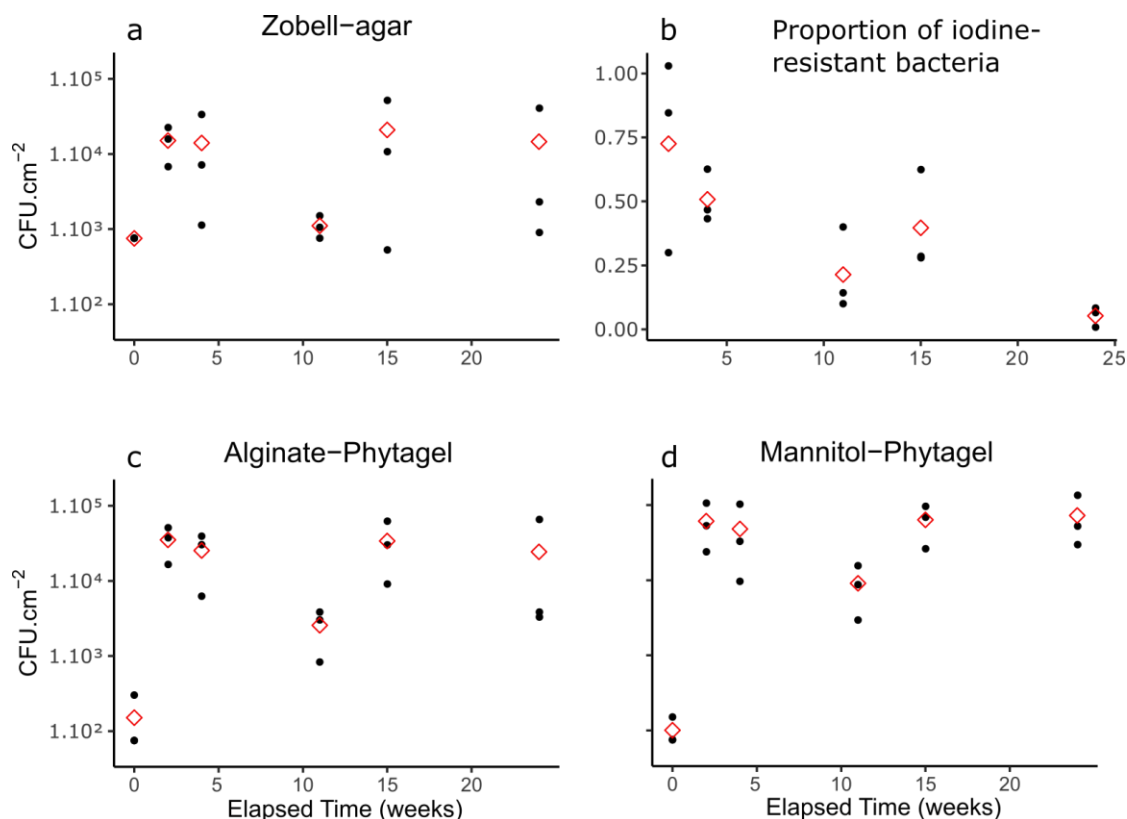


Figure 35 : Cultivable bacterial counts (in number of colony-forming units per unit area of algal tissue: cfu.cm⁻²) on different growth media: (a) Zobell-agar; (b) KI-supplemented Zobell-agar; (c) alginate-Phytigel; (d) mannitol-Phytigel. Proportion of iodine-resistant bacteria was estimated as the ratio of counts obtained on KI-supplemented Zobell agar relative to the counts obtained on Zobell agar. Dots represent the raw data points from each cage replicate and the open diamonds represent the mean values.

4. DISCUSSION

Understanding the kinetic and the processes of kelp fragments degradation is essential regarding the quantity of organic matter exported within adjacent habitats by kelps forests. During our experiment, the degradation of kelp biomass followed a classic pattern of organic matter decomposition according to a simple negative exponential model, with high heterogeneity between young and old *L. hyperborea* blades. Old blades showed degradation kinetics that were three times faster than those of young blades. An additional study showed that stipes degrade slightly faster than old blades and four times faster (data not shown) than young blades ($k = 0.0425 \text{ d}^{-1}$, compared to $k = 0.0366 \text{ d}^{-1}$ and $k = 0.0107 \text{ d}^{-1}$ for respectively old and young blades). This shows that, depending on the export process (detachment of old blades, erosion or dislodgment during storms), fragments may have different residence times

in coastal ecosystems. The degradation of kelp organic matter thus follows two different types of patterns. The classic export due to the natural kelp life cycle results in a pulse of organic matter during spring and summer, and this tissue degrades relatively quickly. By contrast, material exported during storms is more variable, producing slowly degrading material. Considering these accumulations or drifting fragments as a transient habitat and resource for adjacent ecosystems, their influence in benthic systems can be significant for several months. Surprisingly, the *L. hyperborea* degradation rate appeared slow compared with other macroalgae that dominate coastal ecosystems. The measured degradation rate for young *L. hyperborea* blades is 10 to 20 times slower than fast growing ephemeral algal species such as *Ulva* sp. ($k = 0.34 - 0.51 \text{ d}^{-1}$) or *Gracilaria* sp. ($k = 0.5 \text{ d}^{-1}$) (Conover et al., 2016), more than 5 times slower than intertidal canopy-forming species such as *Fucus vesiculosus* ($k = 0.09 \text{ d}^{-1}$) (Conover et al., 2016), about 3 times slower than other kelp species such as *Macrocystis integrifolia* for young blades ($k = 0.032 \text{ d}^{-1}$) (Albright et al., 1980) and similar to seagrass species ($k \approx 0.01 \text{ d}^{-1}$) (Harrison, 1989; Hemminga and Nieuwenhuize, 1991) and mangrove leaves ($k = 0.011 \text{ d}^{-1}$) (Gladstone-Gallagher et al., 2014). In addition, degradation dynamics may be strongly affected by seasonal patterns and environmental conditions including changes in local hydrodynamics and temperature fluctuations. For example, physical mechanisms certainly fragment detritus more than that observed within our cages. Furthermore, our study covered the spring-summer period that corresponds to late spring storms. The lower temperatures during winter likely slow down the degradation process, but the high water motion during winter may speed up the process. For these reasons, winter and autumn degradation kinetics are not readily predictable. Further research is also needed to understand change of degradation dynamics depending on the type of recipient habitat.

In addition to the slow degradation dynamics, photosynthetic capacity was maintained for 5.5 months for large fragments and for 3.5 months for small fragments. However, this capacity appears to be highly variable depending on the degree of fragmentation and time of degradation. Here, small fragments tended to lose their photosynthetic ability. These results have wide implications for coastal ecosystem functioning, because exported detritus may continue to carry out primary production and retain the energy and capacity to renew their tissues, potentially explaining their partial recalcitrance to degradation. In highly hydrodynamic systems such as the English Channel, this recalcitrance may increase the area of kelp forest influence and magnify the impact of kelp forests on coastal and deep-sea ecosystems. Furthermore, reproductive tissues were observed on degrading fragments during this six-month experiment

(data not shown). The persistence of reproductive tissue in drift kelp may increase the dispersal capacity of *L. hyperborea*, partly compensating for the naturally short dispersal ranges of spores (5-200 m) (Fredriksen et al., 1995).

Respiration showed a rapid decline at the beginning of the experiment. This early change can be attributed to the capacity of kelps to modulate their metabolism depending on environmental conditions (Kregting et al., 2016). Respiration increased after 11 weeks, likely reflecting the metabolism of the holobiont complex formed by the degrading kelp and its associated microorganisms. Degrading kelp is rapidly colonised by bacteria such as those growing on alginate or mannitol, reaching an apparent maximum abundance as early as 2 weeks after fragmentation.

Kelps possess a unique defence metabolism, associated in particular with the production of toxic iodine compounds and phlorotannins (Potin et al., 2002). Iodine is highly concentrated in the peripheral cell layers, creating specific niches for associated bacteria during iodovolatilisation (Küpper et al., 2008; Verhaeghe et al., 2008). Our preliminary results on iodine-tolerant bacteria suggest some changes in bacterial community composition. As *L. hyperborea* tissue is degrading, iodine from the alga may be released in the environment, making the associated specific niches disappear. Interestingly, the detected concentration of phlorotannins in degrading tissues doubled after 11 weeks. This result is counterintuitive and refutes the claim that kelps quickly initiate defence responses to minimise grazing pressure and stress soon after dislodgement (Norderhaug et al., 2006). Instead, this apparent increase in phlorotannins may reflect the early degradation stage of kelp tissue after 11 weeks. The degradation of cell walls by colonising bacteria may make phlorotannins more accessible and increase the extraction efficiency during phlorotannin concentration assays.

The C:N ratio also followed a counterintuitive trend and remained stable for 5.5 months. Previous studies have shown a decrease in the C:N ratio related to the degradation of kelps, reflecting an enrichment in nitrogen (Norderhaug et al., 2006; Sosik and Simenstad, 2013). Our results show the opposite trend, with no change or a slight increase in C:N as previously observed by Dethier et al. (2014). We suggest that, in the present experiment, kelp tissues did not degrade enough to observe a decrease in C:N.

Our study allows a better understanding of *in situ* kelp degradation dynamics over the spring/summer period. We showed that drifting *Laminaria hyperborea* have a high capacity to resist degradation, maintaining photosynthesis function for 5.5 months depending on the degree

of fragmentation. Confirming this pattern of degradation dynamics requires testing different environmental conditions (hydrodynamism, depth) and seasons in future studies. In natural conditions, accumulations or marine litterfall vary over time and fragments can drift between different habitats after being exported. Although these changes in environmental conditions during the degradation process complicate the understanding of the impact of kelp fragments on coastal ecosystems, there is no doubt that this pulse of organic matter can be used by recipient ecosystem food webs.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thanks the marine operation staff of Roscoff Biological Station (*Service Mer & Observation SBR*), especially L. Levêque, Y. Fontana, W. Thomas, M. Camusat, N. Guidal and F. Le Ven for their help with scuba diving fieldwork and experimental set-up. We also thank Metabomer platform of Roscoff Biological Station (*FR2424*) for C:N sample analyses. This work benefited from the support of the Brittany Regional Council and the French Government through the National Research Agency with regards to the investment expenditure program IDEALG (reference: ANR-10-BTBR-04).

IV.2. Maintien des fonctions productrices et reproductrices au cours de la dégradation

ARTICLE 2 :

(En cours de réalisation pour soumission prévue dans le journal *Functional Ecology*)

SUSTAINED PRODUCTIVITY OF DEGRADING KELP DETRITUS IN THE SHALLOW BENTHOS: DETACHED OR BROKEN, BUT NOT DEAD

Nadia Frontier^{2†}, Florian de Bettignies^{1†*}, Andy Foggo², Patrick Dauby³ Dominique Davoult¹

¹Sorbonne Université, CNRS, UMR 7144 AD2M, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, F-29680 Roscoff, France

² Marine Biology and Ecology Research Centre, School of Biological and Marine Sciences, University of Plymouth, Drake Circus, PL4 8AA, UK

³University of Liège, Systematics and Animal Diversity, Sart Tilman B6c, B-4000 Liège, Belgium

*Corresponding author: f.debettignies@sb-roscoff.fr

† The authors contributed equally to this work

Authors' contribution statement: NF, FdB and DD conceived the ideas and designed the study. FdB and NF built the experimental system. NF and FdB conducted the experimental manipulation. AF, NF, FdB and analysed the data. NF wrote the first draft and FdB, AF, and DD extensively contributed to the corrections.

ABSTRACT

A significant proportion of kelp biomass is exported as detritus into recipient marine ecosystems. The warming climate threatens to re-shuffle the species composition of kelp forests and disturb the dynamic of these highly productive ecosystems. The study of kelp detrital subsidy is a burgeoning field and this present study investigated the degradation kinetics of two co-occurring species and the capacity of their detritus to maintain major functions including production and reproduction.

We compared the degradation of two competing North East Atlantic species, the native Boreal *Laminaria hyperborea* and the thermally tolerant Boreal-Lusitanian *L. ochroleuca*, whose range is expanding northwards. Detrital fragment degradation was measured by a mesocosm experiment across gradients in light attenuation (a proxy for depth) to investigate the changes in multiple physiological response under different environmental conditions. Degradation of fragments was quantified over 99 days for biomass and over 60 days for production, respiration (by respirometry) and efficiency of Photosystem II (by PAM fluorometry).

Data indicated that whilst degradation, photosynthetic activity and PSII efficiency of the different species responded differently to simulated depth and kelp fragments of both species continued to produce oxygen for up to 60 days. This study reveals the potential for ostensibly detrital kelp to maintain primary production and, possibly, to reproduce. However, shifts in kelp species composition may have knocked on effects on the cycling of organic matter considering their differentiate dynamics of degradation. Furthermore, the physiological response of kelp detritus is dependent on the range of habitats to which it is exported.

KEY INDEX WORDS: Climate change, Detritus, Oxygen production, PAM fluorescence, Respiration,

1. INTRODUCTION

A significant proportion of primary production from the large marine primary autotrophs is exported as detritus rather than being directly consumed by grazers (Moore, 2004). The role of detritus is fundamental in understanding the dynamics, connectivity and functioning of coastal environments (Marczak et al., 2007; Hagen, 2012). Detritus enhances primary and secondary production whilst contributing to the structure and stability of food webs in recipient ecosystems (Polis, 1997; Huxel, 2002; Marczak et al., 2007; Pessarrodona et al 2018b, de Bettignies et al., submitted). Furthermore, accumulation of detritus physically modifies the habitat structure (Schindler, 1990; Williamson et al., 1999; Hagen, 2012). The influence on recipient ecosystems depends on spatial and temporal scales in addition to the frequency and residence time of the detrital deposition (Yang, 2008).

Within the temperate to sub-polar regions of the globe, kelps are of paramount importance to marine ecosystem functioning. They contribute to the functional integrity of coastal ecosystems as habitat forming species (HFS) via their biogenic structure, through wave energy dissipation and via cycling of carbon (Christie et al., 2003; Laffoley and Grimsditch, 2009; Teagle et al., 2017). Kelps assimilate carbon dioxide to produce organic matter via photosynthesis (Bartsch et al., 2008) and major part of the biomass is eventually released or eroded and exported as detritus into benthic ecosystems (Duggins et al., 1989; Krumhansl and Scheibling 2012; Pessarrodona et al., 2018a). In a global context, as much as 82% of annual kelp biomass is transferred as detrital material (Krumhansl and Scheibling, 2012; de Bettignies et al., 2013). This major contribution to the particulate organic matter (POM) pool plays an important role in carbon transfer to nearby biological communities (Leclerc et al., 2013a).

In particular, species of the order Laminariales are important contributors to coastal primary production (Kirk, 1994) and form key constituents of shallow subtidal kelp forests across four continents (Steneck et al., 2002; Teagle et al., 2017). *Laminaria hyperborea* dominates subtidal rocky ecosystems along North East Atlantic coastlines. Detrital production by *L. hyperborea* is unique because the majority of the previous-season's growth is shed, often intact, between April and May; the release of this pulse of biomass contributes significantly to the total detritus production (Pessarrodona et al., 2018a). *L. hyperborea*'s detritus is a trophic resource connecting habitats which becomes increasingly accessible to consumers as it degrades (Norderhaug et al., 2003) and is an especially important dietary subsidy during periods of low plankton productivity (Leclerc et al., 2013a). As well as accumulating in coastal embayments

and on beaches, a significant fraction of *L. hyperborea* detritus flows into seafloor depressions, low-energy habitats and deep subtidal regions (Filbee-Dexter and Scheibling, 2016; Filbee-Dexter et al., 2018; de Bettignies et al., submitted). Therefore, it is important to understand the degradation dynamics of detritus and investigate if primary producer functions can be maintained to further our understanding of its role in marine ecosystems.

Currently, a suite of anthropogenic pressures is threatening the integrity and distribution of kelp forests. Direct pressures include the increasing demands from the alginate industry and the mechanisation of harvesting that has increased exploitation (Delebecq et al., 2011; Bajjouk et al., 2015). Indirectly, modifications of abiotic parameters such as decreasing water quality (as a function of elevated sedimentation and nutrient loading), persistent increments in temperature and extreme climatic events (i.e. heatwaves), are having profound impacts on the functional integrity of kelp forests (Connell, 2007; Araújo et al., 2016; Filbee-dexter and Wernberg, 2018; Smale et al., 2019). Furthermore, as a consequence of anthropogenic perturbations working in synergy, declining kelp biomass will inevitably impact the supply of kelp detritus into recipient marine communities (Krumhansl and Scheibling, 2012).

The conspicuous thermally tolerant macroalgae (Franco et al., 2017; Hargrave et al., 2017) of Lusitanian origin, *Laminaria ochroleuca* (Bachelot de la Pylaie), has expanded its range northwards from Morocco and across the English Channel in response to the changing climate. Today, *L. ochroleuca* is expanding its leading edge eastwards and northwards at 5.4 and 2.5 km per year, respectively (Straub et al., 2016). Its range now overlaps with the native assemblage's dominant kelp species, *L. hyperborea* (Smale et al., 2015; Hargrave et al., 2017) which has undergone a ~ 250 km range contraction at its warm leading-edge since 1970 (Assis et al., 2016). The moving thermal envelope of *L. ochroleuca* is modifying the functional composition of HFS, with propagating effects on detrital composition. The re-arrangement of HFS has been shown to have marked ecological implications, extending to adjacent communities which rely on these subsidises of allochthonous material (Bishop et al., 2010; Straub et al., 2016).

The ecological function of detritus varies between species, and comparisons between *L. ochroleuca* and *L. hyperborea* has emerged as a recent research area (Pessarrodona et al., 2018b). Findings have demonstrated species differences in detrital decomposition rates in spring, with *L. ochroleuca* exhibiting significantly faster rates ($\times 6.5$) compared to *L. hyperborea* (Pessarrodona et al., 2018b). In addition, the species exhibit differences in detrital production with the May cast from *L. hyperborea* accounting for ~ 40-60% of lamina erosion (Pessarrodona et al., 2018a) compared with the continual release of detritus from *L. ochroleuca*

(Pessarrodona et al., 2018b). Alterations to the cycling of organic matter will likely be amplified as sea surface temperatures increase (in the North East Atlantic, a rise of $> 2^{\circ}\text{C}$ is forecast in the next 100 years), (Philippart et al., 2011; IPCC, 2018) resulting in the gradual replacement of the native cool-water *L. hyperborea* by the warm-water, more tolerant *L. ochroleuca*.

Degradation is dynamic and testing the response of detritus across different environmental conditions is important to contextualise this process. The depth distribution of photosynthetic kelp-forest communities is strongly influenced by light availability (Lüning & Dring, 1979; Kirk, 1994; Gorman et al., 2013; Bajjouk et al., 2015) and the photosynthetic mechanisms of kelp species have been demonstrated to respond to changes in underwater light (i.e. *Saccharina latissima*: Gevaert et al., 2002 and *Laminaria digitata*: Delebecq et al., 2011). Investigating the degradation of kelp detritus across a depth gradient deserves investigation into its effects on important community processes.

The aim of this study was to monitor the breakdown of *Laminaria* material. In pursuit of this aim, the biomass dynamics, oxygen production, respiration and efficiency of Photosystem II of kelp detritus from *L. hyperborea* and *L. ochroleuca* was compared. These responses were contextualised across a gradient of light attenuation (proxy of depth). We hypothesized that *Laminaria* species have the capacity to resist to degradation maintaining major primary production function depending on environmental conditions as observed by de Bettignies et al. (submitted). The two species should exhibit differential responses to degradation with a quicker decomposition for *L. ochroleuca* compared to *L. hyperborea* according to Pessarrodona et al. (2018) results. For the first time, the influence of depth was tested as a potential variable on the degradation of kelp material.

MATERIAL AND METHODS

1.1 Study location and kelp collection

The study was conducted in the Roscoff Biological Station close to the Bay of Morlaix (France). The Bay of Morlaix is a 266 km² semi-enclosed bay characterised by a high proportion of rocky reefs (41%), an essential requirement for kelp communities. The bay is comprised of diverse subtidal kelp forest community dominated by *Laminaria* (Gorman et al., 2013). In May 2018, *L. hyperborea* was harvested, in the Bay of Morlaix, at La Veille (48°42'36.22"N, 3°54'04.81"W) and *L. ochroleuca* at An Nehou (48°41'34.27"N, 3°56'25.52"W) at a depth of 8-

10 m below chart datum. Five sporophytes of each kelp species were harvested by severing the stipe just about the holdfast. Adults sporophytes forming the forest canopy were selected and presented a mean $\pm$ SD stipe length of 76.6 ± 5.8 cm and 77.6 ± 8.9 cm for respectively *L. hyperborea* and *L. ochroleuca*. Within two hours of collection, sporophytes were submerged in the dark in a continuous-flow tank with constant air bubbling and left to acclimatise for 48 hours (Figure 36a).

2.2 Experimental setup

Individual sporophytes were aged by slicing a thin disc of stipe and counting the annual growth rings (Kain, 1963). Although the variation in age upon physiological parameters remains unknown, age can affect biological processes associated with kelp epifauna and flora (Teagle et al., 2017). For each sporophyte, four blade fragments of equal length (20 cm) were cut at a standardised distance (20 cm) above the meristem (Figure 36c), far from the distal section of the kelp blade which is subject to epiphytic colonisation; potentially confounding the oxygen measurements as secondary photosynthetic epiphytes (Bartsch et al., 2008). Fragments were tagged with a unique ID number, weighed and randomly assigned to a depth treatment. A fragment of each species and each individual sporophyte was present in all treatments and acclimated for a further 48 h before being transferred to their respective species and depth (0, 15 and 30 m) treatment aquariums; where they remained for the duration of the experiment. Fragments were submerged in 8 cm of water, elevated at 5 cm from the bottom of the aquarium on a wide mesh basket to allow water circulation and supplied with air bubbling to promoted diffusion across the boundary layer (Noisette and Hurd, 2018). The experimental system was installed outside whilst being supplied with a continual supply of unfiltered circulating seawater (renewal rate of 10 times the aquarium volume per hour) in a bain-marie system (Figure 36d). Therefore, the temperature and irradiances the fragments received reflected as much as possible their local environment. Two temperature/light loggers (HOBO Pendant Temperature/Light Weatherproof Pendant Data Logger 16K) were deployed to monitor temperature and light fluctuations at 10 minute intervals over the course of the experiment (Figure 36d). Measurements were first performed 9 days after the fragments had been transferred into the experimental system and each week across five time periods, (T1-T5); a three-week gap was left between T5 and T6, for a duration of 56 days.

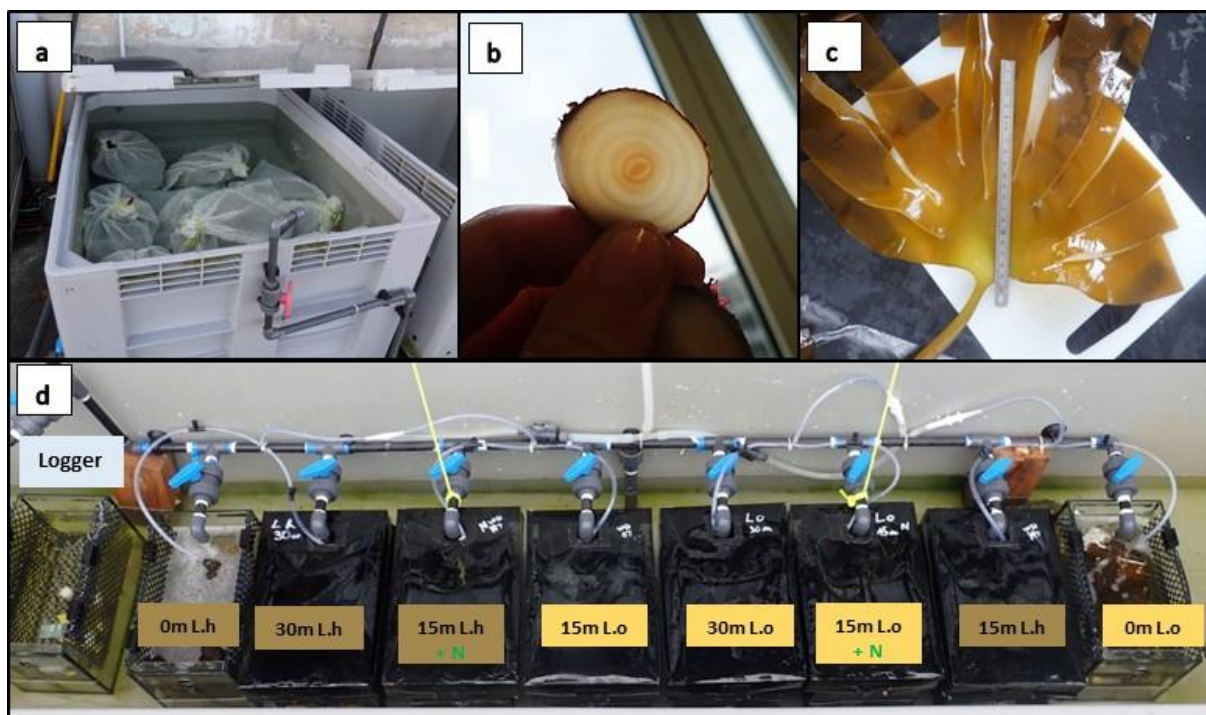


Figure 36 : (a) Shaded acclimation tank. (b) Individuals were aged by slicing a stipe section and counting annual growth rings. (c) Individuals fragments were cut at a standardized distance from the meristem. (d) Experimental set-up composed of filters for 15 and 30 m aquariums and bubbling air with HOBO loggers.

2.3 Degradation dynamics

Each day, tissues were examined for visual tissue degradation. Photographs of each fragment were taken at each time to monitor visual changes in tissue surface and detected the presence of sori (reproductive tissue).

Repeated measures of wet biomass were taken on the same fragment each week. Biomass changes were calculated as percentage of starting mass remaining at each time point.

2.4 Predictor variables

To simulate different light intensities across a depth gradient, light attenuation optical filters were constructed to completely cover the aquariums (Figure 36d). Extinction of light, at 15 and 30 m, was defined using an average light extinction coefficient (k) of 0.14 (from Boutler et al., 1974; spring and summer surveys around Roscoff) and incorporated into the following equation of light availability at a specified depth:

$$I(t) = I(z_0) \exp(-kz) *$$

*The 0 m treatment, representing strandline detritus, were submerged in 8 cm of water hence $z_0 = 0.08$ m.

The light available at a depth (t) $I(t)$ depends on the light just under the surface $I(z_0)$, the depth (z) and the extinction coefficient of the water in the column (k). The percentage of light available at 0, 15 and 30 m was 98.9%, 12.3% and 1.5% respectively; these values were utilised when assembling the relevant filters. It was not possible, however to account for the change in spectral quality as a function of depth (Saulquin et al., 2013).

2.5 Production and respiration measurements

Production and respiration rates were measured in seawater containers simulating replicate light conditions for each aquarium, hereafter referred to as the experimental unit. Measurement cannot occur in aquarium due to lack of space. Fragments were transferred from their aquariums into the boxes respecting the simulated depth conditions (0, 15, 30 m). During the transfer, fragments were kept in dark condition to avoid stress caused by high light intensity. Five incubation chambers were placed within each box corresponding to the five fragments contained in each aquarium. The incubations chambers were composed of a 1.2 L transparent glass jar closed by a watertight rubber to avoid any water diffusion. Two different incubations were conducted consecutively for production and respiration. Production was conducted with 1 h incubation under aquarium conditions (optical filter reflecting the depth). This incubation time was chosen to detect a change of oxygen concentration but avoid oxygen saturation. Jar was then open during 30 min to let water exchange and boxes were covered by dark tarpaulin to allow the production process to stop. Respiration incubation was then conducted during 1 hour by closing the jar and letting the boxes in darkness. Dissolved oxygen concentrations were measured before and after the both incubations (production and respiration) for each jar using a portable multi-meter (HQ40d, Hach®, Loveland, CO, USA) coupled with a luminescent/optical dissolved oxygen probe (Intellical™ LDO101, Hach®, accuracy ± 0.2 mg.L⁻¹). Finally, fragments were gently pressed dry and weighed (WW in g) at the end the incubations. Production and respiration rates were estimated by calculating the difference between initial and final oxygen (O₂) concentrations after being corrected for temperature change. The rates were expressed as:

$$\Delta O2_{mg} \cdot WW_{kg}^{-1} \cdot hr^{-1}$$

The production rate is a measure of the Net Primary Production (NPP), which represents the sum of photosynthesis and respiration operating together. Gross Primary Production (GPP) was calculated by adding to the respiration rate (R) the NPP to derive the total oxygen produced via photosynthesis. The water temperature was recorded and included as a cofounding variable, together with Photosynthetic Active Radiation (PAR, $\mu\text{mol photon} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), recorded every minute using a PAR sensor (Li-Cor, Li-1400 light logger).

2.6 Photosynthetic efficiency measurement

To understand to what extent the photosynthetic apparatuses of the fragments were active, the operating efficiency of photosystem II (ΦPSII) and the maximal quantum yield of PSII (F_v/F_m) were measured using a portable pulse-amplitude-modulated fluorometer (PAM, Heinz Walz, Effeltrich, Germany). *In vivo* ΦPSII was measured in ambient light whereas F_v/F_m measurements were obtained from fronds that had been dark adapted for 15 minutes (Hargrave et al., 2017). Upon collecting measurements, the fragments were flashed with a 0.8 s saturating white light pulse ($2500 \mu\text{mol}_{\text{photons}} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). F_v/F_m values range from 0.7-0.8 for Phaeophyceae and values below were indicative of a stress response (Bischof et al., 1999; Hanelt, 2018).

2.7 Statistical analyses

Biomass change

Data were not analysable using parametric statistics because of bimodality in the response variable, instances in which fragments increased in mass above starting mass, and the temporal autocorrelation implicit in the experimental design. Nonparametric ancova (permanova) which is broadly robust to issues of temporal autocorrelation was therefore used in PRIMER ver 6.1 (Primer-E, Plymouth). Species and depth were defined as fixed factors, time in days as a continuous covariate interacting with main effects and fragment identity as a random factor nested within the species $\times$ depth interaction. The similarity matrix for these analyses was based upon Euclidean distances and p values were derived from type I SS; analytical outcome and inference was found to be independent of the type of SS employed. MDS plots were inspected

as a way of identifying potential heterogeneities of dispersion, but no formal tests were performed due to the complexity of the model.

Production, respiration and photosynthetic parameters

Effects of species and depths across time upon net and gross oxygen production and consumption, and photosynthetic parameters, were tested using type III SS linear mixed effect models (nlme in R 6.5.1), with species and depths as fixed factors, fragment identity as a random factor nested within species and depth, PAR and time as continuous covariates and a first order temporal autocorrelation (corCAR1). Models were fitted using REML, and chi-sq tests produced p values for fixed and continuous terms. Where no significant interactions between fixed factors and the continuous covariates were indicated, model simplification was performed by firstly removing PAR, then the interactions between time and the fixed factors, leaving homogeneous slopes of time vs. dependent. Each term deletion was determined using $\Delta AIC < 2$ to remove; suitability of model fits was assessed by visual inspection of residuals.

RESULTS

3.1 Tissue photography

The photographs indicated a general trend of degradation over time. Interestingly, sorus material was observed after 99 days of degradation on a *L. ochroleuca* fragment in the 15 m treatment despite not being present 4 weeks prior.

3.2 Degradation dynamics

No evidence of confounding heterogeneity of dispersion was apparent in MDS plots of mass change; the analysis of biomass loss with depth indicated strong heterogeneity of response to the environmental factor over time in the different species (3-way interaction pseudo- $F_{2, 144} = 12.86$, $P < 0.001$). Because of the strength of this effect and the risk of type II error no further interpretation of this analysis was deemed appropriate. This heterogeneity is most apparent in the two deeper treatments, in both cases *L. hyperborea* degraded much more quickly than *L. ochroleuca*. Under surface conditions neither species degraded markedly until after 56 days (measurement time 47 days in plots), but at 15 m *L. hyperborea* began to degrade after 23 days

(measurement 24 d) whilst *L. ochroleuca* persisted until the end of the study in the majority of cases. At 30 m *L. hyperborea* fragments had completely broken down after 36 d, with *L. ochroleuca* degrading much more slowly (Figure 37).

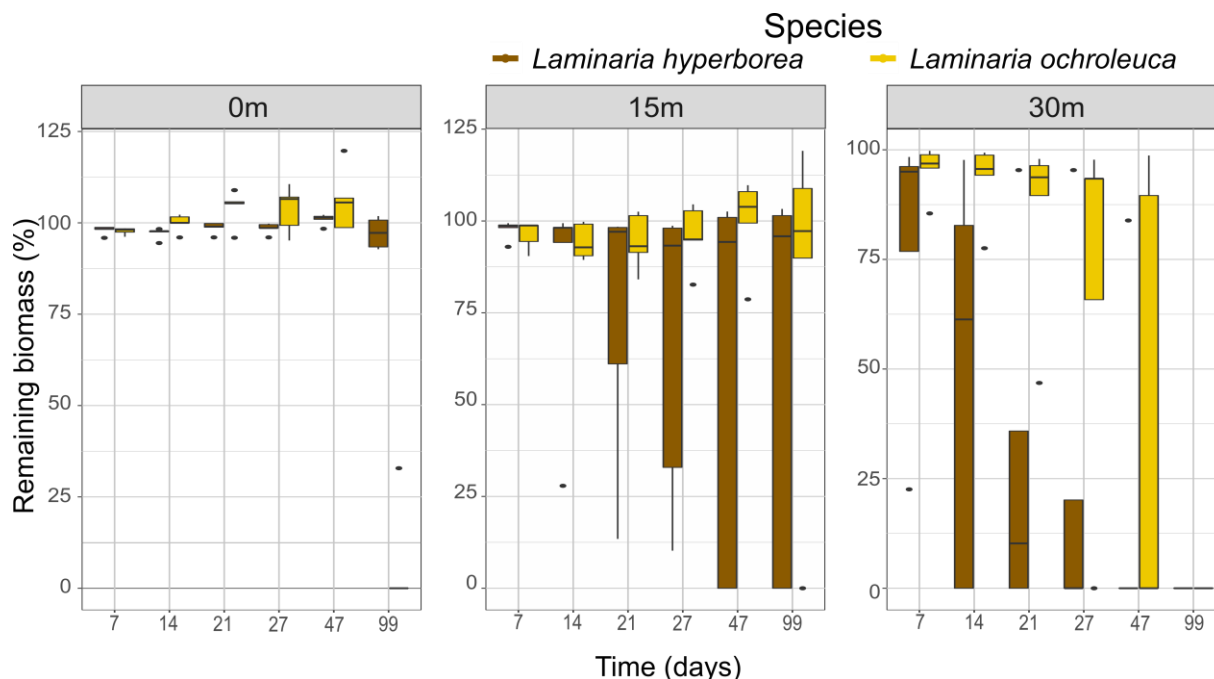


Figure 37: Remaining biomass (%) across time for three respective depths.

3.3 Production, respiration measurements

Removing temperature improved the AIC fit for NPP, R and GPP whereas PAR had a significant influence on all possible combinations of the models. However, after computing the effect of this covariate, the GLS yielded some significant results (Table 2). Contrary to expectation, across the degradation period, time did not influence the response of NPP and GPP and therefore the oxygen production of kelp material did not decline as predicted (Table 2a, c). Respiration was the most responsive variable (Table 2b). Across the degradation process, respiration was significantly affected by time and significant interactions ($p < 0.05$) between 'Species $\times$ Days' and 'Species $\times$ Depth' meant the respiration response could discriminate between species (Figure 38b) and depth. *L. hyperborea* respired more than *L. ochroleuca* across the degradation period ($t = 2.23_{161}$, $p < 0.05$). Across the depths, the two species significantly differed in their respiration between 15 and 30 m ($t = -1.972_{161}$, $p < 0.05$) but not between 0 and 15 m ($t = -0.616_{161}$, $p = 0.538$). On the contrary, there was no effect of species on NPP or GPP (Fig. 38a, c) whereas depth had a significant effect by reducing the overall oxygen production

across the depth gradient. Although the interactions between ‘Depth × Days’ was not significant ($p = 0.059$), the trends between 0 and 15 m were reversed in direction for oxygen production measurements. Fragments at 0 m produced less oxygen over time in contrast with fragments at 15 and 30 m, which increased their production in a positive direction. Further examination revealed that no interactions between species or depth were significant for NPP or GPP and therefore both species do not respond differently to the depth treatment.

3.4 Photosynthetic response

Temperature was removed from the PSII Φ and F_v/F_m models whilst PAR was a significant covariate for the PSII Φ response ($p < 0.001$). Despite time exerting a non-significant effect on NPP and GPP, the overall photosynthetic performance of detrital fragments declined significantly over the degradation period (Table 2d, e) which highlights the importance of testing the activity of kelp detritus not only via the oxygen produced, but, at the scale of the photosynthetic apparatus. There was no significant difference in the photosynthetic response between the species, but Φ_{PSII} and F_v/F_m were significantly affected by depth (Figure 39a, b), with a significant increase between 0 and 15m (Φ_{PSII} $t = 6.132_{161}$, $p < 0.05$; F_v/F_m $t = 1.922_{161}$, $p < 0.05$) and no significant difference between 15 and 30m (Φ_{PSII} $t = -0.238$, $p = 0.812$; F_v/F_m $t = -0.977_{161}$, $p = 0.330$). At the first time period, values between 0.6-0.8 at 15 m and 30 m reflect an optimum performance at depths the kelps inhabit (Gorman et al., 2013). Low photosynthetic parameters at 0 m follow reported trends in the literature of decreases in both measurements with increasing irradiances (for *Laminaria digitata* Delebecq et al., 2011). No interactions were significant and therefore the photosynthetic behaviour of detrital resources from different species was not affected by time or by depth.

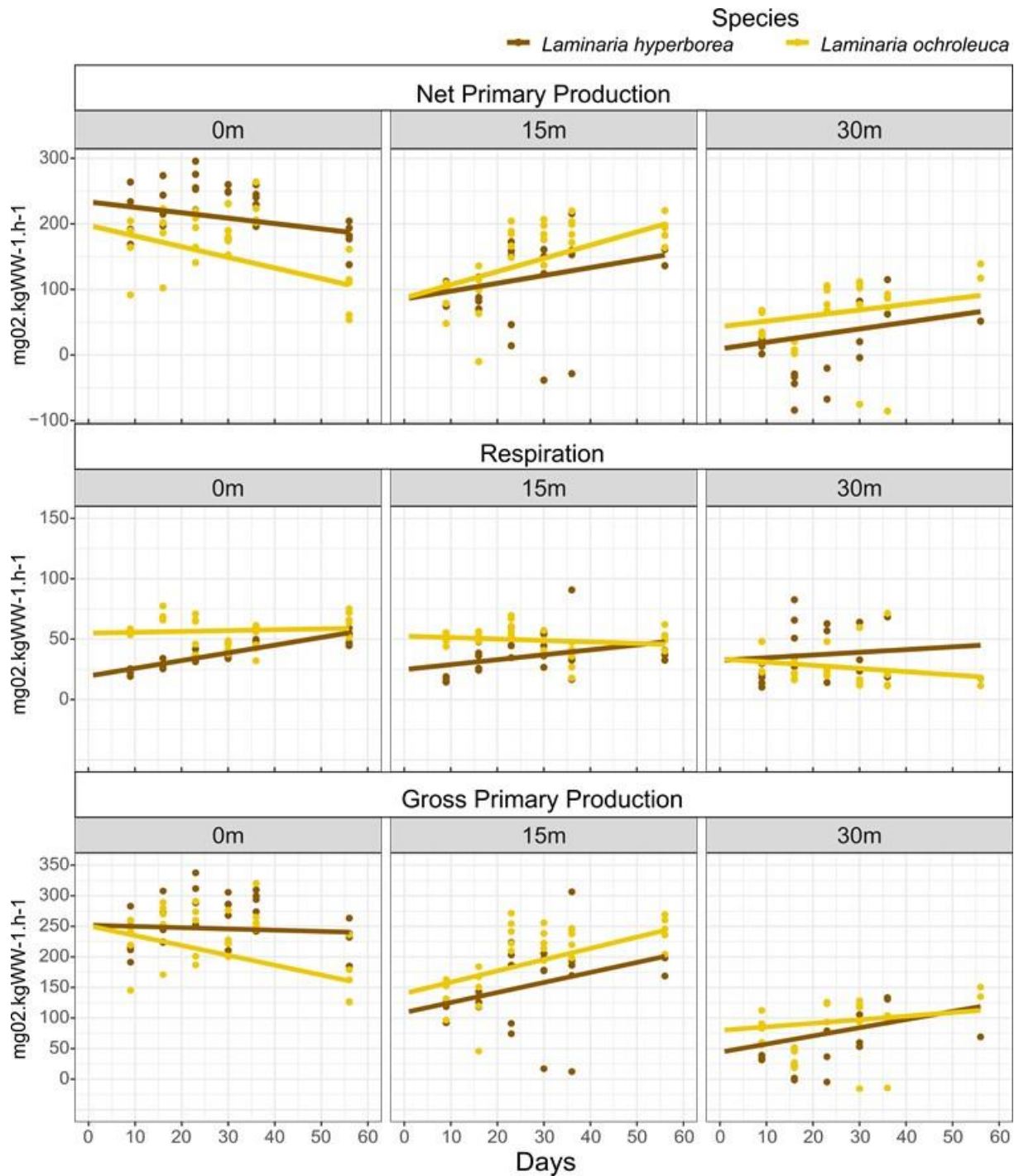


Figure 38: (a) Net Primary Production (NPP), (b) Respiration (R) and (c) Gross Primary Production (GPP) response variables across time for three respective depths. NPP and GPP correspond to oxygen production and R corresponds to oxygen consumption. Dots represent raw data and lines represent predicted results from the GLS model

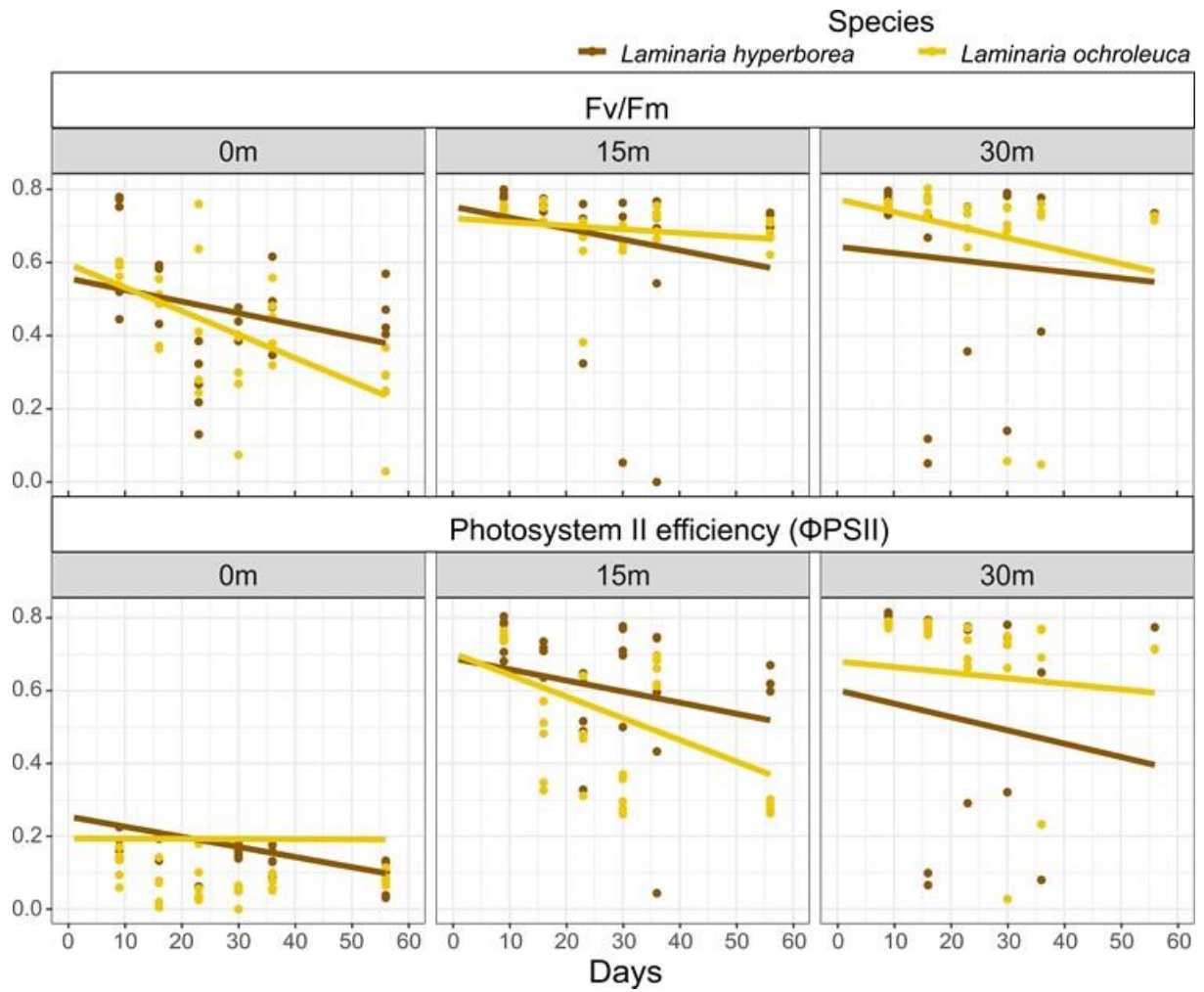


Figure 39: (a) Φ_{PSII} and (b) F_v/f_m measurements across time for three respective depths. Dots represent raw data and lines represent predicted results from the GLS model

Table 2: Results of likelihood ratio testing based upon GLS models to examine responses of (a) Net Primary Production (b) Respiration (c) Gross Primary Productivity (d) $\Phi PSII$ (e) F_v/F_m across time (56 days) and between kelp species and depth (fixed factors) with PAR and temperature as candidate covariates. Significant values are indicated in bold accepted at a threshold of $P < 0.05$

Source	df	Chisq	P
(a) NPP			
PAR	161 ₁	7.728	<0.01
Time (days)	161 ₁	0.342	0.559
Species	161 ₁	0.298	0.585
Depth	161 ₂	149.080	<0.001
Species: Days	161 ₁	0.847	0.358
Species: Depth	161 ₂	2.275	0.321
Depth:Days	161 ₂	5.638	0.059
Species:Depth:Days	161 ₂	1.650	0.438
(b) R			
Time (days)	161 ₁	4.422	<0.05
Species	161 ₁	10.723	<0.01
Depth	161 ₂	22.462	<0.001
Species: Days	161 ₁	4.982	<0.05
Species: Depth	161 ₂	7.061	<0.05
Depth:Days	161 ₂	1.726	0.422
Species:Depth:Days	161 ₂	0.033	0.983
(c) GPP			
PAR	161 ₁	12.479	<0.001
Time (days)	161 ₁	1.366	0.242
Species	161 ₁	0.065	0.799
Depth	161 ₂	236.370	<0.001
Species: Days	161 ₁	3.091	0.078
Species: Depth	161 ₂	0.965	0.617
Depth:Days	161 ₂	5.260	0.072
Species:Depth:Days	161 ₂	1.919	0.383
(d) $\Phi PSII$			
PAR	161 ₁	21.998	<0.001
Time (days)	161 ₁	7.654	<0.01
Species	161 ₁	0.626	0.429
Depth	161 ₂	418.143	<0.001
Species: Days	161 ₁	1.226	0.268
Species: Depth	161 ₂	1.346	0.510
Depth:Days	161 ₂	0.075	0.963
Species:Depth:Days	161 ₂	2.706	0.259
(e) F_v/F_m			
Species	161 ₁	0.142	0.707
Time (days)	161 ₁	11.654	<0.001
Depth	161 ₂	55.416	<0.001
Species: Days	161 ₁	0.387	0.534
Species: Depth	161 ₂	1.125	0.570
Depth:Days	161 ₂	0.140	0.932
Species:Depth:Days	161 ₂	1.488	0.475

DISCUSSION

For the first time, the photosynthesis functions of detritus have been quantified across a significant time scale. Detritus continued to produce oxygen across a 56-day period, underscoring its capacity to maintain key functions and sequester carbon. Detrital tissues slightly increased in biomass during the early stages of degradation, which demonstrates that measured oxygen production is reflective of fresh material being generated. Over time, the respiration of detrital fragments, as a proxy for stress or associated bacterial activity, increased in some contexts. Evidence of some degradation was further reinforced by a measured decline in photosynthetic performance (PSII Φ and F_v/F_m), in accordance with the initial hypothesis. Repeated measures over multiple time periods have provided an insight into the physiology and dynamic responses of kelp detritus.

Respiration is a central process of kelp decomposition (de Bettignies et al., in revision) and measured increases in the rate of oxygen consumption were mirrored by a decline in the detrital biomass. However, as will be further explored in the limitations, the measurements reflect the holobiont respiration of *Laminaria* tissue and its ensemble of microorganisms. The results of this study reveal that detritus from *L. hyperborea* respired more than *L. ochroleuca* at 0 and 15 m. This differential response may be indicative of stress or higher biofilm activity associated with *L. hyperborea* fragments. Furthermore, during the initial stages of degradation, *L. ochroleuca* positively increased in biomass compared to *L. hyperborea*. The present study separated the change in mass across regular time intervals and elongated the temporal scale of degradation to 99 days. Subsequently, a representative view of how organic matter breaks down was revealed. *L. hyperborea* degraded much more quickly than *L. ochroleuca*. Under surface conditions both species degraded quickly. At 15 m *L. hyperborea* began to degrade before *L. ochroleuca* which persisted until the end of the study in the majority of cases. At 30 m *L. hyperborea* fragments had completely broken down after 5 weeks, with *L. ochroleuca* degrading much more slowly. *L. ochroleuca* lost less biomass and at 0, 15 and 30 m respired less, suggesting the latter is a more persistent spatial subsidy and thus may reside in the ecosystem for longer; although hydrodynamics and physical processes may further confound the decomposition process. These differences in persistence will become increasingly important as *L. ochroleuca* gradually replaces *L. hyperborea*, in habitats where the two species coexist (Teagle and Smale, 2018) and further exacerbated by the seasonal modification of detrital production between the species; ultimately affecting the quality and supply of organic kelp

derived material entering the detrital pathway (Bishop et al., 2010). *L. hyperborea* exhibits a distinct growth phase with discrete pulses of detrital production between March-May (Bartsch et al., 2008) that may persist for longer compared to *L. ochroleuca* which produces larger, more frequent but less persistent volumes of detrital production between May and October (Pessarrodona et al., 2018b). The extent to which benthic ecosystems in the North East Atlantic are dependent on detritus derived from *L. hyperborea* remains unresolved. However, modifications in the turnover of organic material, (Pedersen et al., 2005), transport, trophic connectivity (Leclerc et al., 2013b; de Bettignies et al., submitted), organic matter content, (Abdullah et al., 2017) and a homogenization of the nutrient supply (Andy Foggo, personal communication) from kelp detritus derived from different species will likely have propagating effects across food webs.

Extending the investigation to consider the degradation process across environmental contexts revealed that other measured physiological processes of kelp detritus (NPP, GPP, PSII Φ and F_v/F_m) were not only species specific but also highly dependent on light availability. Overall, depth was a highly influential predictor variable to which all measured physiological variables were significantly affected by changes in light intensity. Therefore, considering the dynamic nature of detrital transport, the depth to which detritus is exported (Filbee-Dexter & Scheibling, 2016) significantly underpins the oxygen production, respiration and photosynthetic performance of kelp material. Detritus is less productive as a function of decreasing irradiance from 0 m > 15 m > 30 m. Photosynthetic activity is impaired at 0 m, as a result of photoinhibition (Delebecq et al., 2011) and oxidative stress, but remains indifferent between 15 and 30 m. Although the activity of the photosynthetic apparatus was maintained in low light conditions, the decline in oxygen production is indicative that detritus is a less effective primary producer at 30 m. In terms of the respiration response, a significant two-way interaction highlights that this process must be contextualized because at 0 and 15 m, *L. ochroleuca* respire less compared to *L. hyperborea* which is degrading faster. However, at 30 m the situation is reversed and *L. ochroleuca* respire more which is indicative that the species has the physiological capacity to persist for longer than *L. hyperborea* but only at this depth. Therefore, although the differences in species respiration remained constantly different through time, the response was also dependent on light attenuation (as a function of depth).

The vast majority of kelp production enters the detrital pathway (82%, Krumhansl & Scheibling, 2012) and therefore such fundamental differences in the respiration and photosynthetic performance of kelp material across time are important to understand the

persistence of detrital resources. Furthermore, because the composition of kelp forest and therefore detritus will be modified as climate warming persists (Smale et al., 2015), the gradual increase of HFS with high thermal affinities, followed by gradual local extinctions of a native HFS (Wiens, 2016), will certainly impact the cycling of organic material. An alteration in the functional importance of this detrital material, due to a variation in the rate of supply from different kelp species, has been speculated (Pessarrodona et al., 2018b), and to further enhance our understanding of how communities that rely on spatial subsidies will be affected (Leclerc et al. 2013b), the physiological response and inferred persistence of this material has now been explored.

Finally, some caveats to this study must be addressed. First, caution should be taken when using values from this preliminary research and scaling it to global kelp detrital production and respiration because with five subjects in each experimental aquarium, variability in the data warrants a repeated larger scale study to better resolve physiological relationships. Multiple physiological measures were collected to assess degradation between June-July however, the study did not capture the annual variability in detrital responses and thus to what extent spatial subsidies will be more or less susceptible to degradation (Moore et al., 2004; Wernberg et al., 2006; Krumhansl & Scheibling, 2012). Despite there being no significant differences between the oxygen production in time and between species, the final biomass measurements were showing signs of a reversal in the degradation dynamics between the species and consequently further work over a longer time scale might yield significant results. Considering respiration was the most responsive variable, it was important to be cautious when considering this as a proxy for degradation because a change in oxygen consumption could be attributed to upregulated metabolic processes in *L. hyperborea* or an increase in oxygen consuming bacteria (Fenchel & Jørgensen, 1977; Williams et al., 2004). To resolve this, future experiments could quantify the bacterial community and succession across the degradation period (Anesio et al., 2003). Furthermore, variation in species physiology cannot be generalized across the entirety of benthic ecosystems in the North East Atlantic because despite advance in areas of low-moderate wave exposure (Smale et al., 2015), *L. ochroleuca* may not be able to fully replace *L. hyperborea* in sites exposed to high wave exposure (Pessarrodona et al., 2018b) and therefore the composition of detritus will remain unchanged. Furthermore, kelp detritus in subtidal environment is subject to colonisation by a diverse community of macrofauna community (Ramirez-Llodra et al., 2016; de Bettignies et al., submitted) and consumer feeding upon this resource may alter kelp fragment response. In addition, future work should continue to compare

the detrital compositions from species at risk of local extinction from a variety of range-expanding or invasive algae (Sorte et al., 2010), specific to the local context. Despite considering different environmental settings in which kelp degradation may occur, testing the degradation response *in situ* across a gradient of turbulence, for example, may reveal different dynamics and physiological responses. Finally, the simulated depth gradient re-created in the laboratory setting could not account for the decline in spectral quality of ambient light with increasing depth (Saffo, 1987). The depths reported here reflect a function of decreasing irradiance only which may limit the applicability of these results *in situ*.

An unexpected result was that one fragment of *L. ochroleuca* (15 m) developed visible sori at the surface and is capable of maintaining reproductive functions. This was detected in August, 99 days post fragment preparation in accordance with the reproduction period for *L. ochroleuca* (Pereira et al., 2019). Future research could understand if the sori is capable of producing viable spores. Similarly, de Bettignies et al. (submitted) reported a similar phenomenon for *L. hyperborea* in October after subjecting detrital fragments to 5 months of degradation *in situ*. This suggests that some of the energy generated by detrital photosynthesis is invested into the generation of reproductive tissue which potentially has considerable implications for the dispersal of an individual, in suitable environmental conditions; which is low for individual sporophytes in a kelp forests (~ 5-200 m, Fredriksen et al., 1995). This research has fulfilled its primary objective of understanding the physiological properties of degrading kelp detritus, which continued to exhibit autotrophic functions that did not change over the course of its degradation. Consequently, this calls for a re-evaluation of detritus as ‘living material’ which should certainly be considered when evaluating the functional integrity and spatial subsidy from kelp forests. Furthermore, two different species of kelp exhibited comparable primary production functions, but the respiration of detrital material depended on the species composition. This work demonstrates that with the predicted expansion of a thermally tolerant species, *L. ochroleuca*, and replacement of *L. hyperborea* across extensive areas, there will likely be alterations in the cycling of organic matter which will be different across a gradient of spectral attenuation. Overall, the findings demonstrate the need to consider detritus as an important autotrophic resource even after exportation depending on the environmental conditions.

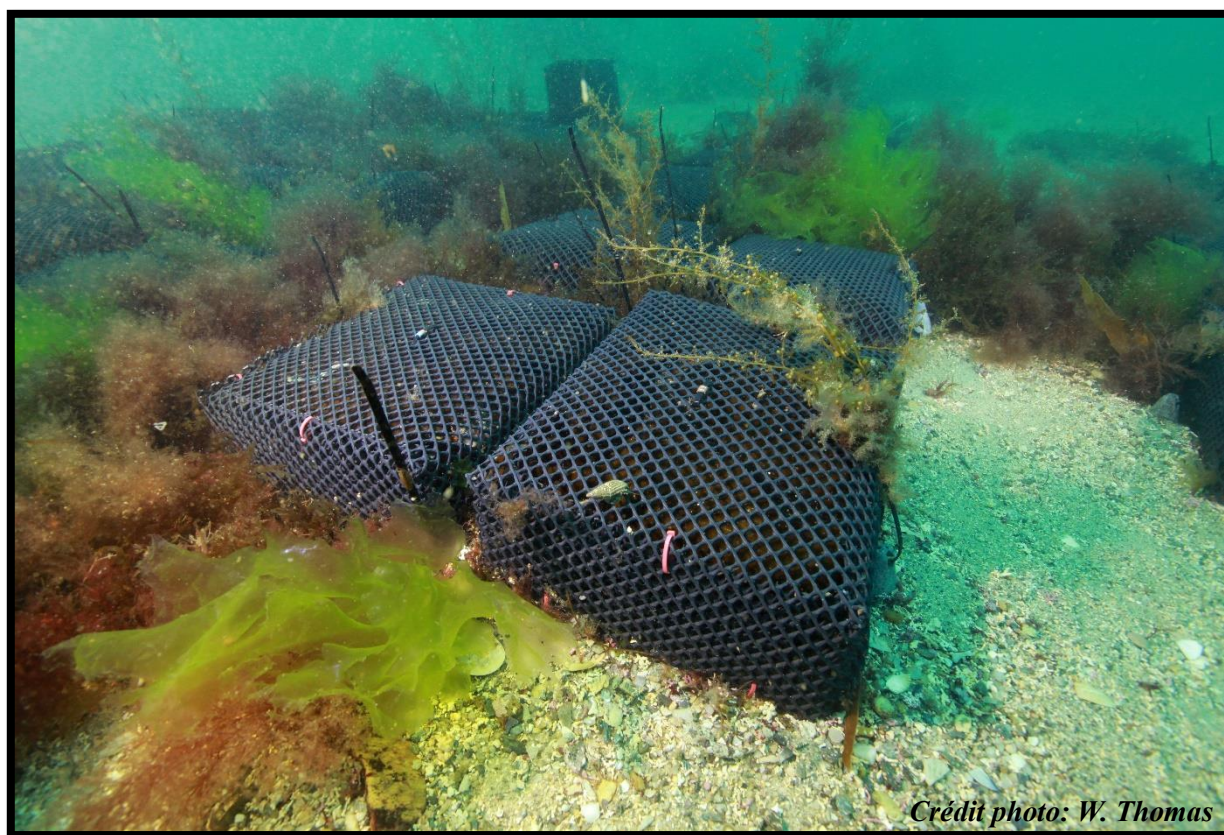
CONCLUSION

Understanding how the physiology of kelp material will change over time and identifying differences in the respiration between species of kelp has given a deeper insight into the persistence and availability of detrital resources. This provides pivotal evidence for how ecological reconfigurations, driven by species range shifts, may alter the cycling of organic matter. This study has demonstrated that drawing conclusions about the physiology of kelp material must be considered across different environmental settings because the persistence and primary productivity of detrital subsidies will be different depending on which depth material is transported to and to some extent, if it degrades in a eutrophic environment.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank the marine operation staff of Roscoff Biological Station (*Service Mer & Observation SBR*), especially L. Levêque, Y. Fontana, W. Thomas, M. Camusat, N. Guidal and F. Le Ven for their help with scuba diving kelp collection. We also thank Marine Roscoff Aquarium Services (*FR2424*), especially R. Garnier and G. Schires for their help for experimental design and set-up. Enora Bocher and Maëlis Kervellec for their assistance in the experimental work. This work benefited from the support of the Brittany Regional Council and the French Government through the National Research Agency with regards to the investment expenditure program IDEALG (reference: ANR-10-BTBR-04).

CHAPITRE V: FONCTIONNEMENT DES COMMUNAUTES ASSOCIEES AUX ACCUMULATIONS DE LAMINAIRES



Crédit photo: W. Thomas

CHAPITRE V

FONCTIONNEMENT DES COMMUNAUTES ASSOCIEES AUX ACCUMULATIONS DE LAMINAIRES

Dans ce chapitre, la communauté de macrofaune associée et l'organisation du réseau trophique ont été décrites à partir de deux expérimentations *in situ* sur le même site expérimental.

La première expérimentation a été réalisée pendant 6 mois par la mise en cage de fragments de *L. hyperborea*. La succession écologique des espèces a été étudiée et l'évolution du réseau trophique a été décrite au cours de la dégradation des fragments. Une attention particulière a été portée sur le rôle des fragments de *L. hyperborea* comme source de nourriture au sein du réseau trophique.

Afin de mieux comprendre le rôle de *L. hyperborea* dans le réseau trophique, une seconde expérimentation de 4 mois a été déployée, après avoir marqué artificiellement l'algue en isotopes lourds (^{13}C et ^{15}N). Cette méthode de double marquage a permis de mieux discriminer la signature de *L. hyperborea* et de tracer son influence dans l'ensemble du réseau trophique.

Partie 1 : Dynamique des communautés colonisant les accumulations et description du réseau trophique associé

Article 3 : de Bettignies F, Dauby P, Lepoint G, Riera P, Bocher E, Bonher O, Broudin C, Houbin C, Leroux C, Loisel S, Davoult D (In. Prep.) Temporal succession of macrofaunal community associated with kelp fragment accumulations in an *in situ* experiment. Marine Ecology Progress Series, special ITRS edition

Partie 2 : Confirmation de l'utilisation des débris de laminaires comme sources au sein du réseau trophique : application des isotopes enrichis

Article 4 : de Bettignies F, Riera P, Dauby P, Bonher O, Leroux C, Davoult D (In. Prep.) *Laminaria hyperborea* as a food source within food-web associated with kelp detritus accumulations: an *in situ* and dual stable isotope (^{13}C , ^{15}N) labelling experiment. Marine Environmental Research

V.1. Dynamique des communautés colonisant les accumulations & description du réseau trophique associé

ARTICLE 3 :

(En cours de finalisation pour soumission dans le journal *Marine Ecology Progress Series*.
Numéro spécial suite au congrès International Temperate Reefs Symposium)

TEMPORAL SUCCESSION OF MACROFAUNAL COMMUNITY ASSOCIATED WITH KELP FRAGMENT ACCUMULATIONS IN AN *IN SITU* EXPERIMENT

Florian de Bettignies^{1*}, Patrick Dauby², Gilles Lepoint³, Pascal Riera¹, Bocher E¹, Olivier Bohner¹, Caroline Broudin⁴, Céline Houbin⁴, Cédric Leroux⁴, Stéphane Loisel¹, Dominique Davoult¹

¹Sorbonne Université, CNRS, UMR 7144 AD2M, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, F-29680 Roscoff, France

²University of Liège, Systematics and Animal Diversity, Sart Tilman B6c, B-4000 Liège, Belgium

³ University of Liège, Biological Oceanography, Sart Tilman B6c, B-4000 Liège, Belgium

⁴Sorbonne Université, CNRS, FR2424, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, F-29680 Roscoff, France

*Corresponding author: fdebettignies@sb-roscoff.fr

Authors' contributions: FdB, PD, GL and DD conceived the ideas and designed the study. FdB, DD, OB and SL designed the experimental set-up and collected the data. FdB, OB and EB sorted samples. FdB, EB, CB and CH identified macrofauna species. FdB and EB prepared isotope samples. CL and GL processed isotope samples. FdB, PR, PD, GL and DD analysed the data. All the authors contributed critically to the draft.

ABSTRACT:

A large part of the production of *Laminaria hyperborea* kelp forests is not directly consumed by grazers, but is exported during storm events or natural annual blade erosion. Drifting kelp fragments are transported and can accumulate temporarily over subtidal benthic habitats. The decay process is particularly slow (>6 months for complete decay during spring-summer) and *L. hyperborea* fragments are able to maintain their primary production function for several months (de Bettignies et al., submitted). If they accumulate in low subtidal habitats, fragments can have a long residence time, thus modifying habitat structure.

Based on a six-month cage experiment, we investigated the macrofaunal colonization of large fragments of *L. hyperborea* on a low subtidal (-10 m) sandy bottom ecosystem simulating accumulation. Stable isotope (C and N) measurements were carried out to describe the resident macrofauna community succession, the structure and development of the trophic foodweb and the role of detritus as food source.

Kelp tissues were rapidly and abundantly colonized by macrofauna, and classical ecological succession occurred, with changes in species dominance and increase in diversity during decay. The foodweb was based on two main sources: particulate organic matter from the water column and decaying kelp tissues. Kelp contributed significantly to the diet of numerous species that are commonly consumed by local predators (fish, shrimp). Following community succession, diets diversified and the food web complexified during the decay process. Our results indicate that drift kelp accumulations structure their associated communities and food web during the whole decay process.

KEY INDEX WORDS: Kelp, Decay, Macrofauna, Community, Food web, Stable Isotopes, *In-situ* experiment

1. INTRODUCTION

Within ecosystems dominated by large primary producers, the majority of production is not directly consumed by herbivory, but instead enters a detrital pathway and slowly decays (Mann et al., 1988; Moore et al., 2004). Detritus can represent more than 80% of initial primary production (Hairston, & Hairston, 1993; Polis et al., 1997; Krumhansl & Scheibling, 2012). Detritus has long been considered to play a major role in the flow of energy through ecosystems and to influence the dynamics of associated biota (Lindeman et al., 1942; Tenore & Hanson, 1980). In addition to its role in nutrient recycling by associated microorganisms, detritus that settles on a recipient ecosystem can strongly modify habitat structure (Jones et al., 1994) and shape the community dynamics and trophic food web. More specifically, detritus can enhance macrofaunal biodiversity, increase the complexity of the food web by extending trophic chain length and support a higher number of predators and greater biomass than autotrophic ecosystems (Hairston & Hairston, 1993; Moore et al., 2004).

In marine environments, numerous studies have focused on the accumulations of detritus from beach wrack depositions (Colombini et al., 2011; Orr et al., 2013), seagrass meadows (Lepoint et al., 2006; Mascart et al., 2015; Remy, 2016; Boudouresque et al., 2016) and macroalgal detritus accumulations within submarine canyons (Vetter et al., 1994). For example, like in terrestrial ecosystems, seagrass detritus forms beds of litter containing of dead material that can accumulate within seagrass meadow, called “*matte*”, or is exported from the shore to deep-sea ecosystems. When dead leaves reach the coast, they can constitute large accumulations, called “*banquettes*”, which strongly modify beach structure and food-web dynamics (Simeone & De Falco, 2012; Boudouresque et al., 2016). The underwater *matte* communities are less diverse in macrofaunal species compared with live *Posidonia* meadow communities, but between 40 and 80 different species are found inhabiting the detritus (Gambi et al., 1992; Gallmetzer et al., 2005; Remy, 2016). Another example of the impact of marine detritus on adjacent ecosystems are the accumulations of macroalgae within submarine canyons. Vetter (1995) showed that high biomass associated with kelp detritus can accumulate within submarine canyons in California. These accumulations support large secondary production of crustacean species, which are in turn consumed by numerous species of commercially exploited fishes (Vetter et al., 1994). However, to date, little is known on the impact of kelp forest detritus on shallow subtidal ecosystems where they can drift or accumulate.

Kelps are large brown macroalgae forming complex forests and are considered as among the most productive ecosystems in coastal environments (Mann et al., 1973). In the North-East Atlantic, the species *Laminaria hyperborea* is the dominant kelp ranging from Portugal to Norway. Only few grazers are able to feed directly on *L. hyperborea* fresh tissue (e.g. *Echinus esculentus*, *Patella pellucida*; Christie et al., 2003; Leclerc et al., 2015) and consume only 3-8% of the overall production (Norderhaug & Christie, 2011). Consequently, 80-90% of the production is estimated to be exported as particulate organic matter (POM) via exudation, blade shedding and plant dislodgment due to senescence or storm damage (Krumhansl & Scheibling, 2012). This detritus drifts through adjacent environments where it can temporarily settle or accumulate over long-term periods if hydrodynamic conditions are favourable (Tzvetlin et al., 1997; de Bettignies et al., submitted). *L. hyperborea* accumulations on shallow subtidal sandy ecosystems (≈ 10 m depth) are characterized by a slow decay process during which fragments can persist several months (Nielsen et al., 2004; de Bettignies et al., submitted) and therefore may durably affect the recipient ecosystems. These accumulations on sandy bottom ecosystems change the nature of the substratum by adding structural complexity and consequently may influence the associated community's dynamics.

L. hyperborea forests are known to host a high diversity of macrofauna and -flora, with up to 110 algae and 462 fauna species identified in Brittany, France (Leclerc et al., 2015; Leclerc et al., 2016; Teagle et al., 2018). These forests are considered particularly important for some commercially exploited species, such as the Atlantic pollock (*Pollachius pollachius*) which feeds on motile crustaceans (e.g. *Idotea* spp. isopods and amphipods; Fredriksen, 2003). Even if only a small fraction of fresh material is directly consumed, detrital POM can locally play an important trophic role during seasons with low phytoplankton density (Leclerc et al., 2013). However, macrofauna can influence kelp decay processes. For example, grazing activity by meso-herbivores can slow down the decay of kelp fragments by feeding on the biofilm which inhibits bacterial activity (Bedford & Moore, 1984). Furthermore, a recent study on *L. hyperborea* export focusing on deep-sea sandy bottom subsidies showed that the accumulation of kelp fragments is rapidly colonized by a high abundance of macroinvertebrates (Abdullah et al., 2016).

Here, we set up a six-month *in situ* experiment to understand the influence of kelp detritus accumulations on a sandy bottom ecosystem. We investigated the associated macrofaunal community and the succession of species during the decay process. Additionally, we studied the trophic food web, its development and the role of kelp detritus as a food resource. We

hypothesized that (1) kelp fragments, when accumulated on adjacent ecosystems, are used by numerous macrofaunal species; (2) a complex and abundant community establishes on detritus and classical community succession occurs over time and (3) kelp fragments are increasingly consumed during the decay processes, constituting a significant food supply in the associated food web.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Study site

The present study was conducted near Roscoff in the inner Bay of Morlaix along the north-western coast of Brittany, France. The bay is composed of numerous rocky reefs supporting high *L. hyperborea* biomass (Gorman et al., 2013) and associated biodiversity (Leclerc et al., 2016). These productive rocky reefs are separated by large areas of sandy sediments that are constantly fuelled by kelp detritus that can accumulate seasonally (personal observation). The experimental site (Guerhéon: 48°42'33.78"N, 003°57'12.36"W) is located in a part of the bay protected by the dominant westerly swell. The substratum is characterized by a mixture of coarse sand and shell fragments at 4.5 m depth below chart datum (9 m average depth) and ca. 100 m distant from rocky reefs covered by kelp forests dominated by *L. hyperborea*.

2.2. Experimental design

To study the macrofauna associated with *L. hyperborea* accumulations on subtidal ecosystem, we set up an *in situ* cage experiment. The study was conducted from 18 April to 5 October 2017 (5.5 months). In this experiment, we chose to simulate storm damage on kelps that recently shed their old blade. We studied the macrofauna associated with accumulations and the dynamics of the detritus community during decay.

Individuals of *L. hyperborea* of 80-90 cm in stipe length corresponding to 5-6 year-old individuals (Sheppard et al., 1978) without any visible signs of decay were randomly collected by scuba diving from a rocky reef close (~ 150 m) to the experimental site. Kelp individuals were kept in seawater and brought back to the harbour pontoon where they were processed within 2 h to avoid excessive stress exposure. Blades from two individuals were cut into large fragments, then pooled and weighed with a digital spring scale (Amiaud Durer, 40 kg, ± 10 g)

for a mean $\pm$ SD wet weight of 911 ± 105 g. Batches were gently packed and randomly allocated to homemade numbered plastic litterfall cages ($30 \times 25 \times 10$ cm, 1 cm mesh) made from hard mesh used in oyster farming (de Bettignies et al., submitted). The quantity of algal material mimicked a 10 cm thick accumulation with a three-dimensional structure, as previously observed *in natura* during prospection dives. A total of 35 litterfall cages were prepared, kept in seawater, and quickly sunk on the experimental site by divers. Cages were attached to four anchored chain lines arranged parallel to each other and disposed to form a continuous rectangular accumulation area. At each sampling time (after 2, 4, 6, 11, 15, 20 and 24 weeks of deployment), five replicates of litterfall cages were randomly selected. Cages were collected with caution using 1 mm mesh bags to retain the macrofauna inhabiting the caged kelp accumulations, brought to the surface, transported in local seawater before any other processing. Cages were then kept in the dark in an open-flow seawater tank with constant air bubbling before laboratory processing within 24 h.

2.3. Sampling and identification

In the laboratory, each cage and mesh bag was opened carefully, kelp fragments and associated macrofauna were placed in boxes filled with seawater for sorting. First, dominant (up to 50% of total abundance) and characteristic species were collected, starved overnight in seawater filtered at $0.20 \mu\text{m}$ to allow gut clearance and frozen at -20°C for later stable isotope processing. During the experiment, a total of 11 species were collected for food-web analysis, representing the dominant grazers, scavengers, suspension feeders and predators. Due to temporal succession, some species are present only in some samples. For each cage, 10 disks of 28 mm diameter were randomly cored on kelp fragments, rinsed with freshwater and stored at -20°C before stable isotope processing. Remaining macrofauna and kelp fragments were carefully rinsed with seawater over a $1000 \mu\text{m}$ sieve. Macrofauna was placed in conservation containers, entirely covered by a 3% formaldehyde-buffered solution before laboratory processing. Fauna samples were rinsed for 12 h with running seawater to remove the formaldehyde buffer before sorting and identification. At each sampling date, three cage replicates were randomly selected for complete identification. Specimens were identified under stereo microscope to the lowest taxonomic level (most of the time species level) whenever possible and counted to quantify numerical abundance.

2.4. Preparation of stable isotope samples

Three replicates of seawater (2 L) were collected with manual Niskin bottles 1 m above the experimental system to assess the POM. POM sampling was performed prior to any other underwater work to avoid any additional sediment and material resuspension within the water column. Samples were stored in a cold box before laboratory processing within 2 h. Back in the laboratory, seawater samples (POM) were filtered on pre-combusted Whatman® GF/F filters (0.7 µm) using a pressure-controlled vacuum pumping ramp. Half of the filters were acidified in an airtight chamber with fuming HCl (37%) for 48 h. Filters were then dried at 60°C during 48 h.

When possible, isotope processing of macrofauna was conducted on muscle tissue to reflect assimilation of sources by the consumers (e.g. Leclerc et al., 2015). Each sample was prepared at the individual level. Individuals were dried at 60°C for 48 h. Dried samples were crushed with a mortar and a pestle to obtain a homogenous powder and then put in tin capsules for mass-spectrometry analyses. When muscle dissection was impossible (amphipods, isopods, small anomuran crabs), acidification was performed on powdered samples by fuming (37% HCl) in an airtight chamber for 48 h (Hedges & Stern, 1984). Samples from different cages from the same sampling date were pooled for the analysis.

2.5. Food-web analyses

Carbon and nitrogen stable isotope ratios were determined using a Flash EA CHN analyser (ThermoFinnigan) coupled with a Finnigan Delta Plus mass spectrometer, via a Finnigan Con-Flo III interface. Data were expressed in the standard δ unit (DeNiro and Epstein, 1978):

$$\delta X(\text{‰}) = \left[\left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] \times 10^3$$

where X represents ^{13}C or ^{15}N , and R represents $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ ratio. Abundances and ratios were calculated according to the certified reference materials, Vienna-Pee Dee Belemnite-limestone (V-PDB) and atmospheric dinitrogen (N_2). The V-PDB and N_2 at air-scales were achieved using in-house protein standards, calibrated against NBS-19 and IAEA N3 reference materials. The standard deviation of repeated measurements of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of the laboratory standard was 0.10‰ versus V-PDB and 0.05‰ versus at-air, respectively.

2.6. Data analysis

Macrofaunal community analyses

Macrofaunal diversity parameters and abundance were measured for each cage. Total abundance (N in ind.cage⁻¹), species richness (S in sp.cage⁻¹), Shannon diversity (H') and Pielou evenness (J') were calculated. A factor correspondence analysis (FCA) was performed on abundance data calculated as the sum of the abundances of the three replicate cages. Rare species (one individual of any species sampled only once) were not removed from the analysis because very few changes were observed when comparing FCA results. Species represented on the graph and used for interpretation had a relative contribution (CTR) greater than the null hypothesis of an equal contribution of each species in the analysis (i.e. $CTR > 100/n$, with n the number of species in the matrix). Square cosine (COS^2) values greater than 0.5 (which measure the quality of the representation of variables and objects on the plane projection) were also taken into account.

Isotope analysis

The temporal variation in food sources for primary consumers was assessed using stable-isotope mixing models. Two-source Bayesian stable-isotope mixing models (Parnell et al., 2010) were used to estimate the relative contribution of *L. hyperborea* detritus and POM in the diet of primary consumers during the experiment. Trophic enrichment factors (TEF) from the literature were used in the models. For gastropod muscle, we applied a TEF of $1.30 \pm 0.30\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $2.90 \pm 0.32\text{‰}$ for $\delta^{15}\text{N}$ (McCutchan et al., 2003) and for other whole body invertebrates, a TEF of $0.28 \pm 0.23\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $2.5 \pm 0.68\text{‰}$ for $\delta^{15}\text{N}$ (Caut et al., 2009). The model was run on four species (*Gammarus locusta*, *Steromphala cineraria*, *Pisidia longicornis*, *Paleamon serratus*) at different sampling dates when these species were present. Analyses were performed using the Stable Isotope Analysis in R (SIAR) package in R (Jackson et al., 2012).

To investigate changes in primary consumer structure and diet, Layman's community metrics were used (Layman et al., 2007). Fish were not included in these analyses because primary consumers dominated the community, in terms of abundance. The mean convex hull area (TA) gives information on trophic richness. A high value indicates good use of available resources and a high number of different trophic guilds. The mean distance to centroid (CD) gives

information on the trophic divergence. A high value indicates better trophic specialization, revealing a high degree of niche differentiation in the community. The mean nearest-neighbour distance (NND) and the standard deviation of nearest-neighbour distance (SDNND) give information on trophic evenness. A low value indicates trophic redundancy and thus suggests high competition for food (Layman et al., 2007). These metrics were estimated with a Bayesian method using the SIBER package in R (version 3.5.2, R Development Core Team 2018).

To compare the community trophic structures over time, we used metrics from Cucherousset and Villéger (2015) based on overlap between communities in the isotopic space (isotopic similarity and isotopic nestedness). According to Villéger et al. (2008) and Cucherousset and Villéger (2015), $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ axes were scaled between 0 and 1 to have the same range for the two stable isotopes prior to analysis. Isotopic similarity (ISim) is based on the calculation of the volume of intersection between the two convex hulls. This index ranges from 0, when the two communities fill different areas in the isotopic space, to 1, when the two communities fill exactly the same area of the isotopic space. Isotopic nestedness (INes) is based on the ratio between intersection volume and minimal volume filled by a community. This index ranges from 0, when there is no overlap, to 1, when the largest isotopic volume community completely fills the smallest isotopic volume community (Cucherousset & Villéger, 2015). To facilitate discussion, ISim and INes were expressed in percentages. Matrices of ISim and INes were constructed with each pairwise comparison. Cluster analysis (group average) was performed on the two matrices to construct dendrograms.

To study intra-specific variation, we investigated the change in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of four species (*S. cineraria*, *G. locusta*, *Ciliata mustela* and *P. serratus*) over the sampling times. Standard ellipses (SEAc) were performed using SIBER (Jackson et al., 2011). SEAc were measured for each time and ellipses were plotted to study temporal variation. We visually studied the development of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values for the four species over time, and compared them with that of the *L. hyperborea* $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values.

Statistical analyses were carried out using the freeware R statistical environment (version 3.5.2, R Development Core Team, 2018) and graphics were plotted using ggplot2 package. AFC were performed and drawn using Statbox software (version 7.4.3).

3. RESULTS

3.1. Macrofaunal community succession

A total of 170 different species were found associated with the decaying kelp fragments during the six-month experiment. Over time, with increasing kelp fragment decay, abundance and diversity of associated macrofauna showed clear trends (Figure 40). The two first sampling times (weeks 2 and 4) were characterized by high abundance (mean > 600 ind.cage⁻¹) of macrofauna and relative low species richness (mean < 24 species.cage⁻¹). The Shannon index ($H' < 1.6$) and Pielou evenness index ($J' < 0.5$) were low, indicating that the community was dominated by only few species with high abundance (mainly *G. locusta* and *Idotea balthica*) during the first stage of decay. Between weeks 6 and 20, the community was characterized by lower abundance (mean < 390 ind.cage⁻¹) and higher species richness (mean between 27 to 40 species.cage⁻¹). Furthermore, diversity was higher ($H' > 2.16$) as well as evenness ($J' > 0.66$), reflecting a more regular relative abundance of each species. At the end of the experiment, the community was characterized by high abundance (mean > 700 ind.cage⁻¹) and maximum species richness (mean = 48 species). Shannon diversity ($H' = 2.72$) and Pielou evenness ($J' = 0.70$) values remained high, although some taxa dominated the community in terms of in abundance (e.g. *P. longicornis*, *Rissoa* spp., *Anomia ephippium*).

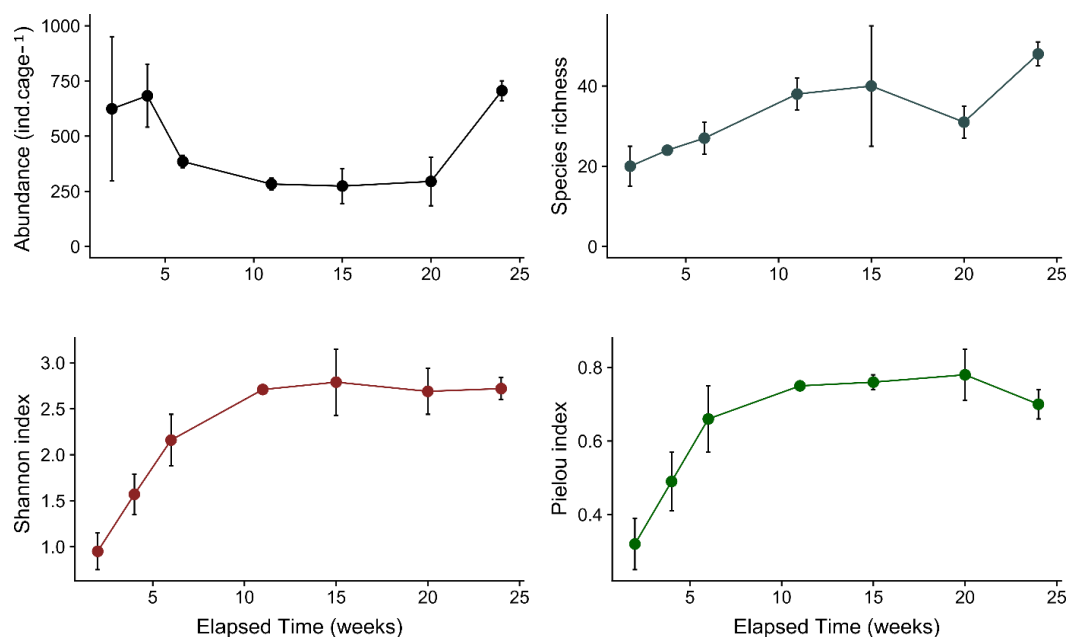


Figure 40: Change in macrofaunal community parameters over elapsed (sampling) time (from 2 to 24 weeks). Filled circles represent the mean values and black bars the standard deviation ($n = 3$ cages).

The FCA showed that 74% of the total inertia was explained by the first two axes (Figure 41). The temporal variation of the community was interpreted on axes 1 and 2 of the FCA. The first axis explained 54% of the total inertia and clearly opposed the community of the two first sampling times (weeks 2 and 4, $\sum CTR = 49.5\%$) to the intermediate (weeks 11 and 15, $\sum CTR = 13.0\%$) and final (weeks 20 and 24, $\sum CTR = 36.6\%$) sampling times. The community at weeks 2 and 4 was dominated in abundance by the amphipod *G. locusta* and the isopods *I. balthica* and *Idotea neglecta*. In contrast, weeks 20 and 24 were characterized by numerous species: the decapods *Galathea squamifera* and *P. longicornis*, the amphipod *Aora gracilis*, the gastropod *S. cineraria* and the microgastropods *Rissoa* spp., and some sessile species, such as the bivalve *A. ephippium* and the annelid *Spirobranchus triqueter* that recruited on decayed fronds.

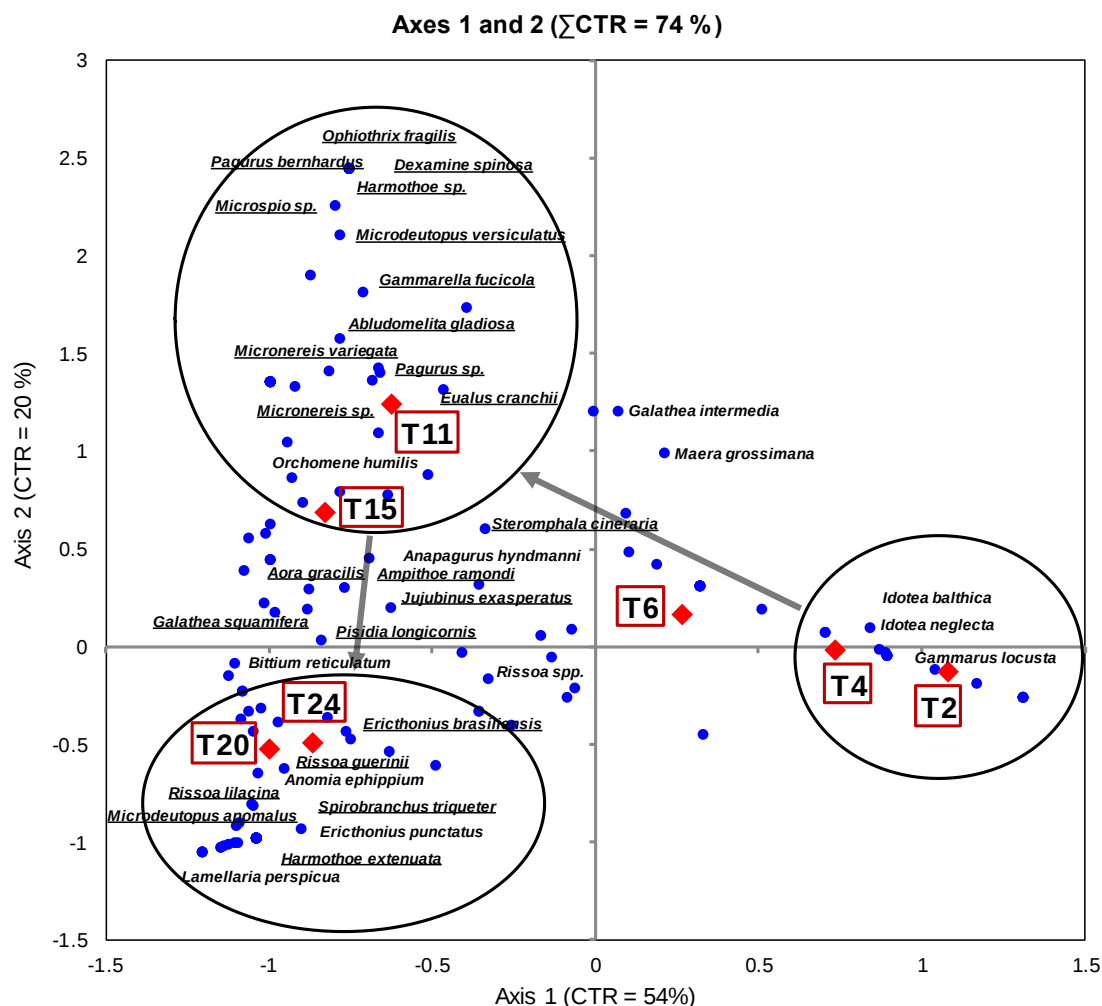


Figure 41: Factorial correspondence analysis for kelp fragment accumulation communities over time and with decay (from 2 to 24 weeks). Projection of time and species structuring on the plane of factorial axes 1 and 2. A total of 113 species were included in the analysis. Species with a relative contribution (CTR) greater than the null hypothesis of equal contribution are named and species with a squared cosine (COS^2) value greater than 0.5 are underlined. The community at each sampling time is represented by a red square. Community succession is indicated with grey arrows that connect the three distinct community stages (circled in black).

3.2. Description of the food web and changes in basal food source

The $\delta^{13}\text{C}$ values of macrofauna species are located between the $\delta^{13}\text{C}$ of the two major food sources: the POM and the decaying *L. hyperborea* tissue representing benthic accumulation (Figure 42). These two sources had distinct $\delta^{13}\text{C}$ values with no overlap of data. *L. hyperborea*, more ^{13}C -enriched, had mean values of $-17.12 \pm 1.37\text{‰}$ and $5.66 \pm 0.57\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ respectively, and the POM had values of $-22.70 \pm 1.13\text{‰}$ and $5.88 \pm 1.83\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ respectively. The associated food web was globally characterized by two levels of consumers: the primary ones represented by filter feeders, grazers and scavengers, and the secondary consumers (or predators) represented by several species of fish and the large individuals of *P. serratus* at the last sampling times.

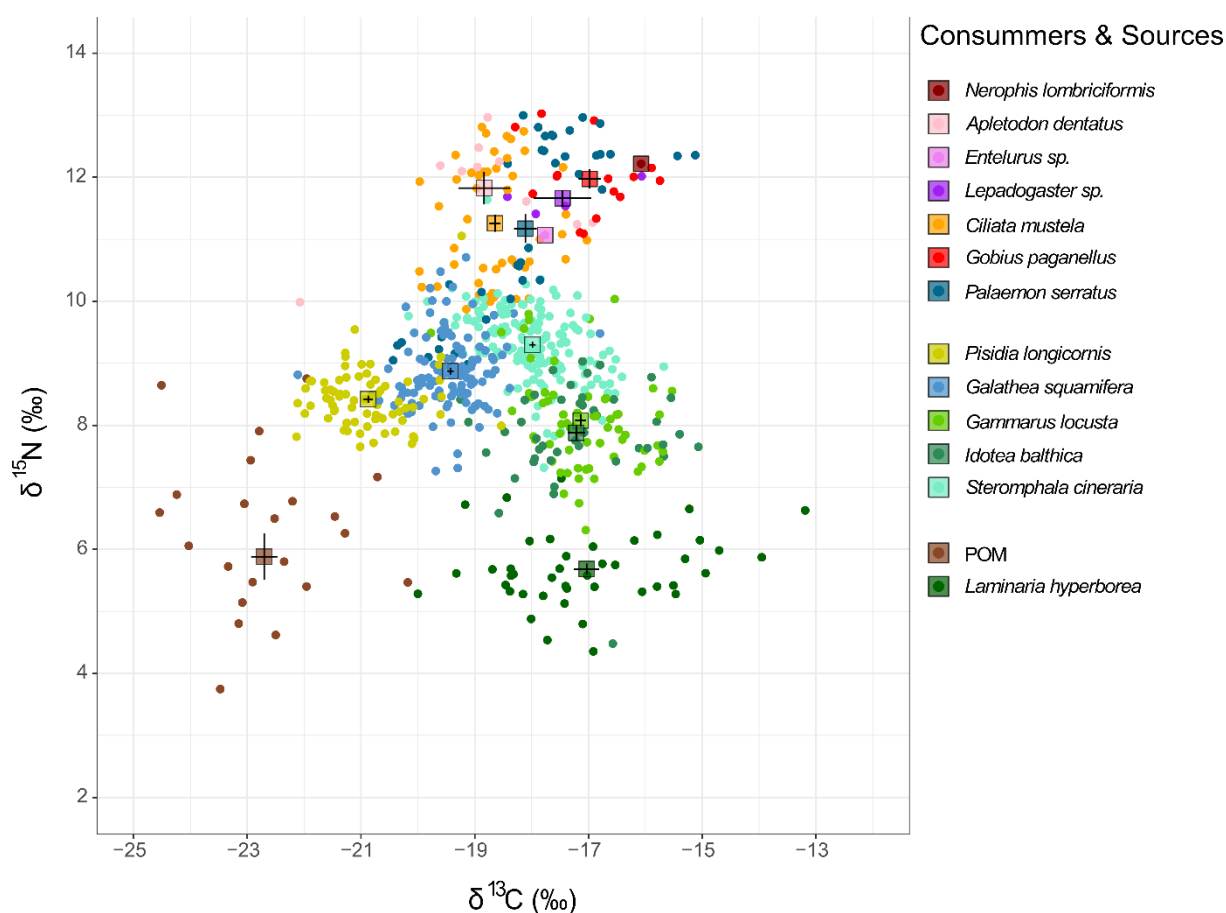


Figure 42: Scatterplot of the $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) compositions (mean $\pm$ SE) of the two main food sources (decaying kelp and POM) and the most abundant or characteristic consumers within the kelp fragment accumulations for all the sampling times.

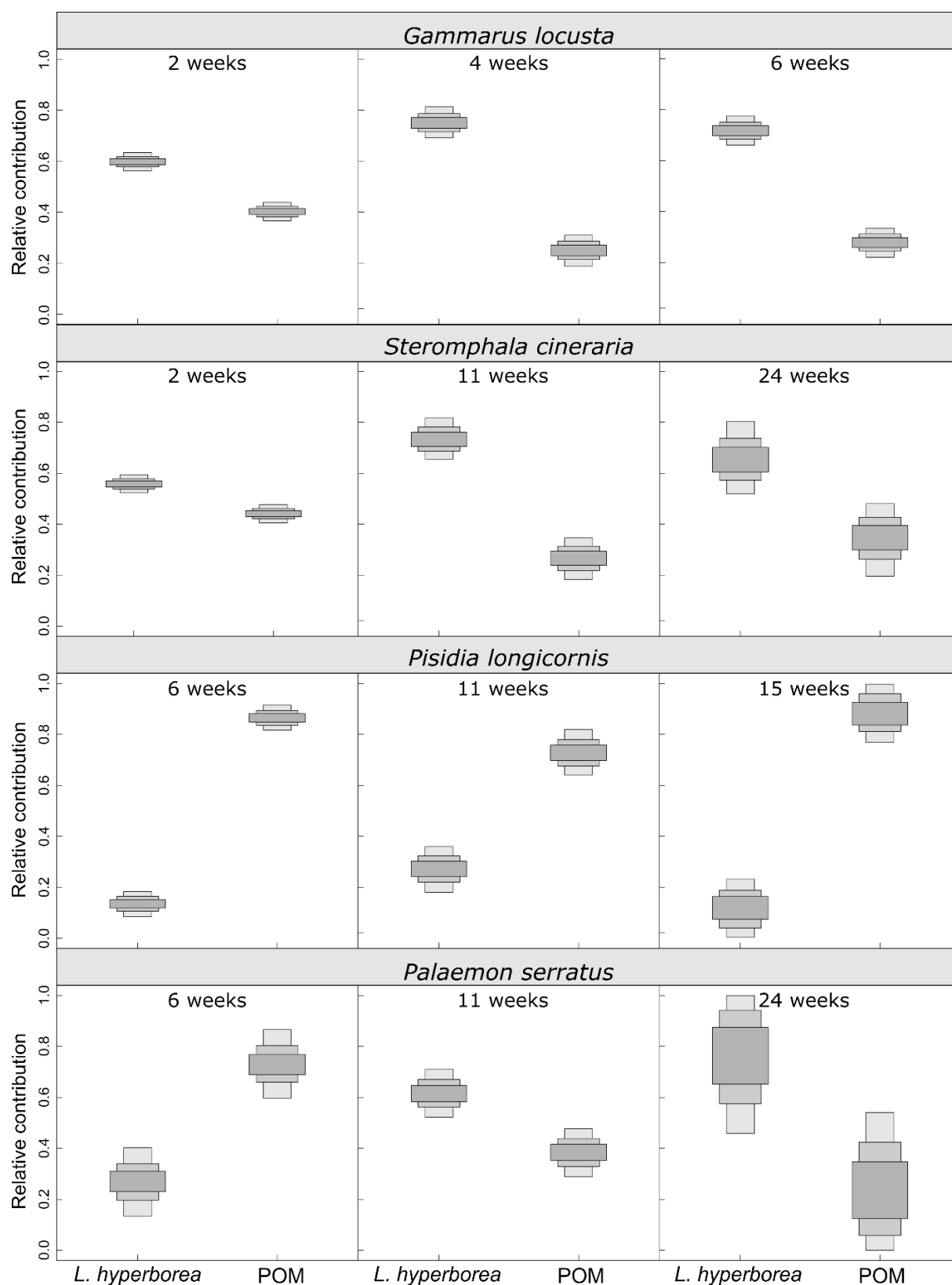


Figure 43: Relative contribution of the two main food sources: decaying *Laminaria hyperborea* and particulate organic matter (POM) to the diet of four macrofaunal species at different sampling times using the stable-isotope mixing model (SIAR package, R software). Density plots indicate the 50, 75, 95% credible intervals.

Source contributions for primary consumer diets estimated using Bayesian mixing models are shown in Fig. 43. *G. locusta* and *S. cineraria* diets depended mainly on the *L. hyperborea* source. The relative contribution of *L. hyperborea* was nearly constant during the experiment for these two species. The contribution of *L. hyperborea* varied from 0.70 to 0.75 and from 0.60 to 0.75 for *G. locusta* between weeks 2 and 6, (Figure 43a) and *S. cineraria* for the whole experiment (Figure 43b), respectively. In contrast, the *P. longicornis* diet depended mainly on POM. The contribution of the POM in its diet varied from 0.75 to 0.90 between weeks 6 and 15 (Figure 43c). Interestingly, *P. serratus* showed a change in source. The contribution of decaying *L. hyperborea* varied from 0.3 at week 6 to 0.6 and 0.8 for respectively week 11 and week 24. This change in diet was accompanied by a change in trophic level, from primary to secondary consumer.

Layman's community metrics (Figure 44) revealed changes in the isotope structure of primary consumers over time. The trophic richness markedly increased after week 4 (TA mode < 2.0 for weeks 2 and 4) and stayed high between weeks 6 and 24 (TA mode > 3.5). This trend reflected an increase in trophic guild. Trophic divergence showed the same pattern (higher CD after week 6) with CD mode ranging from 0.8 to 1.2 and from 1.5 to 2.1 for respectively weeks 2 to 4 and weeks 6 to 24. The trophic evenness (NND and SDNND) increased after week 11 with NND mode ranging from 0.9 to 1.3 and from 1.7 to 2.1 for respectively weeks 2 to 6 and weeks 11 to 24. This trend indicated a lower packing of species in the isotopic space. These changes showed a complexification of the food web over time, beginning with the fragment deposition to the partial decay of kelp tissue.

Dendrograms based on ISim and INes indices calculated on pairwise comparisons revealed temporal variation of trophic structure. ISim indicated three main groups of communities. Trophic structure at week 2 was very distinct compared with the other sampling times (ISim < 18.2%). Trophic structures at weeks 4 and 6 were similar (ISim = 46.3%), but differed from the structure at weeks 11 to 24 (ISim < 29.7%). Trophic structures after week 11 showed strong similarity (ISim > 37.2%) (Figure 45a). The nestedness index contrasted two groups, weeks 2 to 6 opposed weeks 11 to 24. Trophic structure from weeks 2 to 6 was strongly nested (INes > 96.6%) compared with the other sampling times. Trophic structure from weeks 11 to 24 was strongly nested (INes > 79.3%) with very little variation between pairwise comparisons (INes from 79.3 to 93.9%) (Figure 45b).

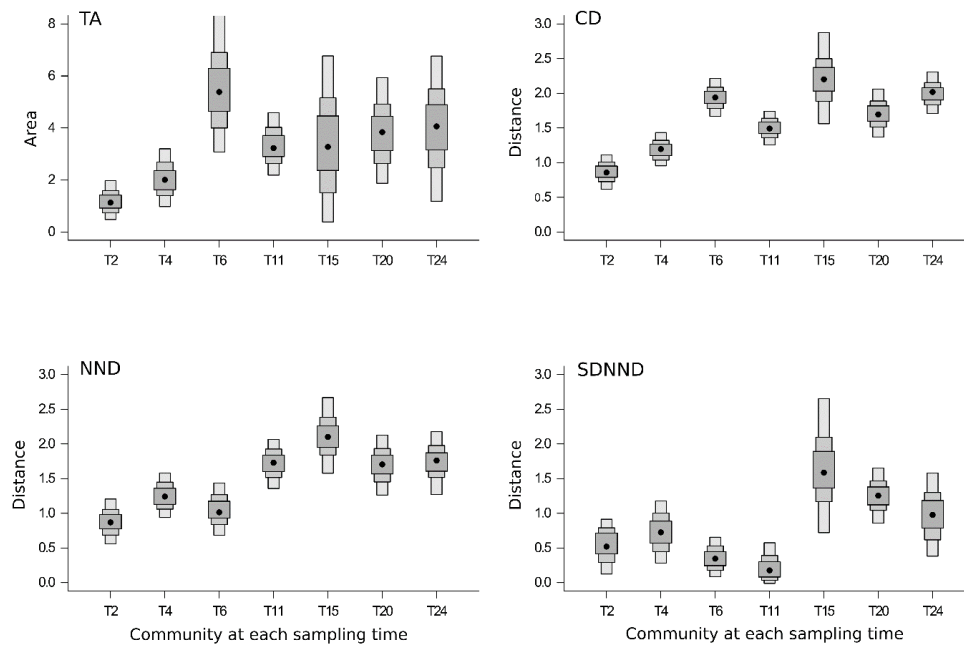


Figure 44: Bayesian results of Layman's community metrics for primary consumers over time (from 2 to 24 weeks). Density plots indicate the 50, 75, 95% credible intervals and the black circles represent the mode. TA = mean convex hull area, CD = mean distance to centroid, MNND = mean nearest neighbour distance, SDNND = standard deviation of the nearest neighbour distance.

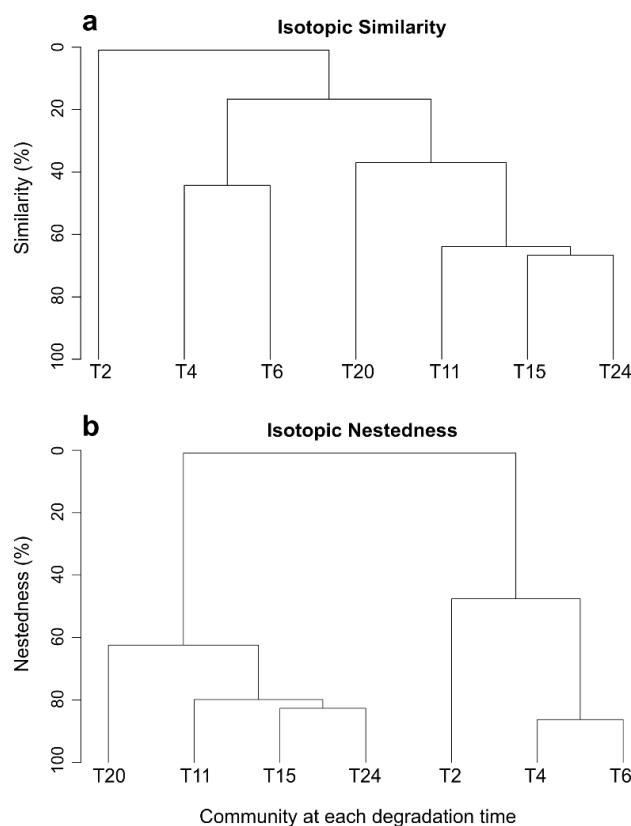


Figure 45: Dendrograms based on Cucherousset isotopic metrics (similarity and nestedness) calculated with pairwise ellipse overlap comparison.

Intra-species variation during the decay process showed different patterns depending on the species. *S. cineraria* showed a very stable composition with a slight depletion in ^{13}C following the *L. hyperborea* depletion in ^{13}C over time. *G. locusta* showed an increase in $\delta^{13}\text{C}$, but no change in $\delta^{15}\text{N}$. Its composition in ^{13}C tended to converge towards *L. hyperborea* ^{13}C composition. Inversely, *C. mustela* showed no change in $\delta^{13}\text{C}$, but an increase in $\delta^{15}\text{N}$ over time. *P. serratus* showed a strong change in isotope composition for both carbon and nitrogen: $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ increased from weeks 4 to 15 (Figure 46).

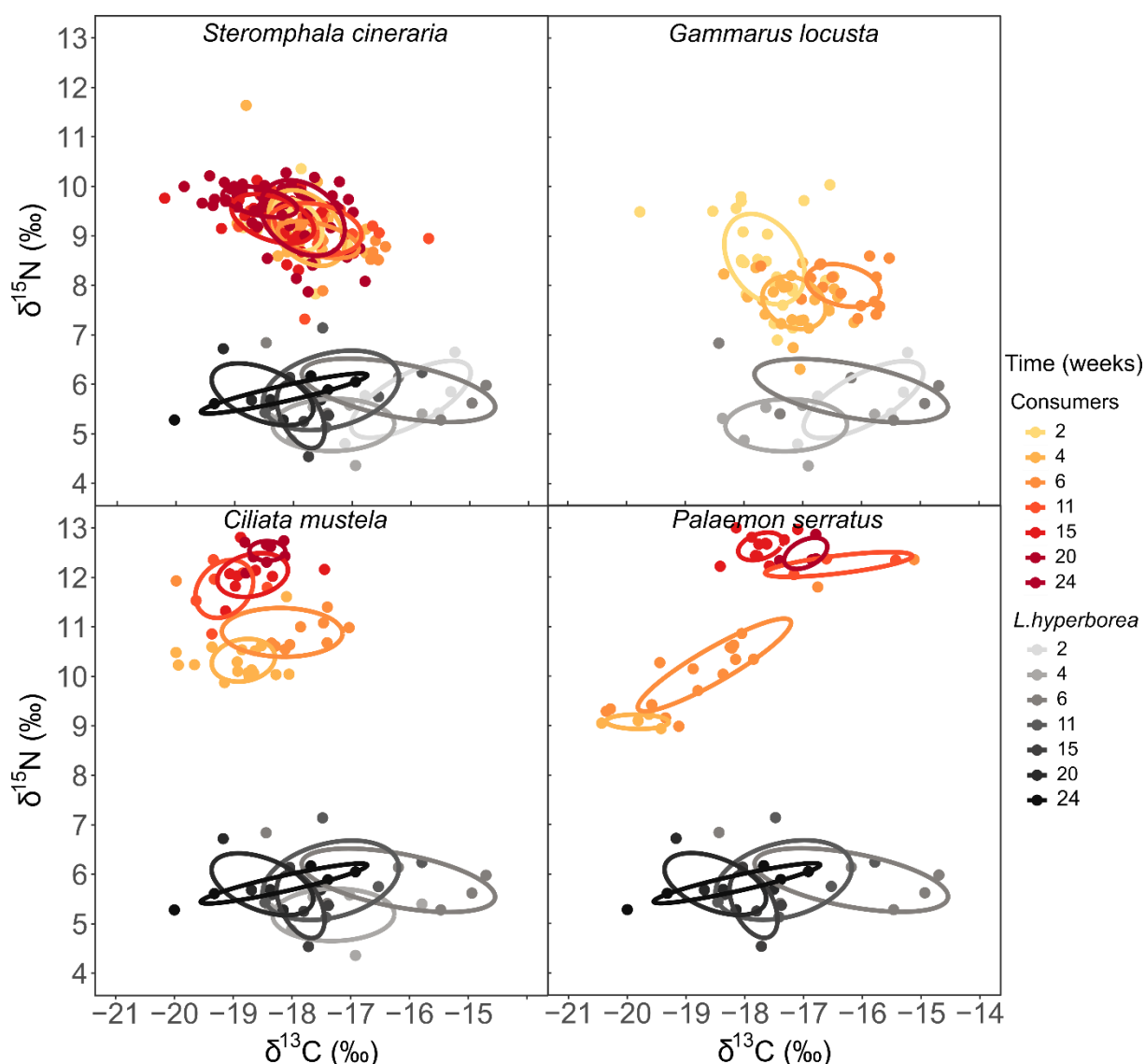


Figure 46: Scatterplot of the $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) of 4 species (in orange scale) and *Laminaria hyperborea* (in grey scale) during the sampling time (from weeks 2 to 24). Ellipses represent standard ellipses analysis (SEAc) performed using SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R, Jackson et al., 2011).

4. DISCUSSION

The ecological role of kelp forests is well documented, but the role of exported kelp detritus is certainly underestimated in terms of resource availability and habitat structure. The study of the communities and food webs associated with kelp fragment accumulations helps to understand the role of kelp after exportation and accumulation. During our experiment, *L. hyperborea* fragments were rapidly colonized by an abundant and diverse macrofaunal community. A total of 170 species were found inhabiting the accumulation during the 24-week experiment. Macrofaunal species included grazers, scavengers, omnivores, filter-feeders and predators species.

4.1. Macrofauna community succession

Our experimental accumulation act as magnet on the surrounding fauna as described by Duggins et al., 2016 and are very rapidly colonised. The patterns of colonization and succession were typical of dynamics observed in systems when new spaces or resources becomes available (Frontier et al., 2008). The macrofaunal community dynamics associated with the accumulation of kelp fragments can be compared with classical ecosystem succession. The first stage was characterized by a community with low diversity and composed of ‘pioneer’ or ‘opportunistic’ species that rapidly colonized the fragments in high abundances (Frontier et al., 2008). *G. locusta* and *I. balthica* can be considered as pioneer species in our community succession. The arrival of amphipod populations at the first stage of a succession has also been observed on an experimental accumulation of *L. hyperborea* in deep-sea fjords in Norway (Ramirez-Llodra et al., 2016). This is also the case with seagrass detritus and the litter accumulations may be considered as pulsed system where income of new material boost the presence of pioneer species (Remy et al., 2016). The second stage corresponded to community ‘maturation’. The community became more diverse and the food web more complex. The community was influenced by new species interactions with more trophic guilds. The filter-feeders’ abundance increased (e.g. *P. longicornis*) and predators appeared and also increased in abundance (e.g. *C. mustela*). Species were more specialized on resources and space. The third stage was distinctive because the kelp fragment accumulation, which constituted the main? food source and habitat, began to decay. The tissue characteristics changed, and biomass and habitat complexity were modified. The community changed with the recruitment of sessile fauna on the fragment surfaces (e.g. *Anomia ephippium*, *Spirobranchus triqueter*) and with shift in dominance,

favouring small gastropods that fed on kelp biofilm. Changes in the communities due to a modification in the properties of the resources has been observed in various systems, such as wood falls (Laurent et al., 2012) or whale falls (Smith & Baco, 2003) in deep-sea ecosystems.

4.2. Structure and development of the food web and contribution of *L. hyperborea* as a food source

Twelve species were selected for food-web analyses, representing the most abundant (up to 50% of total abundance and characteristic species of the different guilds (grazers, scavengers, omnivores, filter-feeders and predators) according to the literature. Results should be taken in caution because we did not analyse the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of the whole species composing the community. Species were located in the isotope space between the two sources, POM and *L. hyperborea*. The POM represented the pelagic food source from the water column. The *L. hyperborea* fragments represented the benthic source composed of kelp tissues, the microbiome forming the biofilm and the micro-epiphytes present on the blade fragment surfaces. It was not possible to discriminate among these different sources attached to the fragment surface during the *in situ* experiments. Furthermore, the superficial microphytobenthos of the subjacent sediment was hard to sample by SCUBA diving. We assumed that the kelp fragments and their associated epiflora were the major benthic sources for the macrofauna inhabiting the accumulation.

The considered food web showed two trophic levels: primary consumers and predators composed of several fish species and adult *P. serratus*. In this experiment, we excluded the presence of large predators by our experimental set-up, because the cage's mesh size (1 cm) limited access to species belonging to the third trophic level. Among the primary consumers investigated, some species seemed to preferentially feed on *L. hyperborea* during its decay (*S. cineraria*, *I. balthica*, *G. locusta*). In contrast, *P. longicornis* fed preferentially on POM, in accordance with its filter-feeding behaviour (Nicol, 1932). Interestingly *P. serratus* individuals appeared to change their feeding preference from POM at week 6 to *L. hyperborea* at weeks 11 to 24 and simultaneously increased their ^{15}N composition, possibly indicating a change in trophic level from primary to secondary consumer. These changes can be related to the maturation of individuals from juvenile to adult stages, because individuals sampled at week 6 were small compared with those at weeks 11 to 24. According to Forster (1959), *P. serratus* can graze on diatoms and macrophytes, scavenger detritus and prey on small crustaceans. As

predators, the size and type of prey is often related to their body size (Guerao & Ribera, 1996). The changes in isotope composition during the experiment indicated differences in feeding habits depending on individual maturation.

Considering primary consumers as a whole group, we measured Layman's community-wide metrics. Our results revealed an increase in trophic diversity, specialization and evenness from weeks 2 to 4 to weeks 6 to 24, even all the species composing the community were not selected. The community of primary consumers seemed to become more complex after week 6 compared with the first weeks. Comparing the isotope overlap metrics, we observed the same grouping of Time as for macrofaunal community results, with the community from weeks 2 to 6 differing from the one from weeks 11 to 24.

4.3. Comparison with other systems

Kelp accumulations show clear structural similarities with *Posidonia oceanica* leaf litter. *P. oceanica* litter and kelp detritus can form large accumulations with a complex three-dimensional structure (REF) and both kinds of detritus decay at a similar rate (Harrison, 1989; Hemminga and Nieuwenhuize, 1991; de Bettignies et al., submitted). Furthermore, communities from these two macrophytodetritum accumulations resemble each other strongly. Arthropods dominate the communities with a prevalence of amphipods, followed by isopods. The two genera *Gammarus* and *Idotea* are particularly abundant in both communities. Annelids, and especially the species *Platynereis dumerilii*, are well represented in both habitats. Gastropods are also well represented, but the species differ. Comparing the total diversity, the *L. hyperborea* detritus community appears more diverse with a total of 170 species compared with the *P. oceanica* detritus community harbouring a total of 115 species (Remy, 2016).

In contrast, *L. hyperborea* detritus and forest communities are very different. Although there are many species in both ecosystems (e.g. *S. cineraria*, *Rissoa parva*, *G. squamifera*, *P. dumerilii*), kelp forests are four times more diverse than kelp detritus and their communities are dominated by sessile fauna (Leclerc et al., 2015). These differences are explained by the high number of niches within kelp forests and the high complexity provided by associated epiphyte macroalgae (Leclerc et al., 2016). Furthermore, kelp forests are perennial habitats in which sessile communities can mature, whereas kelp detritus is destined to disappear relatively quickly.

In general, kelp detritus plays an important role for supporting associated diversity and acts as food source and habitat in a wide range of environments. It influences communities within intertidal beach wrack (Olabarria et al., 2010; Colombini et al., 2011), subtidal soft sediments (Tzetlin et al., 1997), deep fjord bottoms (Renaud et al., 2015; Ramirez-Llodra et al., 2016) or deep-sea canyons (Vetter, 1994). Rafts of kelp detritus can drift for hundreds kilometres (Smith, 2002; Thiel, 2003).

In conclusion, our study showed that accumulated kelp detritus is rapidly colonized by an abundant and diverse community of macrofauna. During kelp decay, clear community succession occurred with a maturation of community and food-web structure, although the habitat that it constituted was destined to disappear. Detritus derived from *L. hyperborea* became the trophic base of more complex food chains, including several species belonging to various feeding guilds. Considering these results and the dynamics of coastal environments, *L. hyperborea* and kelp species in general can strongly influence a wide range of ecosystems by playing a role of both habitat and food source where detritus drifts and accumulates.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank the marine operations staff at the Roscoff Biological Station (*Service Mer & Observation*), especially L. Levêque, Y. Fontana, W. Thomas, M. Camusat, N. Guidal and F. Le Ven for their help with scuba diving fieldwork and experimental set-up. We also thank Metabomer platform of Roscoff Biological Station (FR2424) for C:N sample analyses. This work benefited from the support of the Brittany Regional Council and the French government through the National Research Agency with regards to the investment expenditure program IDEALG (reference: ANR-10-BTBR-04).

V.2. Confirmation de l'utilisation des débris de laminaires comme sources au sein du réseau trophique : application des isotopes enrichis

ARTICLE 4 :

(Prêt pour soumission dans le journal *Marine Environmental Research*)

LAMINARIA HYPERBOREA AS A FOOD SOURCE WITHIN FOOD-WEB ASSOCIATED WITH KELP DETRITUS ACCUMULATIONS: AN *IN SITU* AND DUAL STABLE ISOTOPE (¹³C, ¹⁵N) LABELLING EXPERIMENT

Florian de Bettignies^{1*}, Pascal Riera¹, Patrick Dauby², Olivier Bohner¹, Cédric Leroux³, Dominique Davoult¹

¹Sorbonne Université, CNRS, UMR 7144 AD2M, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, F-29680 Roscoff, France

²University of Liège, Systematics and Animal Diversity, Sart Tilman B6c, B-4000 Liège, Belgium

³Sorbonne Université, CNRS, FR2424, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, F-29680 Roscoff, France

*Corresponding author: f.debettignies@sb-roscoff.fr, +33 2 99 29 23 33

Authors' contributions: FdB, PR, PD, OB and DD conceived the ideas and designed the study. FdB and OB set-up the experiment and collected the data. FdB prepared the samples for analysis. CL processed the samples. FdB, PR, PD and DD analysed the data. FdB wrote the first draft and PR, PD, CL and DD extensively contributed to the corrections.

ABSTRACT:

Accumulations of kelp detritus within subtidal ecosystems are rapidly colonized by numerous species in high abundance. A classical ecological succession of macrofauna occurs and forms several trophic guilds as grazers, detritus feeders, omnivores, filter feeders and predators. Even if some grazers appear to consume *L. hyperborea* degrading tissues, the role of *L. hyperborea* as basal food source for the whole community needs to be examined.

This study used a combination of stable isotope labelling coupled with *in situ* experiment approaches to try to delineate the trophic role of *L. hyperborea*. For the first time, kelp was successfully enriched in both ^{13}C and ^{15}N and this labelling did not decrease during the 4-month degradation period. Every examined macrofauna species was enriched in ^{13}C and/or ^{15}N at different levels depending on their trophic guild and species within the same guild. Grazers were highly enriched confirming a direct consumption of kelp tissue. Filter feeders were also highly enriched in ^{15}N confirming that kelp contributed significantly to the surrounding composition of POM and DOM, by fragmentation and exudate leaching. Detritus feeders showed an increasing enrichment during the degradation indicating an increase of detritus consumption. Finally, a predator species (*Ciliata mustela*) found in high abundance showed a significant enrichment in ^{15}N . The whole community thus seemed to be influenced by *L. hyperborea* as non-negligible food source. The combination of aquarium enrichments plus *in situ* experiments appeared to be an efficient tool to a better understanding of trophic pathways within subtidal food webs.

KEY INDEX WORDS: Kelp, *Laminaria hyperborea*, Detritus, Stable isotope labelling, Food-web, Community, In situ experiment

1. INTRODUCTION

Kelp forest are amongst the highest productive ecosystems per unit of area in marine environments, with a net production estimated at 1 to 2 kgC.m⁻².yr⁻¹, by comparison with coastal phytoplankton which grossly from 200 to 400 gC.m⁻².yr⁻¹ (Mann, 1982; Krause-Jensen et al., 2012). In North-East Atlantic, *Laminaria hyperborea*, the dominant subtidal kelp species, may produce up to 1000 gC.m⁻².yr⁻¹ (Abdullah & Fredriksen, 2004). The majority of the accumulated biomass is exported as detrital organic matter, which can account up to 82 % of the annual kelp production (Krumhansl & Scheibling, 2012). Production of sporophytes and export of detritus from *L. hyperborea* forest show a clear seasonal pattern (Bartsch et al., 2008). Growth occurs in the meristematic tissues located at the stipe-frond junction and is higher from late-winter to early-summer (Reed et al., 2008; de Bettignies et al., 2018). *L. hyperborea* can grow and live up to 15 years (Rinde & Sjötn, 2005), but the accumulated biomass within the blades is annually exported in spring during old-frond shedding. In addition to this natural biomass export, storms can damage forest by dislodging parts of the fronds or whole algae. Large fragments of detritus produced by life-cycle or storm damages can flow through ecosystems as drift material (Wernberg et al., 2006; Filbee-Dexter et al., 2018) and accumulate on adjacent habitats from intertidal beaches (Colombini et al., 2011) to subtidal bottoms (Tzvetlin et al., 1997) and deep sea fjords (Ramirez-Llodra et al., 2016) or canyons (Vetter et al., 1994). When accumulated on low subtidal (roughly 10 m depth) benthic systems, *L. hyperborea* fragments showed a slow degradation kinetics, about 3 times slower than other kelp degradation rates (e.g. *Macrocystis integrifolia* ; Albright et al., 1980) and comparable to those of some seagrass species (Hemminga & Nieuwenhuize, 1991) or mangrove leaves (Gladstone-Gallagher et al., 2014). Decomposition rate (k) is about 0.01 d⁻¹ for *L. hyperborea*, *Posidonia* and mangrove leaves during spring-summer season, compared to 0.09 d⁻¹ for *Fucus vesiculosus* (Conover et al., 2016) and 0.03 d⁻¹ for *Macrocystis integrifolia* (Albright et al., 1980). This particularly slow degradation can be explained by the ability for the degrading fragments to keep efficient the photosynthetic system II (de Bettignies et al, in revision) and thus to insure production in suitable light/depth environmental conditions (de Bettignies et al., submitted a). The resilience of photosynthetic functional activity could allow fragments to renew their tissues and so to resist longer to degradation,

Kelps are well known as habitat forming species (HFS) that do enhance biodiversity and support a large secondary production (Christie et al., 2003; Leclerc et al., 2015; Leclerc et al., 2016;

Teagle et al., 2018). Once exported and accumulated towards different environments, kelp detritus can support important community on intertidal beaches (e.g. 60 macrofauna species ; Dugan et al., 2002), subtidal bottom habitats (e.g. 170 macrofauna species; de Bettignies et al., submitted b) or deep-sea fjords (e.g high abundance of amphipods and shrimps, Ramirez-Llodra et al., 2016). Recent studies showed that a diverse community colonizes subtidal accumulations, following a classical succession during the degradation process (de Bettignies et al., submitted b). These studies, using stable isotopes (^{13}C and ^{15}N) mixing models revealed that some species (e.g. *Steromphala cineraria*, *Gammarus locusta*) seemed to feed directly on degrading kelp fragments during degradation process. *L. hyperborea* (considered as a holobiont, i.e. the frond and the associated microbiota) contributed as indirect trophic resource for several other consumers. Further study is nevertheless needed to a better understanding of the role of *L. hyperborea* as source within its detritus accumulations.

Stable isotope labelling appears to be an efficient tool to discriminate between isotopic signatures of primary producers and to study food-web inflows (Herman et al., 2000; Lepoint et al., 2004a; Mutchler et al., 2004; Legrand et al., 2018). This tool consists in enriching a source with a heavier stable isotope (^{13}C or ^{15}N) in order to modify natural abundance ratios and clearly discriminate its isotopic signatures (Lepoint et al., 2004a). This method has been used in controlled environment to assess, for example, the role of bacteria or microalgae as trophic source (e.g. Leroy et al., 2012), the uptake of macroalgae by grazers under different experimental conditions (Legrand et al., 2018), or the origin of the preferred food sources in macroinfaunal communities (Mäkelä et al., 2017).

Only few studies have nevertheless combined dual stable isotope labelling (^{13}C , ^{15}N) with *in situ* experimental approaches, especially to study to examine the trophic utilization of macroalgae by macro-grazers remain limited. Hyndes et al. (2012) combined ^{15}N labelling and *in situ* experiment to show that kelp detritus, when exported in adjacent *Posidonia* beds can act as an important vector of nutrient and energy for both primary producers and consumers. Lepoint et al. (2004b) combined ^{15}N labelling of *Posidonia* leaves with *in situ* experimental transplantation. ^{15}N tracers appeared to be an efficient tool to test the success of experimental procedure and to better understanding biological processes.

We applied a dual stable isotope (^{13}C and ^{15}N) labelling for the first time on kelp fragments and simulated *in situ* detritus accumulation during a 4-month period, in order to investigate how enrichment will evolve, and to clarify the role of *L. hyperborea* as potential trophic resource for its associated community during the degradation process. We hypothesized that (1) kelp

fragments raise a higher enrichment at the beginning of the experiment and that labelling decreases along the degradation process, (2) some species feeding directly on detrital tissues are becoming significantly enriched in heavier isotopes and (3) fragmentation and exudation lead to enrichment of the surrounding suspended POM and DOM and thus may contribute to the overall community from filter-feeder to predator guild, through organic matter upflow.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Species collection

Ten adult sporophytes of *Laminaria hyperborea* were collected by divers from a kelp forest in the Bay of Morlaix (Guerhéon north-west: 48°42' 44.81" N, 003°57'13.49" W), France. Individuals were selected within adults composing the dense canopy with an average stipe length of ~ 80 cm. Algae were transported in a dark box filled with site seawater and brought to the Roscoff Biological Station within 2 hours. Among these 10 individuals, 5 were selected for the experiment according to their identical age (6 years), estimated by growth ring counting, and comparable stipe length (80 ± 4 cm), to minimize additional variability. Algae were kept in a dark seawater flow-running tank with constant air bubbling before further processing during 24 hours.

2.2. Experimental preparation and set-up

Individuals were cut at 10 cm under the stipe-frond junction and placed in a rectangular 200 L (100 × 70 × 30 cm) aquarium. This volume allowed both slight light shading and frond not being too much tamped. An important bubbling system was set-up at the bottom of the aquarium to allow constant oxygenation and movement of fronds. These movements help to increase the uptake of nutrients by breaking the surface boundary layer at the water-frond interface (Noisette & Hurd, 2018). Photosynthetically available radiations (LiCor QuantumSA-190) measured at the sea surface in the middle of the aquarium confirmed that ambient light of the laboratory reflected light conditions experienced at the top of the forest canopy (~ 100 $\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ during a sunny day). Seawater temperature (HOBO Pendant Temperature/Light Weatherproof Pendant Data Logger 16K) was measured at the mid-bottom of the aquarium (record every 5 min) and was representative of natural environment during this period (~ 16°C). Before enrichment, aquarium was constantly renewed in seawater and fronds were acclimatized

during 48 h to detect any abnormalities in the experimental system and any tissue degradation. At the end of the acclimation period, each frond was carefully checked and no sign of degradation was observed. Fronds were weighted before and after the 48 h; no significant change was noticed.

For seaweed dual isotope (^{13}C and ^{15}N) labelling, two solutions were prepared. A first, one (^{13}C - HCO_3^- at 1 g.L^{-1}) of $\text{NaH}^{13}\text{CO}_3$ (99 atom% ^{13}C), and a second one (^{15}N - NH_4 at 1 g.L^{-1}) of $^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$ (99 atom% ^{15}N), both prepared by dilution in 1 L of filtered $0.7 \mu\text{m}$ GF/F seawater. A total of five 1-L-bottles of each solution was prepared and stocked at 4°C before use. This high concentration of solution was chosen according to previous feeding study of macroalgae labelling (Legrand et al., 2018) and due to long (4-month) *in situ* experimental approach.

2.3. Kelp fragment isotope labelling

At the end of the 48 h acclimation period, the constant seawater renewal was stopped and one bottle of each labelling solution (^{13}C and ^{15}N) was diluted in the aquarium. Every two days, half of the aquarium volume (100 L) was flushed in order to clean the water from metabolic waste and to ensure a renewal of phosphate. Aquarium was directly filled up with fresh seawater and a bottle of each labelling solution was poured. Furthermore, fronds were carefully jumbled by hand 4 times a day to avoid any variability due to shading. Labelling was performed during 10 days.

After labelling period, fronds were visually checked and no sign of degradation could be observed. Fronds were weighted and no change of biomass has been noticed.

Fronds were cut once in length and once in width then caged following the methodology of de Bettignies et al. (in revision). . This method gave different fragment sizes similar to those found in the field. Fragments from one individual were gently packed and randomly allocated to custom-built numbered plastic litterfall cages ($30 \times 25 \times 10 \text{ cm}$, 1 cm mesh) made of hard plastic mesh used in oyster farming. Five cages were prepared corresponding to the five different fronds, kept in seawater and immersed before transport to experimental site.

2.4. Experimental site and *in-situ* set-up

The five cages were deployed on the experimental site (Guerhéon: $48^\circ 42' 33.78''\text{N}$, $003^\circ 57' 12.36''\text{W}$), located 150 m from the kelp collection forest. The substratum is

characterized by a mixture of coarse sand and shell fragments at 4.5 m depth below chart datum (9 m average depth), same site as de Bettignies et al. (in revision). Cages were transported from the lab to the experimental site in a dark seawater-filled tank to avoid additional stress. Cages were sunk by divers and fixed to an anchored chain in order to form a mass accumulation. At each sampling time (after 1, 2, 3 and 4 months), one cage was randomly selected. The remaining cage was not used for analysis. Cage was collected with caution using a 1 mm mesh bag in order to keep macrofauna inhabiting the accumulation within the cage as previously described by de Bettignies et al. (submitted b). Cage was brought to the surface, transported in site seawater to the laboratory for processing within 2 hours after collection.

2.5. Kelp sampling and macrofauna sorting

At each collection time, bag and cage were carefully opened. Kelp fragments and macrofauna species were placed in a box filled with seawater for sorting. Macrofauna was sorted by carefully rinsing kelp fragments with seawater and species were placed in a different box filled with seawater. Nine different macrofauna species were collected for isotope analysis. These species were selected according to their high abundance and were characteristic of community succession (de Bettignies et al., submitted b). They represented the dominant grazers, detritus feeders, suspension feeders and predators within the accumulation-associated community during the degradation process. Species were individually stored at -20°C before stable isotope processing. For each cage, 10 disks of 28 mm were randomly cored on kelp fragments, rinsed with freshwater and stored at -20°C before stable isotope processing.

When possible, isotope processing of macrofauna was conducted on muscle tissue to reflect assimilation of sources by consumers (e.g. Leclerc et al., 2015). Each sample was prepared at the individual level except for *Anomia ephippium*, where 5 individuals were pooled to get enough material for accurate stable isotope analyses. When muscle dissection was impossible (amphipods, isopods, small anomuran crabs, *A. ephippium*), acidification was performed with HCl (10%) to remove calcareous structures (Kamp & Witte, 2005). Samples were rinsed with freshwater after acidification and every sample was dried at 60°C for 48 h. Dried samples were crushed with a mortar and a pestle until obtaining a homogenous powder and then put in tin capsules before mass-spectrometry analyses.

2.6. Isotope analysis

Carbon and nitrogen stable isotope ratios were determined using a Flash EA CHN analyser (ThermoFinnigan) coupled with a Finnigan Delta Plus mass spectrometer, via a Finnigan Con-Flo III interface. Data were expressed in the standard δ unit (DeNiro and Epstein, 1978):

$$\delta X(\text{‰}) = \left[\left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] \times 10^3$$

where X represents ^{13}C or ^{15}N , and R represents $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ ratio. To measure carbon and nitrogen quantities, expressed in micrograms, a calibration was performed for each run with a certified standard compound (acetanilide, Syllab). Isotope ratios were calculated according to the certified reference materials Vienna-Pee Dee Belemnite-limestone (V-PDB) and atmospheric di-nitrogen (N_2). A correction for linearity using casein (Syllab) and a two-point linear normalisation (Coplen et al., 2006) using the international standards IAEA- N_2 , IAEA-600, IAEA-CH6 and USGS34 (IAEA) was applied. Two ‘Quality-Checked’ samples were used to validate the corrections (EMA-2 and Uera from Syllab). The standard deviation of repeated measurements of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of the laboratory standard was 0.20‰ versus V-PDB and 0.1‰ versus at-air, respectively.

2.7. Data analysis

All data were expressed as the mean $\pm$ SE. Due to the important enrichment and variability of macrofauna response; data of $\delta^{15}\text{N}$ were plotted using the logarithm to the base 10 ($\log_{10}$) scale (Figures 47 & 49). Data from a similar experiment conducted on kelp fragments accumulation, without source labelling, were used for comparison (Figures 48 & 49, tables 3 & 4) (de Bettignies et al., submitted b). No comparative data were available in this study for, *Platynereis dumerilii*, *Anomia ephippium*, *Mimachlamys* sp., *Ascidacea* sp. Data from local surveys were used for comparison from Leclerc et al. (2015) for *Platynereis dumerilii*, *Anomia ephippium* and *Ascidacea* sp. and from Riera & Thiebaut (unpublished data) for *Mimachlamys* sp.. These different data represented natural values of isotopic compositions of the different species (hereafter called ‘natural condition’). For each taxon, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of the labelling experiment were compared with natural values among the different times. One-way ANOVA were used and post-hoc comparisons were applied using Tukey’s honestly significant difference (HSD) tests when significant ANOVA results were found ($p < 0.05$).

All statistical analyses and graphics were carried out using the freeware R statistical environment (R Core Team 2019).

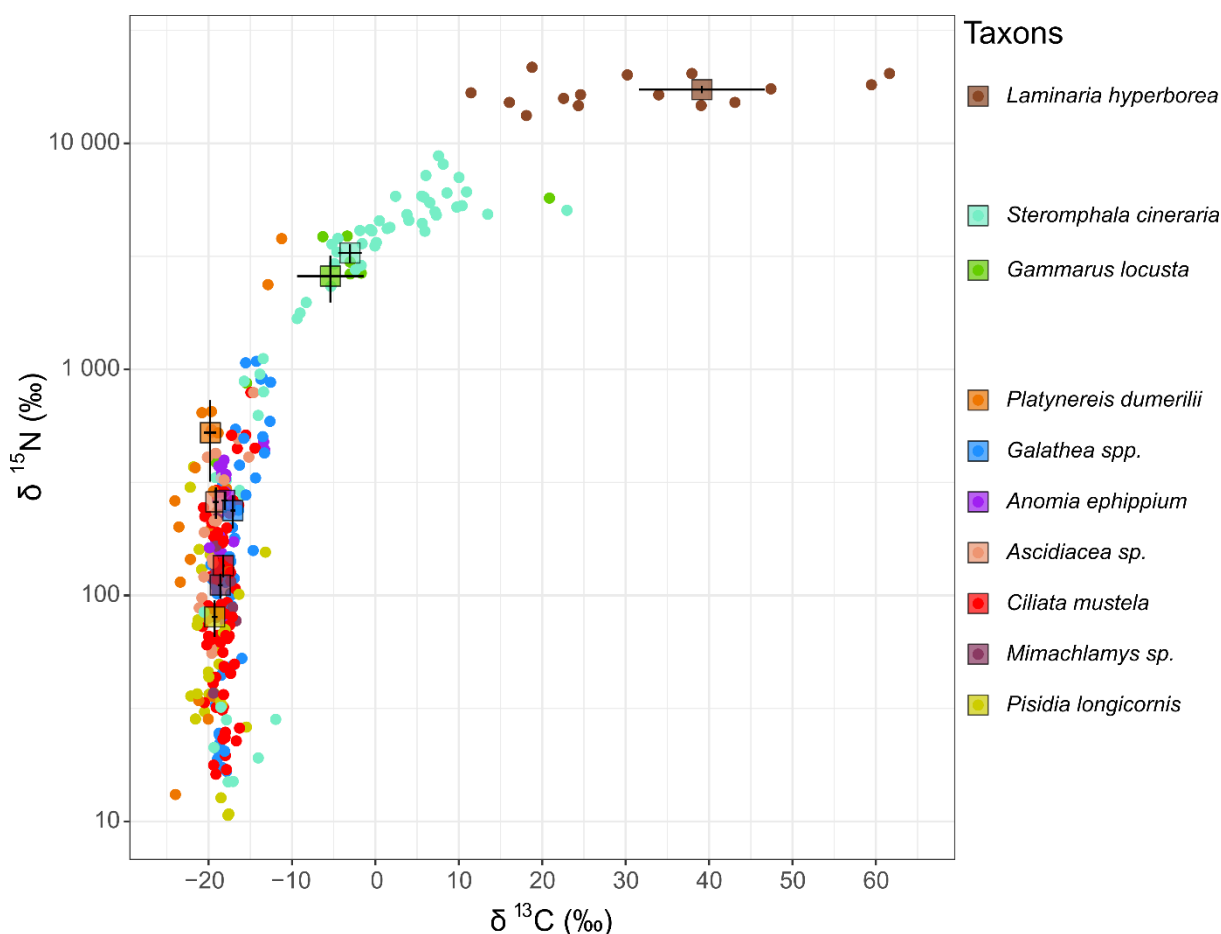


Figure 47: Scatterplot of the $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) compositions (mean $\pm$ SE) of the labelled source (degrading kelp) and the most abundant or characteristic consumers within the kelp fragments accumulation for all the degradation times gathered. $\delta^{15}\text{N}$ (‰) scale is expressed in $\log_{10}$ due to data dispersion.

3. RESULTS

3.1. *L. hyperborea* fragments labelling

After 10 days of enrichment, fronds of *L. hyperborea* were labelled at a level (mean $\pm$ SE) of $49.4 \pm 4.7\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $19177.0 \pm 165.2\text{‰}$ for $\delta^{15}\text{N}$ ($n = 5$). *L. hyperborea* showed a strong isotopic enrichment at any time of the labelling experiment in both $\delta^{13}\text{C}$ ($> +65\text{‰}$) and $\delta^{15}\text{N}$ ($> +19000\text{‰}$) compared to natural values. The $\delta^{13}\text{C}$ values did not significantly varied during the degradation ($p > 0.05$). The $\delta^{15}\text{N}$ values significantly varied ($p < 0.05$) during the 4 months

of degradation. $\delta^{15}\text{N}$ from months 1 and 4 were significantly different compared to data of months 2 and 3 ($p < 0.01$).

3.2. Macrofauna isotopic enrichment

Grazers

Steromphala cineraria showed significant differences of $\delta^{13}\text{C}$ values between natural condition ($-17.9 \pm 0.7\text{‰}$) and labelling experiment for each time of degradation (up to -10.4‰). Simultaneously, *S. cineraria* showed significant $\delta^{15}\text{N}$ increase during the labelling experiment ($> 1539\text{‰}$).

Gammarus locusta, a pioneer species in community succession within kelp accumulations (de Bettignies et al, in revision), was only present at month 1 of the labelling experiment. *G. locusta* showed a significant increase of both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values compared to natural condition. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in labelling experiment were respectively of $-5.4 \pm 4.0\text{‰}$ and $2585.4 \pm 608.2\text{‰}$, in comparison to natural condition where $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values were respectively of $-17.1 \pm 0.1\text{‰}$ and $8.1 \pm 0.1\text{‰}$.

Detritus feeders

Galathea spp. showed significant differences of both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in labelling experiment compared to natural condition, except for month 1. $\delta^{13}\text{C}$ significantly increased during the labelling experiment: **T1**: $19.2 \pm 0.3\text{‰}$ < **T2**: $18.0 \pm 0.2\text{‰}$ < **T3**: $16.0 \pm 0.6\text{‰}$ < **T4**: $14.6 \pm 0.4\text{‰}$. $\delta^{15}\text{N}$ showed the same trend with a significant increase across the time of the experiment: **T1**: $80.9 \pm 15.1 \text{‰}$ < **T2**: $96.5 \pm 15.6 \text{‰}$ < **T3**: $368.8 \pm 120.9 \text{‰}$ < **T4**: $553.0 \pm 94.2 \text{‰}$. *Galathea spp.* showed a strong isotopic enrichment at any time of the labelling experiment in $\delta^{15}\text{N}$ (between $+70$ and $+540\text{‰}$ for respectively month 1 and month 4) compared to natural conditions.

Platynereis dumerilii increase in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ was less clear than the one of *Galathea spp.* due to high variability of data. $\delta^{13}\text{C}$ showed significant increases between natural values and labelling experiment values at month 2 (up to $+4 \text{‰}$) and month 3 (up to $+5.4 \text{‰}$). $\delta^{15}\text{N}$ values were significantly higher (up to $+210 \text{‰}$) during labelling experiment compared to natural values.

Filter feeders

The filter feeder guild, composed by the taxa: *Pisidia longicornis*, *Anomia ephippium*, *Mimachlamys sp.* and *Ascidacea spp.*, did not show any clear change in $\delta^{13}\text{C}$ values. However, *P. longicornis* showed a significant increase at month 2 (+2 ‰), month 3 (+4 ‰) and month 4 (+1.5 ‰) and *Ascidacea spp.* showed a significant increase at month 3 (+3 ‰). Inversely, $\delta^{15}\text{N}$ values showed significant increases for the four taxa during the labelling experiment compared to natural condition. The four taxa showed an increase in $\delta^{15}\text{N}$ up to +185, +270, +135 and +400‰ for respectively *Pisidia longicornis*, *Anomia ephippium*, *Mimachlamys sp.* and *Ascidacea sp.*

Predators

Ciliata mustela showed significant differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in labelling experiment compared to natural condition. $\delta^{13}\text{C}$ values showed significant increases for months 2 and 4 compared to natural values. For both times, $\delta^{13}\text{C}$ was slightly higher with mean increase of +1 ‰. In contrast, *C. mustela* showed an isotopic enrichment at any time of the labelling experiment in $\delta^{15}\text{N}$ (> +100 ‰) compared to natural conditions but $\delta^{15}\text{N}$ values did not change significantly during the degradation process.

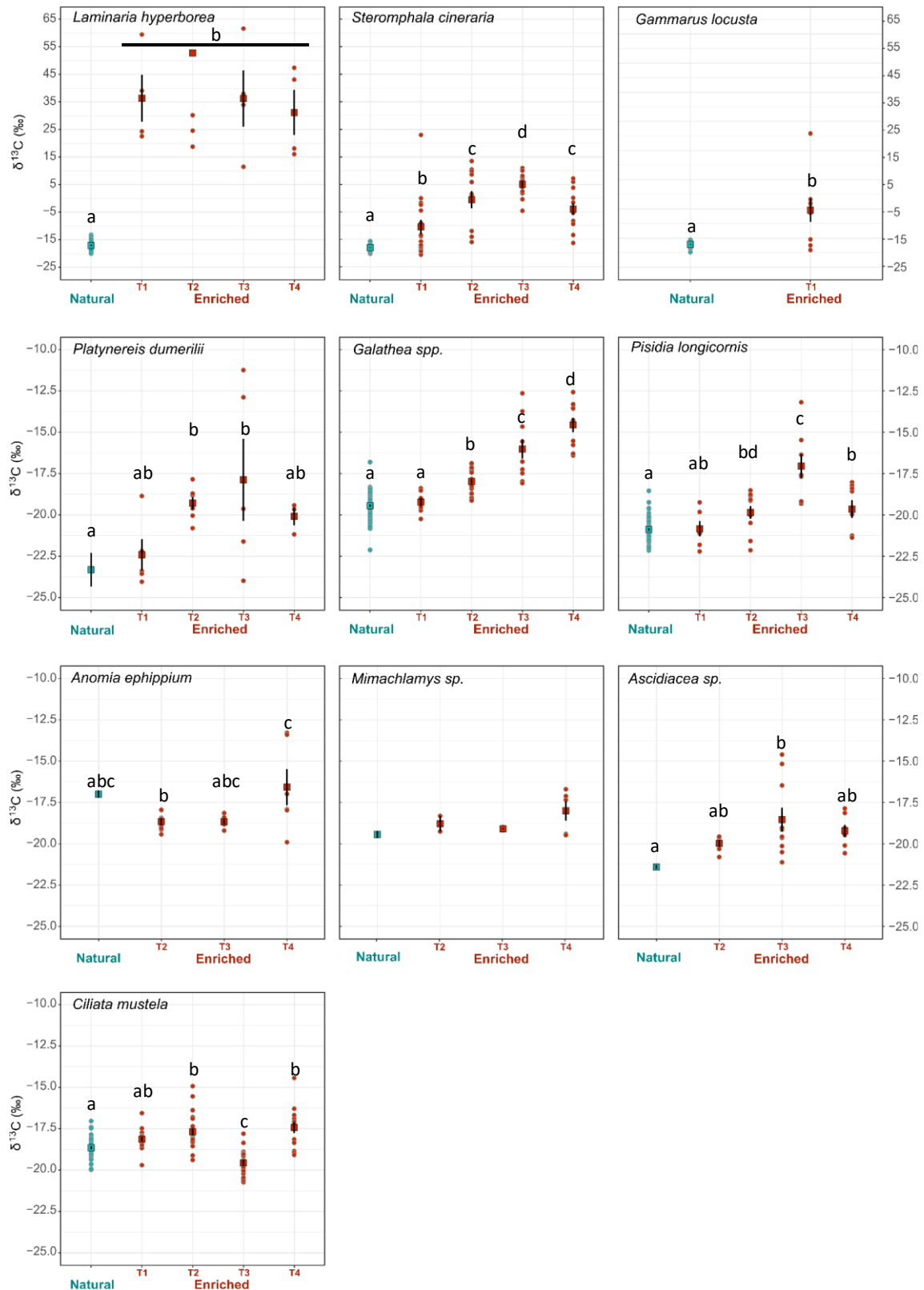


Figure 48: Scatterplots of the $\delta^{13}\text{C}$ (‰) compositions (mean $\pm$ SE) of each taxon sampled during the labelling experiment ('Enriched'). Natural data represent results from experimental accumulation study and local studies (de Bettignies, in revision; Leclerc et al., 2015; Riera & Thiébaud, unpublished data). Data are compared vs time of degradation and natural data. Letters: significant ANOVA and Tukey HSD post-hoc tests.

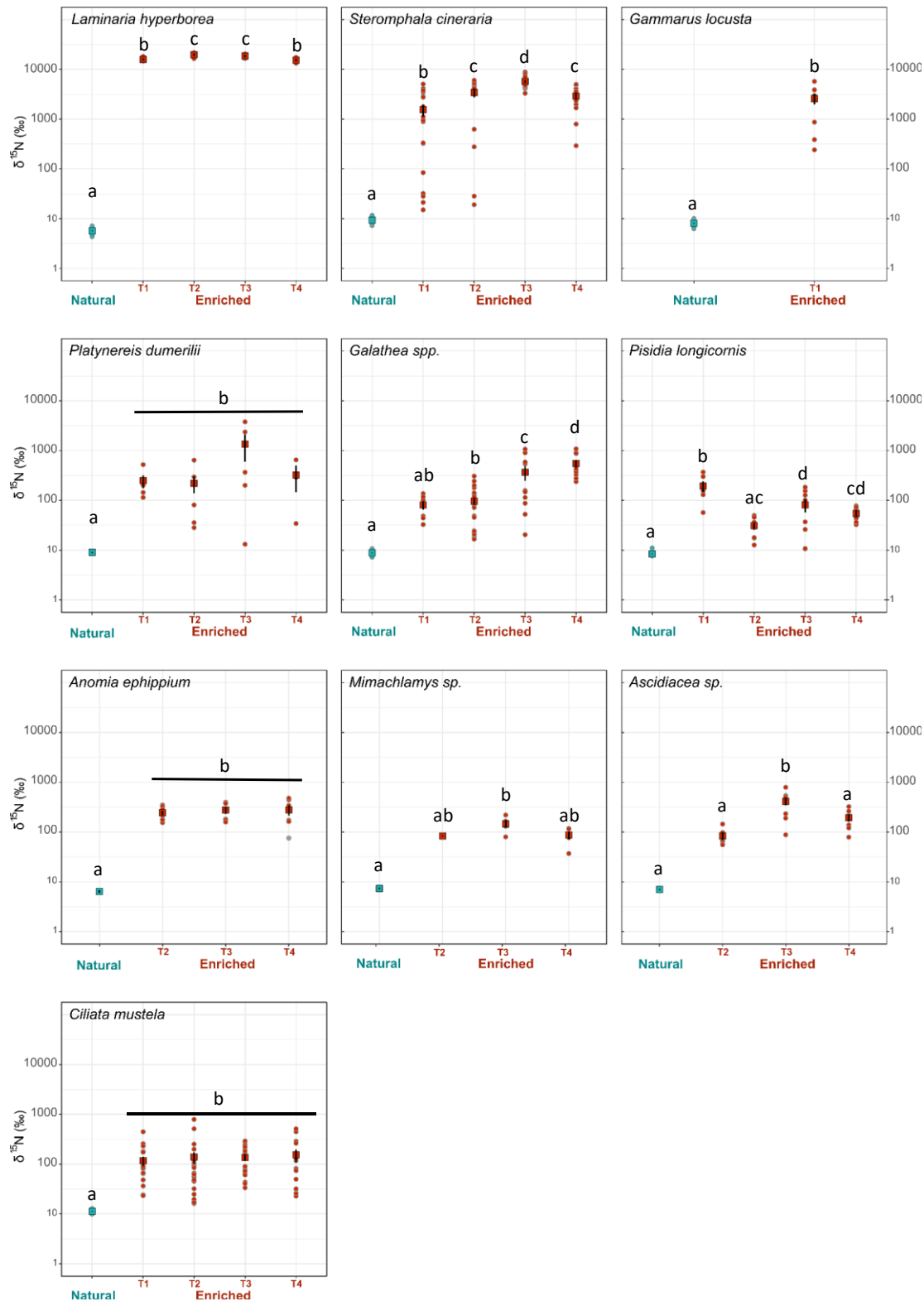


Figure 49: Scatterplots of the $\delta^{15}\text{N}$ (‰) compositions (mean $\pm$ SE) of each taxon sampled during the labelling experiment ('Enriched'). Natural data represent results from experimental accumulation study and local studies (de Bettignies, in revision; Leclerc et al., 2015; Riera & Thiébaud, unpublished data). Data are compared vs time of degradation and natural data. Letters: significant ANOVA and Tukey HSD post-hoc tests. $\delta^{15}\text{N}$ (‰) scale is expressed in log (10) due to data dispersion.

Table 3: $\delta^{13}\text{C}$ values for *L. hyperborea* and its potential consumers sampled during the **labelling experiment** and obtained by previous study in '**natural**' conditions from an experimental accumulation study (de Bettignies, in revision) and from local surveys (†) (Leclerc et al., 2015 ; Riera & Thiébaud, unpublished data). ANOVA p-value * < 0.05 ; ** < 0.01 ; *** < 0.001.

¹³ C Taxa	Natural		Labelling experiment				p-value
		T1	T2	T3	T4		
<i>Laminaria hyperborea</i>	-17.0 ± 0.2	36.4 ± 8.5	52.8 ± 8.5	36.3 ± 10.3	31.2 ± 8.2	<0.001	***
<i>Steromphala cineraria</i>	-17.9 ± 0.7	-10.4 ± 2.6	-0.6 ± 3.1	5.1 ± 1.1	-3.9 ± 2.1	<0.001	***
<i>Gammarus locusta</i>	-17.1 ± 0.1	-5.4 ± 4.0				<0.001	***
<i>Galathea spp.</i>	-19.4 ± 0.1	-19.2 ± 0.3	-18.0 ± 0.2	-16.0 ± 0.6	-14.6 ± 0.4	<0.001	***
<i>Platynereis dumerilii</i>	-23.3 ± 0.30 †	-22.4 ± 0.9	-19.3 ± 0.4	-17.9 ± 2.5	-20.1 ± 0.5	0.003	**
<i>Pisidia longicornis</i>	-20.9 ± 0.1	-20.8 ± 0.5	-19.8 ± 0.4	-17.0 ± 0.7	-19.6 ± 0.5	<0.001	***
<i>Anomia ephippium</i>	-17.0 ± 0.2 †		-18.7 ± 0.2	-18.7 ± 0.1	-16.6 ± 1.1	0.029	*
<i>Mimachlamys sp.</i>	-19.4 ± 0.2 †		-18.8 ± 0.5	-19.1 ± 0.1	-18.0 ± 0.6	0.143	
<i>Ascidia sp.</i>	-21.4 ± 0.1 †		-20.0 ± 0.2	-18.5 ± 0.7	-19.2 ± 0.4	0.015	*
<i>Ciliata mustela</i>	-18.6 ± 0.1	-18.1 ± 0.1	-17.7 ± 0.2	-19.6 ± 0.2	-17.4 ± 0.3	<0.001	***

Table 4: $\delta^{15}\text{N}$ values for *L. hyperborea* and its potential consumers sampled during the **labelling experiment** and obtained by previous study in '**natural**' conditions from an experimental accumulation study (de Bettignies, in revision) and from local surveys (†) (Leclerc et al., 2015 ; Riera & Thiébaud, unpublished data). ANOVA p-value * < 0.05 ; ** < 0.01 ; *** < 0.001.

¹⁵ N Taxa	Natural		Labelling experiment				p-value
		T1	T2	T3	T4		
<i>Laminaria hyperborea</i>	5.7 ± 0.1	15836.2 ± 816	19643.4 ± 1130.0	18465.1 ± 1100.5	15262.5 ± 847.6	<0.001	***
<i>Steromphala cineraria</i>	9.3 ± 0.5	1539.0 ± 399.5	3420.4 ± 698.6	5703.8 ± 431.4	2894.6 ± 434.5	<0.001	***
<i>Gammarus locusta</i>	8.1 ± 0.1	2585.4 ± 608.2				<0.001	***
<i>Galathea spp.</i>	8.9 ± 0.1	80.9 ± 15.1	96.5 ± 15.6	368.8 ± 120.9	553.0 ± 94.2	<0.001	***
<i>Platynereis dumerilii</i>	9.0 ± 0.1 †	249 ± 73.0	219.4 ± 80.9	1348.1 ± 743.6	324.8 ± 178.9	0.02	*
<i>Pisidia longicornis</i>	8.4 ± 0.1	195.0 ± 47.7	31.0 ± 3.9	81.6 ± 24.5	54.7 ± 7.0	<0.001	***
<i>Anomia ephippium</i>	6.4 ± 0.4 †		243.5 ± 23.0	277.4 ± 46.9	279.0 ± 67.5	0.009	**
<i>Mimachlamys sp.</i>	7.3 ± 0.3 †		83.3 ± 1.9	145.8 ± 22.9	87.4 ± 14.9	0.003	**
<i>Ascidia sp.</i>	7.0 ± 0.1 †		83.7 ± 13.8	410.4 ± 63.6	193.3 ± 32.4	<0.001	***
<i>Ciliata mustela</i>	11.3 ± 0.1	117.0 ± 25.5	138.7 ± 36.1	135.8 ± 19.4	153.7 ± 43.1	<0.001	***

4. DISCUSSION

By the use of stable isotope labelling coupled with an *in situ* 4-month experiment, this study brought new insights about the trophic relationships between kelp and its associated macrofauna. To our knowledge, this was the first time for a kelp species to be successfully enriched with both ^{13}C and ^{15}N labelled products. *L. hyperborea* were significantly enriched in ^{15}C and very highly enriched in ^{15}N . Such important ^{15}N enrichment during labelling experiment was already observed for macroalgae (Riera, com. pers; Legrand et al., 2018), as well as for microalgae (Leroy et al., 2012) labelling. Enriched fragments did not show any decrease of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ during the 4-month degradation. This persistence of stable isotope enrichment confirmed the capacity of kelp detritus to resist to degradation during spring and summer seasons (de Bettignies et al, in revision). Detritus are obviously able to maintain a sustainable production function during several months when light conditions are suitable (de Bettignies et al, submitted a), allowing the kelp fragments to rather keep their integrity and to renew their tissues during several weeks.

The duration of the labelling experiment (4 months), was enough to measure carbon and nitrogen assimilation rates in marine macroinvertebrates (Legrand et al., 2018). All macrofauna species showed an enrichment in ^{13}C and/or ^{15}N during the experiment, the result of which showing that *L. hyperborea* influenced the whole community. However, the level of enrichment differed among trophic guilds, among species within the same trophic guild and among individuals of a same species (inter- and intraspecific variations). It should however be noticed that, when kelp fragments were enriched in aquarium, their superficial microbiome and their micro-epiphytes were also isotopically affected. For this reason, “kelp detritus” must be considered as a larger compartment as true algal tissues could not be separated from these microbiota

Effect on grazers

The present study confirmed the direct utilisation of degrading kelp tissue by grazers as previously observed by de Bettignies et al. (submitted). The species *S. cineraria* and *G. locusta* were both highly enriched at the same order of level in $\sim +15\text{‰}$ and of $\sim +2500\text{‰}$ for respectively $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. Kelp tissues were grazed from the very first month and macrofauna muscles were rapidly enriched in both ^{13}C and ^{15}N .

Effect on detritus feeders

Both the detritus feeder taxa, *P. dumerilii* and *Galathea spp.*, showed an increasing enrichment in ^{13}C and ^{15}N during the experiment with maximal values at months 3 and 4. The values in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of the both taxa were at the same order of level in $\sim +5\text{‰}$ and of $\sim +500\text{‰}$ for respectively $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, for their maximal values. This enrichment was lower compared to those of grazer species. The enrichment increase by detritus feeders could be related with the degradation of kelp fragments, which could become more and more palatable (Norderhaug et al., 2006). A same pattern was observed on isopods and amphipods feeding on beach wracks, which preferentially grazed upon aged material due to better palatability (Pennings et al., 2000). Another study on the feeding behaviour of *P. dumerilii* in *Posidonia* beds showed that polychaetes fed significantly on erect filamentous algae at the leaves surface and that some larger individuals ($> 10\text{ mm}$) fed directly on *Posidonia* leaves. Our results confirmed this feeding behaviour (Gambi et al., 2000). These increases could also be explained by an increasing enrichment of the whole community during time. In fact, species composing the microbiota and the meiofauna may become more and more enriched, resulting to significant enrichment of consumers feeding on detritus due to trophic transfers along local food chains.

Effect on filter feeders

The enrichment of filter feeders guild is a major result of this study. Some species showed a slight enrichment in ^{13}C but all species were highly enriched in ^{15}N . The increase in $\delta^{15}\text{N}$ values was important for every taxa (from up to $+100$ to $+300\text{‰}$). The labelling of filter feeders indicated that *L. hyperborea* influenced the surrounding seawater composition. *L. hyperborea* when degraded should influence the DOM by fragmentation of its tissues (Miller & Page, 2012; Leclerc et al., 2013). In addition, the natural production of exudates by *L. hyperborea* can enrich the seawater and influence isotopic composition of filter feeders. McKinney (1990) demonstrated that bryozoans like *Membranipora membranacea*, crusted on kelp fronds fed on kelp exudate and detritus composing the POM and DOM pool.

Effect on predators

C. mustella was the dominant predator species during this *in situ* experiment (between 10 and 15 individuals recorded per cage). The increase in $\delta^{13}\text{C}$ ($+1\text{‰}$) and $\delta^{15}\text{N}$ ($+150\text{‰}$) was

interesting and showed the contribution of *L. hyperborea* on higher trophic levels. Even if these enrichments were lower than those of grazers and detritus feeders, this result clearly showed a trophic transfer through the food web and informed on the bottom-up influence of *L. hyperborea* towards the whole community.

Intra-specific variability

A high intra-specific variability in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ was recorded for each species. This was particularly important for grazers, detritus feeders and predator species. Within a same species, some individuals were slightly while others were highly labelled, this is particularly the case of *S. cineraria*. These differences in enrichment could be explained by the arrival period of each individual within the accumulation. The time spent by an individual within the accumulation will influence the level of enrichment of its tissues. Despite this variability, a significant enrichment was observed in every species, which indicated that individuals stayed at least some weeks or some months. Indeed, change of isotopic composition of muscle is the result of rather long physiological processes (Deudero et al., 2009).

CONCLUSION

This study confirmed that the use of stable isotope labelling combined with *in situ* experimental approach is an efficient method to better understanding the trophic pathways within marine food webs. This first dual isotope labelling experiment on kelp tissues showed that some species fed directly on degrading kelp tissue within accumulations (e.g. *S. cineraria*, *G. locusta*) as previously observed by de Bettignies et al. (submitted b). Some species of detritus feeders (e.g. *Galathea spp.*) seemed to feed more and more on detrital resource and increased their enrichment during the experiment. Furthermore, the present study confirmed the significant contribution of kelp in the POM and DOM pool (Fredriksen, 2003; Schaal et al., 2010; Miller & Page, 2012; Leclerc et al., 2015) and thus an important contribution to the diet of filter feeders. Even only abundant and characteristic taxa were sampled during this experiment, *L. hyperborea* seemed to influence the whole community from primary consumers to predators. From these results, future study may focus on the microscopic compartment including bacteria composing the biofilm, micro-epiphytes and meiofauna, which are also inevitably influenced by the degrading kelp.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thanks the marine operation staff of Roscoff Biological Station (Service Mer & Observation SBR), especially L. Levêque, Y. Fontana, W. Thomas, M. Camusat, N. Guidal and F. Le Ven for their help with scuba diving and experimental set-up. We thank E. Bocher for the help with fieldwork return and sample preparations. We also thank the Laboratory of Biological Oceanography of the University of Liège and especially Pr S. Gobert for hosting me for data analysis stays. We thank Dr G. Lepoint for his help with data interpretation. We finally thank Cosaire-Metabomer platform of Roscoff Biological Station (FR2424) for isotope analyses. This work benefited from the support of the Brittany Regional Council and the French Government through the National Research Agency with regards to the investment expenditure program IDEALG (reference: ANR-10-BTBR-04).

CHAPITRE VI: DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES



Crédit photo: Y. Fontana

VI.1. Fonctionnement et rôle des accumulations de laminaires.

a. Les accumulations de *Laminaria hyperborea* : un phénomène dynamique

Les forêts de laminaires à *L. hyperborea* dominent les récifs rocheux subtidaux exposés à semi-exposés en Atlantique Nord-Est (Kain, 1971). Arrachés par les tempêtes ou saisonnièrement détachés, les macro-détritus issus de ces algues sont exportés vers les environnements côtiers avoisinants (Smale et al., 2013 ; Filbee-Dexter et al., 2018). L'hydrodynamisme important des milieux côtiers (et plus particulièrement des milieux battus par la houle) rendent complexes la compréhension de la dynamique d'exportation et d'accumulation de ces macro-détritus. L'ensemble des prospections et suivis réalisés au cours de la thèse permettent cependant de mieux comprendre les processus d'exportation et d'accumulation en milieu intertidal et subtidal.

Accumulations en milieu intertidal

En milieu intertidal, les accumulations de laisses de mer de laminaires ont été bien décrites (e.g. Kirkman & Kendrick, 1997 ; Dugan et al., 2003 ; Orr et al., 2005), bien que la relation entre la présence des dépôts et les conditions environnementales le reste peu (Bareiro et al., 2011). Le suivi photographique réalisé sur une portion de côte de 10 km a révélé une grande variabilité de la biomasse déposée sur les plages selon l'exposition aux courants côtiers et leur orientation, et selon la bathymétrie des milieux subtidaux adjacents. Par exemple, deux plages distantes de seulement 2 km et possédant des orientations quasiment identiques (Nord : site 6 Santec-Embruns & site 9 Santec-Staol) ne présentaient pas la même biomasse accumulée et la même composition algale. De plus, si les dépôts de laminaires sont retrouvés annuellement sur les mêmes plages, les accumulations importantes (> 30 cm d'épaisseur) montrent une dynamique saisonnière importante. Celles-ci sont principalement observées en hiver et entre avril et juin. Ces deux périodes correspondent respectivement aux épisodes de tempêtes hivernales et à la perte saisonnière de la vieille fronde. Sur le site Santec-Staol, les débris de laminaires semblent s'accumuler et persister pendant une longue période jusqu'à une dégradation quasi-complète. Des frondes en putréfaction sont retrouvées recouvertes par le sable sur le haut de la plage de novembre à juin. Des accumulations de laminaires sous forme de laisses de mer sont observées sur l'ensemble des côtes bretonnes le long desquelles leurs forêts sont particulièrement importantes (Figure 50).

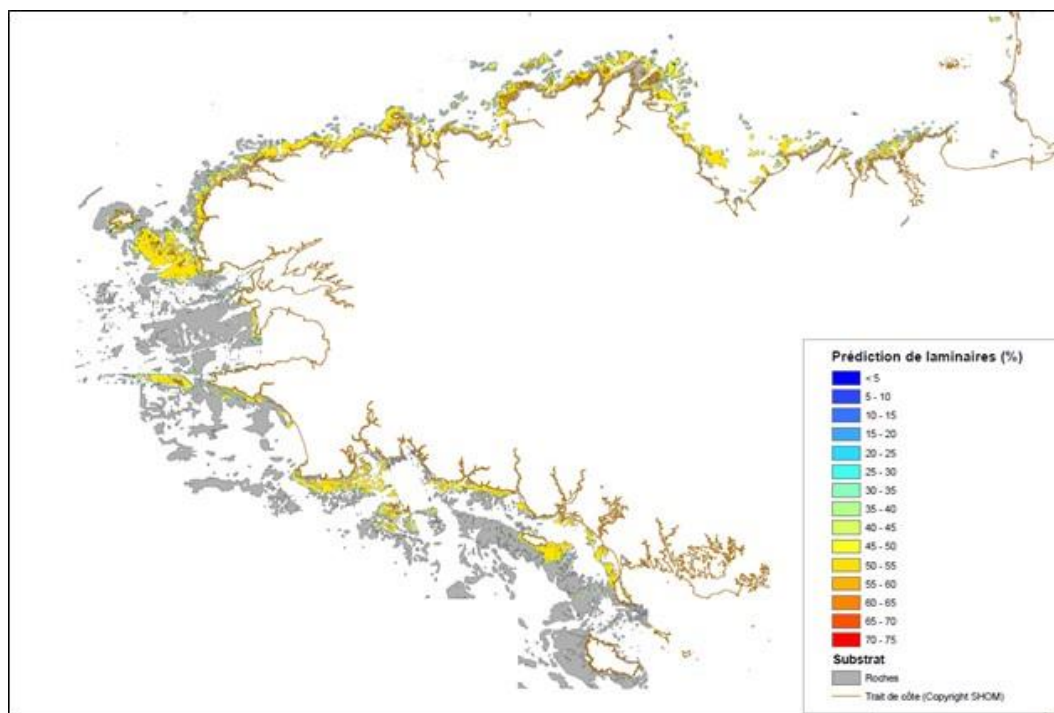


Figure 50: Distribution prédictive des forêts de laminaires le long des côtes de la région Bretagne (source : Ifremer ; Meleder et al., 2007)

Accumulations en milieu subtidal

Des accumulations de débris de laminaires ont également été observées en plongée dans différents environnements subtidaux, entre 5 et 35 m de profondeur, les prospections plus profondes étant plus difficiles à mettre en œuvre en plongée. Ces observations ont permis de mettre en évidence la présence d'accumulations sur différents habitats : étendues de fonds sableux protégées par des cirques rocheux, base des tombants aux niveaux des chenaux, cavités entre les gros blocs rocheux.

Un site présentant un fond sableux entouré de roches a été choisi pour réaliser un suivi à plus fine échelle temporelle. Au sein du site de Kivilc'hi, au large de Santec, des débris ont été observés toute l'année, avec cependant une forte variabilité des biomasses et des tailles de fragments. La forme de ces dépôts varie depuis la présence de petits fragments épars bloqués dans les ridens (ride de sable perpendiculaire à la direction du jusant) ou entre les roches jusqu'à une couverture importante ($> 100 \text{ m}^2$) d'un tapis épais de plus de 30 cm d'épaisseur (Figure 51). Les accumulations sont fortement dominées par les fragments de laminaires ($> 90\%$ de la biomasse). Ces accumulations semblent persister pendant plusieurs mois, même si la quantité de biomasse diminue dans le temps. Les dépôts les plus persistants sont retrouvés entre les gros blocs rocheux susceptibles de piéger durablement les débris (Figure 51). À la base de ces

accumulations, le sédiment semble être impacté (sédiment noir anoxique largement composé de fines particules algales).



Figure 51: Différents types d'accumulations en milieu subtidal. À gauche, dépôts épars de fragments de laminaires au niveau des ridens de sable. Au centre, importante accumulation de 30 cm d'épaisseur sur une surface de 100 m². À droite, accumulation de débris très dégradés entre les blocs rocheux à la base d'un tombant rocheux. Le sable sous-jacent est noirâtre et présente de nombreuses particules fines d'origine algale.

Par ailleurs, des discussions avec des pêcheurs et des plongeurs locaux (résultats non présentés dans ce manuscrit) ont permis de répertorier de nombreuses zones d'accumulations supplémentaires. Certains sites de pêche sont en effet largement évités par les chalutiers et fileyeurs car ils présentent souvent de fortes accumulations ou se situent dans des zones de transit de débris de laminaires. Des pêcheurs nous ont fourni les coordonnées de sites où ils avaient réalisé des « marées de goémon », et des clubs de plongée réalisant des sorties régulières nous ont indiqué plusieurs sites de dépôts de laminaires, persistant pour certains de février à juin. Le secteur des Abers, et particulièrement l'Aber Wrac'h (Finistère Nord), présente de nombreux sites d'accumulations saisonnières. Bien que non étudiées à l'échelle de la Bretagne, il est probable que les accumulations subtidales soient présentes saisonnièrement sur toute la frange côtière. Une campagne par navire océanographique réalisant des transects par vidéo ou par radar multifaisceaux permettrait d'obtenir un ordre de grandeur de l'importance des dépôts sur une plus grande échelle spatiale.

b. Dynamique de dégradation

Le site sélectionné pour effectuer les expériences *in situ* possède les mêmes caractéristiques que la zone de suivi (profondeur, substrat, proximité avec les forêts de laminaires). Il est localisé à proximité du port de Blosson, dans la Baie de Morlaix, ce qui a permis l'accès en plongée

même lorsque les conditions hivernales rendaient le travail de terrain compliqué. L'approche de simulation d'une accumulation par mise en cage des fragments de laminaires a été choisie pour étudier la dynamique de dégradation et de la macrofaune associée. Les expériences *in situ* de dégradation ont été menées à deux périodes différentes (printemps-été et automne hiver) et sur des parties de l'algue différentes (nouvelles frondes, vieilles frondes et stipes). A la suite de la destruction de l'expérimentation hivernale par les tempêtes, la dynamique de dégradation n'a pu être analysée qu'à partir des données obtenues pendant les expérimentations de printemps-été.

Vitesse de dégradation

Lors de cette période et dans les conditions environnementales du site, les fragments de laminaires se dégradent lentement. Après 6 mois de dégradation, les cages contenaient toujours des fragments qui paraissaient encore visuellement frais. Les différentes parties de l'algue se dégradent à des vitesses différentes. Le stipe se dégrade le plus rapidement et il ne subsiste que les tissus de surface au bout de 2-3 mois. Les vieilles frondes se dégradent trois fois plus rapidement que les nouvelles frondes. Les différentes parties présentent, lors de la saison printemps-été, des taux de décomposition (k) de 0.0425 j^{-1} , 0.0366 j^{-1} et 0.0107 j^{-1} pour respectivement les stipes, vieilles frondes et nouvelles frondes. Par comparaison avec d'autres macro-détritus, les nouvelles frondes de *L. hyperborea* se dégradent 10 à 20 fois plus lentement que des algues éphémères telles qu'*Ulva spp.* ou *Gracilaria spp.* (Conover et al., 2016), 5 fois plus lentement que des algues brunes intertidales telle que *Fucus vesiculosus* (Conover et al., 2016) et 3 fois plus lentement que d'autres espèces de kelps telle que *Macrocystis integrifolia* (Albright et al., 1980). Le taux de dégradation est du même ordre de grandeur que celui des feuilles d'herbiers de Posidonies (Hemminga et Nieuwenhuize, 1991) et des feuilles de palétuviers des mangroves (Gladstone-Gallagher et al., 2014), malgré l'absence de matériel réfractaire tel que la lignine ou la faible concentration en cellulose chez les tissus de laminaires.

Les vitesses de dégradation sont très certainement dépendantes des conditions environnementales. Ainsi, il est difficile de prédire la vitesse de dégradation des détritus de *L. hyperborea* lors de la saison hivernale, au sein d'environnements plus profonds ou encore soumis à un hydrodynamisme plus important. La dégradation est plus lente lorsque les températures sont plus faibles et certainement plus rapide lorsque les fragments sont soumis à un hydrodynamisme fort, donc à une fragmentation accélérée. De plus, les accumulations étant

dynamiques, les fragments de laminaires peuvent transiter dans différents environnements lorsque les courants et la houle sont importants, rendant la dynamique de dégradation encore plus complexe.

Maintien de la production

La faible vitesse de dégradation peut être expliquée par la capacité des fragments à maintenir la photosynthèse, même une fois arrachés et exportés. En effet, l'expérimentation *in situ* a montré la résistance de la capacité photosynthétique du photosystème II sur les gros fragments, après 5 mois d'accumulation et de dégradation sur un milieu subtidal peu profond (~ 10 m). Pour comprendre plus précisément le maintien de la production chez les détritiques, une expérimentation en aquarium a été effectuée pendant 3 mois. Les résultats révèlent que les fragments de *L. hyperborea* maintiennent une production primaire importante dans des intensités lumineuses simulant 0 et 15 m de profondeur. Cette résistance a également été montrée lors de cette même expérience chez l'espèce boréo-lusitanienne *L. ochroleuca*, dont l'aire de répartition tend à s'étendre vers le nord en réponse au réchauffement climatique. Cette capacité à maintenir la fonction de producteur primaire pourrait expliquer la lente dégradation des fragments, si les conditions lumineuses de la zone d'accumulation sont favorables. La photosynthèse pourrait permettre aux fragments de continuer à renouveler partiellement leurs tissus. En revanche, si les fragments sont exportés dans des zones plus profondes ou sont enfouis dans le sédiment, l'impossibilité de continuer à effectuer la photosynthèse pourrait entraîner une dégradation plus rapide.

Maintien de la reproduction

Au cours de l'expérimentation *in situ* et de l'expérimentation en aquarium, des tissus reproducteurs (sores) sont apparus à la surface des fragments après plusieurs mois de dégradation. En septembre et après 4,5 mois de dégradation *in situ*, certains fragments de frondes de *L. hyperborea* présentaient des sores. En août et après 3 mois de dégradation en aquarium, certains fragments de *L. ochroleuca* présentaient également des sores (Figure 52). D'après la phénologie de ces deux espèces, ces deux périodes correspondent respectivement aux périodes de reproduction des deux algues (de Bettignies et al., 2018 ; Pereira et al., 2019)

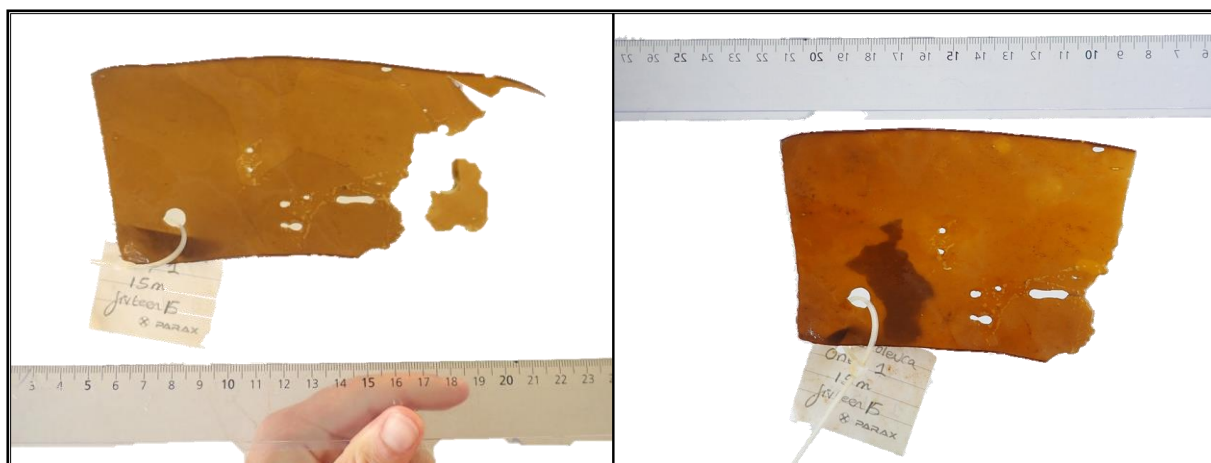


Figure 52 : Photographies d'un même fragment prises au cours de l'expérience de dégradation en aquarium. À gauche la photo a été prise après 60 jours et à droite après 99 jours de dégradation. La tâche sombre sur le fragment de la photo de droite correspond à des tissus reproducteurs ou sores.

Par manque de temps, il n'a pas été possible d'étudier si ces sores étaient capables d'émettre des zoospores viables. Cependant, cette observation soulève la question de la capacité de l'algue à maintenir la reproduction une fois les frondes exportées et découpées. Le maintien de la reproduction après plusieurs mois de dégradation pourrait permettre à *L. hyperborea* d'étendre son aire de dispersion suivant le trajet des fragments. Ce vecteur de dispersion à grande échelle spatiale pourrait être d'autant plus important dans la dynamique des populations de laminaires que les zoospores émis au sein des forêts ont une capacité de dispersion de seulement quelques dizaines à quelques centaines de mètres (Fredriksen et al., 2005).

Remise en question de la définition de détritus

Suivant la littérature, les détritus sont définis comme étant de la matière organique morte issue de la croissance et de la production d'animaux ou d'organismes autotrophes (Hagen, 2012). Le maintien de fonction majeures, telles que la production primaire et la reproduction, questionnent le fait d'inclure les fragments de laminaires dans cette définition de détritus. Nous proposons de les classer sous la terme de '**fragments de macroalgues sénescents**' en les définissant comme des **fragments de producteurs primaires capables de maintenir la production primaire et la reproduction si les conditions environnementales le permettent jusqu'à un certain stade de dégradation où ils deviennent des détritus.**

c. Communauté associée et rôle trophique de *L. hyperborea*

Les forêts de laminaires à L. hyperborea, un écosystème diversifié

Les forêts de laminaires à *L. hyperborea* soutiennent une diversité très élevée. En Bretagne, il a été répertorié jusqu'à 110 espèces de macroalgues et 462 espèces de macrofaune associées aux forêts de *L. hyperborea* (Leclerc et al., 2015 ; Leclerc et al., 2016). Les espèces disposent de nombreux micro habitats au sein des différentes parties de l'algue. Le crampon abrite la plus forte diversité du fait des nombreuses cavités situées entre les divisions du crampon. Le stipe rugueux est un support important pour une centaine d'espèces de macroalgues et abrite également une diversité importante de macrofaune fixée et mobile. La fronde abrite une diversité de macrofaune plus faible mais supporte d'abondantes populations d'espèces telles que le brouteur *Patella pellucida* et le bryzoaire encroûtant *Membranipora membranacea*. Malgré cette diversité associée très élevée, seul un faible nombre d'espèces s'alimente directement sur les tissus de *L. hyperborea* et seule une très faible part de la biomasse produite au sein des forêts est directement consommée (3 à 8%, Norderhaug & Christie, 2011). Cependant, les débris de laminaires et les exsudats produits semblent contribuer significativement à la composition de la POM et la DOM et, ainsi, constituer une source non négligeable pour les suspensivores (Schaal et al., 2010 ; Miller & Page, 2012 ; Leclerc et al., 2013).

Description de la succession des communautés

L'expérience *in situ* a montré que les tissus de laminaires sont rapidement colonisés par une communauté de macrofaune abondante et qu'une succession écologique s'opère au cours des 6 mois de dégradation (Figure 54). Au total, 170 espèces ont été identifiées au sein de l'accumulation.

Cette succession peut être divisée en 3 étapes. La première étape, après 2 à 6 semaines de dégradation, est caractérisée par une communauté peu diversifiée (au total 41 espèces) et largement dominée en abondance par *Gammarus locusta* et *Idotea balthica*, accompagnées d'un cortège de crustacés et gastéropodes (par exemple : *Galathea squamifera*, *Steromphala cineraria*). Peu de prédateurs sont présents lors de ces premières semaines (Figure 54a). La deuxième étape, après 2 à 4 mois de dégradation, est caractérisée par une communauté plus diversifiée, tant en nombre d'espèces (au total 71 espèces) qu'en nombre de guildes trophiques.

Bien que deux espèces de crustacés dominant en abondance, *Galathea squamifera* et *Pisidia longicornis*, la communauté est composée de nombreux amphipodes, gastéropodes, polychètes et poissons (Figure 54b). La troisième étape, après 5 à 6 mois de dégradation, est également diversifiée (au total 88 espèces) mais sa composition diffère nettement. Plusieurs espèces sessiles se sédentarisent sur la surface des frondes et dominent largement la communauté en abondance, par exemple *Anomia Ehipium*, *Spirorbis spp.*, *Spirobranchus triqueter*, *Rissoa spp.* (Figure 54c). La communauté est cependant vouée à disparaître avec la dégradation totale des fragments, ou bien lorsque les tempêtes redistribuent les accumulations dans l'environnement.

Organisation du réseau trophique

En parallèle à la succession des espèces de la communauté, le réseau trophique évolue également au cours de la dégradation. Deux sources principales sont à la base de ce réseau, la POM de la masse d'eau et les tissus de *L. hyperborea* en dégradation. Cette dernière source doit être considérée comme un holobionte composé des tissus de la laminaire ainsi que du biofilm et des épiphytes présents à leur surface (Figure 53).

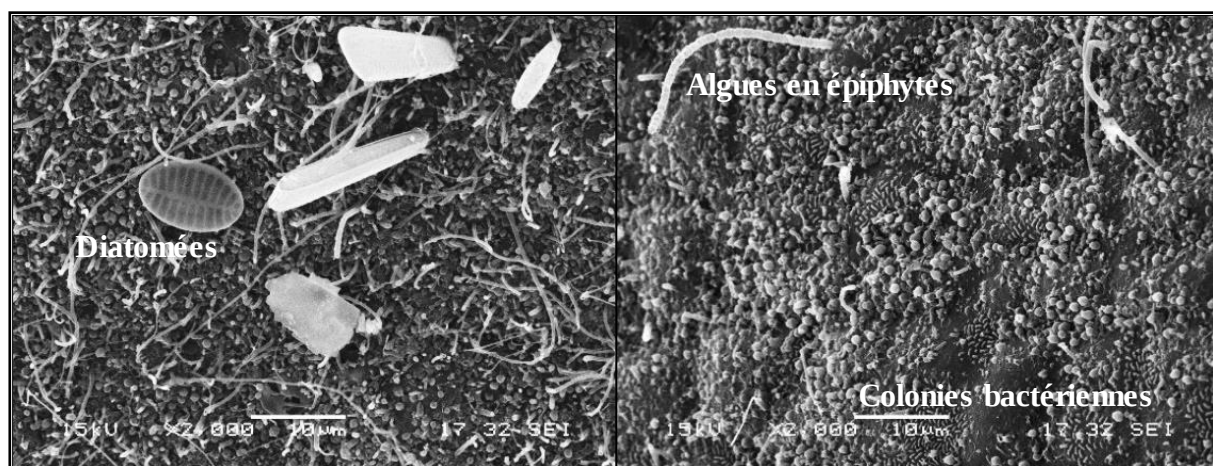


Figure 53 : Photographie en microscopie à balayage électronique de la surface de frondes de *Laminaria digitata* (crédit photo : S. Salaun).

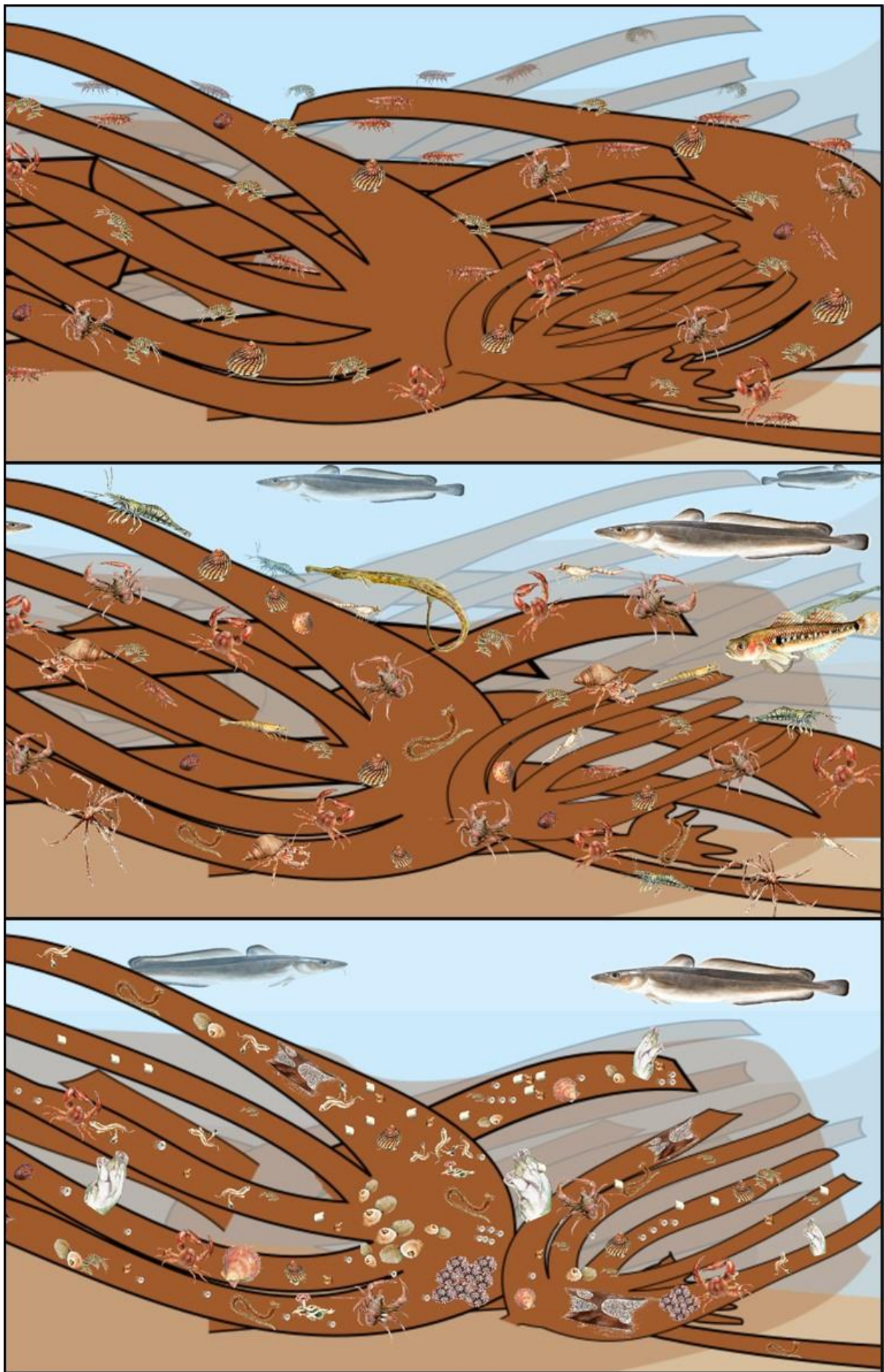


Figure 54: Succession de la communauté associée aux accumulations de fragments de laminaires. Les schémas représentent les différentes étapes de la succession (a) entre 2 à 6 semaines, (b) entre 2 à 4 mois, (c) entre 4 à 6 mois de dégradation (crédit schéma : F. de Bettignies, crédit dessin de faune et flore : S. Mortensen).

Plusieurs espèces d’herbivores s’alimentent principalement sur *L. hyperborea* durant toute la durée du processus de dégradation (par exemple : *S. cineraria*, *I. balthica*, *G. locusta*). Au-delà de cette relation directe, les laminaires semblent contribuer au fonctionnement de l’ensemble du réseau trophique. Les détritivores (par exemple : *P. dumerilii*, *G. squamifera*) s’alimentent de manière croissante sur la linaire au cours de la dégradation. La matière organique issue de la fragmentation et des exsudats de la linaire contribue également significativement à la composition de la POM qui est filtrée par les suspensivores de la communauté (par exemple : *P. longicornis*, *A. ephippium*, *Ascidacea spp.*). Ce résultat avait également été observé dans différentes études qui montraient une augmentation de la contribution des laminaires dans la POM (Schaal et al., 2010 ; Miller & Page, 2012 ; Leclerc et al., 2013). De plus, les prédateurs présents dans l’accumulation (par exemple : *C. mustela*) montrent également une contribution importante des laminaires dans leur régime alimentaire. Au cours de la dégradation, le réseau trophique se diversifie avec l’apparition de nouvelles guildes trophiques, les prédateurs après 1 mois et les filtreurs après 4 mois de dégradation. Les prédateurs supérieurs, tels que les poissons piscivores n’ont pas été étudiés dans le cadre de cette thèse par manque de temps. Cependant, différentes études montrent que l’abondance en poissons piscivores est élevée au sein des forêts (Fredriksen et al., 2003) ainsi qu’au sein des accumulations de fragments, notamment dans les canyons sous-marins (Vetter, 1994 ; Vetter, 1995)

d. Comparaison avec d’autres systèmes (détritus de phanérogames, laisses de mers) :

similitudes et différences des taxons les plus représentés

Herbiers de Posidonies

Il existe de nombreuses similitudes entre les accumulations de fragments de laminaires et les litières de feuilles de Posidonie en Méditerranée. Ces deux types de macro-détritus se dégradent à des vitesses similaires et les dépôts forment une structure 3D complexe, fournissant ainsi un grand nombre d’habitats supplémentaires. Une comparaison plus précise des deux communautés met en évidence de fortes analogies. Les arthropodes dominent en abondance les deux communautés avec une prédominance des amphipodes (*Gammarus spp.*) et isopodes (*Idotea spp.*) lors des premières phases de colonisation (Rémy, 2016). Le polychète *P. dumerilii*, et plusieurs espèces de gastéropodes (par exemple : *Rissoa spp.*) sont également retrouvées dans les deux accumulations dans des abondances relativement élevées. Cependant, les résultats expérimentaux de la thèse montrent que la communauté associée aux débris de laminaires

semble plus diversifiée (170 espèces au total) que la communauté des litières de posidonies (115 espèces au total) (Rémi, 2016).

Débris de laminaires, bois coulés et carcasses de cétacés

Des successions écologiques comparables sont également observées dans les environnements profonds lors des dépôts de matière organiques d'origine végétale (par exemple : bois coulés ou thalles de laminaires ; Bernardino, 2009 ; Bernardino et al., 2010 ; Ramirez & Liodra, 2016) ou animale (par exemple : carcasses de cétacés) (Smith et al., 2002 ; Smith & Baco, 2003 ; Bernardino, 2009). Bernardino (2009) a comparé les communautés de ces 3 sources de matière organique dans les environnements profonds (-1670 m) et a observé que les communautés associées montrent de fortes similarités entre elles en terme de composition en espèces et de succession écologique. Tout comme pour les accumulations de laminaires en milieu subtidal, les dépôts dans les environnements profonds sont rapidement colonisés par différentes espèces opportunistes présentes en forte abondance. Cependant, les communautés d'accumulations en milieux profonds sont largement dominées par les polychètes et les bivalves, contrairement aux accumulations de laminaires en milieu subtidal qui sont principalement dominées par les arthropodes et les gastéropodes.

VI.2. Un rôle plus vaste dans la dynamique des écosystèmes côtiers

a. Rôle des et fonctionnement du biofilm bactérien et de la méiofaune

Rôle et fonctionnement du biofilm bactérien

Le microbiote épiphyte est un acteur majeur de la dégradation de la biomasse algale (Bengtsson et al., 2011 ; Bengtsson et al., 2012 ; Wahl et al., 2012) et permet, par son activité, un recyclage de la matière organique. Un projet réalisé en collaboration à la Station Biologique de Roscoff (présenté dans la section ‘Projets de recherche Annexes’) a montré que la communauté bactérienne présenterait également une succession au cours de la dégradation des laminaires (Brunet et al., In. Prep.). La communauté microbienne évolue au cours de la dégradation avec notamment une augmentation des bactéries impliquées dans l’utilisation des polysaccharides algaux (Bacteroidia) au cours du temps. La déplétion en oxygène causée par la respiration des différents organismes conduirait à une plus forte contribution de bactéries impliquées dans le cycle du soufre et la dégradation anaérobie (Brunet et al., In. Prep.). De plus, le compartiment microbien et les microalgues épiphytes, notamment les diatomées, (Figure 53) contribueraient très certainement à l’incorporation des laminaires au sein du réseau trophique.

Rôle et fonctionnement de la méiofaune

La méiofaune (par définition, de taille entre 38 μm et 1 mm) joue également un rôle central dans les accumulations de macrodétritus tels que ceux des litières de posidonie en méditerranée (Mascart, 2015). Au sein de ces dernières, la méiofaune est omniprésente à des densités très élevées (20 000 à 160 000 ind.m⁻² d’accumulation). Les copépodes harpacticoides dominent cette communauté (> 50% de l’abondance totale), avec les nématodes (18% de l’abondance totale). La colonisation des détritits par les harpacticoides s’opère très rapidement, dès 24 h après le dépôt. Les espèces de la communauté associée aux litières s’alimentent préférentiellement sur la matière organique en suspension et sur les micro-épiphytes présents à la surface des détritits (notamment des diatomées). De la même façon, la méiofaune joue plus que certainement un rôle clé dans le fonctionnement trophique de la communauté associée aux débris de laminaires.

b. Influence des accumulations sur les espèces sous-jacentes

Les accumulations détritiques supra-benthiques peuvent impacter la biogéochimie du sédiment associé, avec la formation de conditions anoxiques en relation avec l'activité des bactéries hétérotrophes (Enge et al., 2004). Les changements de conditions biochimiques environnantes peuvent affecter significativement les communautés sous-jacentes. De plus, les couches de surface des sédiments sous-jacents peuvent être enrichies en matière organique déritique, enrichissement qui peut influencer significativement l'endofaune (Griffiths et al. 1983 ; Alongi & Christoffersen, 1992).

c. La récolte de *L. hyperborea* par les goémoniers : un vecteur probable d'exportation des détritits de laminaires

Entre 20 000 et 25 000 tonnes de *L. hyperborea* sont récoltées chaque année en Bretagne. Les goémoniers utilisent un peigne norvégien, structure métallique armée de longues dents, qu'ils traînent au fond pour arracher les algues au niveau du stipe et ainsi récolter les individus de *L. hyperborea* (Arzel, 1998). Les distances des traits de peigne sont variables suivant chaque goémonier et suivant la zone de travail. Une fraction certainement non négligeable des plans est arrachée sans être remontée à bord (Figure 55), et ceci d'autant plus lorsque le trait de peigne est long. Une étude de la biomasse arrachée non récoltée devait être réalisée au cours de la thèse, en collaboration avec l'Ifremer et le Parc Marin d'Iroise, afin d'estimer la part de celle-ci dans la récolte totale et d'étudier les dommages causés sur les individus non remontés. Cette étude n'a pas pu être réalisée pour le moment. On peut cependant penser que l'activité des goémoniers soit un vecteur significatif d'exportation de fragments de laminaires.



Figure 55: Photographie du passage du peigne norvégien dans une forêt à *L. hyperborea*. Des fragments ou thalles entiers sont arrachés sans être récoltés (source : PNMI, AFB).

d. Changements climatiques et influence sur l'ensemble de la dynamique

Les changements climatiques sont susceptibles d'influencer considérablement la dynamique des accumulations de laminaires dans les prochaines années. Parmi ces changements, l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des tempêtes pourrait considérablement modifier la dynamique d'accumulation des détritits de laminaire. En effet, les périodes d'exportation et d'accumulation observées pendant la thèse correspondent en partie aux périodes de tempêtes hivernales et printanières. L'augmentation de l'intensité et/ou de la fréquence de celles-ci pourrait à la fois augmenter l'arrachage et l'exportation des fragments mais également modifier la redistribution des accumulations de détritits en milieux côtier.

Par ailleurs, le réchauffement climatique des eaux côtières affecte la distribution et la productivité de certaines espèces de laminaires (Smale et al., 2015). En Europe, *L. hyperborea* semble avoir une contraction de son aire de répartition vers le nord. Parallèlement, les populations de *L. ochroleuca* semblent augmenter en abondance en France et en Grande-Bretagne (Smale et al., 2015). Un changement de l'abondance relative de ces deux espèces peut avoir des conséquences non négligeables sur la dynamique des macrodétritits de laminaires (Pessarrodona et al., 2018). En effet, ces deux espèces ont des cycles et des périodes de croissance différents. *L. hyperborea* croît principalement en hiver et au printemps et est caractérisée par un renouvellement annuel de la fronde avec le détachement de l'ancienne fronde à la fin du printemps. *L. ochroleuca* croît toute l'année, avec un ralentissement de la croissance entre juillet et janvier, et ne présente pas d'exportation de la croissance annuelle (vieille fronde) comme *L. hyperborea*. Ces deux dynamiques à croissance opposées entraînent des productions de détritits différentes. Les frondes de *L. ochroleuca* s'érodent en effet toute l'année à l'inverse de celles *L. hyperborea* qui perdent principalement la production réalisée l'année précédente en mai (Pessarrodona et al., 2018). Ainsi, un changement de populations lié au réchauffement climatique pourrait considérablement modifier la dynamique d'exportation de détritits issus des forêts de laminaires. De plus, la diversité associée à *L. ochroleuca* est considérablement plus faible que *L. hyperborea*, lié en partie au caractère lisse de son stipe (Teagle et al., 2018).

Par ailleurs, en France les populations de l'espèce intertidale *Laminaria digitata* semblent diminuer et vont probablement disparaître en réponse aux changements climatiques (Raybaud et al., 2013). Toutes les conséquences des changements climatiques ne sont pas connues mais il n'y a pas de doutes que les impacts vont être considérables sur le fonctionnement et la dynamique des environnements côtiers et notamment sur les forêts de laminaires.

VI.3. Perspectives et conclusion

Ma thèse s'est intéressée aux processus d'exportations et d'accumulations des détritiques de *L. hyperborea* (Figure 56), en se focalisant principalement sur les dépôts observés en milieux intertidal et subtidal peu profond (jusqu'à 30 m de profondeur). La fraction de détritiques exportée au-delà des 30 m n'a pas été étudiée. Cependant, étant donné la dynamique des milieux côtiers, cette fraction exportée est certainement non négligeable et peut jouer un rôle important dans la dynamique des environnements profonds (Vetter et al., 1994 ; Ramirez-Llodra et al., 2016 ; Wernberg et al., 2018). L'utilisation d'autres outils tels que les radars multifaisceaux ou les transects vidéos seraient mieux adaptés pour comprendre la dynamique d'exportation et d'accumulation des détritiques à de plus grandes échelles spatiales et ainsi pouvoir reconstituer le parcours de la matière organique des laminaires au sein des milieux côtiers.

Les résultats de ma thèse ont montré que les accumulations de laminaires sont courantes en milieu côtier et que leurs densités montrent une dynamique saisonnière forte. La perte de la vieille fronde de *L. hyperborea* entre avril et juin et l'arrachage lié aux tempêtes hivernales et printanières sont les deux vecteurs principaux d'exportation des laminaires. Des accumulations sont visibles aux mêmes périodes en milieu intertidal et subtidal. Celles-ci peuvent perdurer pendant plusieurs mois suivant l'hydrodynamisme (exposition de la zone à la houle, aux courants), l'habitat sur lequel se déposent les fragments (fonds sableux, entre les blocs rocheux, à la base des tombants), et les conditions météorologiques (tempêtes, marées).

Une méthode expérimentale par mise en cage des fragments, comparables aux méthodes de 'sac à litière' en milieu terrestre, a été utilisée au cours de cette thèse. Une large maille de cage a été choisie (1 cm) afin de permettre un maximum d'échange avec le milieu extérieur. Les résultats issus de ces expériences montrent que les fragments de laminaires se dégradent lentement, comparativement à d'autres phaeophycées, et présentent une cinétique comparable à celles des feuilles de posidonies ou de mangroves. Ces fragments maintiennent pendant plusieurs mois leur fonction de production primaire et de reproduction (présence de sores après plusieurs mois de dégradation) (Figure 56). Ces résultats nous renseignent sur la dynamique de décomposition de la matière organique en milieu côtier et suggèrent que les fragments de laminaires ne sont pas de la matière organique inerte ou morte pendant plusieurs mois après leur arrachage. Le maintien de ces fonctions doit cependant dépendre des conditions environnementales et de la saison.

Au cours du processus de dégradation, une succession d'espèces macrobenthiques se met rapidement en place au sein des accumulations pour former une communauté diversifiée (Figure 54 et 56). Au total, 170 espèces de macrofaune ont été inventoriées au cours des 6 mois de dégradation pendant la période printemps-été. Le réseau trophique de la communauté est composé de différentes guildes, herbivore, détritivore, omnivore, filtreuse et prédatrice, et s'organise autour des deux sources principales, la POM de l'eau environnante et les détritiques de laminaires. L'utilisation des isotopes stables, naturels et enrichis artificiellement en ^{13}C et ^{15}N , a révélé que les fragments de *L. hyperborea* contribuaient significativement au régime alimentaire de l'ensemble des guildes trophiques de la communauté étudiée.

L'utilisation des cages expérimentales peut toutefois biaiser les résultats. En effet, en contraignant l'accumulation de débris à l'immobilité, les cages diminuent les effets de l'hydrodynamisme et la dynamique de dégradation s'en trouve ralentie. Les cages peuvent également jouer un rôle de refuge et d'habitats supplémentaires pour la macrofaune. Cependant, les animaux fixés sur les cages n'ont pas été pris en compte lors du dépouillement des échantillons. Les cages peuvent également diminuer la pression de prédation des macro-prédateurs tels que les poissons piscivores.

Les résultats de ma thèse permettent de mieux comprendre le rôle et le fonctionnement des laminaires une fois exportées hors des forêts (Figure 56). En suivant la matière organique issue, il a été mis en évidence que leur aire d'influence de ces forêts serait certainement sous-estimée. L'impact des changements climatiques sur des espèces ingénieures telles que *L. hyperborea* pourrait avoir ainsi des répercussions sur l'ensemble de la dynamique des milieux côtiers. Une compréhension plus globale de la dynamique de la matière organique issue des forêts de laminaires nécessite d'aborder les futurs projets de recherche en combinant de nombreuses disciplines telles que l'écologie, la biologie, la biochimie, la microbiologie ou encore l'océanographie physique.

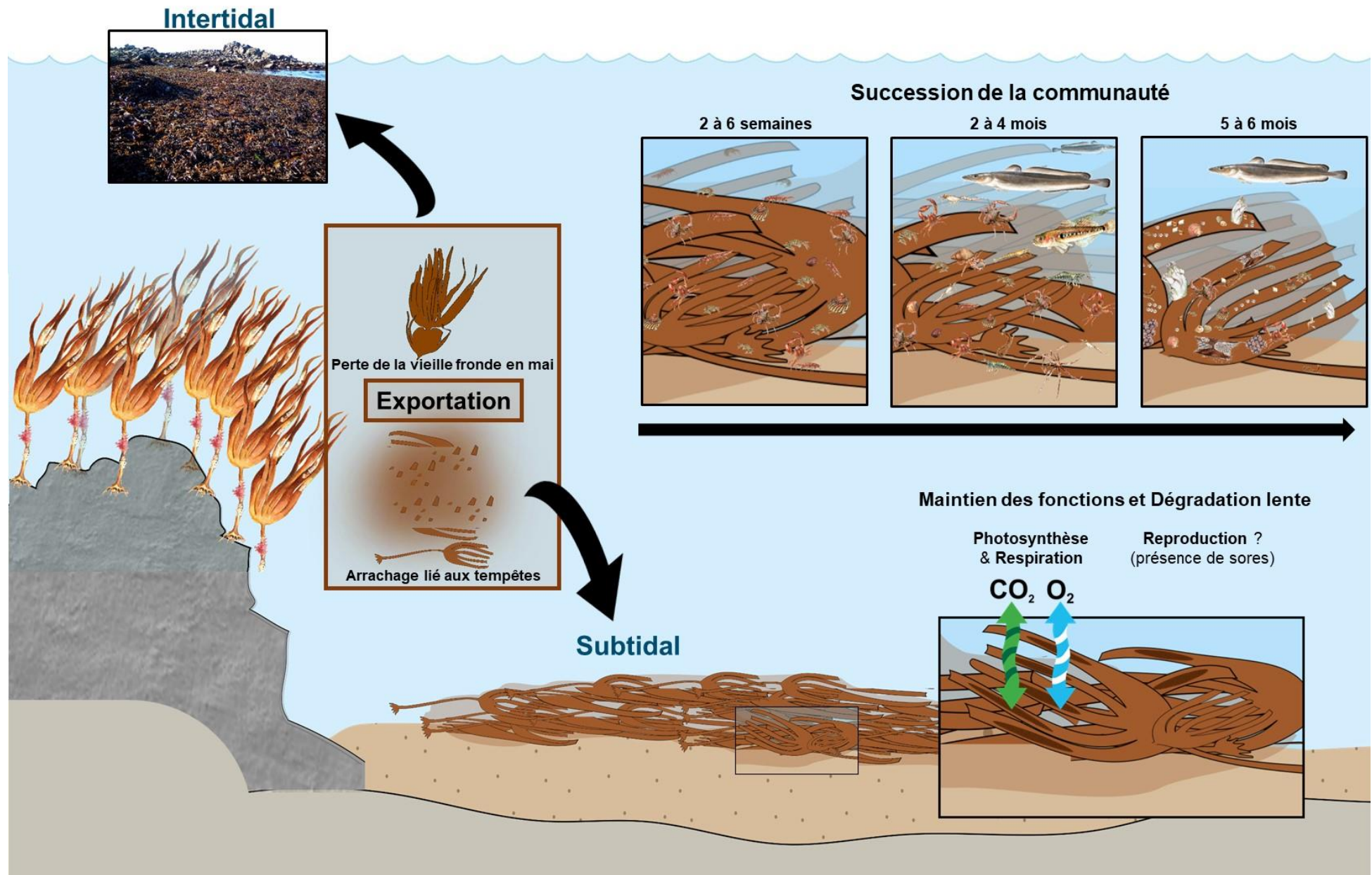


Figure 56 : Schéma général des résultats obtenus au cours de la thèse, processus d'exportation et accumulation de fragments de laminaires, succession des communautés, cinétique de dégradation lente et maintien des fonctions de photosynthèse et respiration (crédit schéma : F. de Bettignies, crédit dessin de faune et flore : S. Mortensen)

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES



Crédit photo: Y. Fomiana

- A -

- Abbott IA, Isabella A, Hollenberg GJ (1992) Marine Algae of California. Stanford University Press.
- Abdullah MI, Fredriksen S (2004) Production, respiration and exudation of dissolved organic matter by the kelp *Laminaria hyperborea* along the west coast of Norway. . Journal of the Marine Biological Association of the UK 84: 887–894.
- Abdullah MI, Fredriksen S, Christie H (2017) The impact of the kelp *Laminaria hyperborea* forest on the organic matter content in sediment of the west coast of Norway. Marine Biology Research 13: 151–160.
- Albright L J, Chocair J, Masuda K, Valdés M (1980) In situ degradation of the kelps *Macrocystis integrifolia* and *Nereocystis luetkeana* in British Columbia coastal waters. Canadian Field-Naturalist 107: 3-10.
- Aminot A, Kérouel R (2004) Hydrologie des écosystèmes marins: paramètres et analyses. Méthodes d'analyse en milieu marin.
- Anesio A M, Abreu P C, Biddanda B A (2003). The role of free and attached microorganisms in the decomposition of estuarine macrophyte detritus. Estuaruarine Coastal Shelf Science 56: 197–201.
- Araujo, RM, Assis J, Aguillar R, Airolidi L, Barbara I, Bartsch I, Bekkby T, Christie H, Davoult D, Derrien-Courtel S, Fernandez C, Fredriksen S, Gevaert F, Gundersen H, Le Gal A, Lévêque L, Mieszkowska N, Norderhaug K M, Oliveira P, Puente A, Rico J M, Rinde E, Schubert H, Strain E M, Valero M, Viard F, Sousa-Pinto I (2016) Status, trends and drivers of kelp forests in Europe: an expert assessment. Biodiversity and Conservation 25: 1319–48.
- Arzel P (1994) L'exploitation des algues en Bretagne. Études rurales 133:113–126.
- Assis J, Lucas A V, Bárbara I, Serrão E Á (2016) Future climate change is predicted to shift long-term persistence zones in the cold-temperate kelp *Laminaria hyperborea*. Marine Environmental Research 113: 174–82.

- B -

- Bajjouk T, Rochette S, Laurans M, Ehrhold A, Hamdi A, Le Niliot P (2015) Multi-approach mapping to help spatial planning and management of the kelp species *L. digitata* and *L. hyperborea*: Case study of the Molène Archipelago, Brittany. *Journal of Sea Research* 100: 2–21.
- Balasse M, Tresset A, Dobney K, Ambrose SH (2005) The use of isotope ratios to test for seaweed eating in sheep. *Journal of Zoology* 266: 283–291.
- Bartsch I, Wiencke C, Bischof K, Buchholz CM, Buck BH, Eggert A, Feuerpfeil P, Hanelt D, Jacobsen S, Karez R, Karsten U, Molis M, Roleda MY, Schubert H, Schumann R, Valentin K, Weinberger F, Wiese J (2008) The genus *Laminaria* sensu lato : recent insights and developments. *European Journal of Phycology* 43:1–86.
- Bartsch I, Vogt J, Pehlke C, Hanelt D (2013) Prevailing sea surface temperatures inhibit summer reproduction of the kelp *Laminaria digitata* at Helgoland (North Sea). *Journal of Phycology* 49:1061–1073.
- Beaugrand G, Reid P C, Ibañez F, Lindley J A, Edwards M (2002) Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* 296: 1692–94.
- Bedford AP, Moore PG (1984) Macrofaunal involvement in the sublittoral decay of kelp debris: the detritivore community and species interactions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 18: 97–111.
- Bennett S, Wernberg T, de Bettignies T, Kendrick GA, Anderson RJ, Bolton JJ, Rodgers KL, Shears NT, Leclerc J-C, Lévêque L, Davoult D, Christie HC (2015) Canopy interactions and physical stress gradients in subtidal communities. *Ecology Letters* 18: 677–686.
- Bennett S, Wernberg T, Connell SD, Hobday AJ, Johnson CR, Poloczanska ES (2016) The “Great Southern Reef”: social, ecological and economic value of Australia’s neglected kelp forests. *Marine & Freshwater Research* 67:47.
- Bernardino A F, Smith C R, Baco A, Altamira I, Sumida P Y G (2010) Macrofaunal succession in sediments around kelp and wood falls in the deep NE Pacific and community overlap with other reducing habitats. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 57: 708–723.

- Bischof K, Hanelt D, Wiencke C, (1999) Acclimation of Maximal Quantum Yield of Photosynthesis in the Brown Alga *Alaria esculenta* under High Light and UV Radiation. *Plant Biology* 1, 435–444.
- Bishop M J, Coleman M A, Kelaher B P (2010) Cross-habitat impacts of species decline: Response of estuarine sediment communities to changing detrital resources. *Oecologia* 163: 517–25.
- Blamey LK, Bolton JJ (2018) The economic value of South African kelp forests and temperate reefs: Past, present and future. *Journal of Marine Systems* 188: 172–181.
- Boero F, Belmonte G, Fanelli G, Piraino S, Rubino F (1996) The continuity of living matter and the discontinuities of its constituents: do plankton and benthos really exist? *Trends in Ecology & Evolution* 11: 177–180.
- Bolton J J (2010) The biogeography of kelps (Laminariales, Phaeophyceae): a global analysis with new insights from recent advances in molecular phylogenetics. *Helgoland Marine Research* 64: 263–279.
- Boudouresque C F, Pergent G, Pergent-Martini C, Ruitton S, Thibaut T, Verlaque M (2016) The necromass of the *Posidonia oceanica* seagrass meadow: fate, role, ecosystem services and vulnerability. *Hydrobiologia* 781: 25–42.
- Boutler J, Carbioch L, Grall R (1974) Quelques observations sur la pénétration de la lumière dans les eaux marines au voisinage de Roscoff et ses conséquences écologiques. *Bulletin - Société phycologique de France* 19: 129-140.
- Bruno J F, Bertness M D (2001) Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. *Marine community ecology*. in: Bertness, M.D. et al. (Ed.) *Marine community ecology*. pp. 201-218
- Bustamante R H, Branch G M, Eekhout S (1995) Maintenance of an Exceptional Intertidal Grazer Biomass in South Africa: Subsidy by Subtidal Kelps. *Ecology* 76: 2314–2329.

- C -

- Cardona L, Revelles M, Sales M, Aguilar A, Borrell A (2007) Meadows of the seagrass *Posidonia oceanica* are a significant source of organic matter for adjoining ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 335, 123–131.

- Castric-Fey A, Girard A, L'Hardy-Halos MT (1993) The Distribution of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) on the Coast of St. Malo (Brittany, France).
- Caut S, Angulo E, Courchamp F (2009) Variation in discrimination factors ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology* 46: 443–453.
- Cebrian J (1999) Patterns in the fate of production in plant communities. *The American Naturalist* 154:449–468.
- Chapman V J (1970) *Seaweeds and their uses*. Methuen, London.
- Chesson P, Gebauer R L E, Schwinning S, Huntly N, Wiegand K, Ernest M S K, Sher A, Novoplansky A, Weltzin J F (2004) Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141: 236–253.
- Christie H, Jørgensen N M, Norderhaug K M, Waage-Nielsen E (2003) Species distribution and habitat exploitation of fauna associated with kelp (*Laminaria hyperborea*) along the Norwegian coast. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 83:687–699.
- Colombini I, Brilli M, Fallaci M, Gagnarli E, Chelazzi L (2011) Food webs of a sandy beach macroinvertebrate community using stable isotopes analysis. *Acta Oecologica* 37:4 22–432.
- Connell S D (2007) Water quality and the loss of coral reefs and kelp forests: alternative states and the influence of fishing. *Marine Ecology* 556–68.
- Conover J, Green L A, Thornber C S (2016) Biomass decay rates and tissue nutrient loss in bloom and non-bloom-forming macroalgal species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 178: 58–64.
- Coplen T B, Brand WA, Gehre M, Gröning M, Meijer H A J, Toman B, Verkouteren R M (2006) New guidelines for $\delta^{13}\text{C}$ measurements. *Analytical Chemistry* 78: 2439–2441.
- Cucherousset J, Villéger S (2015) Quantifying the multiple facets of isotopic diversity: new metrics for stable isotope ecology. *Ecological Indicators* 56: 152–160.

- D -

- Dauvin J-C (1984) Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la Baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. PhD Thesis
- Dayton P K (1985) Ecology of kelp communities. *Annual review of ecology, Evolution, and Systematics* 16: 215–245.
- Dayton P K, Tegner M J, Parnell P E, Edwards P B (1992) Temporal and spatial patterns of disturbance and recovery in a kelp forest community. *Ecological Monographs* 62:421–445.
- de Bettignies F, Dauby P, Thomas F, Gobet A, Delage L, Bonher O, Loisel S, Davoult D (In Revision) Degradation dynamics and processes within kelp fragments accumulations: an in situ experimental approach. *Journal of Phycology*
- de Bettignies F, Frontier N, Foggo A, Dauby P, Davoult D (In. Prep.) Sustained productivity and respiration of degrading kelp detritus in the shallow benthos: detached or broken, but not dead. *Functional Ecology*.
- de Bettignies F, Dauby P, Lepoint G, Riera P, Bocher E, Bonher O, Broudin C, Houbin C, Leroux C, Loisel S, Davoult D (In. Prep.) Temporal succession of macrofaunal community associated with kelp fragment accumulations in an in situ experiment. *Marine Ecology Progress Series*, special edition 12thITRS
- de Bettignies F, Riera P, Dauby P, Bonher O, Leroux C, Davoult D (In. Prep.) *Laminaria hyperborea* as a food source within food-web associated with kelp detritus accumulations: an in situ and dual stable isotope (^{13}C , ^{15}N) labelling experiment. *Marine Environmental Research*
- de Bettignies T, Thomsen M, Wernberg T (2012) Wounded kelps: patterns and susceptibility to breakage. *Aquatic Biology* 17: 223–233.
- de Bettignies T, Wernberg T, Lavery P S, Vanderklift M A, Mohring MB (2013) Contrasting mechanisms of dislodgement and erosion contribute to production of kelp detritus. *Limnology and Oceanography* 58: 1680–1688.

- de Bettignies T, Wernberg T, Gurgel C F D (2018) Exploring the influence of temperature on aspects of the reproductive phenology of temperate seaweeds. *Frontiers in Marine Science* 5: 218.
- Deegan L A, Garritt R H (1997) Evidence for spatial variability in estuarine food webs. *Marine Ecology Progress Series* 147: 31–47.
- Delebecq G, Davoult D, Menu D, Janquin M A, Migné A, Dauvin J C, Gevaert F (2011) *In situ* photosynthetic performance of *Laminaria digitata* (phaeophyceae) during spring tides in northern Brittany. *Cahiers de Biologie Marine* 52: 405–14.
- DeNiro M J, Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42:495–506.
- Dethier M N, Brown A S, Burgess S, Eisenlord M E, Galloway A W E, Kimber J, Lowe A T, O’Neil C M, Raymond W W, Sosik E A, Duggins D O (2014). Degrading detritus: Changes in food quality of aging kelp tissue varies with species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 460, 72–79.
- Deudero S, Cabanellas M, Blanco A, Tejada S (2019) Stable isotope fractionation in the digestive gland, muscle and gills tissues of the marine mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 368: 181–188.
- Dugan J E, Hubbard D M, McCrary M D, Pierson M O (2003) The response of macrofauna communities and shorebirds to macrophyte wrack subsidies on exposed sandy beaches of southern California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58: 25–40.
- Duggins D O, Eckman J E (1997) Is kelp detritus a good food for suspension feeders? Effects of kelp species, age and secondary metabolites. *Marine Biology* 128: 489–495.
- Duggins D O, Simenstad C A, Estes J A (1989) Magnification of secondary production by kelp detritus in coastal marine ecosystems. *Science* 245: 170–173.

- E -

- Edwards M S, Kim K Y (2010) Diurnal variation in relative photosynthetic performance in giant kelp *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyceae, Laminariales) at different depths as estimated using PAM fluorometry. *Aquatic Botany* 92: 119–128.

- Enríquez S, Duarte C M, Sand-Jensen K A J (1993) Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C: N: P content. *Oecologia* 94: 457–471.
- Eriksson B K, Johansson G, Snoeijs P (1998) Long-term changes in the sublittoral zonation of brown algae in the southern bothnian sea. *European Journal of Phycology*. 33: 241–9.
- Erlandson J M, Graham M H, Bourque B J, Corbett D, Estes J A, Steneck R S (2007) The kelp highway hypothesis: marine ecology, the coastal migration theory, and the peopling of the Americas. *The Journal of Island and Coastal Archaeology* 2: 161–174.
- Evans S N, Abdo D A (2010) A cost-effective technique for measuring relative water movement for studies of benthic organisms. *Marine and Freshwater Research* 61: 1327.

- F -

- Fasham M J R (1985) Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice. *The Journal of Applied Ecology* 22:614.
- Fenchel T M, Jørgensen B B (1977) Detritus food chains of aquatic ecosystems: the role of bacteria. *Advances in Microbial Ecology* 1–58.
- Filbee-Dexter K, Scheibling R E (2012) Hurricane-mediated defoliation of kelp beds and pulsed delivery of kelp detritus to offshore sedimentary habitats. *Marine Ecology Progress Series* 455:51–64.
- Filbee-Dexter K, Scheibling R E (2014) Detrital kelp subsidy supports high reproductive condition of deep-living sea urchins in a sedimentary basin. *Aquatic Biology* 23:71–86.
- Filbee-Dexter K, Scheibling R E (2016) Spatial Patterns and Predictors of Drift Algal Subsidy in Deep Subtidal Environments. *Estuaries and Coasts*. 39: 1724–34.
- Filbee-Dexter K, Wernberg T (2018) Rise of Turfs: A New Battlefront for Globally Declining Kelp Forests. *Bioscience*. 68: 64-76.
- Filbee-Dexter K, Wernberg T, Norderhaug K M, Ramirez-Llodra E, Pedersen M F (2018) Movement of pulsed resource subsidies from kelp forests to deep fjords. *Oecologia* 187: 291–304.
- Filbee-Dexter K, Wernberg T, Fredriksen S, Norderhaug K M, Pedersen M F (2019) Arctic kelp forests: Diversity, resilience and future. *Global and Planetary Change* 172:1–14.

- Forster G R (1959) The biology of the prawn, *Palaemon* (=Leander) *serratus* (Pennant). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 38: 621–627.
- Fox J, Weisberg S (2011) An (R) Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <http://socerv.socsci.memaster.ca/jfox/Books/>
- Franco JN, Tuya F, Bertocci I, Rodríguez L, Martínez B, Sousa-Pinto I, Arenas F (2018) The ‘golden kelp’ *Laminaria ochroleuca* under global change: Integrating multiple eco-physiological responses with species distribution models. Journal of Ecology 106: 47–58.
- Fredriksen S, Sjøtun K, Lein T E, Rueness J (1995) Spore dispersal in *Laminaria hyperborea* (Laminariales, Phaeophyceae). Sarsia 80:47–53.
- Fredriksen S (2003) Food web studies in a Norwegian kelp forest based on stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) analysis. Marine Ecology Progress Series 260:71–81.
- Frontier S, Pichod-Viale D, Leprêtre A, Davoult D, Luczak C (2008) Ecosystèmes. Structure, fonctionnement, évolution. Dunod, 4ème édition, Paris.

- G -

- Gallmetzer I, Pflugfelder B, Zekely J, Ott J (2005) Macrofauna diversity in *Posidonia oceanica* detritus: distribution and diversity of mobile macrofauna in shallow sublittoral accumulations of *Posidonia oceanica* detritus. Marine Biology 147: 517–523.
- Gambi M C, Lorenti M, Russo G F, Scipione M B, Zupo V (1992) Depth and seasonal distribution of some groups of the vagile fauna of the *Posidonia oceanica* leaf stratum: structural and trophic analyses. Marine Ecology 13: 17–39.
- Gattuso J-P, Frankignoulle M, Wollast R (1998) Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. Annual Review of Ecology and Systematics 29: 405–434.
- Gaylord B, Reed D C, Raimondi P T, Washburn L, McLean S R (2002) A physically based model of macroalgal spore dispersal in the wave and current-dominated nearshore. Ecology 83: 1239–1251.
- Gazeau F, Smith S V, Gentili B, Frankignoulle M, Gattuso J-P (2004) The European coastal zone: characterization and first assessment of ecosystem metabolism. Estuarine, Coastal and Shelf Science 60: 673–694.

- Gevaert F, Creach A, Davoult D, Holl A-C, Seuront L, Lemoine Y (2002) Photo-inhibition and seasonal photosynthetic performance of the seaweed *Laminaria saccharina* during a simulated tidal cycle: chlorophyll fluorescence measurements and pigment analysis. *Plant Cell Environ.* 25: 859–872.
- Gevaert F, Janquin M-A, Davoult D (2008) Biometrics in *Laminaria digitata*: A useful tool to assess biomass, carbon and nitrogen contents. *Journal of Sea Research* 60: 215–219.
- Gladstone-Gallagher R, Lundquist C, Pilditch C (2014) Mangrove (*Avicennia marina* subsp. *australasica*) litter production and decomposition in a temperate estuary. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 48: 24–37.
- Gorman D, Bajjouk T, Populus J, Vasquez M, Ehrhold A (2013) Modeling kelp forest distribution and biomass along temperate rocky coastlines. *Marine Biology* 160: 309–325.
- Guerao G, Ribera C (1996) Locomotor activity patterns and feeding habits in the prawn *Palaemon Serratus* (Pennant, 1777) (Decapoda, Palaemonidae) in the Alfacs Bay, Ebro delta, Spain. *Crustaceana* 69: 101–112.

- H -

- Hagen E M, McCluney K E, Wyant K A, Soykan C U, Keller A C, Luttermoser K C, Holmes E J, Moore J C, Sabo J L (2012) A meta-analysis of the effects of detritus on primary producers and consumers in marine, freshwater, and terrestrial ecosystems. *Oikos* 121: 1507–1515.
- Hahn D R (2003) Alteration of microbial community composition and changes in decomposition associated with an invasive intertidal macrophyte. *Marine Bioinvasions: Patterns, Processes and Perspectives*. 45–51.
- Hairton N G, Hairton N G (1993) Cause-Effect Relationships in Energy Flow, Trophic Structure, and Interspecific Interactions. *The American Naturalist* 142: 379–411.
- Hargrave M S, Foggo A, Pessarrodona A, Smale D A (2017) The effects of warming on the ecophysiology of two co-existing kelp species with contrasting distributions. *Oecologia*. 183: 531–43.

- Harrison P G (1989) Detrital processing in seagrass systems: A review of factors affecting decay rates, remineralization and detritivory. *Aquatic Botany* 35: 263–288.
- Harley C D G, Anderson K M, Demes K W, Jorve J P, Kordas R L, Coyle T A, Graham M H (2012) Effects of climate change on global seaweed communities. *Journal of Phycology* 48: 1064–1078.
- Hedges J I, Stern J H (1984) Carbon and nitrogen determinations of carbonate-containing solids. *Limnology and Oceanography* 29:657–663.
- Hemminga M A, Nieuwenhuize J (1991) Transport, deposition and in situ decay of seagrasses in a tropical mudflat area (Banc D’Arguin, Mauritania). *Netherlands Journal of Sea Research* 27: 183–190.
- Hendricks J J, Boring L R (1992) Litter quality of native herbaceous legumes in a burned pine forest of the Georgia Piedmont. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 2007–2010.
- Hereward H F R, Foggo A, Hinckley S L, Greenwood J, Smale D A (2018) Seasonal variability in the population structure of a habitat-forming kelp and a conspicuous gastropod grazer: Do blue-rayed limpets (*Patella pellucida*) exert top-down pressure on *Laminaria digitata* populations? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 506: 171–181.
- Herman P M J, Middelburg J J, Widdows J, Lucas C H, Heip C H R (2000) Stable isotopes as trophic tracers: combining field sampling and manipulative labelling of food resources for macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 204: 79–92
- Holbrook N J, Scannell H A, Sen Gupta A, Benthuyssen J A, Feng M, Oliver E C J, Alexander LV, Burrows MT, Donat MG, Hobday AJ, Moore PJ, Perkins-Kirkpatrick SE, Smale DA, Straub SC, Wernberg T (2019) A global assessment of marine heatwaves and their drivers. *Nat Commun* 10:2624.
- Holt R D (2008) Theoretical perspectives on resource pulses. *Ecology* 89: 671–681.
- Hill R, Bellgrove A, Macreadie P I, Petrou K, Beardall J, Steven A, Ralph PJ (2015) Can macroalgae contribute to blue carbon? An Australian perspective. *Limnology and Oceanography* 2: 1689–706.
- Hyndes G A, Lavery P S, Doropoulos C (2012) Dual processes for cross-boundary subsidies: incorporation of nutrients from reef-derived kelp into a seagrass ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 445: 97–107.

- I -

- Iken K, Amsler C D, Amsler M O, McClintock J B, Baker B J (2009) Field studies on deterrent properties of phlorotannins in Antarctic brown algae. *Botanica Marina* 52: 547–557.
- IPCC 2018. Global Warming special report, summary for policymakers. Available at: <https://www.ipcc.ch/sr15/chapter/summary-for-policy-makers/> (last accessed 2 April 2019).
- Iwamoto K, Shiraiwa Y (2005) Salt-regulated mannitol metabolism in algae. *Marine Biotechnology* 7: 407–415.

- J -

- Jackson A L, Inger R, Parnell A C, Bearhop S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R: Bayesian isotopic niche metrics. *Journal of Animal Ecology* 80: 595–602.
- Johnson C R, Banks S C, Barrett N S, Cazassus F, Dunstan P K, Edgar G J, Frusher S D, Gardner C, Haddon M, Helidoniotis F, Hill K L, Holbrook N J, Hosie G W, Last P R, Ling S D, Melbourne-Thomas J, Miller K, Pecl G T, Richardson A J, Ridgway K R, Rintoul S R, Ritz D A, Ross D J, Sanderson J C, Shepherd S A, Slotwinski A, Swadling K M, Taw N (2011) Climate change cascades: Shifts in oceanography, species' ranges and subtidal marine community dynamics in eastern Tasmania. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 400: 17–32.
- Jones C G, Lawton J H, Shachak M (1994) Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos* 69: 373–386.

- K -

- Kain JM, Jones NS (1963) Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*: II. Age, weight and length. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 43: 129–151.

- Kain J M, Jones N S (1971) The biology of *Laminaria hyperborea*. VI. Some Norwegian populations. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 51: 387–408.
- Kain J M, Jones N S (1975) The biology of *Laminaria hyperborea* VII. Reproduction of the sporophyte. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 55: 567.
- Kain J M (1979) A view of the genus *Laminaria*. Oceanography and Marine Biology, An Annual Review 17: 101–161.
- Kaiser M, Attrill M, Jennings S, Thomas D, Barnes D, Brierley A, Hiddink J, Kaartokallio H, Polunin N, Raffaelli D (2011) Marine ecology: processes, systems and impacts. Ed. 3 0-584
- Kamp A, Witte U (2005) Processing of ¹³C-labelled phytoplankton in a fine-grained sandy-shelf sediment (North Sea): relative importance of different macrofauna species. Marine Ecology Progress Series 297: 61–70.
- Kelly J, Krumhansl K, Scheibling R (2012) Drift algal subsidies to sea urchins in low-productivity habitats. Marine Ecology Progress Series 452: 145–157.
- Kirk J T 1994. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge university press.
- Kloareg B, Quatrano R S (1988) Structure of the cell walls of marine algae and ecophysiological functions of the matrix polysaccharides. Oceanography and Marine Biology - An Annual Review 26: 259–315.
- Koivikko R, Lojonen J, Pihlaja K, Jormalainen V (2007) High-performance liquid chromatographic analysis of phlorotannins from the brown algae *Fucus vesiculosus*. Phytochemical Analysis 18: 326–332.
- Krause-Jensen D, Markager S, Dalsgaard T (2012) Benthic and Pelagic Primary Production in Different Nutrient Regimes. Estuaries and Coasts 35: 527–545.
- Krause-Jensen D, Duarte C M (2016) Substantial role of macroalgae in marine carbon sequestration. Nature Geoscience 9: 737–742.
- Kregting L, Blight A J, Elsässer B, Savidge G (2016) The influence of water motion on the growth rate of the kelp *Laminaria digitata*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 478: 86–95.

- Krishna M P, Mohan M (2017) Litter decomposition in forest ecosystems: a review. *Energy, Ecology and Environment* 2: 236–249.
- Krumhansl K, Scheibling R (2011) Detrital production in Nova Scotian kelp beds: patterns and processes. *Marine Ecology Progress Series* 421: 67–82.
- Krumhansl K, Scheibling R (2012) Production and fate of kelp detritus. *Marine Ecology Progress Series* 467: 281–302.
- Krumhansl K, Scheibling R, (2012b) Detrital subsidy from subtidal kelp beds is altered by the invasive green alga *Codium fragile ssp. fragile*. *Marine Ecology Progress Series* 456: 73–85.
- Krumhansl K, Okamoto D K, Rassweiler A, Novak M, Bolton J J, Cavanaugh K C, Connell S D, Johnson C R, Konar B, Ling S D (2016) Global patterns of kelp forest change over the past half-century. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 13: 13785–13790.
- Küpper F C, Carpenter L J, McFiggans G B, Palmer C J, Waite T J, Boneberg E-M, Woitsch S, Weiller M, Abela R, Grolimund D, Potin P, Butler A, Luther G W, Kroneck P M H, Meyer-Klaucke W, Feiters M C (2008) Iodide accumulation provides kelp with an inorganic antioxidant impacting atmospheric chemistry. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 6954–6958.



- Laffoley D, Grimsditch G (2009) The management of natural coastal carbon sinks. ICUN. Available at: <https://www.iucn.org/content/management-natural-coastal-carbon-sinks-2> (last accessed 2 April 2019).
- Lake P S (2000) Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 19: 573–592.
- Laurent M C Z, Le Bris N, Gaill F, Gros O (2013) Dynamics of wood fall colonization in relation to sulfide concentration in a mangrove swamp. *Marine Environmental Research* 87–88:85–95.
- Layman C A, Arrington D A, Montaña C G, Post D M (2007) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88: 42–48.

- Le Luherne E, Réveillac E, Ponsero A, Sturbois A, Ballu S, Perdriau M, Le Pape O (2016) Fish community responses to green tides in shallow estuarine and coastal areas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 175: 79–92.
- Leal P P, Hurd C L, Fernández P A, Roleda M Y (2017) Ocean acidification and kelp development: Reduced pH has no negative effects on meiospore germination and gametophyte development of *Macrocystis pyrifera* and *Undaria pinnatifida*. *Journal of Phycology* 53: 557–566.
- Leclerc J-C (2013) Biodiversité, Structure et Fonctionnement Trophique des communautés à *Laminaria hyperborea*, en conditions naturelles et exploitées, en Bretagne. Paris 6 Thèse de doctorat
- Leclerc J, Riera P, Leroux C, Lévêque L, Davoult D (2013) Temporal variation in organic matter supply in kelp forests: linking structure to trophic functioning. *Marine Ecology Progress Series* 494: 87–105.
- Leclerc J-C, Riera P, Leroux C, Lévêque L, Laurans M, Schaal G, Davoult D (2013b) Trophic significance of kelps in kelp communities in Brittany (France) inferred from isotopic comparisons. *Marine Biology* 160: 3249–3258.
- Leclerc J-C, Riera P, Laurans M, Leroux C, Lévêque L, Davoult D (2015) Community, trophic structure and functioning in two contrasting *Laminaria hyperborea* forests. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 152: 11–22.
- Leclerc J-C, Riera P, Lévêque L, Davoult D (2016) Contrasting temporal variation in habitat complexity and species abundance distributions in four kelp forest strata. *Hydrobiologia* 777: 33–54.
- Legrand E, Martin S, Leroux C, Riera P (2018) Effect of temperature on an alga-grazer trophic transfer: A dual stable isotope (^{13}C , ^{15}N) labeling experiment. *Marine Ecology* 39: 12495.
- Lepoint G, Dauby P, Gobert S (2004a) Applications of C and N stable isotopes to ecological and environmental studies in seagrass ecosystems. *Marine Pollution Bulletin* 49: 887–891.
- Lepoint G, Vangeluwe D, Eisinger M, Paster M, van Treeck P, Bouqueneau J-M, Gobert S (2004b) Nitrogen dynamics in *Posidonia oceanica* cuttings: implications for transplantation experiments. *Marine Pollution Bulletin* 48: 465–470.

- Lepoint G, Cox A-S, Dauby P, Poulicek M, Gobert S (2006) Food sources of two detritivore amphipods associated with the seagrass *Posidonia oceanica* leaf litter. *Marine Biology Research* 2: 355–365.
- Leroy F, Riera P, Jeanthon C, Edmond F, Leroux C, Comtet T (2012) Importance of bacterivory and preferential selection toward diatoms in larvae of *Crepidula fornicata* (L.) assessed by a dual stable isotope (^{13}C , ^{15}N) labeling approach. *Journal of Sea Research*: 70: 23-31.
- Li Y, Fu X, Duan D, Liu X, Xu J, Gao X (2017) Extraction and Identification of Phlorotannins from the Brown Alga, *Sargassum fusiforme* (Harvey) Setchell. *Marine Drugs* 15: 49.
- Lima F P, Ribeiro P A, Queiroz N, Hawkins S J, Santos A M (2007). Do distributional shifts of northern and southern species of algae match the warming pattern? *Glob. Chang. Biol.* 13: 2592–604.
- Lindeman R L (1942) The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. *Ecology* 23: 399–417.
- Ling S D, Scheibling R E, Rassweiler A, Johnson C R, Shears N, Connell S D, Salomon A K, Norderhaug K M, Pérez-Matus A, Hernández J C, Clemente S, Blamey L K, Hereu B, Ballesteros E, Sala E, Garrabou J, Cebrian E, Zabala M, Fujita D, Johnson L E (2015) Global regime shift dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing. *Philosophical Transactions of the Royal Society: Biological Sciences* 370: 20130269.
- Loreau M, Mouquet N, Holt R D (2003) Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters* 6: 673–679.
- Lüning K, Schmitz K, Willenbrink J (1973) CO₂ fixation and translocation in benthic marine algae. III. Rates and ecological significance of translocation in *Laminaria hyperborea* and *L. saccharina*. *Marine Biology* 23:275–281.
- Lüning K (1979) Growth strategies of three *Laminaria* species (Phaeophyceae) inhabiting different depth zones in the sublittoral region of Helgoland (North Sea). *Marine Ecology Progress Series* 1: 195–207.
- Lüning K, Dring M J (1979) Continuous underwater light measurement near Helgoland (North Sea) and its significance for characteristic light limits in the sublittoral region. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*. 32: 403–24.

- M -

- Mäkelä A, Witte U, Archambault P (2017) Ice algae versus phytoplankton: resource utilization by Arctic deep sea macroinfauna revealed through isotope labelling experiments. *Marine Ecology Progress Series* 572: 1–18.
- Mann K H (1973) *Seaweeds: Their Productivity and Strategy for Growth*. Science, New Series 182: 975–981.
- Mann K H (1982) *Ecology of Coastal Waters: A Systems Approach*. University of California Press.
- Mann K H (1988) Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems. *Limnology and Oceanography* 33: 910–930.
- Mann K H, Lazier J R N (2013) Vertical Structure of the Open Ocean: Biology of the Mixed Layer. In: *Dynamics of Marine Ecosystems*. John Wiley & Sons, Ltd, p 68–117
- Marczak L B, Thompson R M, Richardson J S (2007) Meta-analysis: trophic level, habitat, and productivity shape the food web effects of resource subsidies. *Ecology*, 88: 140–148.
- Mascart T, Lepoint G, Deschoemaeker S, Binard M, Remy F, De Troch M (2015) Seasonal variability of meiofauna, especially harpacticoid copepods, in *Posidonia oceanica* macrophytodebris accumulations. *Journal of Sea Research* 95: 149–160.
- Matala J, Kellomäki S, Nuutinen T (2008) Litterfall in relation to volume growth of trees: Analysis based on literature. *Scandinavian Journal of Forest Research* 23: 194–202.
- McCutchan J H, Lewis W M, Kendall C, McGrath C C (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulphur. *Oikos* 102: 378–390.
- McKinney FK (1990) Feeding and associated colonial morphology in marine bryozoans. *Reviews in Aquatic Sciences* 2: 255–280.
- Mesnildrey L, Jacob C, Frangoules K, Reunavot M, Lesueur M (2012) La filière des macro-algues en France. Rapport d'étude. NETALGAE-Interreg IVb.
- Meyer-Reil L A, Köster M (2000). Eutrophication of marine waters: Effects on benthic microbial communities. *Marine Pollution Bulletin* 41: 255–63.

- Miller H G (1984) Dynamics of nutrient cycling in plantation ecosystems. *Journal of Plant Nutrition* Ed. GD Bowen EKS Nambiar.
- Miller R J, Page H M (2012) Kelp as a trophic resource for marine suspension feeders: a review of isotope-based evidence. *Marine Biology* 159: 1391-1402.
- Moore J C, Berlow E L, Coleman D C, Ruiter P C, Dong Q, Hastings A, Johnson N C, McCann K S, Melville K, Morin P J, Nadelhoffer K, Rosemond A D, Post D M, Sabo J L, Scow K M, Vanni M J, Wall D H (2004) Detritus, trophic dynamics and biodiversity: Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7: 584–600.
- Moore P G (1973) The kelp fauna of northeast Britain. II. Multivariate classification: Turbidity as an ecological factor. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 13: 127–163.
- Morato T, Watson R, Pitcher T J, Pauly D (2006) Fishing down the deep. *Fish Fisheries* 7: 24–34.
- Moy F E, Christie H (2012). Large-scale shift from sugar kelp (*Saccharina latissima*) to ephemeral algae along the south and west coast of Norway. *Marine Biology Research* 8: 309–21.
- Müller R, Laepple T, Bartsch I, Wiencke C (2009) Impact of oceanic warming on the distribution of seaweeds in polar and cold-temperate waters. *Botanica Marina* 52.
- Mutchler T, Sullivan M, Fry B (2004) Potential of ¹⁴N isotope enrichment to resolve ambiguities in coastal trophic relationships. *Marine Ecology Progress Series* 266: 27–33.

- N -

- Nicol E (1932) The Feeding Habits of the Galatheidea. *J Mar Biol Ass* 18:87–106.
- Nielsen S L, Banta G T, Pedersen M F (2004) Decomposition of marine primary producers: consequences for nutrient recycling and retention in coastal ecosystems. In: *Estuarine nutrient cycling: the influence of primary producers*. In. Nielsen SL, Banta GT, Pedersen MF. Ed Springer Netherlands, Dordrecht, p 187–216
- Noisette F, Hurd C (2018) Abiotic and biotic interactions in the diffusive boundary layer of kelp blades create a potential refuge from ocean acidification. *Funct Ecol* 32:1329–1342.

- Norderhaug K M, Fredriksen S, Nygaard K (2003) Trophic importance of *Laminaria hyperborea* to kelp forest consumers and the importance of bacterial degradation to food quality. Marine Ecology Progress Series 255: 135–144.
- Norderhaug K M, Nygaard K, Fredriksen S (2006) Importance of phlorotannin content and C : N ratio of *Laminaria hyperborea* in determining its palatability as food for consumers. Marine Biology Research 2: 367–371.
- Nowlin W H, Vanni M J, Yang L H (2008) Comparing Resource Pulses in Aquatic and Terrestrial Ecosystems. Ecology 89:647–659.
- Norderhaug K M, Christie H (2011) Secondary production in a *Laminaria hyperborea* kelp forest and variation according to wave exposure. Estuarine, Coastal and Shelf Science 95: 135–144.

- O -

- Olabarria C, Incera M, Garrido J, Rossi F (2010) The effect of wrack composition and diversity on macrofaunal assemblages in intertidal marine sediments. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 396: 18–26.
- Oliver E C J, Donat M G, Burrows M T, Moore P J, Smale D A, Alexander L V, Benthuyssen J A, Feng M, Sen Gupta A, Hobday A J, Holbrook N J, Perkins-Kirkpatrick S E, Scannell H A, Straub S C, Wernberg T (2018) Longer and more frequent marine heatwaves over the past century. Nature Communication 9: 1324.
- Olson J S (1963) Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology 44: 322–331.
- Orr K K, Wilding T A, Horstmeyer L, Weigl S, Heymans J J (2014) Detached macroalgae: it importance to inshore sandy beach fauna. Estuarine, Coastal and Shelf Science 150: 125–135.
- Ostfeld RS, Keesing F (2000) Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. Trends in Ecology & Evolution 15: 232–237.
- Ouisse V, Migné A, Davoult D (2010) Seasonal variations of community production, respiration and biomass of different primary producers in an intertidal *Zostera noltii* bed (Western English Channel, France). Hydrobiologia 649: 3–11.

Ouisse V, Migné A, Davoult D (2014) Comparative study of methodologies to measure in situ the intertidal benthic community metabolism during immersion. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 136: 19–25.

- P -

Pandey R R, Sharma G, Tripathi S K, Singh A K (2007) Litterfall, litter decomposition and nutrient dynamics in a subtropical natural oak forest and managed plantation in northeastern India. *Forest Ecology and Management* 240: 96–104.

Parke M (1948) *Laminaria ochroleuca* (de la Pylaie) growing on the coast of Britain. *Nature*. 162: 295.

Parnell A C, Inger R, Bearhop S, Jackson A L (2010) Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE* 5:e9672.

Pauly D, Christensen V (1995) Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* 374:255–257.

Pearson G A, Lago-Leston A, Mota C (2009) Frayed at the edges: selective pressure and adaptive response to abiotic stressors are mismatched in low diversity edge populations. *Journal of Ecology* 97: 450–462.

Pedersén M, Snoeijs P (2001) Patterns of macroalgal diversity, community composition and long-term changes along the swedish west coast. *Hydrobiologia*. 459: 83–102.

Pedersen M F, Stæhr P A, Wernberg T, Thomsen M S (2005) Biomass dynamics of exotic *Sargassum muticum* and native *Halidrys siliquosa* in Limfjorden, Denmark - Implications of species replacements on turnover rates. *Aquatic Botany* 83: 31–47.

Pennings S C, Carefoot T H, Zimmer M, Danko J P, Ziegler A (2000) Feeding preferences of supralittoral isopods and amphipods. *Canadian Journal of Zoology* 78: 1918–1929.

Pérez R, Audouin D (1973) Répartition des grands champs d'algues brunes sur les côtes françaises de la Manche Occidentale entre l'Ile grande et l'Ile de Siec. *Science et Pêche* 226 : 1-12.

Persson L, Bengtsson J, Menge B A, Power M E (1996) Productivity and consumer regulation—concepts, patterns, and mechanisms. In: food webs: integration of patterns & dynamics. Polis G A, Winemiller K O (eds) Springer US, Boston, MA, 396–434

- Pergent G, Romero J, Pergent-Martini C, Mateo M-A, Boudouresque C-F (1994) Primary production, stocks and fluxes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. Marine Ecological Progress Series 106: 139–146.
- Pessarrodona A, Moore P J, Sayer M D J, Smale D A (2018a). Carbon assimilation and transfer through kelp forests in the NE Atlantic is diminished under a warmer ocean climate. *Global Change Biology* 24: 4386–4398.
- Pessarrodona A, Foggo A, Smale D A (2018b) Can ecosystem functioning be maintained despite climate-driven shifts in species composition? Insights from novel marine forests. *Journal of Ecology*.
- Philippart C J M, Anadón R, Danovaro R, Dippner J W, Drinkwater K F, Hawkins S J, Oguz T, O'Sullivan G, Reid P C (2011) Impacts of climate change on European marine ecosystems: Observations, expectations and indicators. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 400: 52–69.
- Pinheiro J, Bates, D, Debroy S, Sarkar D, R Core Team (2018) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-137
- Polis G A, Hurd S D (1996) Linking marine and terrestrial food webs: allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *The American Naturalist* 147:396–423.
- Polis G A, Strong D R (1996) Food Web Complexity and Community Dynamics. *The American Naturalist* 147:813–846.
- Polis G A, Anderson W B, Holt R D (1997) Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annu Rev Ecol Syst* 28:289–316.
- Polyakova O, Billor N, (2007). Impact of deciduous tree species on litterfall quality, decomposition rates and nutrient circulation in pine stands. *For. Ecological Management* 253, 11–18.
- Potin P, Bouarab K, Salaün J P, Pohnert G, Kloareg B (2002). Biotic interactions of marine algae. *Curr. Opin. Plant Biol.* 5, 308–317.

- Ramirez-Llodra E, Rinde E, Gundersen H, Christie H, Fagerli C W, Fredriksen S, Gitmark J K, Norling K, Walday M G, Norderhaug K M (2016) A snap shot of the short-term response of crustaceans to macrophyte detritus in the deep Oslofjord. *Scientific Reports* 6.
- Raybaud V, Beaugrand G, Goberville E, Delebecq G, Destombe C, Valero M, Davoult D, Morin P, Gevaert F (2013) Decline in kelp in west Europe and climate. *PLoS ONE* 8:e66044.
- Reed D C, Foster M S (1984) The Effects of Canopy Shadings on Algal Recruitment and Growth in a Giant Kelp Forest. *Ecology* 65:937–948.
- Rees R M 2001. Sustainable management of soil organic matter: based upon papers offered at a meeting held in Edinburgh in September 1999. CABI Pub, Wallingford.
- Reed D C, Rassweiler A, Arkema K K (2008) Biomass rather than growth rate determines variation in net primary production by giant kelp. *Ecology* 89: 2493–2505.
- Remy F (2016) Characterization, dynamics and trophic ecology of macrofauna associated to seagrass macrophytodebris accumulations (Calvi Bay, Mediterranean Sea). Université de Liège, Liège, Belgique
- Renaud P E, Lakken T S, Jørgensen L L, Berge J, Johnson B J (2015) Macroalgal detritus and food-web subsidies along an Arctic fjord depth-gradient. *Frontiers in Marine Science* 2.
- Rinde E, Sjøtun K (2005) Demographic variation in the kelp *Laminaria hyperborea* along a latitudinal gradient. *Marine Biology* 146: 1051–1062.
- Ruesink J L, Feist B E, Harvey C J, Hong J S, Trimble A C, Wisheart L M (2006) Changes in productivity associated with four introduced species : ecosystem transformation of a ‘pristine’ estuary. *Marine Ecological Progress Series* 31: 203–15.

- S -

- Saffo M B (1987) New Light on Seaweeds. *Bioscience* 37: 654–64.
- Saulquin B, Hamdi A, Gohin F, Populus J, Mangin A (2013) Archimer Estimation of the diffuse attenuation coefficient K_dPAR using MERIS and application to seabed habitat mapping. *Remote. Sens. Environ* 128: 224–33.

- Schaal G, Riera P, Leroux C (2010) Trophic ecology in a Northern Brittany (Batz Island, France) kelp (*Laminaria digitata*) forest, as investigated through stable isotopes and chemical assays. *Journal of Sea Research* 63: 24–35.
- Schmider E, Ziegler M, Danay E, Beyer L, Bühner M (2010) Is it really robust?: reinvestigating the robustness of anova against violations of the normal distribution assumption. *Methodology* 6: 147–151.
- Sheppard C R C, Jupp B P, Sheppard A L S, Bellamy D J (1978) Studies on the Growth of *Laminaria hyperborea* and *Laminaria ochroleuca* on the French Channel Coast. *Bot. Mar.* 21.
- Simeone S, De Falco G (2012) Morphology and composition of beach-cast *Posidonia oceanica* litter on beaches with different exposures. *Geomorphology* 151–152:224–233.
- Simões M P, Calado M L, Madeira M, Gazarini L C (2011) Decomposition and nutrient release in halophytes of a Mediterranean salt marsh. *Aquatic Botany* 94:119–126.
- Sjøtun K, Fredriksen S, Lein T E, Rueness J, Sivertsen K (1993) Population studies of *Laminaria hyperborea* from its northern range of distribution in Norway. In: Fourteenth International Seaweed Symposium. Springer, p 215–221
- Smale D A, Wernberg T, Yunnice A L E, Vance T (2015) The rise of *Laminaria ochroleuca* in the Western English Channel (UK) and comparisons with its competitor and assemblage dominant *Laminaria hyperborea*. *Mar. Ecol.* 36:1033–44.
- Smale D, Burrows M, Evans A, King N, Sayer M, Yunnice A, Moore P (2016) Linking environmental variables with regional- scale variability in ecological structure and standing stock of carbon within UK kelp forests. *Marine Ecology Progress Series* 542: 79–95.
- Smale D A, Burrows M T, Moore P, O'Connor N, Hawkins S J (2013) Threats and knowledge gaps for ecosystem services provided by kelp forests: a northeast Atlantic perspective. *Ecology and Evolution* 3:4016–4038.
- Smale D A, Wernberg T, Oliver E C J, Thomsen M S, Harvey B P, Straub S, Burrows M T (2019) Marine heatwaves threaten global biodiversity and the provision of ecosystem services. *Nature Climate Change* In press.
- Smith C R, Baco A R (2003) Ecology of whale falls at the deep-sea floor. In: *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review*, Volume 41.

- Smith S D (2002) Kelp rafts in the Southern Ocean. *Global Ecology and Biogeography* 11:67–69.
- Sorte C J B, Williams S L, Carlton J T (2010) Marine range shifts and species introductions: Comparative spread rates and community impacts. *Global Ecology and Biogeography* 19: 303–16.
- Sosik E, Simenstad C (2013) Isotopic evidence and consequences of the role of microbes in macroalgae detritus-based food webs. *Marine Ecology Progress Series* 494: 107–119.
- Steneck R S, Graham M H, Bourque B J, Corbett D, Erlandson J M, Estes J A, Tegner M J (2002) Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environmental Conservation* 29.
- Straub S, Thomsen M S, Wernberg T (2016) The dynamic biogeography of the Anthropocene: The speed of recent range shifts in seaweeds. *Seaweed Phylogeography*. 63-93.
- Swanson A, Fox C (2007) Altered kelp (Laminariales) phlorotannins and growth under elevated carbon dioxide and ultraviolet-B treatments can influence associated intertidal food webs. *Global Change Biology* 13: 1696–1709.

- T -

- Tallis H (2009) Kelp and rivers subsidize rocky intertidal communities in the Pacific Northwest (USA). *Marine Ecology Progress Series* 389:85–96.
- Teagle H, Hawkins S J, Moore P J, Smale D A (2017) The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 492: 81-98.
- Teagle H, Moore P J, Jenkins H, Smale D A (2018) Spatial variability in the diversity and structure of faunal assemblages associated with kelp holdfasts (*Laminaria hyperborea*) in the northeast Atlantic. *PLOS ONE* 13:e0200411.
- Teagle H, Smale D A (2018) Climate-driven substitution of habitat-forming species leads to reduced biodiversity within a temperate marine community. *Diversity Distribution* 1–14.
- Tenore K R, Hanson R B (1980) Availability of detritus of different types and ages to a polychaete macroconsumer, *Capitella capitata*1. *Limnology & Oceanography* 25:553–558.

- Thiel M (2003) Rafting of benthic macrofauna: important factors determining the temporal succession of the assemblage on detached macroalgae. In: Migrations and Dispersal of Marine Organisms. Springer, p 49–57
- Thomas F, Cosse A, Goulitquer S, Raimund S, Morin P, Valero M, Leblanc C, Potin P (2011) Waterborne signaling primes the expression of elicitor-induced genes and buffers the oxidative responses in the brown alga *Laminaria digitata*. PLoS ONE 6, e21475.
- Tzetlin A B, Mokievsky V O, Melnikov A N, Saphonov M V, Simdyanov T G, Ivanov I E (1997) Fauna associated with detached kelp in different types of subtidal habitats of the White Sea. Hydrobiologia 355: 91–100.

- V -

- Van Alstyne K L, McCarthy J J, Hustead C L, Kearns L J (1999) Phlorotannin allocation among tissues of northeastern pacific kelps and rockweeds. Journal of Phycology 35: 483–492.
- Vanderklift M A, Wernberg T (2008) Detached kelps from distant sources are a food subsidy for sea urchins. Oecologia 157:327–335.
- Vásquez J A (2009) Production, use and fate of Chilean brown seaweeds: re-sources for a sustainable fishery. In: Nineteenth International Seaweed Symposium: Proceedings of the 19th International Seaweed Symposium, held in Kobe, Japan, 26-31 March, 2007. Developments in Applied Phycology, Borowitzka M A, Critchley A T, Kraan S, Peters A, Sjøtun K, Notoya M (eds) Springer Netherlands, Dordrecht, p 7–17.
- Vásquez J A, Zuñiga S, Tala F, Piaget N, Rodríguez D C, Vega J M A (2014) Economic valuation of kelp forests in northern Chile: values of goods and services of the ecosystem. Journal of Applied Phycology 26:1081–1088.
- Vergés A, Doropoulos C, Malcolm H A, Skye M, Garcia-Pizá M, Marzinelli E M, Campbell A H, Ballesteros E, Hoey A S, Vila-Concejo A, Bozec Y-M, Steinberg P D (2016) Long-term empirical evidence of ocean warming leading to tropicalization of fish communities, increased herbivory, and loss of kelp. Proceedings of the National Academy of Sciences: 201610725.

- Verhaeghe E F, Fraysse A, Guerquin-Kern J L, Wu T Di, Devès G, Mioskowski C, Leblanc C, Ortega R, Ambroise Y, Potin P (2008). Microchemical imaging of iodine distribution in the brown alga *Laminaria digitata* suggests a new mechanism for its accumulation. *J. Biol. Inorg. Chem.* 13, 257–269.
- Vetter E (1994) Hotspots of benthic production. *Nature* 372:47–47.
- Vetter E (1995) Detritus-based patches of high secondary production in the nearshore benthos. *Marine Ecology Progress Series* 120:251–262.
- Vetter E W, Dayton P K (1999) Organic enrichment by macrophyte detritus, and abundance patterns of megafaunal populations in submarine canyons. *Marine Ecology Progress Series* 186:137–148.
- Villéger S, Mason N W H, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290–2301.
- Volman T P (1978) Early archeological evidence for shellfish collecting. *Science* 201:911–913.

- W -

- Watson R A, Morato T (2013) Fishing down the deep: Accounting for within-species changes in depth of fishing. *Fisheries Research* 140:63–65.
- Wernberg T, Vanderklift M A, How J, Lavery P S (2006) Export of detached macroalgae from reefs to adjacent seagrass beds. *Oecologia* 147:692–701.
- Wernberg T, Bennett S, Babcock R, de Bettignies T, Cure K, Depczynski M, Dufois F, Fromont J, Fulton C, Hovey R, Harvey E, Holmes T, Kendrick G, Radford B, Santana-Garcon J, Saunders B, Smale D, Thomsen M, Tuckett C, Wilson S (2016) Climate-driven regime shift of a temperate marine ecosystem. *Science* 353:169–172.
- Wernberg T, Filbee-Dexter K (2018) Grazers extend blue carbon transfer by slowing sinking speeds of kelp detritus. *Scientific Reports* 8.
- Wernberg T, Krumhansl K, Filbee-Dexter K, Pedersen MF (2019) Status and trends for the world's kelp forests. *World seas: An Environmental Evaluation: Ecological Issues and Environmental Impacts*: 57–78.

Wesemael B, Veer M A C (1992) Soil organic matter accumulation, litter decomposition and humus forms under mediterranean-type forests in southern Tuscany, Italy. *J. Soil Sci.* 43, 133–144.

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

Wiens J J (2016) Climate-related local extinctions are already widespread among plant and animal species. *PLoS Biol.* 14:1–18.

Williams P J B, Giorgio P A, King GM, Raven J A, Beardall J, Fenchel T, Roehm C L (2004). *Respiration in aquatic ecosystems*. Oxford University Press, USA.

- Y -

Yang L H, Bastow J L, Spence K O, Wright A N (2008) What can we learn from resource pulses. *Ecology* 89:621–634.

- Z -

Zhang Q, Zhang J, Shen J, Silva A, Dennis D A, Barrow C J (2006) A Simple 96-Well microplate method for estimation of total polyphenol content in seaweeds. *Journal of Applied Phycology* 18, 445–450.

ANNEXE : LISTE DES ESPECES DE MACROFAUNE IDENTIFIEES



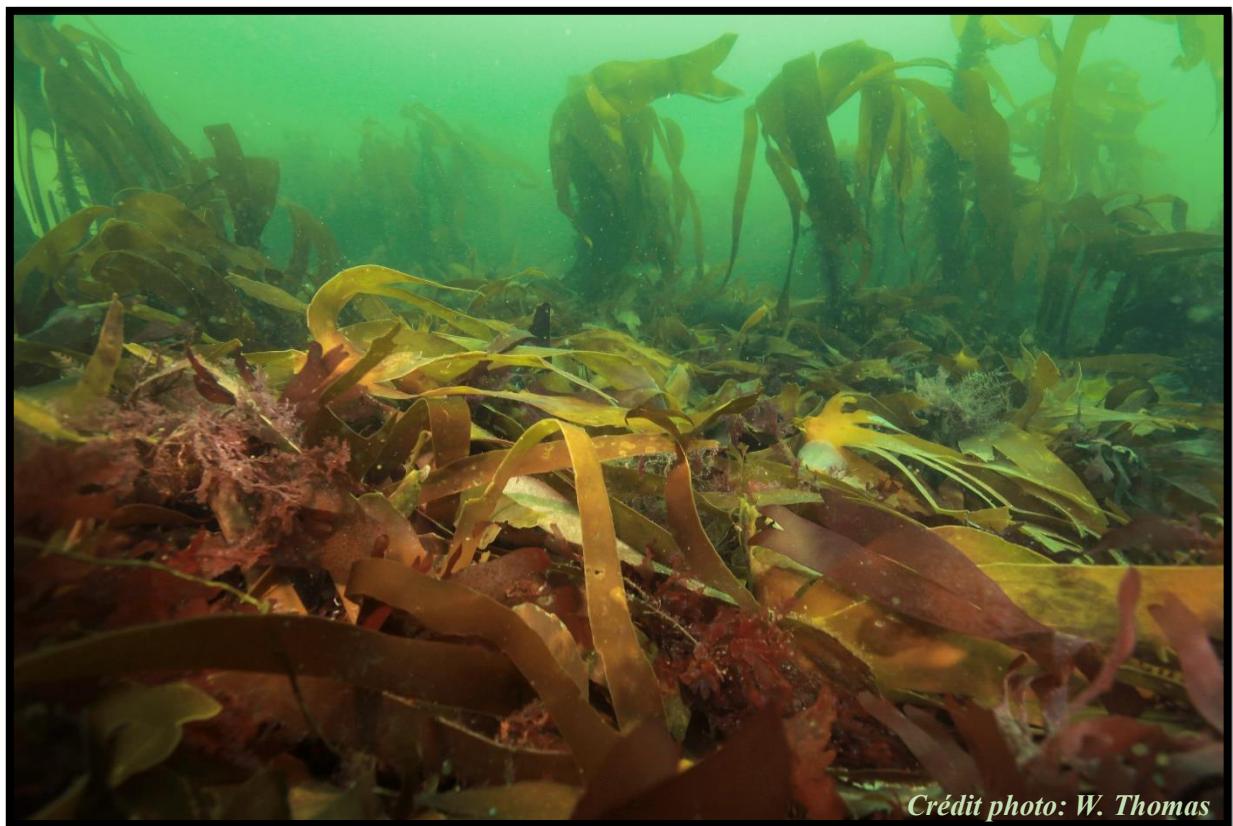
Espèces	Temps de dégradation						
	2 sem.	4 sem.	6 sem.	11 sem.	15 sem.	20 sem.	24 sem.
<i>Abludomelita gladiosa</i>	1	0	0	13	8	0	3
<i>Aequipecten opercularis</i>	0	0	0	0	0	6	3
<i>Amblyosyllis sp.</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ampithoe ramondi</i>	4	2	4	23	14	0	48
<i>Anapagurus hyndmanni</i>	5	6	1	2	37	12	9
<i>Animoceradocus semiserratus</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Anomia ephippium</i>	0	0	0	5	13	32	218
<i>Aora gracilis</i>	0	3	6	26	29	10	57
<i>Apletodon dentatus</i>	2	2	3	0	1	2	3
<i>Aplidium elegans</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Phallusia mammilata</i>	0	0	0	1	1	1	1
<i>Asciidiella aspersa</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Athanas nitescens</i>	9	6	2	1	1	0	0
<i>Barleeia unifasciata</i>	0	1	1	0	0	0	4
<i>Berthella plumula</i>	0	0	0	0	0	0	2
<i>Bittium reticulatum</i>	0	0	0	0	14	18	3
<i>Botrylloides sp.</i>	0	0	0	1	1	1	1
<i>Botryllus schlosseri</i>	0	0	0	1	1	1	1
<i>Branchiomma bairdi</i>	0	0	0	0	0	0	5
<i>Branchiomma bombyx</i>	0	0	0	0	1	0	6
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	0	0	0	0	0	1	2
<i>Calvadosia sp.</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Carcinus maenas</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Cerithiopsis tubercularis</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Chauvetia brunnea</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ciliata mustela</i>	0	20	17	6	5	0	4
<i>Cingula sp.</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Colus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Corella eumyota</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cradoscrupocellaria reptans</i>	0	0	0	0	0	1	1
<i>Crisilla semistriata</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Cymodoce truncata</i>	0	0	0	1	2	0	1
<i>Dexamine spinosa</i>	0	0	0	6	0	0	0
<i>Didemnum vexillum</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Didemnum maculosum</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Distomus variolosus</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Dorididae sp.</i>	0	0	0	0	0	1	0
<i>Dosinia lupinus</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Dynamene bidentata</i>	2	0	1	2	0	2	3
<i>Endeis spinosa</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Entelurus aequoreus</i>	0	0	1	1	3	0	0

<i>Erichthonius brasiliensis</i>	0	1	0	7	4	1	45
<i>Erichthonius punctatus</i>	1	0	0	0	0	0	16
<i>Eualus cranchii</i>	0	2	5	20	13	0	5
<i>Eualus occultus</i>	0	0	1	0	4	0	1
<i>Eumida sanguinea</i>	0	1	0	1	0	0	0
<i>Eupolymnia nebulosa</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Eupolymnia nesidensis</i>	0	0	0	0	0	0	4
<i>Flabelligera affinis</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Gaidropsarus vulgaris</i>	2	0	0	0	0	0	0
<i>Galathea intermedia</i>	12	25	41	69	0	0	0
<i>Galathea squamifera</i>	1	0	1	46	103	84	93
<i>Gammarella fucicola</i>	1	6	0	52	31	1	1
<i>Gammaropsis maculata</i>	0	0	2	1	0	0	8
<i>Gammarus locusta</i>	1475	1172	305	1	0	0	0
<i>Gibbula magus</i>	5	0	0	0	4	2	1
<i>Gibbula tumida</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Gobius paganellus</i>	0	0	0	2	0	5	3
<i>Harmothoe extenuata</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Harmothoe sp.</i>	0	0	0	4	0	0	0
<i>Hippolyte leptocerus</i>	0	0	2	0	0	0	0
<i>Hippolyte longirostris</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Hippolyte varians</i>	0	4	2	3	0	0	1
<i>Hippolytidae sp.</i>	0	0	0	0	0	0	2
<i>Hydroides norvegica</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Idotea balthica</i>	154	231	129	1	0	0	0
<i>Idotea neglecta</i>	33	45	25	0	0	0	0
<i>Inachus phalangium</i>	0	0	1	1	0	0	2
<i>Iphimedia perplexa</i>	0	0	0	0	0	0	2
<i>Iphinoe trispinosa</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Janira maculosa</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Jassa spp</i>	2	4	4	0	1	9	1
<i>Jujubinus exasperatus</i>	0	2	3	11	10	16	14
<i>Jujubinus montagui</i>	2	1	0	0	0	0	0
<i>Jujubinus striatus</i>	1	2	0	0	5	10	4
<i>Praniza sp.</i>	0	0	0	0	0	1	0
<i>Ocenebra erinaceus</i>	0	0	0	0	3	4	4
<i>Lamellaria perspicua</i>	0	0	0	0	0	9	6
<i>Lanice conchilega</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Lembos websteri</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Lepadogaster candolii</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>Lepidonotus clava</i>	0	0	0	0	2	0	5
<i>Lepidonotus squamatus</i>	0	0	0	0	0	0	2
<i>Leptoplana tremellaris</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Liocarcinus holsatus</i>	0	2	1	0	0	0	0
<i>Liocarcinus sp.</i>	0	2	1	0	0	0	0
<i>Macropodia rostrata</i>	0	0	1	0	0	0	1

<i>Macropodia sp.</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Maera grossimana</i>	8	6	1	11	2	0	0
<i>Malmgrenia sp.</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Manzonina crassa</i>	0	0	0	0	2	0	0
<i>Microdeutopus anomalus</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Microdeutopus versiculatus</i>	0	0	0	9	0	0	1
<i>Micronereis sp.</i>	0	0	0	4	6	0	2
<i>Micronereis variegata</i>	0	0	1	6	6	0	2
<i>Microspio sp.</i>	0	0	0	14	3	0	0
<i>Mimachlamys varia</i>	0	0	0	0	0	4	6
<i>Musculus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	2
<i>Mysta picta</i>	0	0	0	2	0	0	0
<i>Mytilus edulis</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Nebalia spp.</i>	5	0	0	0	0	0	0
<i>Necora puber</i>	0	0	0	0	4	0	2
<i>Nemertea sp.</i>	0	0	1	2	0	0	0
<i>Nerophis lumbriciformis</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Nicolea venustula</i>	0	0	0	2	3	0	7
<i>Nototropis guttatus</i>	0	1	1	3	1	0	2
<i>Nototropis swammerdamei</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Nymphon brevirostre</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Ocenebra erynaceus</i>	0	0	0	0	0	2	1
<i>Ocinebrina aciculata</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Ophiocomina nigra</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Ophiothrix fragilis</i>	0	0	0	3	0	0	0
<i>Orchomene humilis</i>	0	0	0	9	5	2	7
<i>Pagurus bernhardus</i>	0	0	0	10	0	0	0
<i>Pagurus cuanensis</i>	0	0	0	1	1	0	0
<i>Pagurus forbesii</i>	0	0	5	0	1	0	0
<i>Pagurus pubescens</i>	0	1	1	2	3	0	0
<i>Pagurus sp.</i>	0	1	0	4	2	1	0
<i>Palaemon longirostris</i>	0	0	0	0	2	0	0
<i>Palaemon serratus</i>	0	0	2	0	6	20	0
<i>Paranaitis kosteriensis</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Parvicardium scabrum</i>	0	0	0	0	9	6	0
<i>Patella pellucida</i>	1	1	0	3	4	3	0
<i>Phrynorhombus norvegicus</i>	0	0	2	0	0	0	0
<i>Pilumnus hirtellus</i>	0	0	0	0	1	1	12
<i>Pisidia longicornis</i>	9	21	59	116	132	145	305
<i>Plathelminthe sp.</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Platynereis dumerilii</i>	4	13	19	17	11	6	25
<i>Polycera quadrilineata</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Prionospio steenstrupi</i>	0	0	0	2	0	0	0
<i>Pusillina inconspicua</i>	0	8	16	0	0	0	0
<i>Pusillina sp.</i>	0	0	0	0	2	1	0

<i>Raphitoma aequalis</i>	1	1	0	0	0	1	0
<i>Retusa obtusa</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Rissoa guerinii</i>	0	3	2	2	5	23	28
<i>Rissoa lilacina</i>	0	0	1	1	4	54	77
<i>Rissoa membranacea</i>	4	0	2	0	5	20	0
<i>Rissoa parva</i>	38	187	211	76	70	58	224
<i>Rissoa spp.</i>	0	169	104	66	16	20	304
<i>Sabella discifera</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Schizomavella sp.</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Setia pulcherrima</i>	0	0	3	0	0	5	0
<i>Siriella dausii</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Siriella dayi</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Spio cf decorata</i>	0	0	0	0	5	0	0
<i>Spio filicornis</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Spio sp.</i>	0	0	1	0	0	0	1
<i>Spirobranchus triqueter</i>	0	0	0	0	18	178	276
<i>Spirorbis sp.</i>	0	0	0	0	3	3	3
<i>Steromphala cineraria</i>	38	104	94	126	147	55	80
<i>Steromphala umbilicalis</i>	0	0	1	0	3	0	0
<i>Subadyte pellucida</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Syllis prolifera</i>	0	0	0	0	0	0	2
<i>Tectura virginea</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Terebellidae sp.</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Thelepus sp.</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Thoralus cranchii</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Timoclea ovata</i>	3	0	0	1	0	3	0
<i>Tricolia pullus</i>	37	71	104	36	13	33	116
<i>Tritia pygmaea</i>	0	0	0	0	3	5	0
<i>Tritia reticulata</i>	0	0	0	0	0	1	0
<i>Trivia arctica</i>	0	0	0	1	2	1	1
<i>Trivia monacha</i>	0	0	0	0	0	0	4
<i>Trophonopsis sp.</i>	0	0	0	0	0	0	5
<i>Tryphosella ranoides</i>	0	0	0	0	0	1	0
<i>Tubuliporina spp.</i>	0	0	0	0	1	1	1
<i>Turbelaria sp.</i>	0	0	0	0	0	0	7
<i>Venus casina</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Websterinereis glauca</i>	0	1	0	0	0	0	0

VALORISATIONS SCIENTIFIQUES



Crédit photo: W. Thomas

Publications

- de Bettignies F**, Dauby P, Thomas F, Gobet A, Delage L, Bonher O, Loisel S, Davoult D (In Revision) Degradation dynamics and processes within kelp fragments accumulations: an in situ experimental approach. *Journal of Phycology*
- de Bettignies F***, Frontier N*, Foggo A, Dauby P, Davoult D (In. Prep.) Sustained productivity and respiration of degrading kelp detritus in the shallow benthos: detached or broken, but not dead. *Functional Ecology*.
- de Bettignies F**, Dauby P, Lepoint G, Riera P, Bocher E, Bonher O, Broudin C, Houbin C, Leroux C, Loisel S, Davoult D (In. Prep.) Temporal succession of macrofaunal community associated with kelp fragment accumulations in an in situ experiment. *Marine Ecology Progress Series*, special ITRS edition.
- de Bettignies F**, Riera P, Dauby P, Bonher O, Leroux C, Davoult D (In. Prep.) *Laminaria hyperborea* as a food source within food-web associated with kelp detritus accumulations: an in situ and dual stable isotope (^{13}C , ^{15}N) labelling experiment. *Marine Environmental Research*.

Communications orales

Conférences internationales

- Florian de BETTIGNIES**, Patrick DAUBY, Maéva BRUNET, François THOMAS, Angélique GOBET, Ludovic DELAGE, Olivier BOHNER, Stéphane LOISEL, Dominique DAVOULT, **ITRS12, Hong-Kong, 2019**. Degradation dynamics processes and macrofauna community succession within drift kelp accumulations: an in-situ experimental approach. Présenté le 08/01/2019 (présentation orale).
- Florian de BETTIGNIES**, Patrick DAUBY, Gilles LEPOINT, Dominique DAVOULT, **EMBS53, Belgium, 2018**. Trophic subsidy through ecosystems: role and dynamics of nearshore subtidal detrital accumulations of *Laminaria hyperborea*. Présenté le 21/09/2018 (présentation orale).

Congrès nationaux

Florian de BETTIGNIES, Maéva BRUNET, François THOMAS, Angélique GOBET, Patrick DAUBY, Dominique DAVOULT, Assemblée Générale IDEALG, 2018. Degradation dynamics of kelp *Laminaria hyperborea* accumulations: an in-situ experimental approach. Présenté le 29/11/2018 (présentation orale).

Florian de BETTIGNIES, Patrick DAUBY, Gilles LEPOINT, Dominique DAVOULT, Assemblée Générale IDEALG, 2017. Experimental study of the role and dynamics of subtidal accumulations of *Laminaria hyperborea* detritus. Présenté le 22/11/2017 (présentation orale).

Florian de BETTIGNIES, Patrick DAUBY, Gilles LEPOINT, Dominique DAVOULT, Société Phycologique de France, France, 2017. In Situ experimental multiparameter approach to study kelp degradation kinetics. Présenté le 22/11/2017 (présentation orale).

Congrès internes à la Station Biologique de Roscoff

Florian de BETTIGNIES, Nadia FRONTIER, Andy FOGGO, Patrick DAUBY, Dominique DAVOULT, UMR7144 days, 2019. Comparative study of kelp detritus physiology from two co-occurring northeast Atlantic species along a simulated depth gradient export. Présenté le 14/02/2019 (présentation orale).

Florian de BETTIGNIES, Patrick DAUBY, Gilles LEPOINT, Dominique DAVOULT, Youth Researcher Day, France, 2018. Trophic subsidy through ecosystems: role and dynamics of subtidal detrital accumulations of *Laminaria hyperborea*. Présenté le 25/01/2018 (présentation orale).

Florian de BETTIGNIES, Patrick DAUBY, Gilles LEPOINT, Dominique DAVOULT, Youth Researcher Day 2016. Trophic connectivity through ecosystems: role and dynamics of subtidal detrital accumulations of *Laminaria hyperborea*. Présenté le 20/12/2016 (poster).

PROJETS DE RECHERCHE ANNEXES



Collaboration interne à la station

Projet HyperBact : étude du microbiote épiphyte associés au fragments de laminaire en dégradation

Pilote du projet : Maéva Brunet, Florian de Bettignies, Angélique Gobet, François Thomas

Le microbiote épiphyte étant l'acteur majeur de la dégradation de la biomasse algale, le projet HyperBact porte sur l'étude de la succession des communautés bactériennes associées aux laminaires au cours de leur dégradation. Les microbiotes associés aux échantillons d'algues, d'eau et de sédiment ont été caractérisés au cours du temps par metabarcoding du gène de l'ARNr 16S (séquençage Illumina MiSeq). La composition et la succession des communautés bactériennes diffèrent selon le compartiment étudié. Le microbiote associé aux algues est le plus impacté par l'accumulation et la dégradation des laminaires, une augmentation de bactéries impliquées dans la l'utilisation des polysaccharides algaux (Bacteroidia) est notamment observée au cours du temps. Les communautés du sédiment sous-jacent aux cages fluctuent également au cours de la dégradation. La déplétion d'oxygène causée par la respiration aérobie des différents organismes conduirait à une plus forte contribution de bactéries impliquées dans le cycle du soufre et la dégradation anaérobie. L'ensemble de ces résultats permet de mieux appréhender le recyclage de la biomasse algale en décomposition par les bactéries hétérotrophes dans les écosystèmes marins.

Publication en cours de réalisation :

Brunet M, **de Bettignies F**, Le Duff N, Tanguy G, Davoult D, Leblanc C, Gobet A, Thomas F
(In. Prep.) Succession of the epiphytic microbiota of the brown alga *Laminaria hyperborea* during its degradation in situ. Journal: Environmental microbiology

Collaboration nationale

Projet NATURALG : Développement d'indicateurs « Récif » (infralittoral et circalittoral) pour les sites Natura 2000

Pilote du projet : Thibaut de Bettignies (UMS 2006, AFB/CNRS/MNHN), en collaboration avec le MNHN et les Stations biologiques de Roscoff et Concarneau.

Contribution au projet : Expertise naturaliste des milieux rocheux subtidaux en amont de la phase terrain, collaborateur pour les tests méthodologiques *in situ* en plongée et analyse des données multivariées.

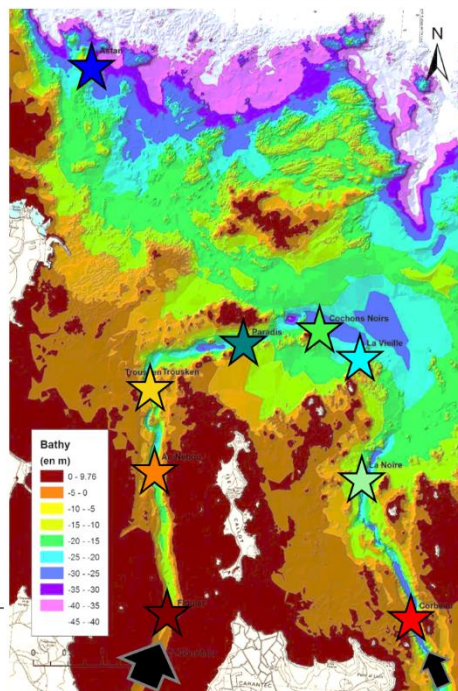
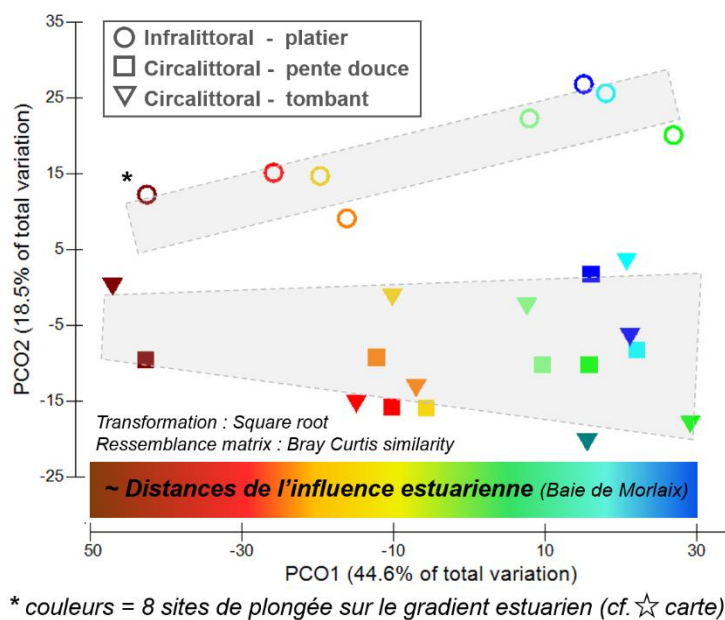
A travers la Directive « Habitat, Faune, Flore » (DHFF) chaque État membre de l'UE, s'engage à assurer le maintien ou le rétablissement des habitats et espèces (d'intérêt communautaire) dans un état de conservation favorable, pour contribuer ainsi au maintien de la biodiversité (art.2, Directive européenne 92/43/CEE). L'état de conservation des habitats doit être évalué au niveau des sites NATURA 2000 (obligation nationale) et au niveau biogéographique (obligation communautaire). A l'échelle des sites, cet engagement est dépendant du développement de méthodes d'évaluation pour les habitats dont l'UMS Patrimoine Naturel, mandatée par le Ministère en charge de l'environnement, a la responsabilité.

Ces méthodes DHFF pour le milieu marin sont encore peu développées à l'exception de l'habitat « Lagunes côtières » (Lepareur et al., 2013) et d'un guide méthodologique généraliste sur les habitats marins (Lepareur et al., 2011). Par nécessité de capitaliser sur les suivis déjà existants de la DCE et du REBENT (Derrien-Courtet & Le Gall, 2010) ainsi que les développements en cours pour la DCSMM, ce projet a pour ambition d'harmoniser les suivis DHFF en développement avec les autres suivis similaires. Le projet Naturalg s'inscrit donc dans cette thématique de Recherche et Développement pour évaluer les habitats marins rocheux (infralittoral et circalittoral) en Atlantique et Manche en cohérence avec les différentes Directives européennes (DHFF, DCE, DCSMM).

La phase terrain de ce projet a permis de réaliser des tests méthodologiques en plongée le long d'un gradient estuarien (Baie de Morlaix), en répliquant le protocole DCE-rocheux subtidal incrémenté de transects pour la macrofaune vagile/poisson et Rapid Assessment Survey pour la faune fixée, dans l'infralittoral et le circalittoral. Le gradient estuarien choisi est un proxy idéal de pressions concomitantes telles que l'augmentation de la charge en MO, la diminution

de la pénétration lumineuse et l'augmentation de la sédimentation. Ce gradient, une fois mieux quantifié, va permettre de calibrer l'indicateur en cours de développement.

Analyse multivariée de la succession des communautés de faune fixée démontrant l'influence estuarienne



Publication prévue printemps 2020

Collaborations internationales

Projet SUGAR NETWORK: BROAD-SCALE ‘litter bag’ experiment in SUGAR kelp forests

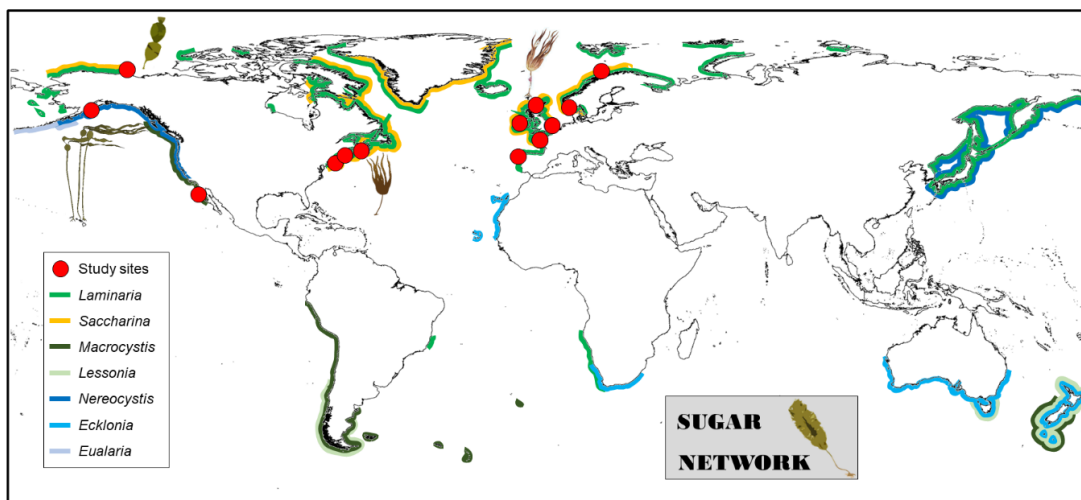
Pilote du projet : Karen Filbee-Dexter (NIVA, Norvège) & Kjell Magnus Norderhaug (NBFN)

Contribution au projet : Mise en place de l’expérimentation dans la Baie de Morlaix et préparation des échantillons

“The aim is to quantify regional differences in residence time and turnover of kelp-derived carbon. Comparative field experiments was conducted throughout a network of researchers from academic and research institutes, using the sugar kelp (*Saccharina latissima*) and another native kelp. All experiments used a standardized litter bag method to measure the breakdown and transformation of kelp detritus over time. Standardization was optimized by the Sugar Network supplying most of the required equipment and processing the biochemical analyses.”

Collaborateurs :

Daniel Smale (MBA, UK), Michael Burrows (SAMS, UK), Pippa Moore (ABER, UK), Ken Dunton (U Texas, USA), Kira Krumhansl (DFO, CAN), Jarrett Byrnes (UMASS USA), Morten Pedersen (RUC, DK), Isabelle Sousa-Pinto (CIIMAR, POR), **Florian de Bettignies (Roscoff, FRA)**, Thomas Wernberg (UWA, AU), Brenda Konar (UAF, USA), Skye Augustine (SFU, CAN), Nessa O’Conner (U Dublin, IRL).



Publication prévue au printemps 2020

Projet LINK : Opportunistic omnivory leads to local adaptation in feeding behaviour and contrasting function across latitudes

Pilote du projet : Jean-Charles Leclerc

Contribution au projet : Analyse des contenus digestifs d'oursins et préparation des échantillons pour l'analyse des isotopes stables

Abstract :

“The study aimed to determine the function of an ectotherm omnivore, the red sea urchin *Echinus esculentus*, which co-occur with the habitat-forming kelp *Laminaria hyperborea* along its entire latitudinal distribution from northern Norway to Portugal. Using a combination of gut content and stable isotope analyses, we determined the diet and the trophic position of sea urchins in Portugal, France, southern Norway and northern Norway. We related these results to latitude and the abundance and distribution of putative food items at each site in order to determine possible drivers (temperature, food availability) of diet and adaptive foraging strategies. Omnivory and diet did not vary with latitude, but rather depended on food availability between and within sites. Our results demonstrate that, likely to maintain a necessary mixed diet, the sea urchin adapts its foraging strategy to match the small-scale distribution of food items in its habitat. We conclude that without challenging the fact that warming can affect interaction strength between ectotherm and their food sources, our results suggest that diet shift flexibility (rewiring) in generalist consumers may rather occur in response to food source redistribution at multiple spatial scales. Across these scales, the way key consumers adapt their foraging strategy to food limitation may challenge our understanding of their structuring function in ecosystems along current and future environmental gradients.”

Publication soumise au journal *Oecologia* :

Leclerc J-C, de Bettignies T, **de Bettignies F**, Christie H, Franco J N, Leroux C, Davoult D, Pedersen M F, Filbee-Dexter K, Wernberg T (Submitted) Local adaptation in feeding behaviour leads to contrasting function of an omnivore across latitudes. *Oecologia*

SUPERVISIONS ET ENSEIGNEMENTS



Supervision d'étudiants

Enora Bocher : Stagiaire L3. Biologie Marine (1.5 mois, 2018 – 1.5 mois, 2019). Sujet : *Identification de la macrofaune benthique et analyses des communautés associées aux accumulations de détritits de laminaires dans le cadre d'une étude expérimentale.* Tri et identification de macrofaune benthique, préparation d'échantillons isotopiques : dissection, broyage et préparation des capsules.

Nadia Frontier : Stagiaire Bachelor (UK). Ecologie Marine (4 mois, 2018). Sujet : *Comparaison de la physiologie des détritits de laminaires issus de deux espèces d'Atlantique nord-est le long d'un gradient de profondeur.* Mise en place d'expériences en aquarium, mesure de production et respiration, analyses des données, écriture d'un article scientifique, plongées scientifiques en lien le projet NATURALG, tri et identification de macrofaune.

Maëlis Kervellec : Stagiaire L2. Biologie/Mathématique (2 semaines, 2018). Sujet: *Assister aux différentes mesures dans le cadre d'expériences en laboratoire et en aquarium en écologie marine.* Tri de macrofaune benthique, mesure de production et décomposition de biomasse.

Sandra Treusard : Stagiaire L1. Biologie (1 mois, 2018). Sujet : *Découverte du matériel et des méthodes employées en recherche en écologie marine.* Assister aux missions de terrain et aux dépouillement du retour terrain. Tri des prélèvements de macrofaune benthique, préparation d'échantillons isotopiques.

David Lorieux : Stagiaire L3. Biologie/Mathématique (3 semaines, 2017), Stage : *Dynamique de dégradation de Laminaria hyperborea : décomposition de biomasse, fragmentation et colonisation par la macrofaune.* Analyse d'images pour déterminer la fragmentation des débris de laminaires (ImageJ et Excel), tri et identification de macrofaune.

Enseignements

Moniteur (72h) : Ecole d'été Expertise Flore. Organiser les sorties terrains, les travaux dirigés et pratiques, assister les professeurs. Public : étudiants en master and professionnels, Station Biologique de Roscoff (<http://www.sb-roscoff.fr/en/marine-flora>)

Enseignements (10h : 3h TD, 7h TP): Flux de matière organique et réseaux trophiques (UE 5UM26, OEM Master - SU): mesure de biomasse et production et analyse de données. Organiser les sorties terrain et travaux pratiques. Public : étudiants en master, Station Biologique de Roscoff (<http://sciencesdelamer.sorbonne-universite.fr/ues/5UM26.html>)

Sensibilisation grand public

Groupe de lycéens : Stage de découverte en Ecologie Marine (1 semaine, 2017). Explication du fonctionnement d'un laboratoire en écologie marine et des problématiques scientifiques de l'équipe, visite de l'aquarium, présentation des différents phylums de macrofaune.

2 classes d'école primaire : Jeunes Reporters des Arts, des Sciences et de l'Environnement Project (Océanopolis, 2017-2018). Présentation en salle de conférence de l'importance des macroalgues pour les écosystèmes côtiers. Visite de l'aquarium de la Station Biologique de Roscoff. Atelier sur les gélifiants retrouvés dans les tissus de macroalgues et préparation de flan à base de composants algaux. Restitution par les élèves de l'école à Océanopolis ([Lien article Télégramme](#)).

Connectivité trophique entre écosystèmes: rôle des accumulations détritiques subtidales et intertidales issues de l'exportation des laminaires

Une large part de la production des forêts de laminaires à *Laminaria hyperborea* n'est pas directement consommée par les herbivores mais est exportée sous forme de macro-détritus. Ces détritus de laminaires transitent vers les environnements côtiers adjacents et, quand les conditions sont propices, peuvent s'accumuler sur différents systèmes benthiques subtidaux ou intertidaux. L'objectif de ce travail de thèse est de caractériser la dynamique de ces accumulations et de décrire la cinétique de dégradation ainsi que la communauté de macrofaune associée. Un ensemble de prospections et de suivis, réalisés en plongée, a été mené au niveau du secteur Île de Batz-Baie de Morlaix et montre la présence saisonnière d'importantes accumulations de fragments de laminaires qui peuvent perdurer pendant plusieurs mois. Ces périodes de fortes accumulations correspondent à la perte annuelle de la vieille fronde en mai et aux périodes de tempêtes hivernales et printanières. Plusieurs expérimentations ont été menées *in situ*, et montrent que les fragments de laminaires possèdent une dégradation particulièrement lente comparée aux autres macroalgues brunes et du même ordre de grandeur que les feuilles de posidonies des litières subtidales de Méditerranée. Au cours de la dégradation, les fragments ont la capacité de maintenir plusieurs mois leur photosynthèse et potentiellement leur capacité de reproduction. Une communauté abondante de macrofaune (170 espèces identifiées) colonise les tissus et une succession écologique s'opère. L'étude du réseau trophique par l'analyse des isotopes stables (^{13}C et ^{15}N , naturels et enrichis artificiellement) révèle que les fragments de *L. hyperborea* contribuent significativement au régime alimentaire de l'ensemble des espèces (herbivores, détritivores, omnivores, filtreurs et prédateurs). Les forêts à *L. hyperborea* jouent ainsi un rôle écologique important pour un grand nombre d'écosystèmes côtiers où les fragments sont exportés et leur aire d'influence sur les milieux côtiers est très probablement sous-estimée.

Laminaires, Dégradation, Macrofaune, Communauté, Réseau trophique, Expériences *in situ*, Isotopes stables

A high proportion of the kelp *Laminaria hyperborea* production is not directly consumed by grazers but is exported from kelp forests as macro-detritus. These detritus drift across adjacent coastal ecosystems and can accumulate over intertidal and subtidal benthic habitats. The aim of this PhD thesis is to characterize the dynamics of these accumulations and to describe the degradation kinetics and the associated macrofauna community. A combination of scuba diving surveys was carried in the Île de Batz-Baie de Morlaix marine sector and revealed the seasonal presence of large accumulations of kelp fragments that can persist during several months. These important accumulations periods correspond to the annual shedding of the old blade in May and to the winter and spring storms. A set of *in situ* experimentations showed that kelp fragments degrade slowly compared to other Phaeophyceae species but display a similar kinetics as *Posidonia oceanica* leaves in the subtidal litters in the Mediterranean Sea. During the degradation process, kelp fragments maintain photosynthesis and respiration functions and are possibly able to maintain their reproduction capacity. Kelp tissues are rapidly colonized by an abundant macrofauna community (170 species reported) and a classical ecological succession occurs. The food-web study, by the stable isotopes analysis (^{13}C and ^{15}N ; in natural conditions and with a labelling experiment) reveals that kelps fragments from *L. hyperborea* significantly contribute to the diet of the whole community, including grazers, detritus feeders, omnivores, filter feeders and predators. *Laminaria hyperborea* kelp forests play a central ecological role for a wide range of coastal ecosystems where fragments are exported and their area of influence is certainly under-estimated.

Kelp, Degradation, Macrofauna, Community, Food web, *In situ* experiment, Stable isotopes