

**Architecture globale du réseau trophique du peuplement  
macrobenthique du site de suivi à long terme Pierre Noire (baie de  
Morlaix) et statut trophique des différentes espèces d'*Ampelisca***

**François Gaudin**



Responsables du stage :  
**Pascal Riera et Eric Thiébaud**



## REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mes responsables de stage Eric Thiébaud et Pascal Riera pour m'avoir fait confiance dans la réalisation de ce travail de 5 mois, pour le temps et l'intérêt qu'ils m'ont accordé. Merci à Eric pour les nombreux conseils qu'il m'a prodigué au cours de ce stage mais aussi tout au long de ces deux années mémorables de Master OEM. Je le remercie aussi de m'avoir invité à présenter un poster au 8<sup>ème</sup> colloque international ISOECOL aux frais de la station. Merci également à Pascal pour m'avoir fait partager son expertise des réseaux trophiques littoraux et côtiers. Ses précieux conseils sur la préparation des échantillons et l'interprétation des résultats ont beaucoup apporté à ce stage.

Je remercie également tous ceux qui, de près ou de loin, ont contribué à la réussite de mon stage. Je me dois de commencer par Céline qui m'a accordé sa patience pour m'aider à l'identification parfois subtile des différentes espèces d'*Ampelisca*. Elle pense aussi toujours à me réserver une place pour une petite croisière en baie de Morlaix. J'en profite au passage pour remercier l'équipage du « Research Vessel » Neomysis (Gilles, Noël et François). Merci à Franck Gentil pour l'identification des échantillons traités au cours de ce stage et pour m'avoir fait partager sa connaissance du peuplement de Pierre Noire. Merci à Jean-Charles pour la petite place qu'il m'a faite à côté de sa paillasse. J'ai pu y préparer tous mes échantillons. Merci également pour ses conseils de jeune isotopiste. Je remercie aussi Cédric, responsable du spectromètre de masse, qui s'est occupé de passer chaque échantillon dans la machine et qui m'a fourni les rapports isotopiques de ceux-ci. Merci à Ann Andersen pour ses conseils sur la préparation de mes petites *Ampelisca* avant leur shooting au microscope électronique à balayage. Je remercie également Nicolas Gayet du centre Ifremer de Brest sans qui je n'aurais pu obtenir de si jolies photos au MEB.

Je remercie ma chef d'équipe, Fred, avec qui je recommencerais bien une petite présentation informelle en ouverture d'une réunion. Merci également à tous les occupants du couloir Benthos de la SBR pour leur accueil et leur convivialité à la pause café. Je salue notamment Thierry qui, je dois le dire, fait partie des « vrais benthologues » mais aussi Thomas, Aline, Dominique, Sophie, Amandine, Fanny, François, Laure, Caro, Jocelyn, Renaud, Doriane, ...

Merci également à tous mes camarades du Master OEM également en stage à Roscoff. Un merci tout particulier à Justine qui m'a soutenu tout au long de ces 5 mois (à grand renfort de SMS...), ainsi qu'à Alice qui nous a rejoint un peu plus tard pour partager avec nous de bons moments d'amitié. Merci également à Camille dont j'ai fait la connaissance au début de cette période de stage ainsi qu'à Alexis pour sa bonne humeur légendaire et les parties de billard qu'on a pu se faire à Ker Jeffic.

Enfin, je tiens à remercier mes parents pour leur soutien moral et logistique entre le Sud et le Nord de cette grande et belle région qu'est la Bretagne.



# SOMMAIRE

<b>Introduction</b>	<b>1</b>
<b>I - Matériel et méthodes</b>	<b>4</b>
I. 1. Site d'étude	4
I. 2. Echantillonnage	5
I. 2. 1. Prélèvement des sources	5
I. 2. 2. Prélèvement du zooplancton et de la macrofaune	5
I. 3. Analyse isotopique du carbone et de l'azote	6
I.3. 1. Préparation des échantillons	6
I. 3. 2. Principe du traçage isotopique naturel	7
I. 3. 3. Analyse par spectrométrie de masse isotopique	7
I. 3. 4. Structure du réseau trophique	8
I. 3. 5. Estimation des niveaux trophiques	9
I. 4. Description des structures anatomiques fines associées à la sélection de la nourriture chez les <i>Ampelisca</i>	10
I. 5. Lien entre biodiversité et fonctionnement du peuplement macrobenthique des sables fins de la Baie de Morlaix	11
<b>II – Résultats</b>	<b>11</b>
II. 1. Structure globale du réseau trophique	11
II. 1. 1. Caractérisation isotopique des sources	11
II. 1. 2. Caractérisation isotopique des consommateurs	12
II. 1. 3. Estimation des niveaux trophiques	14
II. 1. 4. Variabilité saisonnière	14
II. 2. Statut trophique des différentes espèces d' <i>Ampelisca</i>	15
II. 2. 1. Distribution des signatures isotopiques	15
II. 2. 2. Description des structures anatomiques fines associées à la sélection de la nourriture	16
II. 3. Lien entre biodiversité et fonctionnement du peuplement macrobenthique des sables fins de la Baie de Morlaix	17
<b>III – Discussion</b>	<b>18</b>
III. 1. Structure globale du réseau trophique	18
III. 2. Variabilité saisonnière et pluriannuelle	22
III. 3. Statut trophique des différentes espèces d' <i>Ampelisca</i>	24
<b>Conclusion et perspectives</b>	<b>25</b>
<b>Bibliographie</b>	<b>27</b>



---

## Introduction

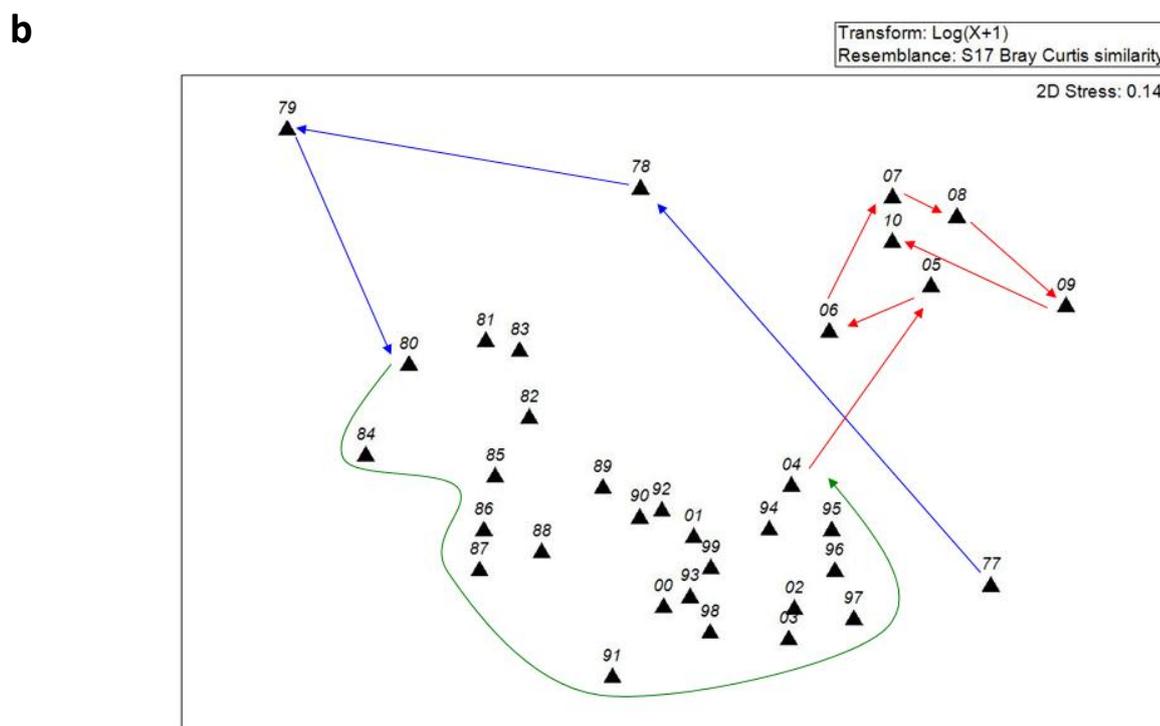
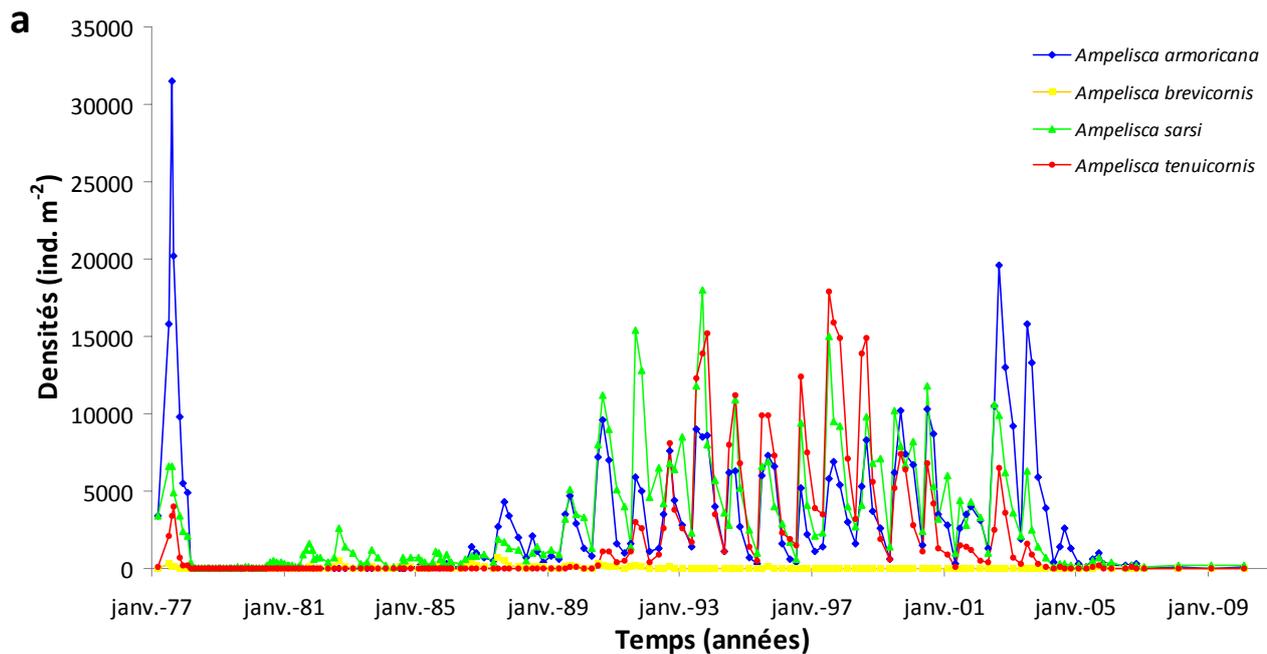
Les écosystèmes côtiers sont en général caractérisés par une grande diversité de sources de nourriture potentielles, autochtones et allochtones, disponibles pour les consommateurs benthiques. Si la sédimentation de matière organique d'origine planctonique soutient manifestement les communautés benthiques (Graf, 1992), les apports continentaux ainsi qu'une variété de producteurs primaires (herbiers, macroalgues, microphytobenthos) constituent un ensemble de sources supplémentaires dont l'utilisation par les organismes benthiques augmente le long d'un gradient océan-continent (Riera et Richard, 1996). Cette diversité de sources disponibles en milieux côtiers rend particulièrement complexe la description des voies de transfert trophique majeures au sein des peuplements benthiques côtiers (Fry et Sherr, 1984). La compréhension de ces voies de transfert essentielles au fonctionnement et à la stabilité des écosystèmes permet pourtant de mieux appréhender la réponse de ces derniers aux perturbations d'origine naturelle (Cloern *et al.*, 2007) ou anthropique (Cloern, 2001). De manière plus générale, la compréhension de la structure et du fonctionnement des réseaux trophiques implique (1) la connaissance de leur diversité biologique, (2) la détermination et la mesure des interactions trophiques et (3) la définition des niveaux trophiques associés aux différentes composantes de la biocénose (Riera, 2006).

L'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote contribue à définir les voies de transfert trophique majeures au sein d'un écosystème. Développée depuis plusieurs années pour caractériser la matière organique dès son origine et suivre son incorporation dans les réseaux trophiques, en particulier dans les écosystèmes côtiers (Fry et Sherr, 1984), cette méthode repose sur le constat que la composition isotopique d'un consommateur dépend de celle de sa nourriture et du fractionnement isotopique qui se produit lors de son assimilation (Peterson et Fry, 1987). Avec un faible enrichissement en isotope lourd du carbone (i.e.  $^{13}\text{C}$ ) des animaux par rapport à leur régime alimentaire (environ 1 ‰ selon DeNiro et Epstein, 1978), l'analyse des rapports isotopiques du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) permet principalement d'identifier la contribution relative des différentes sources de matière organique disponibles pour les consommateurs benthiques en raison de la forte variabilité de leur signature isotopique (Fry et Sherr, 1984). Le facteur d'enrichissement en isotope lourd de l'azote (i.e.  $^{15}\text{N}$ ) entre deux niveaux trophiques est au contraire plus élevé (en moyenne 3,4 ‰ selon Minagawa et Wada, 1984). Les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  peuvent ainsi donner une estimation du niveau trophique des organismes, en particulier lorsque le calcul se base sur les consommateurs primaires (Post, 2002). En comparaison de différentes méthodes d'études des relations trophiques, le traçage isotopique

naturel présente l'avantage de fournir une mesure intégrée dans le temps de la source de nourriture réellement assimilée et incorporée dans les tissus d'un organisme et pas uniquement de la nourriture ingérée (Tieszen *et al.*, 1983). Les rapports isotopiques peuvent ainsi révéler le niveau de « sélectivité » plus ou moins prononcé d'un régime alimentaire ou, à l'inverse, le caractère « opportuniste » d'une espèce (Riera, 2006). Cette approche permet ainsi d'appréhender les phénomènes de compétition trophique entre espèces sympatriques. Plus que de simples traceurs de matière, les isotopes stables sont également devenus des outils efficaces pour définir les propriétés structurales et fonctionnelles des réseaux trophiques (Layman *et al.*, 2007). Cet outil permet alors d'aborder l'étude des réseaux trophiques sous l'angle des relations biodiversité-fonctionnement.

Les études liées aux effets du nombre d'espèces sur certaines fonctions essentielles des écosystèmes terrestres, principalement des prairies (e.g. Reich *et al.*, 2001), ont suscité l'émergence d'une recherche centrée sur les relations entre diversité et fonctionnement des écosystèmes (Loreau *et al.*, 2001). L'utilisation du terme « diversité fonctionnelle » et les manières de la mesurer n'ont alors cessé de croître (Petchey et Gaston, 2006). Cette préoccupation a amené certains auteurs à comparer les approches traditionnelles de description des peuplements que représentent l'analyse de la composition taxonomique et celle des groupes trophiques avec une approche plus récente, l'analyse des traits biologiques (Bremner *et al.*, 2003). Leurs travaux ont ainsi pu montrer que ces trois approches distinctes fournissaient des images différentes de l'organisation spatiale des peuplements. En prenant en compte une grande variété de fonctions écologiques, l'approche par les traits biologiques met en avant une plus grande diversité des assemblages faunistiques avec une plus forte hétérogénéité à petite échelle, en comparaison de l'approche classique basée sur la composition faunistique. L'utilisation des seuls groupes trophiques comme proxy du rôle fonctionnel des espèces offre une image intermédiaire.

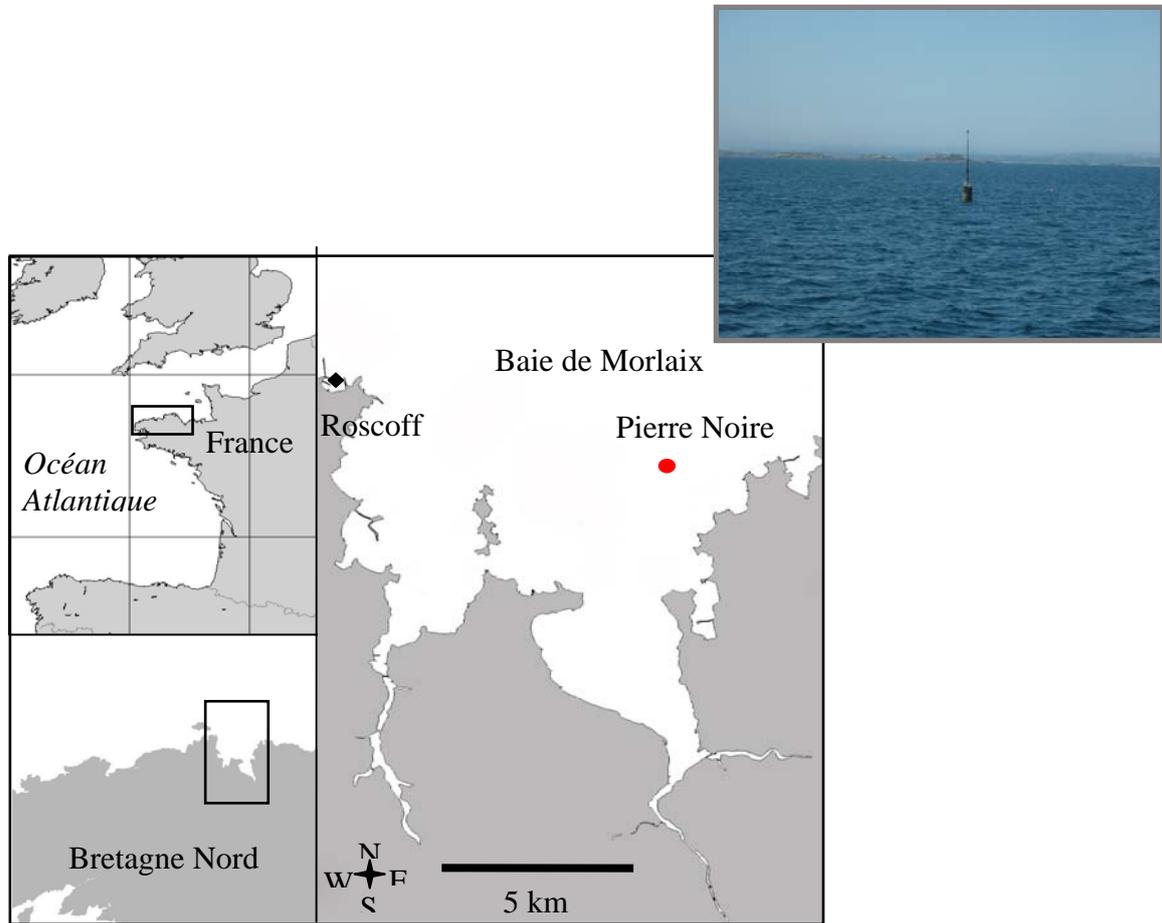
La nature exacte de la relation entre diversité taxonomique et diversité fonctionnelle reste cependant peu connue dans la plupart des écosystèmes naturels (Naeem, 2002 ; Halpern et Floeter, 2008). En milieu marin, les études antérieures ont souvent mesuré, de manière expérimentale, les effets de la diversité sur quelques fonctions particulières des écosystèmes telles que les flux de nutriments à l'interface eau-sédiment (Emmerson *et al.*, 2001 ; Waldbusser *et al.*, 2004) ou encore le contrôle de la croissance des communautés macroalgales par les brouteurs (O'Connor et Crowe, 2005). Les études qui se sont intéressées à la compréhension des



**Figure 1.** Evolution temporelle (1977 à 2010) du peuplement macrobenthique du site « Pierre Noire » (baie de Morlaix). a) Evolution des densités des quatre espèces d'*Ampelisca* les plus abondantes au sein du peuplement. b) Résultat d'une analyse multivariée (nMDS) menée sur la composition spécifique de la macrofaune benthique échantillonnée au mois de mars de chaque année. *Source : Observatoire de La Biodiversité Littorale et Côtière, Station Biologique de Roscoff*

relations entre diversité et fonctionnement général des écosystèmes marins sont peu nombreuses (Micheli et Halpern, 2005 ; Bell, 2007 ; Halpern et Floeter, 2008 ; Danovaro *et al.*, 2008 ; Paganelli *et al.*, 2012) et rares sont celles qui relient, dans le temps, les changements observés de la structure des peuplements à des changements fonctionnels (Frid, 2011).

En Manche, mer soumise à un fort hydrodynamisme tidal, les sédiments fins se confinent dans les eaux peu profondes des baies et des estuaires où les courants instantanés de marée sont les plus faibles, et abritent des biocénoses en situation insulaire (Cabioch *et al.*, 1982). C'est le cas du peuplement des sables fins envasés de la baie de Morlaix, qui est remarquable à l'échelle du plateau continental du Nord-Ouest européen par sa grande richesse spécifique (Dauvin, 1984) et par la dominance de plusieurs espèces de crustacés amphipodes du genre *Ampelisca* (Krøyer) avec des densités parfois supérieures à 40 000 ind.m<sup>-2</sup> (Dauvin, 1987 ; Poggiale et Dauvin, 2001). Afin de comprendre les mécanismes naturels et anthropiques responsables de la variabilité de la structure des peuplements côtiers, il fait l'objet d'un suivi temporel depuis 1977 à raison d'au moins cinq dates de prélèvements par an (Dauvin, 1984, 1998). En mars 1978, soit un an après le début du suivi, l'arrivée d'importantes quantités d'hydrocarbures issues du naufrage de l'Amoco Cadiz a fortement perturbé la composition et le fonctionnement des peuplements benthiques des côtes nord-Bretagne et notamment de la baie de Morlaix (Cabioch *et al.*, 1978). Cette pollution s'est entre autres traduite par la quasi disparition des populations dominantes d'*Ampelisca* et n'a permis qu'à une seule espèce (i.e. *Ampelisca sarsi*, Chevreux) de se maintenir à de très faibles densités (Dauvin, 1987). La recolonisation puis la reconstitution de ces populations ont duré plus d'une dizaine d'années en raison des spécificités biologiques des crustacés amphipodes (faible dispersion des organismes due à l'absence de phase larvaire, faible fécondité) (Fig. 1a). Certaines espèces ont néanmoins recolonisé le milieu plus rapidement que d'autres en fonction de l'éloignement des sources possibles de recolonisation et de différences dans les stratégies démographiques des différentes espèces (i.e. espèce bivoltine vs. espèce univoltine) (Dauvin, 1987 ; Dauvin *et al.*, 1993 ; Poggiale et Dauvin, 2001). Le retour à des abondances globales à peu près équivalentes à celles des années 1970 ne s'est donc fait qu'à partir du milieu des années 1990 (Dauvin et Gentil, 1990 ; Dauvin, 1998). Depuis 2005, les densités d'*Ampelisca* se sont de nouveau effondrées sans qu'une cause particulière puisse être avancée avec certitude. Cet effondrement des abondances d'*Ampelisca* a par ailleurs été associé à une chute de la richesse spécifique et à une réorganisation de la structure du peuplement (Thiébaud, comm. pers.). La figure 1b représente



**Figure 2.** Localisation du site d'étude dans la baie de Morlaix, près de la balise de Pierre Noire.

les trois grandes périodes qui caractérisent au cours du temps l'évolution de la structure du peuplement macrobenthique des sables fins du site « Pierre Noire », dans la baie de Morlaix. La première période commence au début du suivi, s'étend jusqu'en 1980 et se caractérise par une importante variabilité temporelle dans la structure du peuplement due aux effets directs et indirects de la marée noire. De 1980 à 2004, les changements interannuels de la composition spécifique du peuplement sont faibles. Cette période correspond à la reconstitution progressive et au maintien des populations d'*Ampelisca*. L'effondrement toujours inexplicable de ces populations et la brutale réorganisation de la structure du peuplement marquent, à partir de 2005, la troisième période.

De nombreuses études ont ainsi décrit la structure et la dynamique du peuplement macrobenthique des sables fins de la baie de Morlaix. *A contrario*, la simulation des flux de carbone effectuée par Chardy et Dauvin (1992) reste à ce jour la seule étude ayant porté sur le fonctionnement général du réseau trophique benthique de ce site. Le modèle trophodynamique développé, qui incluait 7 compartiments benthiques (i.e. détritus, bactéries, méiofaune et 4 groupes trophiques du macrobenthos), a notamment permis de montrer (1) l'importance du couplage benthopélagique et (2) le rôle clé des bactéries et de la méiofaune dans l'exploitation des apports pélagiques de carbone et son transfert vers les carnivores.

Les objectifs de la présente étude sont 1) de caractériser la structure globale du réseau trophique benthique des sables fins de la baie de Morlaix sur la base, notamment, d'une analyse isotopique des groupes trophiques, 2) d'analyser précisément le statut trophique des différentes espèces sympatriques d'*Ampelisca* qui structurent le peuplement et 3) de relier les changements observés depuis plus de 30 ans de la structure du peuplement à des changements fonctionnels en termes de flux trophiques.

## I - Matériel et méthodes

### I. 1. Site d'étude

Le site Pierre Noire, localisé au sein du peuplement macrobenthique des sables fins à *Abra alba* (Wood) et *Hyalinoecia bilineata* (Baird), est situé dans la partie Est de la baie de Morlaix (48°42'30"N ; 3°51'58"W) à une profondeur de 17 m (Fig. 2). Les principales caractéristiques abiotiques du site ont été décrites par Dauvin (1984). Le sédiment est constitué

de sables fins avec une taille médiane des grains comprise entre 140 et 180  $\mu\text{m}$ , une teneur en particules fines (i.e.  $<63 \mu\text{m}$ ) inférieures à 1 % et un faible contenu en carbone organique particulaire compris entre 0,10 et 0,40 % du poids sec de sédiment. Des observations plus récentes indiquent cependant une augmentation de la teneur en pélites depuis la fin des années 90 qui peut désormais atteindre 8 à 10 % (Lavie, 2010). Dans la partie occidentale de la Manche, le long des côtes françaises, l'influence des eaux de l'Atlantique et les forts courants tidaux produisent une colonne d'eau homogène tout au long de l'année entraînant l'absence de thermocline. Les caractéristiques hydrologiques du site Pierre Noire présentent par ailleurs de faibles fluctuations saisonnières. La température du fond varie de 8°C en mars à 15°C en septembre et la salinité de 34,5 en hiver à 35,3 au début de l'automne.

## **I. 2. Echantillonnage**

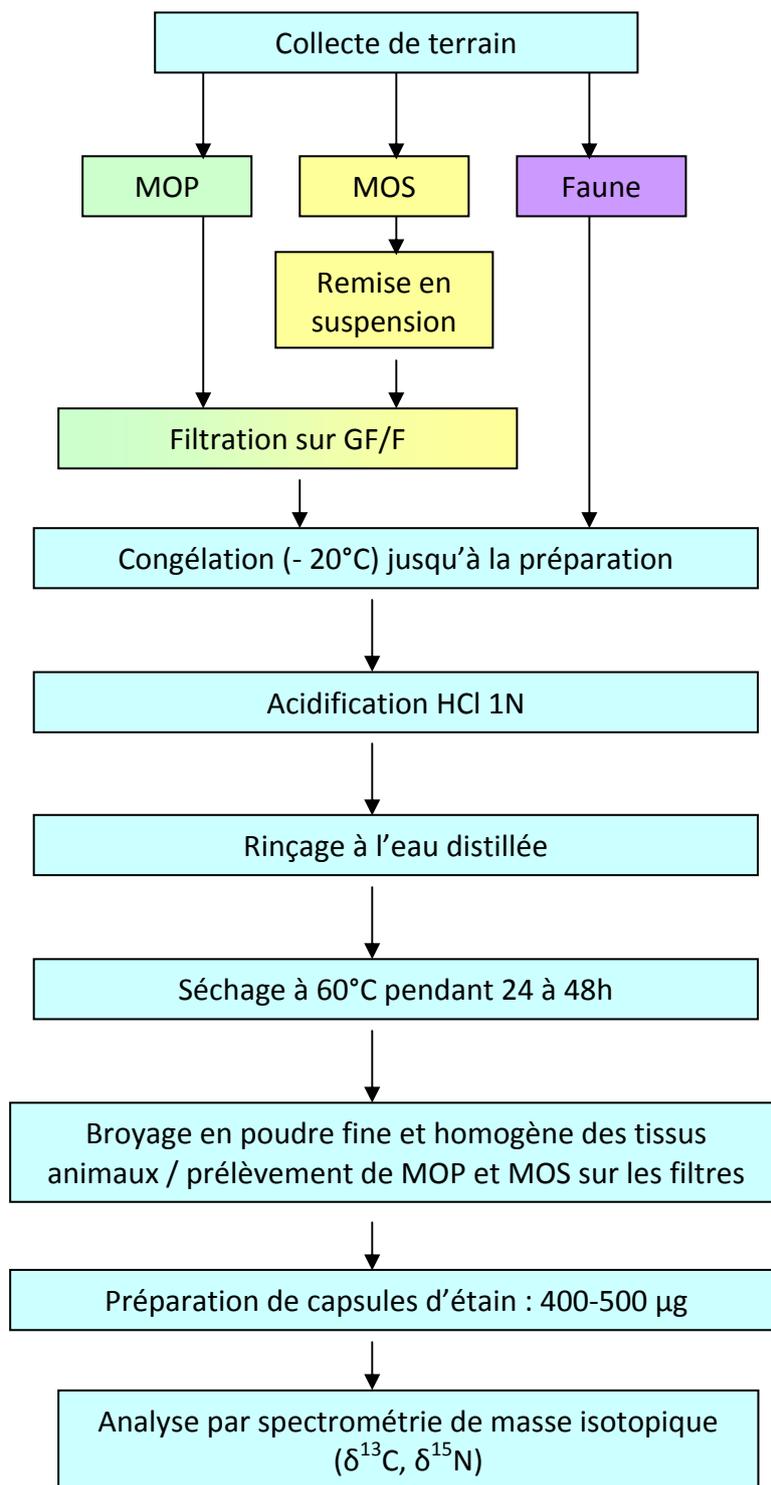
Afin de pouvoir observer une éventuelle variabilité saisonnière dans la structure du réseau trophique du peuplement macrobenthique du site Pierre Noire, deux séries de prélèvements ont été effectuées : l'une en fin d'été à l'issue de la période de forts apports trophiques pélagiques le 26 août 2010, l'autre en fin d'hiver le 14 février 2011.

### **I. 2. 1. Prélèvement des sources**

Pour avoir accès à la matière organique particulaire de surface ( $\text{MOP}_s$ ) et à la matière organique particulaire du fond ( $\text{MOP}_f$ ), des échantillons d'eau de mer ont été collectés avec une bouteille Niskin de 18 L, respectivement à 1 et 23 m de profondeur, soit 1 m en dessous de la surface et 1 m au-dessus du fond. Afin d'avoir une signature de la MOP la plus représentative des eaux marines, ceux-ci ont été réalisés aux alentours de la pleine mer ( $\pm 1\text{h}$ ). Un prélèvement de sédiment a été effectué à la benne Smith McIntyre afin d'obtenir la matière organique sédimentée (MOS) présente dans les couches superficielles du sédiment et directement disponible au benthos.

### **I. 2. 2. Prélèvement du zooplancton et de la macrofaune**

Le zooplancton a été échantillonné dans les eaux de surface à l'aide d'un filet cylindro-conique de type WP2 (vide de maille : 200  $\mu\text{m}$ ). Un rapide examen de l'échantillon réalisé à la loupe binoculaire a montré une très large dominance de copépodes tels que *Temora longicornis* (Müller), *Centropages typicus* (Krøyer) ou encore *Acartia spp* (Dana). L'échantillonnage de la macrofaune benthique a été réalisé au moyen d'une benne Smith McIntyre. Après



**Figure 3.** Schéma analytique de la procédure de traitement des échantillons en vue de leur analyse isotopique. MOP : Matière Organique Particulaire. MOS : Matière Organique sédimentée.

échantillonnage, le sédiment a été lavé sur un tamis à ouverture circulaire d'1 mm de diamètre. Au laboratoire, les échantillons ont été triés, et les organismes identifiés vivants (dans la majorité des cas jusqu'à l'espèce) puis congelés et conservés à -20°C jusqu'à leur préparation pour l'analyse au spectromètre de masse isotopique. Accidentellement, certains poissons démersaux comme la sole ont été échantillonnés à la benne et pris en considération dans les analyses. Afin d'observer les structures anatomiques fines associées à la sélection de la nourriture des quatre espèces d'*Ampelisca* les plus abondantes au sein du peuplement (i.e. *Ampelisca armoricana*, Bellan-Santini & Dauvin ; *A. brevicornis*, Costa ; *A. sarsi*, Chevreux et *A. tenuicornis*, Liljeborg), quatre prélèvements supplémentaires ont été effectués à la benne Smith McIntyre le 29 février 2012.

### I. 3. Analyse isotopique du carbone et de l'azote

#### I. 3. 1. Préparation des échantillons

Les grandes étapes de la procédure de traitement des échantillons en vue de l'analyse isotopique en carbone et en azote sont présentées sur la figure 3. Pour collecter la MOP<sub>s</sub> et la MOP<sub>r</sub>, les prélèvements d'eau ont été filtrés immédiatement après échantillonnage sur des filtres Whatman GF/F (0,7 µm) préalablement calcinés (5h à 520°C). La matière organique sédimentée déposée à la surface du sédiment (MOP<sub>dép</sub>) a été prélevée par remise en suspension du sédiment puis filtration suivant les mêmes conditions que pour la MOP. D'autre part, la matière organique sédimentée associée à l'épipsamon, c'est-à-dire aux organismes attachés aux grains de sable (MOP<sub>épip</sub>) a été récupérée à partir d'un brassage mécanique des grains pour en détacher au mieux les particules organiques associées. Les filtres ainsi obtenus ont ensuite été acidifiés brièvement avec de l'acide chlorhydrique 1N afin de retirer les carbonates qui interfèreraient avec les mesures de  $\delta^{13}\text{C}$  du carbone organique, rincés à l'eau distillée, séchés dans une étuve à 60°C pendant 24 à 48h puis conservés à -20°C jusqu'à l'analyse isotopique. Les échantillons de zooplancton ont été acidifiés, rincés et séchés selon la même procédure.

Pour les organismes macrobenthiques de plus grande taille, seuls les tissus musculaires ont été prélevés dans la mesure où les lipides sont appauvris en  $^{13}\text{C}$  par rapport aux autres fractions biochimiques (DeNiro et Epstein, 1978). Pour cela, des échantillons de muscles ont été soigneusement récupérés sur la partie dorsale des poissons, dans les périopodes des Brachyura, à partir des abdomens des Caridea et des Anomura et à partir du siphon des gros bivalves (e.g. *Lutraria lutraria*, Linnaeus). Parce que les animaux obtiennent les acides aminés

essentiels qui constituent leurs muscles à partir de leur nourriture, l'analyse de ces tissus devrait avoir une meilleure similitude animal-nourriture que l'analyse d'autres parties du corps (Fry et Sherr, 1984). Par ailleurs, le tissu musculaire ayant un turnover relativement faible (Tieszen *et al.*, 1983), la mesure de sa composition isotopique permet d'obtenir une image intégrée de la nourriture assimilée et donc du régime alimentaire sur une période de quelques semaines.

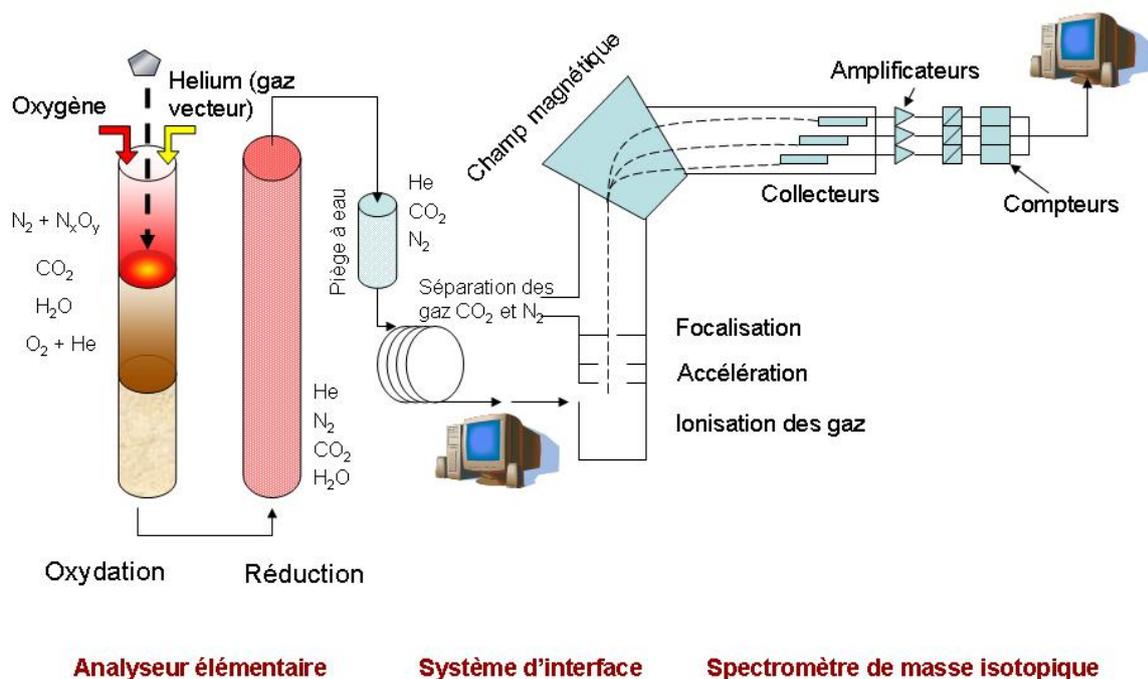
Pour les autres espèces, les mesures ont été réalisées sur les organismes entiers. Dans le cas particulier des mollusques dont le prélèvement des siphons ou du pied était impossible du fait de leur petite taille, les individus entiers ont été préalablement séparés de leur coquille. Pour les plus petites espèces de la macrofaune (principalement des polychètes et des amphipodes), plusieurs individus ont parfois dû être rassemblés afin d'obtenir suffisamment de matière pour permettre leur analyse isotopique. Les tissus, individus ou groupes d'individus ainsi obtenus ont été traités de la même manière que le zooplancton. A la sortie de l'étuve, tous les échantillons ont été broyés à l'aide d'un pilon et d'un mortier afin d'obtenir une poudre homogène. Pour chaque échantillon, une partie de cette poudre (de l'ordre de 400 à 500 µg) a été placée dans une capsule en étain (« ultraclean ») en vue de l'analyse par spectrométrie de masse isotopique.

### **I. 3. 2. Principe du traçage isotopique naturel**

Les isotopes stables de la matière sont caractérisés par un nombre de neutrons variable pour un même élément (même numéro atomique) et sont présents dans la nature en proportions fixes. Cette différence de masse entre les isotopes leur confère des propriétés biochimiques différentes. C'est sur elle que repose l'application de la spectrométrie de masse en biologie et en écologie. Les compositions isotopiques des producteurs primaires sont liées à leurs sources de carbone et d'azote minéral et à la voie de la photosynthèse qu'ils réalisent (Riera, 2006). Les propriétés d'assimilation de certains isotopes par les consommateurs permettent par la suite de les distinguer (Fry et Sherr, 1984). En effet, lors des transferts de matière au sein des réseaux trophiques, une différence de composition isotopique appelée « fractionnement » se crée entre la source de nourriture et son consommateur. Elle s'explique physiologiquement, en particulier par la respiration et l'excrétion préférentielle d'isotopes légers (DeNiro et Epstein, 1978, 1981 ; Minagawa et Wada, 1984).

### **I. 3. 3. Analyse par spectrométrie de masse isotopique**

L'analyse des compositions en isotopes stables du carbone et de l'azote s'est faite sur les échantillons préparés au moyen d'un analyseur élémentaire CN Flash 1112 EA (Thermo Finnigan,



**Figure 4.** Schéma simplifié du fonctionnement général du couplage entre l'analyseur élémentaire et le spectromètre de masse via le système d'interface.

**Tableau 1.** Définition des groupes trophiques utilisés dans cette étude (adapté de Pearson, 1971 et de Fauchald et Jumars, 1979)

Groupe trophique	Définition
Suspensivores	Espèces benthiques qui se nourrissent par filtration active ou passive de matière organique particulaire présente dans la colonne d'eau.
Dépositivores de surface	Espèces sédentaires et semi-sédentaires qui se nourrissent à l'interface eau-sédiment en collectant des particules vivantes détritiques.
Mixtes (suspensivores et dépositivores de surface)	Espèces qui peuvent se nourrir à la fois par filtration de matière organique particulaire et par collection de matériel détritique à l'interface eau-sédiment.
Dépositivores de sub-surface	Espèces qui se nourrissent en ingérant du sédiment et en absorbant les sédiments qu'il contient.
Omnivores	Espèces qui se nourrissent à la fois de matériel détritique à l'interface eau-sédiment, de petites proies qu'elles chassent ou de charognes.
Nécrophages	Espèces qui se nourrissent d'organismes morts.
Carnivores	Espèces qui sont principalement des prédateurs mobiles et qui se nourrissent à la surface du sédiment.

Brême, Allemagne) couplé à un spectromètre de masse Delta Plus (Thermo Finnigan, Brême, Allemagne) via un système d'interface Conflow III (Thermo Finnigan, Brême, Allemagne). Le fonctionnement de ce couplage de type EA-IRMS (Elemental Analyzer – Isotope Ratio Mass Spectrometry) est résumé en figure 4. La précision analytique, déterminée à partir des écarts-type de mesures répétées d'un standard de laboratoire, était de 0,10 ‰ pour le  $\delta^{13}\text{C}$  et de 0,13 ‰ pour le  $\delta^{15}\text{N}$ . Ces mesures isotopiques ont été réalisées à la Station Biologique de Roscoff par Cédric Leroux (ingénieur en charge du spectromètre de masse). Les rapports isotopiques sont exprimés en unités  $\delta$ , c'est-à-dire en ‰ de déviation par rapport à un standard universel. Le rapport  $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$  est comparé à celui du standard de référence que constitue le PDB (Pee Dee Belemnite), roche fossile du Crétacé, et le rapport  $R = {}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$  est comparé à celui de l'azote atmosphérique. On obtient pour le rapport isotopique d'un élément X :

$$\delta X = [(R_{\text{échantillon}} / R_{\text{standard}}) - 1] \times 10^3$$

### I. 3. 4. Structure du réseau trophique

Afin d'identifier des groupes d'espèces possédant des régimes trophiques proches, une classification ascendante hiérarchique (ou dendrogramme) a été réalisée sur la base des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et de  $\delta^{15}\text{N}$  des espèces échantillonnées à chacune des deux saisons en utilisant la méthode de groupement moyen. Le degré de divergence dans les signatures isotopiques entre chaque paire d'espèces a été mesuré à l'aide de la distance euclidienne. Les groupes ainsi obtenus ont été comparés aux groupes trophiques attribués à chaque espèce (Annexes 1 et 2) à partir d'une analyse de la littérature (Pearson, 1971 ; Fauchald et Jumars, 1979 ; Dauvin, 1984 ; Grall *et al.*, 2006 ; Nicolas *et al.*, 2007 ; Simonini *et al.*, 2004 ; Gibbs, 1977 ; Drévès *et al.*, 2002 ; Carlier *et al.*, 2007 ; Le Loc'h *et al.*, 2008 ; Fanelli *et al.*, 2009 ; Rigolet *et al.*, 2011 ; Bernardez *et al.*, 2000 ; Velasco *et al.*, 2010 ; De Grave et Turner, 1997 ; Haddock, 2007 ; Dobbs et Guckert, 1988). Sept groupes trophiques dont la définition est rappelée dans le tableau 1 ont été pris en compte : suspensivore, mixte (i.e. suspensivore et dépositivore de surface), dépositivore de surface, dépositivore de sub-surface, omnivore, nécrophage et carnivore. Seule l'espèce *Odontosyllis gibba* (Claparède) ne s'est pas vu attribuée l'un de ces groupes en raison des divergences relevées dans la littérature sur son régime alimentaire. Basé sur l'hypothèse nulle qu'il n'y a aucune différence entre les groupes trophiques définis à partir des mesures obtenues et ceux définis à partir de la littérature, une Analyse de Variance Multivariée par Permutations (i.e. PERMANOVA, Permutational Multivariate Analyses of Variance) a été réalisée en prenant le groupe trophique défini dans la littérature comme facteur fixe. Analogue à l'analyse de variance, le principe de

**Tableau 2.** Définitions et significations écologiques des indices permettant de décrire la structure d'un réseau trophique à l'échelle de la communauté, d'après Layman et al. (2007).

Indice	Définition	Signification écologique
NR	Gamme de $\delta^{15}\text{N}$	Longueur (i.e. nombre de niveaux trophiques) du réseau trophique
CR	Gamme de $\delta^{13}\text{C}$	Diversité des sources de nourriture à la base du réseau trophique
TA	Surface du nuage de points	Diversité trophique totale au sein du réseau trophique
CD	Distance moyenne au barycentre	Diversité moyenne au sein du réseau trophique (moins sensible aux valeurs extrêmes que la surface totale)
NND	Distance moyenne au plus proche voisin	Redondance trophique au sein de la communauté
SDNND	Ecart-type de la distance au plus proche voisin	Régularité de la redondance au sein de la communauté

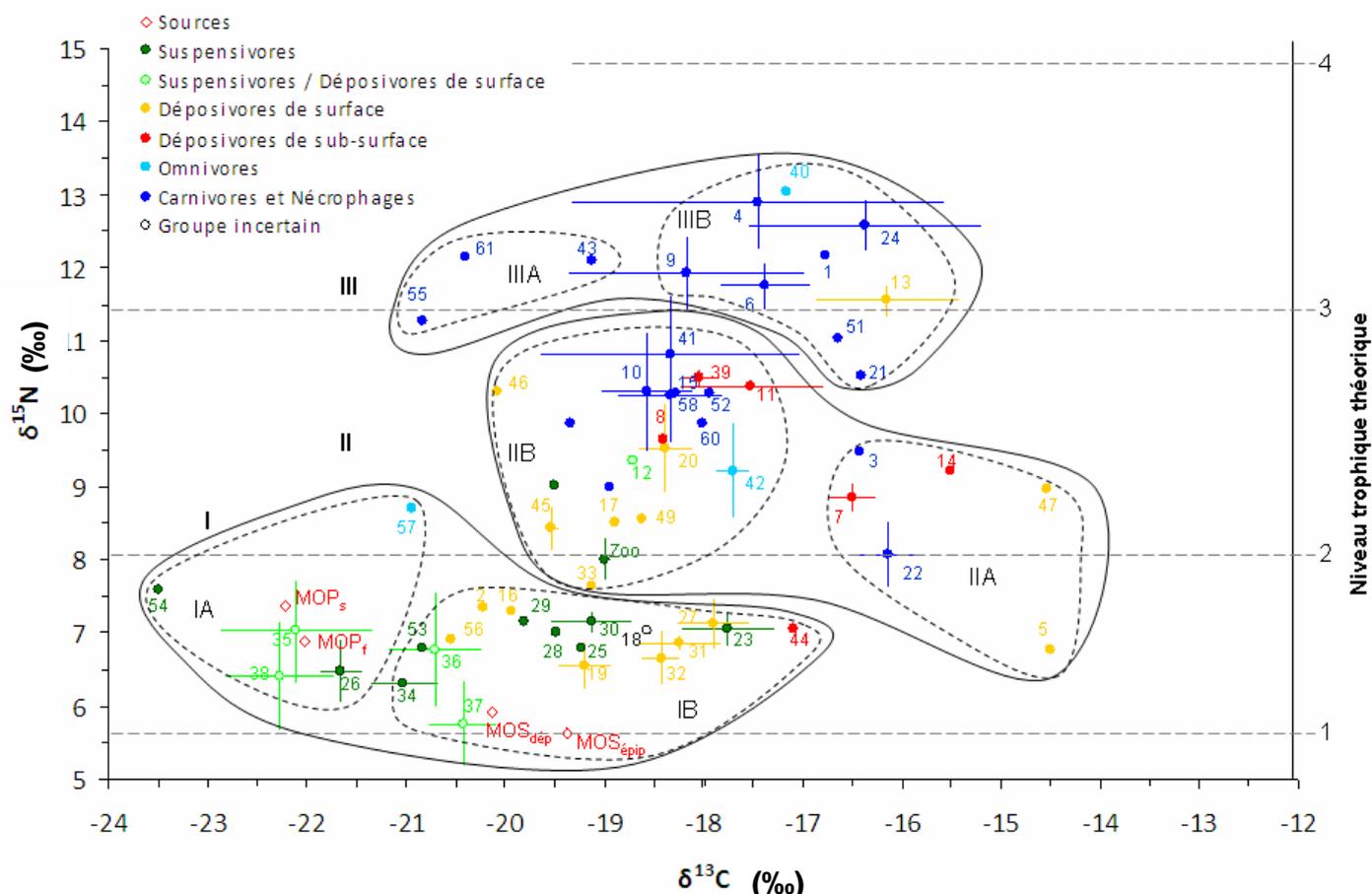
cette analyse est de tester la réponse simultanée de plusieurs variables (e.g.  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) à un ou plusieurs facteurs (e.g. le groupe trophique) sur la base d'une mesure de distance en s'appuyant sur une méthode de permutation (Anderson, 2001 ; Anderson *et al.*, 2008).

L'analyse des variations saisonnières dans les compositions isotopiques des espèces échantillonnées lors des deux saisons a été effectuée par comparaison directe des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et de  $\delta^{15}\text{N}$  ainsi que par comparaison d'indices permettant de décrire la structure du réseau trophique à l'échelle de la communauté (Layman *et al.*, 2007). Le calcul de ces indices est réalisé en fonction des compositions isotopiques des différents consommateurs. Leur définition et leur signification écologique sont données dans le tableau 2. La compréhension des quatre premiers indices (i.e. NR, CR, TA et CD) est relativement intuitive. La distance moyenne au plus proche voisin NND et son écart-type SDNND nécessitent en revanche davantage d'explications. Ce sont respectivement des mesures de la densité et de la régularité du « paquet » d'espèces dans l'espace de représentation à deux dimensions (Layman *et al.*, 2007). Des réseaux trophiques présentant une forte proportion d'espèces caractérisées par des fonctions trophiques similaires auront des valeurs de NND plus petites (forte redondance trophique) que des réseaux dans lesquels les espèces sont en moyenne plus divergentes en termes de niche trophique. Des valeurs faibles de SDNND suggèrent une distribution plus régulière des niches trophiques.

Afin de mettre en évidence d'éventuelles différences significatives dans les compositions isotopiques des quatre espèces d'*Ampelisca* échantillonnées, une analyse de variance à un facteur (i.e. le facteur espèce) a été effectuée pour chaque rapport isotopique et à chaque saison. La condition de normalité a été vérifiée avec un test de Shapiro-Wilk et celle d'homogénéité des variances avec un test de Bartlett. En cas de différence significative à l'issue de l'ANOVA, la significativité des différences pour chaque paire d'espèces a été testée à l'aide d'un test HSD de Tukey (Scherrer, 1984).

### **I. 3. 5. Estimation des niveaux trophiques**

La faible valeur de l'enrichissement en  $^{13}\text{C}$  qui existe entre une proie et son prédateur, de 1 ‰ en moyenne, est utile à la caractérisation des sources de nourriture en raison de leurs signatures isotopiques distinctes et au suivi de leur transfert dans les réseaux trophiques (Fry et Sherr, 1984). Elle ne permet cependant pas d'évaluer clairement le niveau trophique d'un organisme donné. L'enrichissement en  $^{15}\text{N}$  d'un niveau trophique à l'autre est au contraire plus important, rendant possible l'utilisation des isotopes stables de l'azote comme indicateurs de la position trophique des différents consommateurs, en particulier lorsque la moyenne de  $\delta^{15}\text{N}$  des



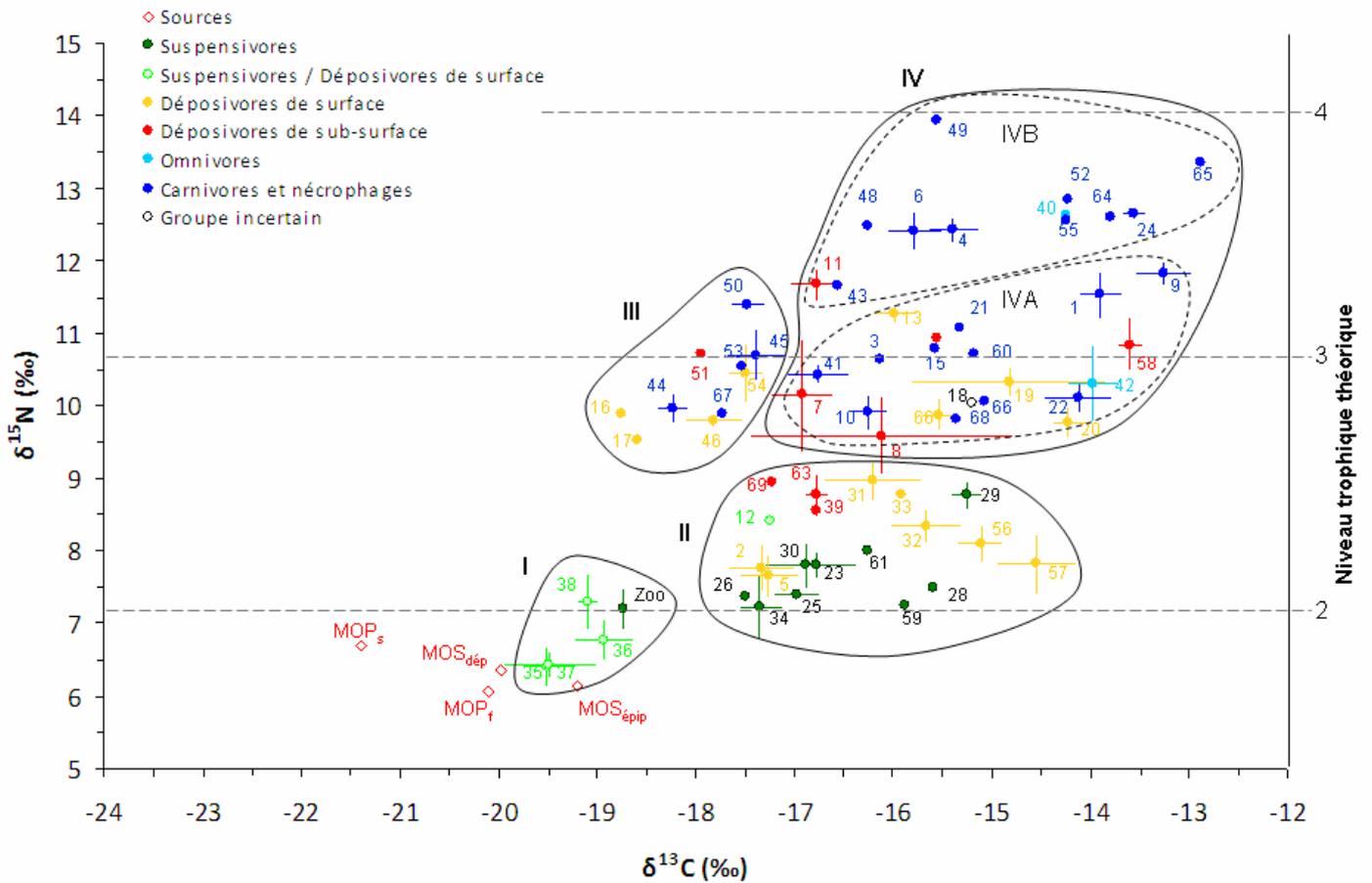
Zoo. Zooplancton	16. <i>Spio decoratus</i>	32. <i>Abra prismatica</i>	48. <i>Glycera alba</i>
1. <b>Nemertea (gros individus)</b>	17. <i>Spiophanes bombyx</i>	33. <i>Angulus fabula</i>	49. <i>Magelona alleni</i>
2. <i>Ampharete acutifrons</i>	18. <i>Odontosyllis gibba</i>	34. <i>Timoclea ovata</i>	50. <i>Eumida sanguinea</i>
3. <i>Aphrodita aculeata</i>	19. <i>Terebellides stroemii</i>	35. <i>Ampelisca armoricana</i>	51. <i>Phyllodoce mucosa</i>
4. <i>Marphysa bellii</i>	20. <i>Phascolion strombus strombus</i>	36. <i>Ampelisca brevicornis</i>	52. <i>Eurysyllis sp.</i>
5. <i>Diplocirrus glaucus</i>	21. <i>Antalis vulgaris</i>	37. <i>Ampelisca sarsi</i>	53. <i>Spisula subtruncata</i>
6. <i>Glycera convoluta</i>	22. <i>Euspira pulchella</i>	38. <i>Ampelisca tenuicornis</i>	54. <i>Clausinella fasciata</i>
7. <i>Euclymene oerstedii</i>	23. <i>Turritella communis</i>	39. <i>Urothoe spp.</i>	55. <i>Sepiolo sp.</i>
8. <i>Leiochone leiopygos</i>	24. <i>Nassarius reticulatus</i>	40. <i>Maja squinado</i>	56. <i>Galathea sp.</i>
9. <i>Nephtys hombergii</i>	25. <i>Acanthocardia spp.</i>	41. <i>Pagurus bernhardus</i>	57. <i>Macropodia sp.</i>
10. <i>Hyalinoecia bilineata</i>	26. <i>Corbula gibba</i>	42. <i>Ophiura albida</i>	58. <i>Liocarcinus spp.</i>
11. <i>Scoloplos armiger</i>	27. <i>Nucula spp.</i>	43. <i>Diplecogaster bimaculata</i>	59. <i>Acrocrida brachiata</i>
12. <i>Owenia fusiformis</i>	28. <i>Pandora albida</i>	44. <i>Notomastus latericeus</i>	60. Larve de poisson
13. <i>Aricidea spp.</i>	29. <i>Ensis sp.</i>	45. <i>Cirratulidae</i>	61. <i>Solea sp.</i>
14. <i>Scalibregma celticum</i>	30. <i>Phaxas pellucidus</i>	46. <i>Flabelligera affinis</i>	
15. <i>Sthenelais boa</i>	31. <i>Abra alba</i>	47. <i>Pherusa sp.</i>	

**Figure 5.** Distribution des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  (moyennes  $\pm$  écarts-type) des différentes sources de matière organique et des 61 consommateurs échantillonnés dans les sables fins de la baie de Morlaix en août 2010. Les groupes de consommateurs (entourés) ont été définis à partir des résultats de la classification ascendante hiérarchique (voir Fig. 7). Les espèces représentées en gras dans la liste ont été échantillonnées aux deux saisons.

consommateurs primaires est utilisée comme ligne de base pour le calcul (Cabana et Rasmussen, 1996). Les variations dans l'estimation du niveau trophique d'un organisme sont en effet trois fois moins importantes lorsque les consommateurs primaires, plutôt que les producteurs primaires, sont utilisés pour définir la ligne de base (Vander Zanden et Rasmussen, 2001). En raison des importantes variations observées dans les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  des différents consommateurs primaires benthiques (cf. résultats), nous avons considéré dans notre étude le zooplancton comme le référentiel d'un consommateur primaire pour définir la ligne de base du système. Ce choix se justifie d'autant plus que le phytoplancton représente la principale source de matière organique pour le système benthique de Pierre Noire (Chardy et Dauvin, 1992). A partir de cette position, et à titre indicatif, des lignes pointillées représentant une estimation des niveaux trophiques théoriques ont été tracées sur la base d'un enrichissement moyen en  $^{15}\text{N}$  de 2,5 ‰ pour les herbivores (ici le zooplancton) et de 3,4 ‰ pour les carnivores (Vander Zanden et Rasmussen, 2001). Par définition, les producteurs primaires occupent le niveau trophique 1 alors que les consommateurs primaires occupent le niveau trophique 2, les consommateurs secondaires le niveau trophique 3 et ainsi de suite.

#### **I. 4. Description des structures anatomiques fines associées à la sélection de la nourriture chez les *Ampelisca***

Afin de compléter l'analyse isotopique des 4 principales espèces d'*Ampelisca*, une description de leurs structures anatomiques fines a été effectuée à partir de photographies obtenues par Microscopie Electronique à Balayage (MEB). Pour cela, les individus d'*Ampelisca* échantillonnés en février 2012 ont été endormis dans des bains successifs de concentrations croissantes de  $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$  dilué dans de l'eau de mer filtrée (bains de 20 min à 1h à 17, 28 et 35  $\text{g.l}^{-1}$ ). Ils ont ensuite été identifiés jusqu'à l'espèce puis placés dans une solution de formaldéhyde à 3,7 % destinée à l'histologie (i.e. stabilisée avec environ 10 % de méthanol et de carbonate de calcium). Juste avant leur examen, les échantillons ont été rincés à l'eau douce (3 bains d'environ 15 min) puis progressivement déshydratés dans différents bains d'éthanol : un bain de 30 min dans l'éthanol à 30 % ; un bain de 30 min dans l'éthanol à 50 % ; deux bains de 30 min dans l'éthanol à 70 % ; trois bains de 30 min dans l'éthanol à 95 % et trois bains de 30 min dans l'éthanol absolu. Les échantillons ont alors été séchés par contournement du point critique (Boyde et Wood, 1969) puis métallisés avec un alliage d'or-palladium. Les observations et les



Zoo. Zooplancton	18. <i>Odontosyllis gibba</i>	37. <i>Ampelisca sarsi</i>	55. <i>Eteone longa</i>
1. <i>Nemertea</i> (gros individus)	19. <i>Terebellides stroemii</i>	38. <i>Ampelisca tenuicornis</i>	56. <i>Nucula nitidosa</i>
2. <i>Ampharete acutifrons</i>	20. <i>Phascolion strombus strombus</i>	39. <i>Urothoe</i> spp.	57. <i>Nucula hanleyi</i>
3. <i>Aphrodita aculeata</i>	21. <i>Antalis vulgaris</i>	40. <i>Maja squinado</i>	58. <i>Aporrhais pespelecani</i>
4. <i>Marphysa bellii</i>	22. <i>Euspira pulchella</i>	41. <i>Pagurus bernhardus</i>	59. <i>Calyptrea chinensis</i>
5. <i>Diplocirrus glaucus</i>	23. <i>Turritella communis</i>	42. <i>Ophiura albida</i>	60. <i>Nassarius pygmaeus</i>
6. <i>Glycera convoluta</i>	24. <i>Nassarius reticulatus</i>	43. <i>Diplecogaster bimaculata</i>	61. <i>Lutraria lutraria</i>
7. <i>Euclymene oerstedii</i>	25. <i>Acanthocardia</i> spp.	44. <i>Pleurobrachia pileus</i>	62. <i>Thyasira flexuosa</i>
8. <i>Leiochone leiopygos</i>	26. <i>Corbula gibba</i>	45. <i>Nemertea</i> (petits individus)	63. <i>Bathyporeia</i> spp.
9. <i>Nephtys hombergii</i>	28. <i>Pandora albida</i>	46. <i>Chaetozone gibber</i>	64. <i>Corystes cassivelaunus</i>
10. <i>Hyalinoecia bilineata</i>	29. <i>Ensis</i> sp.	47. <i>Stylarioides</i> spp.	65. <i>Crangon crangon</i>
11. <i>Scoloplos armiger</i>	30. <i>Phaxas pellucidus</i>	48. <i>Glycinde nordmanni</i>	66. <i>Ebalia</i> sp.
12. <i>Owenia fusiformis</i>	31. <i>Abra alba</i>	49. <i>Goniada maculata</i>	67. <i>Anapagurus</i> sp.
13. <i>Aricidea</i> spp.	32. <i>Abra prismatica</i>	50. <i>Lumbrineris</i> spp.	68. <i>Pagurus cuanensis</i>
14. <i>Scalibregma celticum</i>	33. <i>Angulus fabula</i>	51. <i>Lagis koreni</i>	69. <i>Ptychodera</i> sp.
15. <i>Sthenelais boa</i>	34. <i>Timoclea ovata</i>	52. <i>Malmgreniella lunulata</i>	
16. <i>Spio decoratus</i>	35. <i>Ampelisca armoricana</i>	53. <i>Sigalion mathildae</i>	
17. <i>Spiophanes bombyx</i>	36. <i>Ampelisca brevicornis</i>	54. <i>Thelepus setosus</i>	

**Figure 6.** Distribution des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  (moyennes  $\pm$  écarts-type) des différentes sources de matière organique et de 68 des 69 consommateurs échantillonnés dans les sables fins de la baie de Morlaix en février 2011. Seul le suspensivore *Thyasira flexuosa* ( $\delta^{13}\text{C} = -28,7 \text{ ‰}$  ;  $\delta^{15}\text{N} = -1,5 \text{ ‰}$ ) n'est pas représenté sur ce graphique. Les groupes de consommateurs (entourés) ont été définis à partir des résultats de la classification ascendante hiérarchique (voir Fig. 8). Les espèces représentées en gras dans la liste ont été échantillonnées aux deux saisons.

photographies ont été réalisées avec un microscope électronique à balayage de type FEI Quanta™ 200 au centre IFREMER de Brest.

### **I. 5. Lien entre biodiversité et fonctionnement du peuplement macrobenthique des sables fins de la Baie de Morlaix**

Dans le but de relier les changements temporels de la structure du peuplement à des changements fonctionnels en termes de flux trophiques, nous nous sommes appuyés sur les données de biomasse mesurées ou calculées à partir des échantillons macrobenthiques du suivi à long terme des sables fins de Pierre Noire depuis 1977 (Thiébaut, comm. pers.). La part de biomasse que représente chacun des différents groupes trophiques définis dans nos analyses a ainsi été déterminée pour les échantillons des mois de mars et août de quelques années représentatives de l'évolution à long terme du peuplement : 1977, 1978, 1979, 1981, 1986, 1997 et 2006.

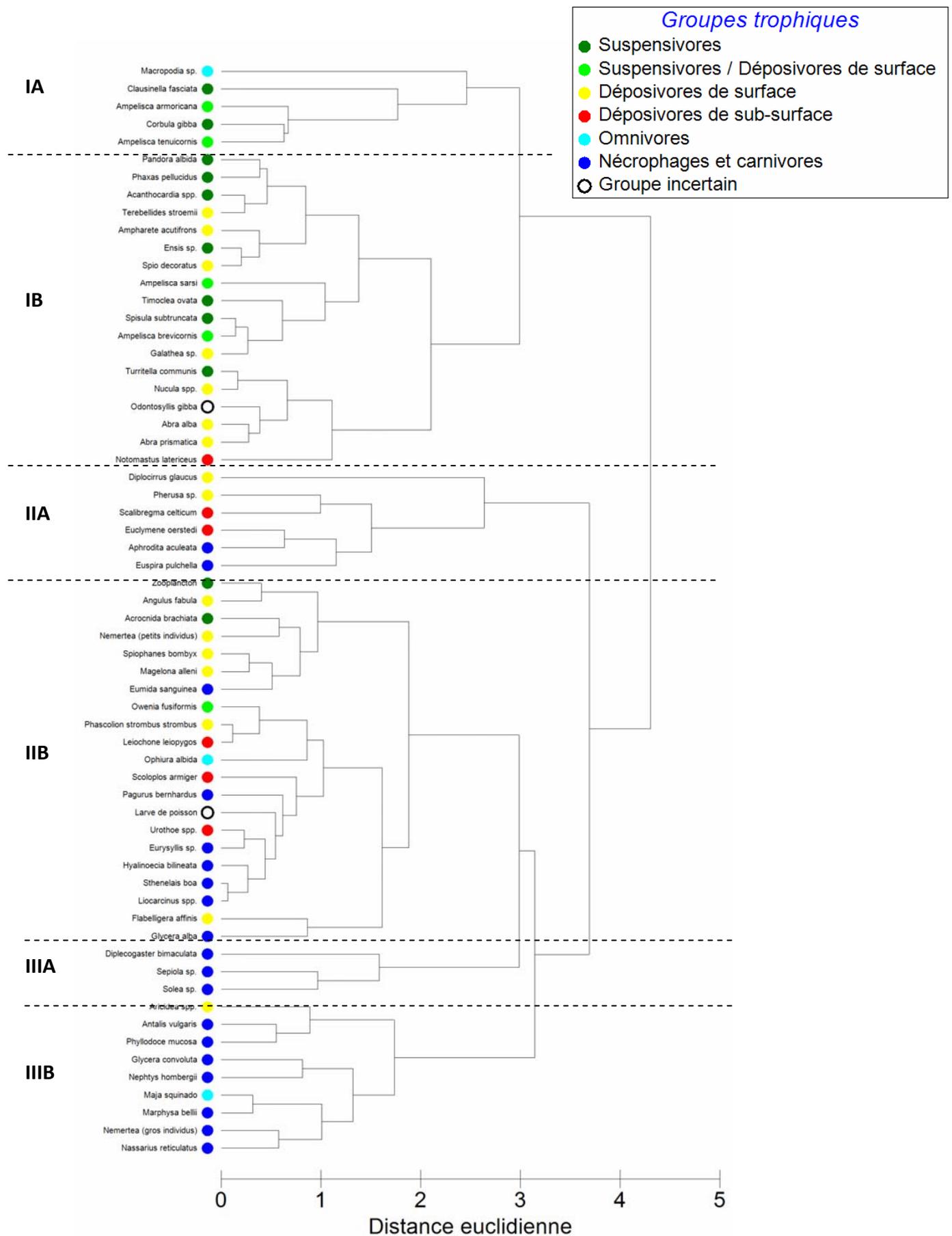
## **II - Résultats**

### **II. 1. Structure globale du réseau trophique**

Les signatures isotopiques (i.e.  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) des sources et des consommateurs échantillonnés en fin d'été 2010 et en fin d'hiver 2011 sont présentées respectivement sur les figures 5 et 6 et sont détaillées dans les annexes 1 et 2. Chaque point de ces figures 5 et 6 correspond à la signature isotopique moyenne d'une espèce (obtenue à partir de plusieurs mesures) ou à la seule signature isotopique d'un tissu, individu ou groupe d'individus représentatif de l'espèce.

#### **II. 1. 1. Caractérisation isotopique des sources**

Quelle que soit la saison, les résultats montrent que les sources potentielles de nourriture pour les consommateurs primaires benthiques se distribuent dans une gamme de valeurs relativement étroite et plus négative que celle de la majorité des consommateurs du réseau trophique (Fig. 5 et 6). Les valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}$ , comprises entre -22,2 et -19,4 ‰ en août 2010 (Fig. 5) et entre -21,4 et -19,2 ‰ en février 2011 (Fig. 6) ne permettent pas de distinguer clairement les différentes sources et donc d'identifier celles qui contribuent le plus au



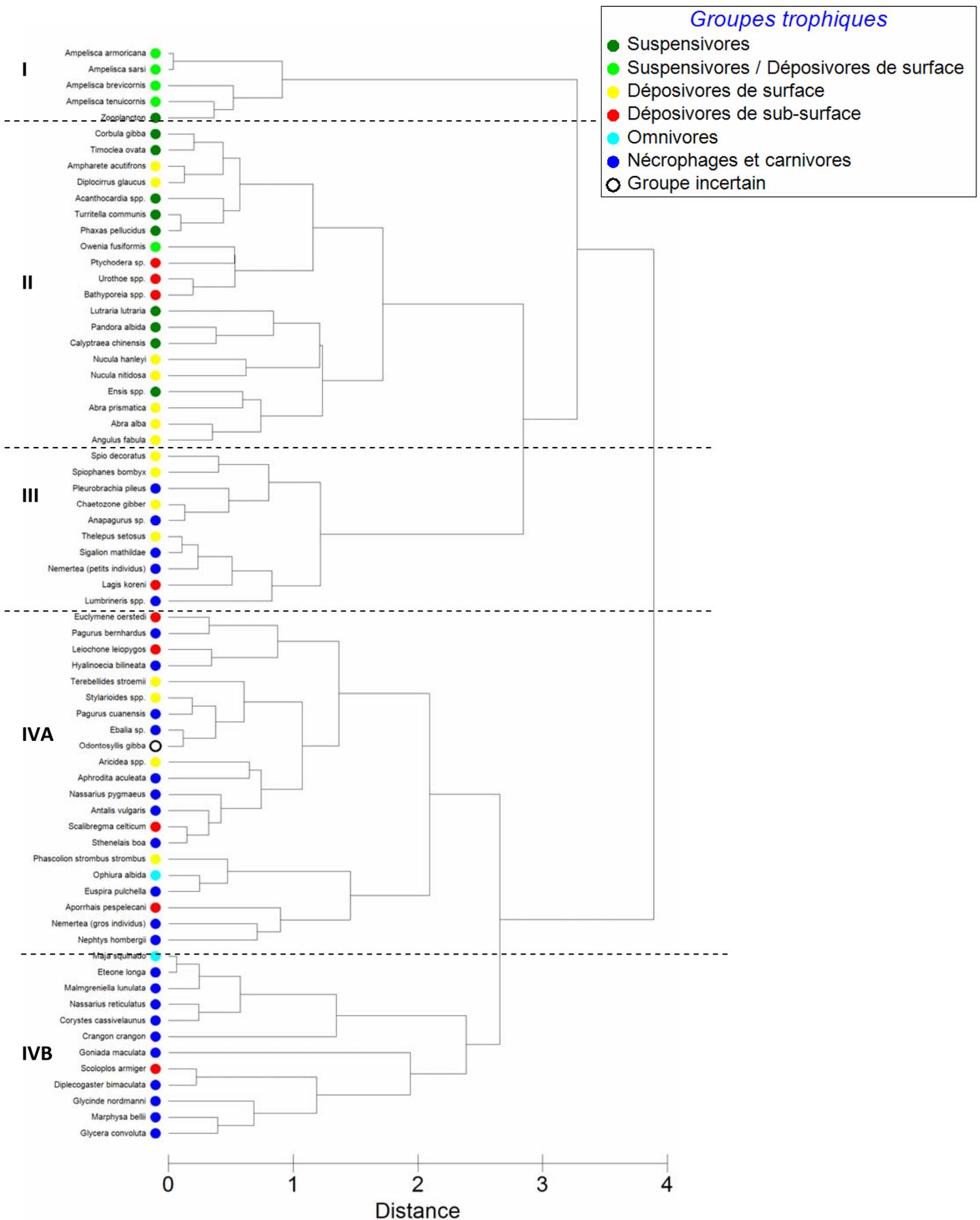
**Figure 7.** Classification ascendante hiérarchique (groupement moyen, distance euclidienne) réalisé sur la base des  $\delta^{13}\text{C}$  et des  $\delta^{15}\text{N}$  des 62 espèces échantillonnées à Pierre Noire en août 2010.

transfert de matière vers les consommateurs. La MOS est cependant plus enrichie en moyenne en  $^{13}\text{C}$  que la MOP (de 2,3 ‰ en août et de 1,1 ‰ en février). Le  $\delta^{15}\text{N}$  de l'ensemble des sources reste homogène avec une différence maximale en août de 1,8 ‰ entre la MOS<sub>épip</sub> et la MOP<sub>s</sub>.

## II. 1. 2. Caractérisation isotopique des consommateurs

L'analyse isotopique met en évidence une distribution de l'ensemble des consommateurs sur une gamme de valeurs beaucoup plus large que celle des sources (Fig. 5 et 6). A l'exception du bivalve *Thyasira flexuosa* (Montagu) qui possède une valeur moyenne de  $\delta^{13}\text{C}$  extrêmement faible (-28,5 ‰), le  $\delta^{13}\text{C}$  moyen des consommateurs varie de -23,5 à -14,5 ‰ en août et de -19,5 à -12,9 ‰ en février. La valeur remarquable du  $\delta^{13}\text{C}$  de *T. flexuosa* s'explique par le fait que cette espèce n'est pas un suspensivore strict et héberge également des bactéries symbiotiques sulfoxydantes (Distel & Wood, 1992 ; Dufour & Felbeck, 2006). En raison de ce caractère remarquable, *T. flexuosa* a été exclus du reste des analyses. Le  $\delta^{15}\text{N}$  moyen de ces mêmes espèces varie de 5,8 à 13,0 ‰ en août et de 6,4 à 13,9 ‰ en février.

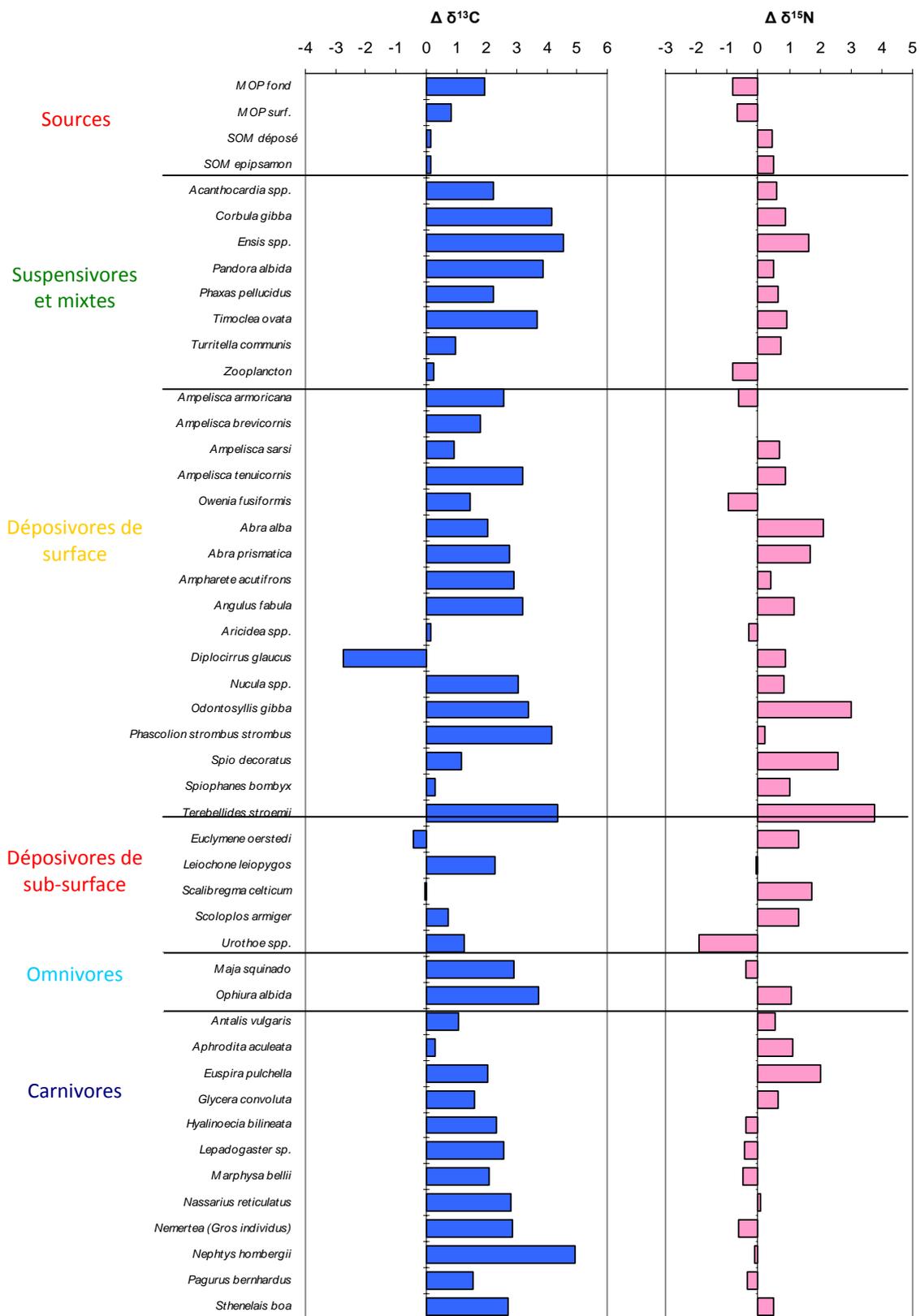
Les résultats montrent un enrichissement global des consommateurs en  $^{13}\text{C}$  et en  $^{15}\text{N}$  par rapport aux sources. Ainsi, compte tenu du principe d'enrichissement isotopique lors des interactions trophiques, ces résultats confirment la dépendance trophique globale du zoobenthos vis-à-vis de ce pool hétérogène de sources. Les exceptions notables à cette règle sont, en août 2010, les bivalves *Clausinella fasciata* (Da Costa) et *Corbula gibba* (Olivi), et les 4 espèces d'amphipodes du genre *Ampelisca* (i.e. des suspensivores stricts et mixtes) qui ont des signatures isotopiques proches de celles des sources de matière organique. Il est également à noter que la différence isotopique en carbone entre les sources et la majorité des consommateurs primaires (i.e. suspensivores, mixtes et déposivores de surface) est supérieure au fractionnement moyen de 1 ‰ qui existe entre une source et son consommateur. A l'inverse, la différence isotopique en azote entre les sources et ces mêmes consommateurs primaires est inférieure au fractionnement moyen communément admis de 2,5 ‰. Les figures 5 et 6 mettent aussi en évidence une tendance générale à l'enrichissement en  $^{13}\text{C}$  et en  $^{15}\text{N}$  des différents groupes trophiques depuis les suspensivores et mixtes jusqu'aux nécrophages et carnivores en passant, par ordre de valeurs croissantes, par les déposivores de surface, les déposivores de sub-surface et les omnivores. Cette tendance est, là aussi, compatible avec le principe général d'enrichissement en isotopes lourds lors des transferts trophiques successifs. En août, la plupart des prédateurs supérieurs sont caractérisés par une large gamme de  $\delta^{13}\text{C}$  qui couvre en partie celle des consommateurs primaires comme le témoignent les écarts-types de la figure 5.



**Figure 8.** Classification ascendante hiérarchique (groupement moyen, distance euclidienne) réalisé sur la base des  $\delta^{13}\text{C}$  et des  $\delta^{15}\text{N}$  des 69 espèces échantillonnées à Pierre Noire en février 2011.

La classification ascendante hiérarchique réalisée à partir des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et de  $\delta^{15}\text{N}$  des espèces échantillonnées en août 2010 a permis d'identifier trois groupes principaux pour une distance euclidienne de 3,2, qui se subdivisent chacun en deux sous-groupes distincts pour une distance euclidienne de 2,7 (Fig. 7). Le groupe I comprend principalement des suspensivores, des espèces mixtes, à la fois suspensivores et dépositives de surface, et des dépositives de surface. Le groupe II est beaucoup plus hétérogène en termes de groupes trophiques alors que le groupe III inclut presque exclusivement des carnivores et des nécrophages. Contrairement au sous-groupe IA composé de suspensivores stricts, de suspensivores mixtes et d'une espèce définie dans la littérature comme étant omnivore, le sous-groupe IB inclut près de la moitié des dépositives de surface du réseau trophique. C'est par ailleurs dans ce groupe que se classe l'espèce *Odontosyllis gibba* pour laquelle le régime alimentaire est incertain. Les sous-groupes IIA et IIB sont tous deux très hétérogènes puisqu'ils comprennent tous les groupes trophiques pris en compte dans cette analyse. Leur séparation est liée à la différence des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  des espèces qui les composent (Fig. 5). Enfin, les groupes IIIA et IIIB permettent de faire la distinction entre des prédateurs démersaux comme la sole et la sépiole et des prédateurs benthiques *sensu stricto* tels que les polychètes *Marphysa bellii* (Audouin & Milne-Edwards) et *Nephtys hombergii* (Savigny), ou l'araignée de mer.

La même analyse réalisée à partir des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et de  $\delta^{15}\text{N}$  des espèces échantillonnées en février 2011 a permis d'identifier quatre groupes principaux sur la base d'une distance euclidienne de 2,8 (Fig. 8). Le groupe IV se subdivise en deux sous-groupes à une distance euclidienne de 2,6. Le groupe I qui ne renferme qu'un petit nombre d'espèces est bien distinct des trois autres groupes. Il n'est composé que d'espèces capables de se nourrir par filtration de la MOP. On y retrouve le zooplancton ainsi que les quatre espèces d'*Ampelisca*. Le groupe II comprend principalement des suspensivores et des dépositives de surface même s'il est à noter la présence de trois dépositives de sub-surface parmi lesquels on retrouve deux genres d'amphipodes : *Urothoe spp.* (Dana) et *Bathyporeia spp.* (Lindstrom). Le groupe III inclut des dépositives de surface, un dépositif de sub-surface et des carnivores. Le groupe IV est principalement constitué de carnivores mais comprend également quelques dépositives de surface et dépositives de sub-surface ainsi que l'ensemble des omnivores. Contrairement au sous-groupe IVA qui est assez hétérogène, le sous-groupe IVB est presque exclusivement constitué de prédateurs.



**Figure 9.** Comparaison saisonnière (février - août) des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et de  $\delta^{15}\text{N}$  des sources et des consommateurs du réseau trophique de Pierre Noire

A chacune des deux saisons, l'analyse de variance multivariée par permutations (PERMANOVA) effectuée sur l'ensemble des signatures isotopiques moyennes en carbone et en azote a permis de mettre en évidence une différence significative de composition isotopique entre les groupes trophiques tels que définis dans la littérature (pseudo-F = 8,39 ;  $p < 0,001$  en août, pseudo-F = 12,47 ;  $p < 0,001$  en février). Des tests *a posteriori* ont montré qu'en août tous les groupes étaient significativement différents les uns des autres, à l'exception des suspensivores dont la composition ne diffère pas de celle des espèces mixtes (suspensivores et déposivores de surface) au seuil de 5 %, et des omnivores qui ne diffèrent pas significativement des déposivores de surface et de sub-surface, des carnivores et des nécrophages. En février, seuls les déposivores de surface ne se différencient pas significativement des déposivores de sub-surface alors que les omnivores ont de nouveau des signatures isotopiques qui ne diffèrent pas de celles des carnivores et des nécrophages. De tels résultats indiquent ainsi une bonne concordance globale entre les groupes trophiques définis *a priori* d'après la littérature et ceux établis à partir des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ .

### II. 1. 3. Estimation des niveaux trophiques

En considérant un enrichissement moyen en  $^{15}\text{N}$  de 2,5 ‰ pour les consommateurs primaires et de 3,4 ‰ pour les consommateurs secondaires et les prédateurs (Vander Zanden et Rasmussen, 2001), on peut estimer que le réseau trophique benthique du peuplement des sables fins de Pierre Noire est composé de 4 niveaux trophiques. Il faut remarquer que les sources de matière organique se situent au-dessus du niveau trophique 1 où se trouverait théoriquement le phytoplancton. Par ailleurs, les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  des consommateurs primaires, secondaires et tertiaires se distribuent de manière relativement continue entre les niveaux trophiques 2, 3 et 4.

### II. 1. 4. Variabilité saisonnière

Les différences saisonnières (février - août) des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et de  $\delta^{15}\text{N}$  des sources et des différents organismes sont représentées sur la figure 9. Concernant les sources, il existe un enrichissement moyen en  $^{13}\text{C}$  de la MOP de 1,35 ‰ entre la fin d'été et la fin d'hiver alors que la MOS conserve le même rapport isotopique en  $^{13}\text{C}$  entre les deux saisons. En février, la MOP présente en plus un caractère hétérogène : celle du fond est enrichie de 1,3 ‰ en  $^{13}\text{C}$  par rapport à celle de surface. Le  $\delta^{15}\text{N}$  ne varie quasiment pas pour l'ensemble des sources (Fig. 9). Au niveau des consommateurs, la comparaison saisonnière des signatures isotopiques révèle un

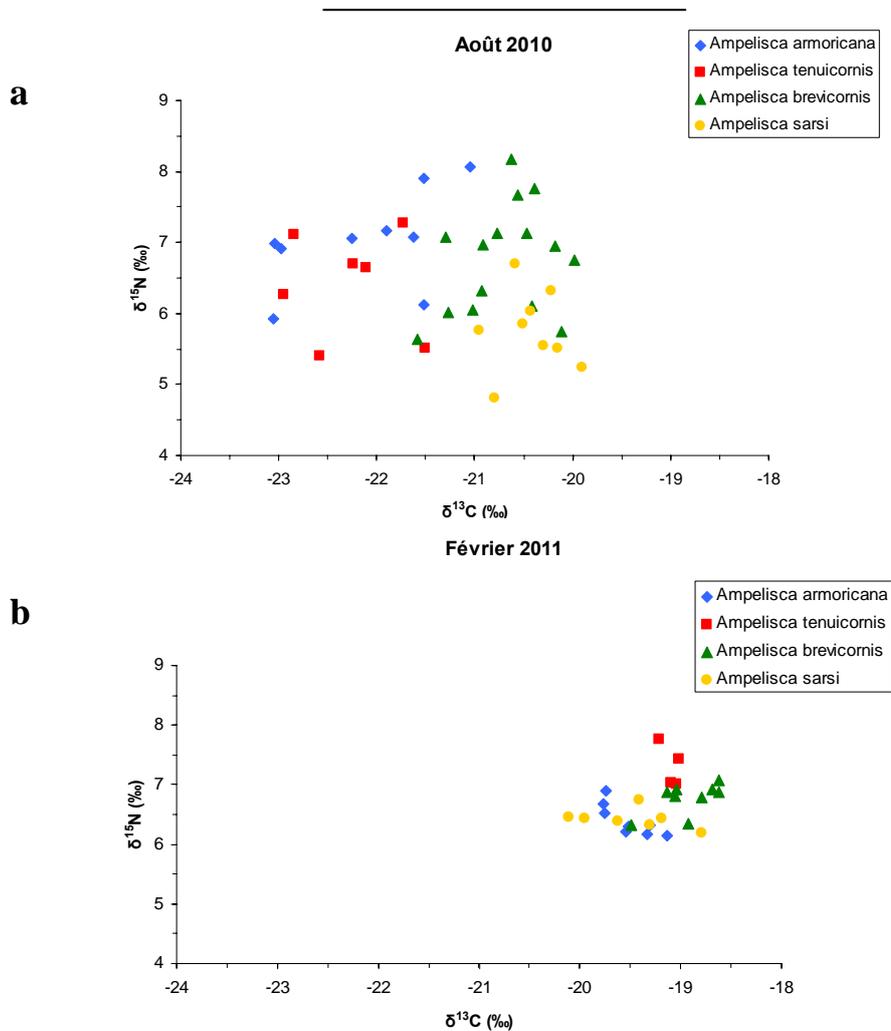
**Tableau 3.** Indices de Layman calculés à partir (a) des signatures isotopiques de toutes les espèces macrozoobenthiques échantillonnées à chaque saison et (b) des signatures isotopiques des espèces échantillonnées aux deux saisons.

**a**

Indice	Août 2010 (57 signatures)	Février 2011 (65 signatures)
NR	7,2	7,5
CR	9,0	6,6
TA	39,0	27,9
CD	2,4	2,1
NND	0,5	0,3
SDNND	0,4	0,3

**b**

Indice	Août 2010 (42 signatures)	Février 2011 (42 signatures)
NR	7,2	6,3
CR	7,8	6,2
TA	30,9	22,0
CD	2,5	2,1
NND	0,5	0,4
SDNND	0,4	0,2



**Figure 10.** Distribution des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et de  $\delta^{15}\text{N}$  des différentes espèces d'*Ampelisca* pour le mois d'août 2010 (a) et le mois de février 2011(b). Un point correspond à la mesure des rapports isotopiques d'un groupe de 2 à 5 individus.

enrichissement moyen de 2,1 ‰ en  $^{13}\text{C}$  et de 0,6 ‰ en  $^{15}\text{N}$ . Seul le polychète *Diplocirrus glaucus* (Malmgren) fait, de manière notable, exception à cette règle avec une valeur moyenne de  $\delta^{13}\text{C}$  appauvrie de 2,8 ‰.

Les indices de Layman utilisés pour caractériser la structure générale du réseau trophique ont été calculés, soit à partir des signatures isotopiques de toutes les espèces macrozoobenthiques échantillonnées à chaque saison (Tableau 3a), soit à partir de celles échantillonnées aux deux saisons (Tableau 3b). La comparaison des valeurs obtenues selon ces deux approches montre une faible influence des différences d'effort d'échantillonnage en termes de nombre d'espèces et d'identité des espèces. Toutefois, afin d'éviter tout biais possible, même faible, l'analyse de la variabilité saisonnière qui suit ne se base que sur les résultats obtenus sur les consommateurs présents aux deux saisons (Tableau 3b).

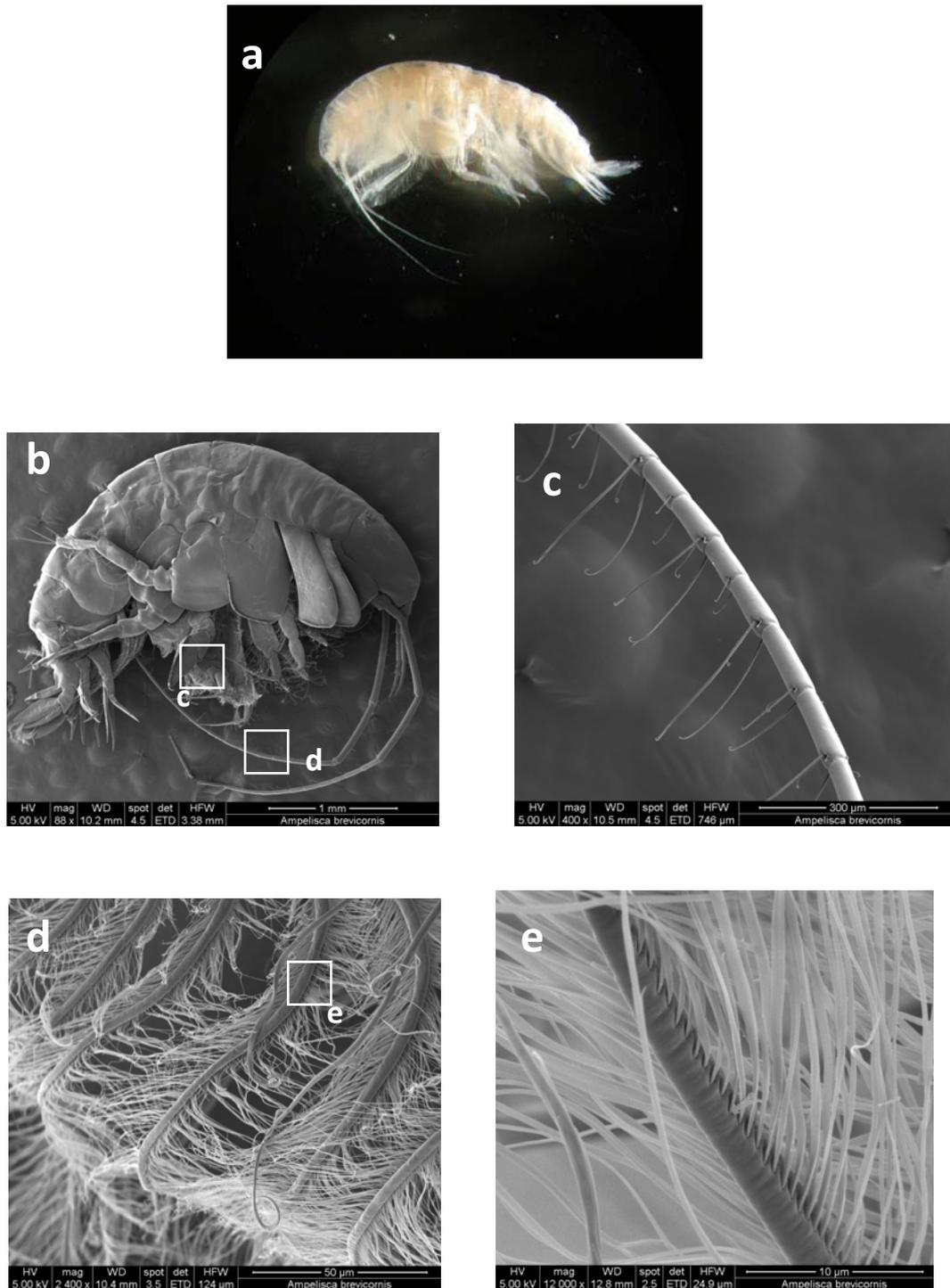
Les deux premiers indices, à savoir l'étendue des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  (i.e. NR) et de  $\delta^{13}\text{C}$  (i.e. CR) confirment les observations déjà réalisées aux deux saisons, à savoir une large gamme de  $\delta^{15}\text{N}$  (NR = 7,2 en août, NR = 6,3 en février) et de  $\delta^{13}\text{C}$  (CR = 7,8 en août, CR = 6,2 en février) de l'ensemble des consommateurs. Ils mettent également en évidence une certaine variabilité saisonnière avec des gammes de  $\delta^{15}\text{N}$  et de  $\delta^{13}\text{C}$  plus importantes en été qu'en hiver. Par ailleurs, en août, le nuage de points est plus éclaté qu'en février. Ainsi, sa surface est plus grande (TA = 30,90 en août, 22,00 en février) tout comme l'est également la distance moyenne d'un point au barycentre (CD = 2,47 en août, CD = 2,12 en février). L'ensemble de ces observations suggère une plus grande diversité trophique du réseau en période estivale même si le nombre de niveaux trophiques reste inchangé. La distance moyenne au plus proche voisin (i.e. NND) et son écart-type (i.e. SDNND) indiquent une redondance trophique légèrement plus importante et une distribution des niches trophiques plus homogène en février qu'en août, période à laquelle les niches trophiques semblent plus larges.

## **II. 2. Statut trophique des différentes espèces d'*Ampelisca***

### **II. 2. 1. Distribution des signatures isotopiques**

Les quatre espèces d'*Ampelisca* les plus abondantes au sein du peuplement de Pierre Noire en 2011 (i.e. *Ampelisca armoricana*, *A. brevicornis*, *A. sarsi* et *A. tenuicornis*) occupent une place très particulière dans le réseau trophique (Fig. 5 et 6). A la base de ce réseau, ce sont les espèces les plus appauvries en  $^{13}\text{C}$  et en  $^{15}\text{N}$ , donc les plus proches des sources.

Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et de  $\delta^{15}\text{N}$  obtenues pour chaque mesure effectuée sur les quatre espèces d'*Ampelisca* sont présentées sur la figure 10. A l'image de l'ensemble des



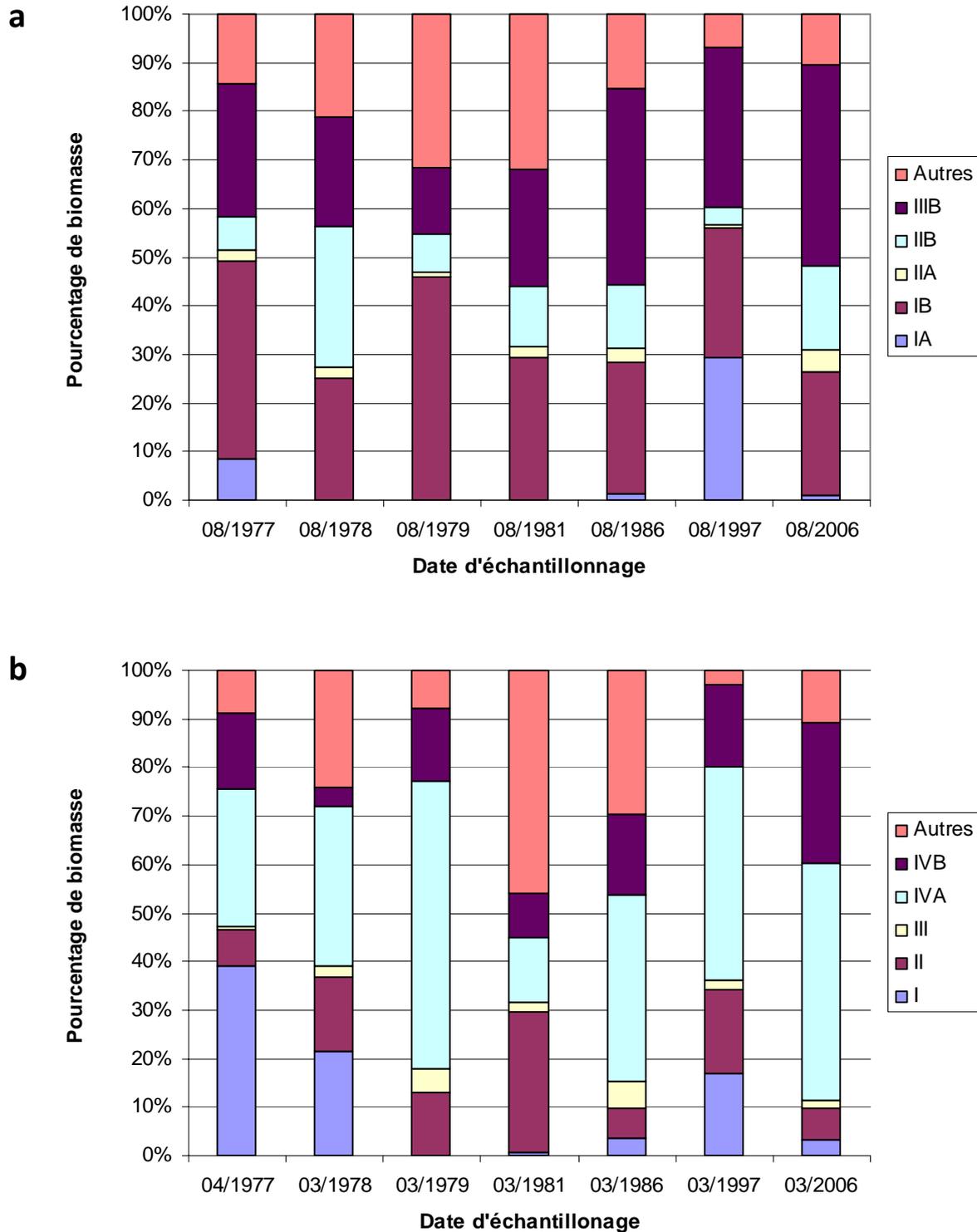
**Figure 11.** Photographie à la loupe binoculaire (a) et photographies au microscope électronique à balayage (b-e) d'*A. brevicornis*. (a-b) Individu adulte avec des antennes A2 presque aussi longues que le corps. (c) Zoom sur la partie médiane d'une antenne A2 montrant deux rangées de longues soies et de petites soies intermédiaires. (d) Zoom sur le dense réseau de soies que portent le basis et le merus des péreïpodes 1 et 2. (e) Zoom sur l'insertion de ces soies et sur leur espacement.

consommateurs, les *Ampelisca* sont enrichies en  $^{13}\text{C}$  entre la fin de l'été et la fin de l'hiver en moyenne de 2,0 ‰. Leur valeur moyenne de  $\delta^{15}\text{N}$  reste cependant constante avec un enrichissement de 0,1 ‰. Un resserrement important de la distribution des rapports isotopiques du carbone et de l'azote est également observable. La gamme de  $\delta^{13}\text{C}$ , égale à 3,2 ‰ en août, se réduit à 1,5 ‰ en février alors que la gamme de  $\delta^{15}\text{N}$  passe de 3,4 à 1,6 ‰. Pour les deux saisons, une différence significative dans les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  des quatre espèces d'*Ampelisca* échantillonnées a pu être mise en évidence (ANOVA,  $F = 28,48$  ;  $\text{ddl} = 3$  ;  $p < 0,001$  en août et  $F = 6,76$  ;  $\text{ddl} = 3$  ;  $p < 0,01$  en février). En août, *A. armoricana* et *A. tenuicornis* ont des compositions isotopiques significativement différentes de celles d'*A. brevicornis* et d'*A. sarsi* (Test HSD de Tukey,  $p < 0,001$ ). En février, seules *A. armoricana* et *A. brevicornis* restent significativement différentes dans leur composition isotopique en carbone (Test HSD de Tukey,  $p < 0,01$ ). Paradoxalement, *A. brevicornis* et *A. sarsi*, qui n'ont pas de différence de signature isotopique en août, en acquièrent une en février pour le carbone (Test HSD de Tukey,  $p < 0,01$ ).

## II. 2. 2. Description des structures anatomiques fines associées à la sélection de la nourriture

La description de l'anatomie des *Ampelisca* s'est focalisée sur deux parties du corps largement impliquées dans l'alimentation et la sélection de la nourriture : la deuxième paire d'antennes et les péréiopodes 1 & 2. Afin d'illustrer ce travail, seules les photographies obtenues à la loupe binoculaire et au microscope électronique à balayage (MEB) sur l'espèce *A. brevicornis* sont présentées en figure 11. Les résultats comparables acquis pour *A. armoricana*, *A. sarsi* et *A. tenuicornis* sont reportés en annexes 3, 4 et 5.

La taille des A2 varie d'une espèce à l'autre. Elles sont plus longues que le corps chez *A. tenuicornis* (Annexe 5a et 5b), d'une taille inférieure à la longueur du corps mais supérieure à la moitié de cette longueur chez *A. brevicornis* et *A. sarsi* (Fig. 11a et 11b, Annexe 4a et 4b) et comprises entre le tiers et la moitié de la longueur du corps chez *A. armoricana* (Annexe 3a et 3b). Les photographies au MEB ne permettent pas de mettre en évidence de différences majeures dans les structures anatomiques fines associées à la sélection de la nourriture. Sur les antennes A2 de toutes les espèces, deux rangées de longues soies (d'une longueur comprise entre 160 et 300  $\mu\text{m}$ ) et de petites soies intermédiaires (d'une longueur comprise entre 50 et 70  $\mu\text{m}$ ) sont observables. Les photographies réalisées sur les péréiopodes 1 et 2 révèlent un réseau très dense de soies (Fig. 11d) d'une longueur d'environ 20  $\mu\text{m}$  insérées de manière régulière



**Figure 12.** Evolution temporelle de la part de biomasse que représentent les différents groupes définis dans nos analyses pour les échantillons du mois d'août (a) et ceux du mois de février (b). Groupes du mois d'août : IA : suspensivores et mixtes (principalement *Ampelisca*), IB : suspensivores et déposivores de surface, IIA et IIB : différents comportements alimentaires avec tendance à l'omnivorie, IIIB : prédateurs benthiques. Groupes du mois de février : I *Ampelisca spp.*, II : suspensivores et déposivores de surface, III : déposivores de surface, de sub-surface et carnivores, IVA : différents comportements alimentaires avec tendance à l'omnivorie, IVB : prédateurs benthiques.

tous les 0,8  $\mu\text{m}$  environ (Fig. 11e) sur le basis et le merus. Cette structure rend donc possible la filtration de particules de taille voisine du  $\mu\text{m}$  par les *Ampelisca*.

### II. 3. Lien entre biodiversité et fonctionnement du peuplement macrobenthique des sables fins de la Baie de Morlaix

La part de biomasse que représentent les différents groupes définis dans nos analyses est donnée en figure 12 pour les échantillons des mois de mars et août de quelques années représentatives de l'évolution à long terme du peuplement. L'examen de l'évolution de la structure du réseau trophique au mois d'août met en évidence la disparition du groupe IA après le naufrage de l'Amoco Cadiz de 1978 puis sa réapparition à partir de 1986. La part de ce groupe majoritairement représenté par les *Ampelisca* atteint 29 % de la biomasse totale en 1997 avant de brutalement chuter en 2006 (seulement 1 % de la biomasse totale). Des observations similaires peuvent être faites avec le groupe I au mois de mars. Par contraste, le groupe IIB défini en août et constitué d'espèces à tendance omnivore, représente une part de biomasse plus importante dans le peuplement lorsque le groupe IA est absent. L'analogie peut être faite avec le groupe IVA au mois de février. La biomasse des dépositivores de surface (groupe IB en août et groupe II en mars) ne semble pas trop affectée par les changements pluriannuels dans la structure du peuplement. Alors que le bouleversement qu'avait engendré la pollution par les hydrocarbures a entraîné une baisse relative de la biomasse des prédateurs benthiques, largement dominée par les polychètes *Nephtys hombergii* ou *Marphysa bellii* (groupe IIIB en août et IVB en février), la modification de la structure du peuplement après 2005 n'a pas eu la même incidence sur ce groupe fonctionnel. Ainsi, la part de biomasse que représente les prédateurs est soit demeuré du même ordre de grandeur (août), soit a sensiblement augmenté (mars).

Il est à noter que pour certaines dates telles que mars 1981 ou août 1979, une large part de la biomasse est représentée par des espèces non échantillonnées dans le cadre de notre étude et ne peut donc être attribuée à l'un des groupes définis dans notre analyse des signatures isotopiques. Ce manque de données limite ainsi malheureusement l'interprétation que nous pouvons avoir des conséquences fonctionnelles de la pollution par les hydrocarbures de l'Amoco-Cadiz.

### III - Discussion

#### III. 1. Structure globale du réseau trophique

La matière organique particulaire présente dans la colonne d'eau représente un mélange variable de phytoplancton mort et vivant, de bactéries et d'autres éléments détritiques (e.g. pelotes fécales, débris terrigènes ou macroalgues). On sait que la composition isotopique naturelle du phytoplancton pur ne peut jamais être obtenue parfaitement en raison de contraintes techniques non résolues liées à sa purification à partir de la MOP totale. Toutefois dans certaines conditions de prélèvement *in situ*, la composition isotopique du carbone particulaire total peut être considérée comme étant représentative de celle phytoplancton, ceci dans la mesure où la MOP est largement dominée par celui-ci (Fry et Sherr, 1984). Les valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}$  de la MOP, comprises entre -22,2 et 19,2 ‰ dans la présente étude, sont comparables à la moyenne de -21 ‰ avancée par Fry et Sherr (1984) pour les eaux des plateaux continentaux des zones tempérées et les eaux estuariennes du large, et comparables également aux valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  obtenues au large de la baie de Morlaix dans le cadre d'autres études (Golléty *et al.*, 2010 ; Schaal *et al.*, 2009, 2010). Les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$ , comprises entre 6,1 et 7,4 ‰, sont aussi dans une gamme identique à celle obtenue par comparaison aux données de Golléty *et al.* (2010) et de Schaal *et al.* (2009, 2010).

La MOS est également un mélange composite de matériel vivant et déritique, dérivant de la colonne d'eau ou produit localement. Plus rarement mesurée, elle présente des valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}$  (-20,1 à -19,2 ‰) proches de celle obtenue par Carlier *et al.* (2007) dans un écosystème côtier subtidal méditerranéen (-22,5 ‰) mais des valeurs moyennes de  $\delta^{15}\text{N}$  nettement plus élevées (5,6 à 6,4 ‰ contre 1,9 ‰), tout comme le sont celles de la MOP (6,1 à 7,4 ‰ contre 2,8 ‰). Cet appauvrissement des systèmes subtidaux méditerranéens par rapport à ceux de la Manche pourrait être lié à la fixation de  $\text{N}_2$  par des organismes diazotrophes (Kerhervé *et al.*, 2001).

En raison du fort hydrodynamisme tidal de la Manche, des phénomènes de remise en suspension et la sédimentation qui en découle pourraient être à l'origine d'échanges importants entre les pools de MOP et de MOS. Cet étroit couplage benthos-pelagos pourraient ainsi expliquer que les différences de composition isotopique entre MOP et MOS sont relativement faibles dans notre étude.

A la différence d'autres systèmes littoraux et côtiers, rocheux comme les zones à *Ascophyllum nodosum* (Golléty *et al.*, 2010) et les forêts de laminaires (Schaal *et al.*, 2009, 2010), ou meubles comme les prairies à zostères (Ouisse *et al.*, 2012) et les lagunes méditerranéennes (Carlier *et al.*, 2008, 2009), **les consommateurs du réseau trophique des sables fins envasés de la baie de Morlaix se distribuent dans une gamme de  $\delta^{13}\text{C}$  beaucoup plus grande que celle de leurs sources potentielles de nourriture.** Cette limitation de la diversité des sources de matière organique est caractéristique des systèmes de mer ouverte (Grall *et al.*, 2006 ; Le Loc'h *et al.*, 2008). Même si l'étroite gamme des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  obtenue pour les sources ainsi que leur caractère composite ne permettent pas d'identifier celles qui contribuent le plus au transfert de matière vers les consommateurs, il est clair que certains consommateurs primaires tels que le bivalve *Clausinella fasciata*, un suspensivore actif, ne se nourrissent de toute évidence pas directement de la MOS. Par ailleurs, si certains de ces consommateurs primaires au comportement suspensivore et mixte ont des rapports isotopiques proches de ceux des sources (e.g. *Ampelisca* spp. ; *Corbula gibba*, Olivi ; *Timoclea ovata*, Pennant), en accord avec les valeurs communément rapportées du fractionnement isotopique entre une source et son consommateur, d'autres ont des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  beaucoup plus éloignées. A titre d'exemple, en février 2011, la différence maximale de  $\delta^{13}\text{C}$  égale à 3,9 ‰ entre le consommateur primaire le plus enrichi (*Ensis* sp.) et la source la plus proche (MOS<sub>épip</sub>) est ainsi bien supérieure au fractionnement moyen de 1 ‰ et à la valeur maximale reportée par Vander Zanden et Rasmussen (2001) de 2,8 ‰.

Trois hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ces observations. Premièrement, certains consommateurs primaires ne pourraient s'alimenter très préférentiellement qu'à partir d'une seule source de matière organique (MOP<sub>s</sub>, MOS<sub>dép</sub> ou MOS<sub>épip</sub>) en fonction de leur mode trophique (suspensivore vs. déposivore de surface).

Deuxièmement, les suspensivores pourraient se nourrir préférentiellement de fractions plus ou moins enrichies en  $^{13}\text{C}$  au sein des pools de MOP et de MOS remise en suspension qui consistent globalement en un mélange (1) de matériel d'origine continentale appauvri en  $^{13}\text{C}$  et plus réfractaire et (2) de matériel enrichi en  $^{13}\text{C}$  plus labile d'origine marine. Les suspensivores pourraient préférentiellement utiliser cette fraction plus enrichie par sélectivité lors de la filtration, l'ingestion ou l'absorption, d'où les fortes différences observées entre les  $\delta^{13}\text{C}$  des suspensivores et mixtes et ceux de la MOP et de la MOS. Ainsi, chez divers suspensivores se nourrissant pourtant préférentiellement de MOP, des différences significatives de signatures isotopiques ont été rapportées comme chez les mollusques *Crassostrea gigas* (Thunberg),

*Mytilus edulis* (Linnaeus) et *Crepidula fornicata* (Linnaeus) en baie du Mont-Saint-Michel (Riera, 2007). Ces différences peuvent résulter de divers mécanismes de sélectivité, entre matériel vivant et matériel détritique, ou de différentes classes de taille de la MOP comme cela a été rapporté dans différents milieux tels que le port de Woods Hole (Wainwright et Fry, 1994), dans le nord de la mer Baltique (Rolff, 2000) ou en zone côtière méditerranéenne (Rau *et al.*, 1990).

Troisièmement, une source non mesurée dans la présente étude, potentiellement plus enrichie et donc plus proche en termes de signatures isotopiques des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  de certains consommateurs primaires pourrait expliquer les valeurs obtenues. Sur les fonds meubles comme sur le site de Pierre Noire, cette source pourrait être le microphytobenthos, d'autant plus qu'en milieu subtidal il présente des valeurs plus enrichies en  $\delta^{13}\text{C}$  que la MOP (Evrard *et al.*, 2010). Toutefois, bien que la présence de microphytobenthos ait été signalée et sa dynamique temporelle décrite sur le site de Pierre Noire (Boucher *et al.*, 1984), Migné *et al.* (2005) n'ont mesuré aucune production primaire benthique sur ce site, confirmant ainsi l'hétérotrophie du système et renforçant l'idée qu'un important couplage benthopélagique est nécessaire au fonctionnement de l'écosystème. Cette observation rend donc très peu vraisemblable un rôle significatif du microphytobenthos en tant que soutien de ce réseau trophique benthique subtidal.

**Selon ces résultats, une certaine diversité dans la composition des sources et dans les régimes alimentaires des consommateurs contribuerait à expliquer la diversité spécifique rencontrée à Pierre Noire et l'absence de compétition trophique stricte entre les espèces.**

La complexité du réseau trophique est évidente lorsque l'on compare différents groupes de consommateurs. La très faible valeur de  $\delta^{13}\text{C}$  observée chez le bivalve *Thyasira flexuosa*, expliquée par la présence de bactéries endosymbiotiques sulfo-oxydantes (Distel et Wood, 1992 ; Dufour et Felbeck, 2006), est comparable à celle mesurée sur les tissus de *Thyasira sarsi* (Philippi) par Dando et Spiro (1993).

Le  $\delta^{13}\text{C}$  des déposivores de surface est en général plus enrichi que celui des suspensivores. Cela peut être lié au fait que les déposivores de surface, tout comme les déposivores de sub-surface, appartiennent à un réseau trophique basé sur du matériel détritique, impliquant bactéries et méiofaune, qui contribue à l'augmentation du  $\delta^{13}\text{C}$  de la MOS (McConnaughey et McRoy, 1979). Chardy et Dauvin (1992) soulignent par ailleurs l'importance des bactéries et de la méiofaune dans les transferts trophiques du peuplement macrobenthique des sables fins de la baie de Morlaix. Les signatures isotopiques des consommateurs primaires

diffèrent également en fonction de la profondeur à laquelle ils se nourrissent. Un gradient continu d'enrichissement en  $^{15}\text{N}$  est en effet observable des suspensivores aux dépositivores de sub-surface. Des résultats similaires ont été attribués à l'utilisation de MOP plus réfractaire et dégradée par les dépositivores de sub-surface (Iken *et al.*, 2001 ; Carlier *et al.*, 2007). Les dépositivores de sub-surface sont clairement des consommateurs primaires qui exploitent une source de nourriture enrichie en  $^{15}\text{N}$  suite à la dégradation de MOP sédimentée. **Le réseau trophique benthique des sables fins de la baie de Morlaix est donc plutôt complexe puisque différents types de consommateurs primaires utilisent différents composants de la MOP et de la MOS. Les différences de  $\delta^{15}\text{N}$  des prédateurs semblent indiquer un degré important d'omnivorie au sein du réseau trophique. Par ailleurs, les larges gammes de  $\delta^{13}\text{C}$  mesurées pour plusieurs individus d'une même espèce carnivore (Fig. 5) indiquent une importante diversité de proies et donc un caractère non sélectif de ces prédateurs**, en cohérence avec la diversité des régimes alimentaires mise en évidence chez les consommateurs primaires.

L'hétérogénéité des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  des consommateurs primaires complique l'estimation des niveaux trophiques. En considérant le zooplancton pour définir la ligne de base du système, les résultats de cette étude suggèrent que **le réseau trophique benthique des sables fins envasés de la baie de Morlaix s'étend sur un continuum de quatre niveaux trophiques**, ce qui est en accord avec des études précédentes considérant les réseaux trophiques subtidaux des producteurs primaires aux prédateurs benthiques et démersaux (Fry, 1988 ; Grall *et al.*, 2006 ; Carlier *et al.*, 2007 ; Le Loc'h *et al.*, 2008). Le fait que les sources de matière organique se situent au-dessus du niveau trophique 1 où se trouverait théoriquement le phytoplancton pourrait s'expliquer par l'enrichissement en  $^{15}\text{N}$  du matériel détritique avec le temps, en raison des modifications isotopiques complexes liées à la diagénèse précoce (Zieman *et al.*, 1984). La distribution relativement continue des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  des consommateurs primaires, secondaires et tertiaires entre les quatre niveaux trophiques n'est pas surprenante dans la mesure où l'on sait maintenant que (1) le « niveau trophique » au sein d'un écosystème marin est une variable continue et que (2) les invertébrés benthiques se caractérisent souvent par des régimes alimentaires mixtes, d'où la continuité des niveaux trophiques. Un tel résultat confirme également si besoin en était **la diversité des régimes alimentaires ainsi que le degré important d'omnivorie**. Certaines espèces d'invertébrés benthiques peuvent aussi adapter leur statut trophique et avoir des niveaux trophiques différents selon les habitats et les contraintes environnementales. C'est ce qu'implique les notions de « plasticité fonctionnelle » et de

**Tableau 4.** Comparaison des indices de Layman calculés à partir des signatures isotopiques d'espèces macrozoobenthiques échantillonnées dans quatre systèmes bretons subtidiaux différents.

	Sables fins envasés à <i>Abra alba</i> (Pierre Noire)		Sables fins à <i>Ditrupa</i> (Le Loc'h <i>et al.</i> , 2008)	Vases (23 signatures)	Bancs de maerls (Grall <i>et al.</i> , 2006) (38 signatures)
	Août 2010 (42 signatures)	Février 2011 (42 signatures)	(18 signatures)		
NR	7,2	7,2	7,0	13,6	8,3
CR	7,8	7,8	6,1	4,3	5,9
TA	30,9	30,9	22,6	31,7	25,5
CD	2,5	2,5	1,8	2,4	2,3
NND	0,5	0,5	0,8	0,9	0,5
SDNND	0,4	0,4	0,8	0,9	0,3

« plasticité trophique » mise en évidence dans les réseaux trophiques littoraux et côtiers (Riera et Richard, 1996 ; Riera 2009).

Si les indices développés par Layman *et al.* (2007) ne peuvent être raisonnablement comparés que pour des réseaux trophiques « définis de la même manière », nos analyses ont montré que les différences d'échantillonnage n'avaient que peu d'influence sur les résultats obtenus sur le site Pierre Noire. Nous nous sommes donc autorisés, sur cette base, à réaliser des comparaisons entre écosystèmes en calculant ces indices à partir de travaux menés sur d'autres systèmes bretons subtidaux (Grall *et al.*, 2006 ; Le Loc'h *et al.*, 2008). Le tableau 4 présente les résultats obtenus. De manière surprenante, les indices calculés sur ces systèmes variés (i.e. sédiment sablo-vaseux du circalittoral, bancs de maerl) sont tout à fait comparables à ceux obtenus pour le réseau trophique des sables fins envasés de la baie de Morlaix en fin d'été et en fin d'hiver. Seule la comparaison des distances au plus proche voisin (i.e. NND) semble indiquer une redondance trophique légèrement plus importante au sein du peuplement de Pierre Noire. Cela pourrait être lié au nombre plus élevé d'espèces prises en compte pour le calcul. Bien qu'ils facilitent la comparaison de réseaux trophiques dans le temps et l'espace, ces indices ont encore peu été utilisés et restent discutables, notamment en raison de l'absence de prise en considération des sources (Hoeinghaus et Zeug, 2008) et du poids relatif des différentes espèces dans le réseau.

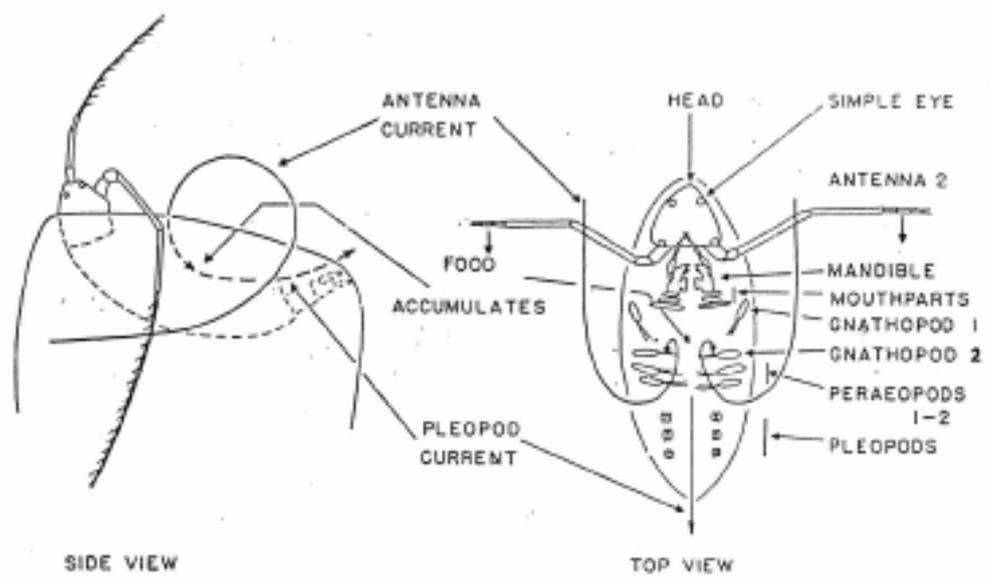
### III. 2. Variabilité saisonnière et pluriannuelle

**L'architecture générale du réseau trophique du peuplement macrobenthique des sables fins de la baie de Morlaix n'est pas profondément bouleversée d'une saison à l'autre** bien que certaines modifications méritent d'être soulignées. Ainsi, l'augmentation simultanée observée entre août et février (Fig. 9) des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  de la MOP (+ 1,35 ‰ en moyenne) et de l'ensemble des consommateurs (+ 2,1 ‰ en moyenne) confirme **l'importance du couplage benthopélagique dans le fonctionnement du peuplement** et suggère que l'ensemble du réseau des consommateurs repose principalement sur les sources mesurées. Les fluctuations bimensuelles du  $\delta^{13}\text{C}$  mesurées en deux points de la baie de Morlaix (Estacade et Astan) en 2010 et 2011 dans le cadre du programme SOMLIT ne montrent pas de tendance saisonnière (Riera, comm. pers.). Ces variations sont très chaotiques et pourraient s'expliquer par un ensemble de phénomènes très locaux (bloom phytoplanctonique, remise en suspension, crue, ...). Dans l'état

actuel des connaissances dans la baie de Morlaix, les faibles variations observées du  $\delta^{13}\text{C}$  de la MOP entre août et février sont inexpliquées et ne se rattachent pas à une tendance saisonnière connue.

La plus grande surface du nuage de points (TA) et la plus grande distance moyenne d'un point au barycentre (CD) observées en août dans le calcul des indices de Layman pourraient en revanche s'expliquer par une plus grande diversité au sein du mélange de sources qui composent les pools de  $\text{MOP}_s$ ,  $\text{MOP}_f$ ,  $\text{MOS}_{\text{dép}}$  et  $\text{MOS}_{\text{épip}}$ . C'est en effet l'été que la diversité phytoplanctonique pourrait être la plus importante dans la baie de Morlaix avec la présence simultanée de picoeucaryotes, de diatomées et de dinoflagellés, ainsi que par une succession rapprochée dans le temps de blooms de différentes espèces (Simon, comm. pers.). Ces observations expliqueraient aussi pourquoi la redondance trophique est plus faible à cette période.

**Les changements fonctionnels observés en termes d'organisation trophique pour certaines années représentatives reflètent en partie les changements de la structure du peuplement** observés par Dauvin (1998) sur la période 1977-1996. Ainsi, la biomasse des groupes représentés par les *Ampelisca* disparaît après l'arrivée des hydrocarbures issus du naufrage de l'Amoco Cadiz. Elle est remplacée par une biomasse constituée d'organismes ayant une tendance à l'omnivorie, sans doute plus opportunistes. La biomasse des dépositores de surface montre peu de fluctuations temporelles malgré les changements de composition spécifique observés (Dauvin, 1987, 1998). Ces observations indiquent une certaine redondance trophique au sein de ces groupes. Le caractère non-sélectif des espèces qui s'y trouvent favoriserait leur stabilité au sein du peuplement. **Les changements à long terme observés dans la biomasse des principaux groupes d'invertébrés benthiques suggèrent donc des voies de transfert trophique variables au cours du temps.** Une première voie correspond à une utilisation de la MOP principalement par les Ampeliscidés et quelques suspensivores stricts. L'isolement relatif des *Ampelisca* en termes de signatures isotopiques indique cependant que ces organismes sont peu consommés par des consommateurs secondaires benthiques. En revanche, on sait que les *Ampelisca* constituent des proies privilégiées de certains poissons démersaux tels que les dragonnets et les tacauds (Dauvin, 1984). Cette première voie n'est importante que lorsque les *Ampelisca* sont abondants. La seconde voie privilégie au contraire une utilisation locale des sources au niveau benthique depuis les suspensivores et dépositores de surface jusqu'aux prédateurs benthiques.



**Figure 13.** Position de nutrition et courants créés par les *Ampelisca*. (D'après Mills, 1967)

Le déclin des *Ampelisca* après la pollution par la marée noire ou après 2005 a eu des effets comparables sur les bas niveaux trophiques. A l'inverse, les niveaux trophiques supérieurs ont répondu différemment aux deux changements majeurs dans la structure du peuplement. Alors qu'ils avaient été affectés par la pollution par l'Amoco-Cadiz, ils semblent être devenus une composante essentielle du peuplement depuis 2005.

Cette analyse de l'évolution à long terme de l'organisation trophique du peuplement se limite toutefois au seul échantillonnage des espèces présentes à un moment donné. Elle suppose des relations trophiques à peu près constantes dans le temps depuis 1977, ce qui ne peut être prouvé, étant donné la plasticité trophique de nombreuses espèces benthiques en fonction des conditions environnementales (Riera, 2009).

### III. 3. Statut trophique des différentes espèces d'*Ampelisca*

Les quatre espèces d'*Ampelisca* dont les rapports isotopiques en carbone et en azote ont été mesurés (i.e. *A. armoricana*, *A. brevicornis*, *A. tenuicornis* et *A. sarsi*) occupent une place très particulière dans le réseau trophique mais suivent cependant la même tendance à l'enrichissement des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  entre la fin d'été et la fin d'hiver (Fig. 5 et 6). A la base du réseau, les *Ampelisca* sont les espèces les plus appauvries en  $^{13}\text{C}$  et en  $^{15}\text{N}$ , donc les plus proches des sources. Leur comportement alimentaire est défini dans la littérature comme étant mixte (Mills, 1967 ; Fanelli *et al.*, 2009 ; Rigolet *et al.*, 2011), contrairement à d'autres espèces de la famille des Ampeliscidae comme *Haploops nirae* (Kaim-Malka) qui est un suspensivore strict (Rigolet *et al.*, 2011). Alors que les *Haploops nirae* se nourrissent en filtrant l'eau avec leurs deux paires d'antennes, les *Ampelisca* peuvent se nourrir de deux manières différentes décrites en détail par Mills (1967). La première consiste à utiliser leur deuxième paire d'antennes (A2) pour collecter des grains de sable à la surface du sédiment et les ramener à eux afin d'en retirer la nourriture associée à l'aide de leurs pièces buccales. La deuxième méthode, plus commune selon Mills, consiste à créer un courant avec la deuxième paire d'antennes qui tournoient d'arrière en avant et les pléopodes (Fig. 13). Ce courant circule de la partie postérieure de l'animal jusqu'au niveau des gnathopodes et des deux premières paires de péréiopodes qui sont pourvus de nombreuses soies plumeuses au niveau du basis et du merus. Les particules minérales et le matériel organique, vivant ou détritique, s'accumulent sur le filtre ainsi créé par ces soies et sont ramenés à la bouche par les gnathopodes. **L'analyse de la distribution des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et de  $\delta^{15}\text{N}$  et les résultats des classifications ascendantes hiérarchiques réalisées aux deux saisons montrent qu'en plus de se rapprocher des sources, les signatures isotopiques des *Ampelisca***

sont plus proches de celles de suspensivores actifs tels que *Corbula gibba* ou de celles du zooplancton que de celles des déposivores de surface. Les résultats obtenus confirment donc bien les observations de Mills (1967) selon lesquelles le comportement suspensivore est privilégié chez les *Ampelisca*.

Les photographies obtenues par microscopie électronique à balayage viennent renforcer ce propos par la mise en évidence d'importantes structures de filtration qui rendent ces espèces capables de filtrer des particules de l'ordre du  $\mu\text{m}$ . Un suivi régulier de la dynamique du phytoplancton en baie de Morlaix montre l'importance numérique du picoplancton (Simon, comm. pers.) qui, en raison de sa taille comprise entre 0,2 et 3  $\mu\text{m}$ , peut être utilisé par certains suspensivores comme les *Ampelisca*. En Manche occidentale, une seule espèce, *Micromonas pusilla* (Prasinophyceae), domine la communauté picoplanctonique (Not et al., 2004). Les *Ampelisca* pourraient donc se nourrir principalement de cette espèce, ce qui contribuerait à l'originalité de leur signature isotopique.

Si les photographies au MEB n'ont pas permis de révéler de différences majeures dans les structures anatomiques fines des quatre espèces d'*Ampelisca* étudiées, les données isotopiques ont mis en évidence des différences significatives entre certaines de ces espèces. L'analyse des données acquises par Dauvin (1988a, 1988b, 1988c, 1989) sur la structure des populations de chaque espèce d'*Ampelisca* à la station Pierre Noire ne permet pas d'expliquer ces différences par une éventuelle influence du type d'individu échantillonné (i.e. juvénile vs. adulte) ou du stade reproducteur sur les mesures isotopiques. Par exemple, *A. armoricana* et *A. sarsi* sont deux espèces univoltines qui n'ont qu'une seule cohorte composée d'individus de taille équivalente en août (Dauvin, 1988c, 1989) mais dont les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  diffèrent pourtant significativement. L'explication des différences inter-spécifiques observées semble donc bien plus subtile et pourrait être liée à des différences (1) dans la sélection de la nourriture et (2) dans les propriétés d'assimilation de la matière organique.

## Conclusion et perspectives

L'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote a permis de caractériser la structure globale du réseau trophique benthique des sables fins envasés de la baie de Morlaix à deux saisons différentes (i.e. l'été 2010 et l'hiver 2011). La MOP et la MOS qui constituent les sources potentielles de nourriture pour le réseau trophique benthique se distribuent dans une

gamme de valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et de  $\delta^{15}\text{N}$  relativement étroite par rapport à celle des différents consommateurs primaires. Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  de ces derniers suggèrent l'existence de processus de sélectivité au sein des pools de MOP et de MOS et donc de hauts niveaux de spécialisations trophiques de la part des différentes espèces. Des différences importantes dans les signatures isotopiques ont également été observées dans les niveaux trophiques supérieurs constitués d'invertébrés aux comportements alimentaires très diversifiés (dépositores de surface, de sub-surface, omnivores et prédateurs) qui montrent un important degré d'omnivorie. Des groupes trophiques bien différenciés ont ainsi pu être définis au moyen d'analyses multivariées à partir des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et de  $\delta^{15}\text{N}$  ; ils présentaient une bonne concordance globale avec les groupes trophiques définis *a priori* d'après la littérature. En considérant les facteurs d'enrichissement en  $^{15}\text{N}$  communément utilisés (2,5 ‰ pour les consommateurs primaires et 3,4 ‰ pour les niveaux trophiques supérieurs), nous avons estimé que le réseau trophique du site Pierre Noire était constitué de 4 niveaux trophiques.

La comparaison saisonnière de la structure du réseau a confirmé l'importance du couplage benthopélagique déjà mis en évidence sur ce site (Chardy et Dauvin, 1992 ; Migné *et al.*, 2005). L'utilisation de descripteurs quantitatifs à l'échelle de la communauté a permis de souligner une plus grande diversité trophique à la fin de la saison estivale. L'analyse des changements pluriannuels de la contribution des groupes trophiques définis dans nos analyses à la biomasse totale suggèrent l'existence de différentes voies de transfert trophique dont l'importance varie au cours du temps. Ainsi, au sein du peuplement macrobenthique des sables fins envasés de la baie de Morlaix, les *Ampelisca* occupent une niche trophique qui leur est propre à la base d'une voie de transfert vers les poissons démersaux. L'observation des structures anatomiques fines impliqués dans l'alimentation de ces crustacés a mis en évidence un dense réseau de soies espacées de moins d'1  $\mu\text{m}$ , ce qui nous laisse penser qu'elles pourraient se nourrir préférentiellement de picoplanton eucaryote.

Approfondir la caractérisation de la structure globale du peuplement des sables fins envasés de la baie de Morlaix, en particulier dans le but de définir la spécialisation alimentaire des consommateurs primaires, nécessiterait des analyses complémentaires à celle des isotopes stables du carbone et de l'azote. Celles-ci pourraient impliquer l'utilisation de marqueurs biochimiques (acides gras) pour mieux caractériser les pools de MOP et MOS ou même des mesures isotopiques de composés moléculaires spécifiques (Acides Gras Polyinsaturés) effectués par couplage « chromatographie en phase gazeuse - Analyse isotopique » (Boschker *et*

*al.*, 1998). Dans le cas de certaines espèces importantes dans le peuplement tels que les *Ampelisca*, le développement d'une approche expérimentale utilisant certaines sources enrichies en un isotope est une voie à explorer (Evrard *et al.*, 2010).

De nombreuses études ont décrit depuis 1977 la structure et la dynamique du peuplement des sables fins envasés du site Pierre Noire. Nous avons ici tenté de décrire la diversité fonctionnelle par l'identification objective des groupes trophiques et l'évaluation de leur contribution à la biomasse totale sur quelques années représentatives de l'évolution à long terme du peuplement. Ce travail pourrait désormais être étendu à la totalité de la série d'observations, de 1977 à 2010 afin de mieux dégager des tendances générales et de limiter le poids d'événements particuliers tels que la prolifération de *Pseudopolydora pulchra* (Carazzi) en 1981. Une approche par les traits biologiques permettrait de comprendre encore mieux le fonctionnement de l'écosystème en couvrant différentes facettes du rôle fonctionnel des espèces (Bremner *et al.*, 2003 ; Paganelli *et al.*, 2012).

Enfin, on peut se demander si les observations faites sur le peuplement macrobenthique de Pierre Noire sont spécifiques à ce site ou généralisables aux principales unités biosédimentaires de la baie de Morlaix. Une comparaison inter-habitats permettrait d'appréhender l'importance de la connectivité trophique entre systèmes voisins (Améziane *et al.*, 1996). N'y aurait-il pas, en effet, des peuplements qui fonctionnent différemment au sein même de la baie de Morlaix ?

## Bibliographie

- Améziane, N., Chardy, P., Dauvin, J.C., 1996. Modelling carbon flows in soft-bottom communities from the bay of Morlaix, western English Channel. *Biology and Ecology of Shallow Coastal Waters*, 28 EMBS Symposium. Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark, pp. 215– 224.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26 (1), 32-46.
- Anderson, M.J., Gorley, R.N., Clarke, K.R., 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E, Plymouth, UK.
- Bell, J.J., 2007. Contrasting patterns of species and functional composition of coral reef sponge assemblages. *Marine Ecology-Progress Series* 339, 73-81.
- Bernardez, C., Freire, J., Gonzalez-Gurriaran, E., 2000. Feeding of the spider crab *Maja squinado* in rocky subtidal areas of the Ria de Arousa (north-west Spain). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80 (1), 95-102.
- Boschker, H.T.S., Nold, S.C., Wellsbury, P., Bos, D., de Graaf, W., Pel, R., Parkes, R.J., Cappenberg, T.E., 1998. Direct linking of microbial populations to specific biogeochemical processes by C-13-labelling of biomarkers. *Nature* 392 (6678), 801-805

- Boucher, G., Chamroux, S., Riaux, C., 1984. MODIFICATIONS IN THE PHYSICO-CHEMICAL AND BIOLOGICAL CHARACTERISTICS IN A SUBLITTORAL SAND POLLUTED BY HYDROCARBONS. *Marine Environmental Research* 12 (1), 1-23.
- Boyde, A., Wood, C., 1969. Preparation of animal tissues for surface-scanning electron microscopy. *Journal of Microscopy* 90, 221-249.
- Bremner, J., Rogers, S.I., Frid, C.L.J., 2003. Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. *Marine Ecology-Progress Series* 254, 11-25.
- Cabana, G., Rasmussen, J.B., 1996. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93 (20), 10844-10847.
- Cabioch, L., Dauvin, J.C., Gentil, F., 1978. PRELIMINARY-OBSERVATIONS ON POLLUTION OF SEA BED AND DISTURBANCE OF SUB-LITTORAL COMMUNITIES IN NORTHERN BRITTANY BY OIL FROM AMOCO-CADIZ. *Marine Pollution Bulletin* 9 (11), 303-307.
- Cabioch, L., Dauvin, J.C., Retiere, C., Rivain, V., Archambault, D., 1982. EVOLUTION OF BENTHIC POPULATIONS OF SEDIMENTARY BOTTOMS OF THE ROSCOFF REGION DISTURBED BY HYDROCARBONS FROM THE AMOCO CADIZ. *Netherlands Journal of Sea Research* 16 (DEC), 491-501.
- Carlier, A., Riera, P., Amouroux, J.M., Bodiou, J.Y., Desmalades, M., Gremare, A., 2008. Food web structure of two Mediterranean lagoons under varying degree of eutrophication. *Journal of Sea Research* 60 (4), 287-298.
- Carlier, A., Riera, P., Amouroux, J.M., Bodiou, J.Y., Desmalades, M., Gremare, A., 2009. Spatial heterogeneity in the food web of a heavily modified Mediterranean coastal lagoon: stable isotope evidence. *Aquatic Biology* 5 (2), 167-179.
- Carlier, A., Riera, P., Amouroux, J.M., Bodiou, J.Y., Gremare, A., 2007. Benthic trophic network in the Bay of Banyuls-sur-Mer (northwest Mediterranean, France): An assessment based on stable carbon and nitrogen isotopes analysis. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 72 (1-2), 1-15.
- Chardy, P., Dauvin, J.C., 1992. CARBON FLOWS IN A SUBTIDAL FINE SAND COMMUNITY FROM THE WESTERN ENGLISH-CHANNEL - A SIMULATION ANALYSIS. *Marine Ecology-Progress Series* 81 (2), 147-161.
- Cloern, J.E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology-Progress Series* 210, 223-253.
- Cloern, J.E., Jassby, A.D., Thompson, J.K., Hieb, K.A., 2007. A cold phase of the East Pacific triggers new phytoplankton blooms in San Francisco Bay. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104 (47), 18561-18565.
- Dando, P.R., Spiro, B., 1993. VARYING NUTRITIONAL DEPENDENCE OF THE THYASIRID BIVALVES THYASIRA-SARSI AND T-EQUALIS ON CHEMOAUTOTROPHIC SYMBIOTIC BACTERIA, DEMONSTRATED BY ISOTOPE RATIOS OF TISSUE CARBON AND SHELL CARBONATE. *Marine Ecology-Progress Series* 92 (1-2), 151-158.
- Danovaro, R., Gambi, C., Dell'Anno, A., Corinaidesi, C., Fraschetti, S., Vanreusel, A., Vincx, M., Gooday, A.J., 2008. Exponential decline of deep-sea ecosystem functioning linked to benthic biodiversity loss. *Current Biology* 18 (1), 1-8.
- 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. Thèse de doctorat d'Etat. Université Pierre et Marie Curie. 468 pp. + annexes 193 pp.
- Dauvin, J.C., 1987. LONG-TERM EVOLUTION (1978-1986) OF PIERRE-NOIRE FINE-SAND COMMUNITY AMPHIPOD POPULATIONS SINCE THE AMOCO-CADIZ OIL-SPILL. *Marine Environmental Research* 21 (4), 247-273.
- Dauvin, J.C., 1988a. BIOLOGY, POPULATION-DYNAMICS AND PRODUCTION OF AMPHIPOD CRUSTACEAN POPULATIONS IN THE ENGLISH-CHANNEL .1. AMPELISCA-TENUICORNIS LILJEBORG. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 118 (1), 55-84.
- Dauvin, J.C., 1988b. BIOLOGY, PRODUCTION AND DYNAMICS OF 2 POPULATIONS OF AMPHIPOD

- CRUSTACEANS IN THE ENGLISH-CHANNEL .2. AMPELISCA-BREVICORNIS (COSTA). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 119 (3), 213-233.
- Dauvin, J.C., 1988c. LIFE-CYCLE, DYNAMICS, AND PRODUCTIVITY OF CRUSTACEA-AMPHIPODA FROM THE WESTERN ENGLISH-CHANNEL .4. AMPELISCA-ARMORICANA BELLAN-SANTINI-ET-DAUVIN. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 123 (3), 235-252.
- Dauvin, J.C., 1989. LIFE-CYCLE, DYNAMICS AND PRODUCTIVITY OF CRUSTACEA-AMPHIPODA FROM THE WESTERN ENGLISH-CHANNEL .5. AMPELISCA-SARSI CHEVREUX. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 128 (1), 31-56.
- Dauvin, J.C., 1998. The fine sand *Abra alba* community of the Bay of Morlaix twenty years after the Amoco Cadiz oil spill. *Marine Pollution Bulletin* 36 (9), 669-676.
- Dauvin, J.C., Bellansantini, D., Bellan, G., 1993. THE GENERA OPHELIA AND AMPELISCA OF THE ROSCOFF REGION - EXAMPLES OF ALLOTOPY AND SYNTOPY IN MARINE COMMUNITIES OF THE LOOSE SUBSTRATUM. *Cahiers De Biologie Marine* 34 (1), 1-15.
- Dauvin, J.C., Gentil, F., 1990. CONDITIONS OF THE PERACARID POPULATIONS OF SUBTIDAL COMMUNITIES IN NORTHERN BRITTANY 10 YEARS AFTER THE AMOCO-CADIZ OIL-SPILL. *Marine Pollution Bulletin* 21 (3), 123-130.
- DeGrave, S., Turner, J.R., 1997. Activity rhythms of the squat lobsters, *Galathea squamifera* and *G. strigosa* (Crustacea: Decapoda: Anomura) in south-west Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 77 (1), 273-276.
- Deniro, M.J., Epstein, S., 1978. INFLUENCE OF DIET ON DISTRIBUTION OF CARBON ISOTOPES IN ANIMALS. *Geochimica Et Cosmochimica Acta* 42 (5), 495-506.
- Deniro, M.J., Epstein, S., 1981. INFLUENCE OF DIET ON THE DISTRIBUTION OF NITROGEN ISOTOPES IN ANIMALS. *Geochimica Et Cosmochimica Acta* 45 (3), 341-351.
- Distel, D.L., Wood, A.P., 1992. CHARACTERIZATION OF THE GILL SYMBIONT OF *THYASIRA-FLEXUOSA* (THYASIRIDAE, BIVALVIA) BY USE OF POLYMERASE CHAIN-REACTION AND 16S RIBOSOMAL-RNA SEQUENCE-ANALYSIS. *Journal of Bacteriology* 174 (19), 6317-6320.
- Dobbs, F.C., Guckert, J.B., 1988. MICROBIAL FOOD RESOURCES OF THE MACROFAUNAL-DEPOSIT FEEDER *PTYCHODERA-BAHAMENSIS* (HEMICHORDATA, ENTEROPNEUSTA). *Marine Ecology-Progress Series* 45 (1-2), 127-136.
- Drévès, L., Clabaut, P., Chevalier, C., 2002. PYCASO, avril 2000 - Étude biomorphosédimentaire du domaine marin côtier entre Dieppe et Criel-sur-Mer (Seine-Maritime ; France). Rapport IFREMER DEL/SR/02.10, novembre 2002, 62 p. + annexes
- Dufour, S.C., Felbeck, H., 2006. Symbiont abundance in thyasirids (Bivalvia) is related to particulate food and sulphide availability. *Marine Ecology-Progress Series* 320, 185-194.
- Emmerson, M.C., Solan, M., Emes, C., Paterson, D.M., Raffaelli, D., 2001. Consistent patterns and the idiosyncratic effects of biodiversity in marine ecosystems. *Nature* 411 (6833), 73-77.
- Evrard, V., Soetaert, K., Heip, C.H.R., Huettel, M., Xenopoulos, M.A., Middelburg, J.J., 2010. Carbon and nitrogen flows through the benthic food web of a photic subtidal sandy sediment. *Marine Ecology-Progress Series* 416, 1-16.
- Fanelli, E., Cartes, J.E., Badalamenti, F., Rumolo, P., Sprovieri, M., 2009. Trophodynamics of suprabenthic fauna on coastal muddy bottoms of the southern Tyrrhenian Sea (western Mediterranean). *Journal of Sea Research* 61 (3), 174-187.
- Fauchald, K., Jumars, P.A., 1979. The diet of worms. A study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and marine Biology. An annual review* 17, 193-284
- Frid, C.L.J., 2011. Temporal variability in the benthos: Does the sea floor function differently over time? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 400 (1-2), 99-107.
- Fry, B., 1988. FOOD WEB STRUCTURE ON GEORGES BANK FROM STABLE C, N, AND S ISOTOPIC COMPOSITIONS. *Limnology and Oceanography* 33 (5), 1182-1190.
- Fry, B., Sherr, E.B., 1984. DELTA-C-13 MEASUREMENTS AS INDICATORS OF CARBON FLOW IN MARINE AND FRESH-WATER ECOSYSTEMS. *Contributions in Marine Science* 27 (SEP), 13-47.
- Gibbs, P.E., 1977. British Sipunculans, in: Kermack, D.M. (Eds.), *Synopses of the British Fauna (New Series)*, No. 12. Academic Press, London, New York and San Francisco.

- Gollety, C., Riera, P., Davoult, D., 2010. Complexity of the food web structure of the *Ascophyllum nodosum* zone evidenced by a delta C-13 and delta N-15 study. *Journal of Sea Research* 64 (3), 304-312.
- Graf, G., 1992. Benthic-pelagic Coupling – A Benthic View. *Oceanography and Marine Biology* 30, 149-190.
- Grall, J., Le Loc'h, F., Guyonnet, B., Riera, P., 2006. Community structure and food web based on stable isotopes (delta N-15 and delta C-13) analysis of a North Eastern Atlantic maerl bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 338 (1), 1-15.
- Haddock, S.H.D., 2007. Comparative feeding behavior of planktonic ctenophores. *Integrative and Comparative Biology* 47 (6), 847-853.
- Halpern, B.S., Floeter, S.R., 2008. Functional diversity responses to changing species richness in reef fish communities. *Marine Ecology-Progress Series* 364, 147-156.
- Hoeinghaus, D.J., Zeug, S.C., 2008. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Comment. Ecology* 89 (8), 2353-2357.
- Iken, K., Brey, T., Wand, U., Voigt, J., Junghans, P., 2001. Food web structure of the benthic community at the Porcupine Abyssal Plain (NE Atlantic): a stable isotope analysis. *Progress in Oceanography* 50 (1-4), 383-405.
- Kerherve, P., Minagawa, M., Heussner, S., Monaco, A., 2001. Stable isotopes (C-13/C-12 and N-15/N-14) in settling organic matter of the northwestern Mediterranean Sea: biogeochemical implications. *Oceanologica Acta* 24, S77-S85.
- Lavie, E., 2010. Evolution temporelle de la diversité des peuplements côtiers de sédiments meubles de la Manche occidentale. Mémoire de Master. Université Pierre et Marie Curie. 36 pp.
- Layman, C.A., Arrington, D.A., Montana, C.G., Post, D.M., 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88 (1), 42-48.
- Le Loc'h, F., Hily, C., Grall, J., 2008. Benthic community and food web structure on the continental shelf of the Bay of Biscay (North Eastern Atlantic) revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Marine Systems* 72 (1-4), 17-34.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D.A., 2001. Ecology - Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294 (5543), 804-808.
- McConnaughey, T., McRoy, C.P., 1979. FOOD-WEB STRUCTURE AND THE FRACTIONATION OF CARBON ISOTOPES IN THE BERING SEA. *Marine Biology* 53 (3), 257-262.
- Micheli, F., Halpern, B.S., 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters* 8 (4), 391-400.
- Migne, A., Davoult, D., Bourrand, J.J., Boucher, G., 2005. Benthic primary production, respiration and remineralisation: in situ measurements in the soft-bottom *Abra alba* community of the western English Channel (North Brittany). *Journal of Sea Research* 53 (4), 223-229.
- Mills, E.L., 1967. BIOLOGY OF AN AMPELISCID AMPHIPOD CRUSTACEAN SIBLING SPECIES PAIR. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 24 (2), 305-&.
- Minagawa, M., Wada, E., 1984. STEPWISE ENRICHMENT OF N-15 ALONG FOOD-CHAINS - FURTHER EVIDENCE AND THE RELATION BETWEEN DELTA-N-15 AND ANIMAL AGE. *Geochimica Et Cosmochimica Acta* 48 (5), 1135-1140.
- Naeem, S., 2002. Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. *Ecology* 83 (10), 2925-2935.
- Nicolas, D., Le Loc'h, F., Desaunay, Y., Hamon, D., Blanchet, A., Le Pape, O., 2007. Relationships between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Vilaine estuary (Bay of Biscay, France) nursery ground. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 73 (3-4), 639-650.
- Not, F., Latasa, M., Marie, D., Cariou, T., Vaultot, D., Simon, N., 2004. A single species, *Micromonas pusilla* (Prasinophyceae), dominates the eukaryotic picoplankton in the western English channel. *Applied and Environmental Microbiology* 70 (7), 4064-4072.

- O'Connor, N.E., Crowe, T.P., 2005. Biodiversity loss and ecosystem functioning: Distinguishing between number and identity of species. *Ecology* 86 (7), 1783-1796.
- Ouisse, V., Riera, P., Migne, A., Leroux, C., Davoult, D., 2012. Food web analysis in intertidal *Zostera marina* and *Zostera noltii* communities in winter and summer. *Marine Biology* 159 (1), 165-175.
- Paganelli, D., Marchini, A., Occhipinti-Ambrogi, A., 2012. Functional structure of marine benthic assemblages using Biological Traits Analysis (BTA): A study along the Emilia-Romagna coastline (Italy, North-West Adriatic Sea). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 96, 245-256.
- Pearson, T.H., 1971. Studies on the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs Linnhe and Eil, west coast of Scotland: II. Analysis of the macrobenthic fauna by comparison of feeding groups, *Vie et milieu, Suppl.* 22(I-II): pp. 53-91.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9 (6), 741-758.
- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. STABLE ISOTOPES IN ECOSYSTEM STUDIES. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 293-320.
- Poggiale, J.C., Dauvin, J.C., 2001. Long-term dynamics of three benthic *Ampelisca* (Crustacea-Amphipoda) populations from the Bay of Morlaix (western English Channel) related to their disappearance after the 'Amoco Cadiz' oil spill. *Marine Ecology-Progress Series* 214, 201-209.
- Post, D.M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology* 83 (3), 703-718.
- Rau, G.H., Teyssie, J.L., Rassoulzadegan, F., Fowler, S.W., 1990. C-13/C-12 AND N-15/N-14 VARIATIONS AMONG SIZE-FRACTIONATED MARINE PARTICLES - IMPLICATIONS FOR THEIR ORIGIN AND TROPHIC RELATIONSHIPS. *Marine Ecology-Progress Series* 59 (1-2), 33-38.
- Reich, P.B., Knops, J., Tilman, D., Craine, J., Ellsworth, D., Tjoelker, M., Lee, T., Wedin, D., Naeem, S., Bahauddin, D., Hendrey, G., Jose, S., Wrage, K., Goth, J., Bengtson, W., 2001. Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen deposition. *Nature* 410 (6830), 809-812.
- Riera, P., 2007. Trophic subsidies of *Crassostrea gigas*, *Mytilus edulis* and *Crepidula fornicata* in the Bay of Mont Saint Michel (France): A delta C-13 and delta N-15 investigation. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 72 (1-2), 33-41.
- Riera, P., 2006. Les isotopes stables en écologie littorale et côtière : principes, exemples de résultats et perspectives. *Océanis* 32 (2), 163-183.
- Riera, P., 2009. Trophic plasticity in similar habitats: an example which severely limits generalization among ecosystems. *Marine Biodiversity Records*, 2 (e47), doi: 10.1017/S1755267209000529.
- Riera, P., Richard, P., 1996. Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine bay of Marennes-Oleron. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 42 (3), 347-360.
- Rigolet, C., Le Souchu, P., Caisey, X., Dubois, S.F., 2011. Group sweeping: Feeding activity and filtration rate in the tubicolous amphipod *Haploops nira* (Kaim-Malka, 1976). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 406 (1-2), 29-37.
- Rolff, C., 2000. Seasonal variation in delta C-13 and delta N-15 of size-fractionated plankton at a coastal station in the northern Baltic proper. *Marine Ecology-Progress Series* 203, 47-65.
- Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., 2009. Trophic significance of the kelp *Laminaria digitata* (Lamour.) for the associated food web: a between-sites comparison. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 85 (4), 565-572.
- 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 (1), 24-35.
- Scherrer, B., 1984. Biostatistique, Gaëtan Morin éditeur. Québec, Canada.
- Simonini, R., Ansaloni, I., Pagliai, A.M.B., Prevedelli, D., 2004. Organic enrichment and structure of the macrozoobenthic community in the northern Adriatic Sea in an area facing Adige and Po mouths. *Ices Journal of Marine Science* 61 (6), 871-881.

- Tieszen, L.L., Boutton, T.W., Tesdahl, K.G., Slade, N.A., 1983. FRACTIONATION AND TURNOVER OF STABLE CARBON ISOTOPES IN ANIMAL-TISSUES - IMPLICATIONS FOR DELTA-C-13 ANALYSIS OF DIET. *Oecologia* 57 (1-2), 32-37.
- Vander Zanden, M.J., Rasmussen, J.B., 2001. Variation in delta N-15 and delta C-13 trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* 46 (8), 2061-2066.
- Velasco, E.M., Gomez-Cama, M.C., Hernando, J.A., Soriguer, M.C., 2010. Trophic relationships in an intertidal rockpool fish assemblage in the gulf of Cadiz (NE Atlantic). *Journal of Marine Systems* 80 (3-4), 248-252.
- Wainwright, S.C., Fry, B., 1994. SEASONAL-VARIATION OF THE STABLE ISOTOPIC COMPOSITIONS OF COASTAL MARINE PLANKTON FROM WOODS-HOLE, MASSACHUSETTS AND GEORGES-BANK. *Estuaries* 17 (3), 552-560.
- Waldbusser, G.G., Marinelli, R.L., Whitlatch, R.B., Visscher, P.T., 2004. The effects of infaunal biodiversity on biogeochemistry of coastal marine sediments. *Limnology and Oceanography* 49 (5), 1482-1492.
- Zieman, J.C., Macko, S.A., Mills, A.L., 1984. ROLE OF SEAGRASSES AND MANGROVES IN ESTUARINE FOOD WEBS - TEMPORAL AND SPATIAL CHANGES IN STABLE ISOTOPE COMPOSITION AND AMINO-ACID CONTENT DURING DECOMPOSITION. *Bulletin of Marine Science* 35 (3), 380-392.

## Annexe 1

Valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) et de  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) des consommateurs échantillonnés le **26 août 2010** (n : nombre d'échantillons). Les espèces qui apparaissent en gras sont celles qui ont été échantillonnées aux deux saisons. Les groupes trophiques définis à partir d'une analyse de la littérature (voir Matériel et méthodes) sont : S : suspensivores ; S/DS : mixtes ; DS : déposivores de surface ; DSS : déposivores de sub-surface ; O : omnivores ; N : nécrophages ; C : carnivores.

Famille	Espèce	n	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)		$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		Groupe trophique
			Moyenne	Écart type	Moyenne	Écart type	
Embranchement Nemertea							
	<b>Nemertea (gros individus)</b>	1	12.2		-16.8		C
Embranchement Annelida							
Classe Polychaeta							
Ampharetidae	<i>Ampharete acutifrons</i>	2	7.4		-20.2		DS
Aphroditidae	<i>Aphrodita aculeata</i>	2	9.5		-16.4		C
Capitellidae	<i>Notomastus latericeus</i>	1	7.1		-17.1		DSS
Cirratulidae		3	8.4	0.3	-19.5	0.1	DS
Eunicidae	<i>Marphysa bellii</i>	3	12.9	0.6	-17.5	1.9	C
Flabelligeridae	<i>Diplocirrus glaucus</i>	1	6.8		-14.5		DS
Flabelligeridae	<i>Flabelligera affinis</i>	1	10.3		-20.1		DS
Flabelligeridae	<i>Pherusa sp.</i>	1	9.0		-14.5		DS
Glyceridae	<i>Glycera alba</i>	2	9.9		-19.3		C
Glyceridae	<i>Glycera convoluta</i>	3	11.7	0.3	-17.4	0.5	C
Magelonidae	<i>Magelona alleni</i>	1	8.6		-18.6		DS
Maldanidae	<i>Euclymene oerstedii</i>	3	8.9	0.2	-16.5	0.2	DSS
Maldanidae	<i>Leiochone leiopygos</i>	1	9.6		-18.4		DSS
Nephtyidae	<i>Nephtys hombergii</i>	3	11.9	0.5	-18.2	1.2	C
Onuphiidae	<i>Hyalinoecia bilineata</i>	3	10.3	0.8	-18.6	0.5	C
Orbiniidae	<i>Scoloplos armiger</i>	3	10.4	0.0	-17.5	0.7	DSS
Oweniidae	<i>Owenia fusiformis</i>	2	9.4		-18.7		S/DS
Paraonidae	<i>Aricidea spp.</i>	3	11.6	0.2	-16.2	0.7	DS
Phyllodocidae	<i>Eumida sanguinea</i>	1	9.0		-18.9		C
Phyllodocidae	<i>Phyllodoce mucosa</i>	2	11.0		-16.6		C
Scalibregmatidae	<i>Scalibregma celticum</i>	1	9.2		-15.5		DSS
Sigalionidae	<i>Sthenelais boa</i>	1	10.3		-18.3		C
Spionidae	<i>Spio decoratus</i>	1	7.3		-19.9		DS
Spionidae	<i>Spiophanes bombyx</i>	1	8.5		-18.9		DS
Syllidae	<i>Euryssyllis sp.</i>	1	10.3		-17.9		C
Syllidae	<i>Odontosyllis gibba</i>	1	7.0		-18.6		?
Trichobranchidae	<i>Terebellides stroemii</i>	3	6.6	0.3	-19.2	0.3	DS
Embranchement Sipuncula							
Phascolionidae	<i>Phascolion strombus strombus</i>	3	9.5	0.6	-18.4	0.3	DS
Embranchement Mollusca							
Classe Scaphopoda							
Dentaliidae	<i>Antalis vulgaris</i>	2	10.5		-16.4		C
Classe Gastropoda							
Nassariidae	<i>Nassarius reticulatus</i>	5	12.6	0.3	-16.4	1.2	C
Naticidae	<i>Euspira pulchella</i>	5	8.1	0.4	-16.1	0.3	C
Turritellidae	<i>Turritella communis</i>	3	7.1	0.2	-17.7	0.5	S
Classe Bivalvia							
Cardiidae	<i>Acanthocardia spp.</i>	2	6.8		-19.2		S
Corbulidae	<i>Corbula gibba</i>	4	6.5	0.4	-21.7	0.2	S
Mactridae	<i>Spisula subtruncata</i>	2	6.8		-20.8		S
Nuculidae	<i>Nucula spp.</i>	4	7.1	0.4	-17.9	0.4	DS
Pandoridae	<i>Pandora albida</i>	2	7.0		-19.5		S
Pharidae	<i>Ensis sp.</i>	1	7.2		-19.8		S
Pharidae	<i>Phaxas pellucidus</i>	5	7.1	0.1	-19.1	0.4	S
Semelidae	<i>Abra alba</i>	5	6.9	0.1	-18.3	0.4	DS
Semelidae	<i>Abra prismatica</i>	5	6.7	0.4	-18.4	0.2	DS
Tellinidae	<i>Angulus fabula</i>	2	7.6		-19.1		DS
Veneridae	<i>Clausinella fasciata</i>	1	7.6		-23.5		S
Veneridae	<i>Timoclea ovata</i>	4	6.3	0.1	-21.0	0.3	S
Classe Cephalopoda							
Sepiolidae	<i>Sepiola sp.</i>	1	11.3		-20.8		C
Embranchement Arthropoda							
Classe Malacostraca							
Ordre Amphipoda							
Ampeliscidae	<i>Ampelisca armoricana</i>	9	7.0	0.7	-22.1	0.8	S/DS
Ampeliscidae	<i>Ampelisca brevicornis</i>	15	6.8	0.8	-20.7	0.5	S/DS
Ampeliscidae	<i>Ampelisca sarsi</i>	9	5.8	0.6	-20.4	0.3	S/DS
Ampeliscidae	<i>Ampelisca tenuicornis</i>	7	6.4	0.7	-22.3	0.5	S/DS
Urothoidae	<i>Urothoe spp.</i>	3	10.5	0.1	-18.0	0.2	DSS
Ordre Decapoda							
Galatheididae	<i>Galathea sp.</i>	1	6.9		-20.5		DS/N
Inachidae	<i>Macropodia sp.</i>	1	8.7		-20.9		O
Majidae	<i>Maja squinado</i>	1	13.0		-17.2		O

Paguridae	<i>Pagurus bernhardus</i>	3	10.8	0.8	-18.3	1.3	N
Polybiidae	<i>Liocarcinus spp.</i>	5	10.2	0.6	-18.3	0.5	C
Embranchement Echinodermata							
Classe Ophiuroidea							
Amphiuridae	<i>Acrocnida brachiata</i>	2	9.0		-19.5		S
Ophiuridae	<i>Ophiura albida</i>	5	9.2	0.7	-17.7	0.2	O
Embranchement Chordata							
Classe Actinopterygii							
	Larve de poisson	1	9.9		-18.0		?
Gobiesocidae	<i>Lepadogaster sp.</i>	1	12.1		-19.1		C
Soleidae	<i>Solea sp.</i>	1	12.1		-20.4		C

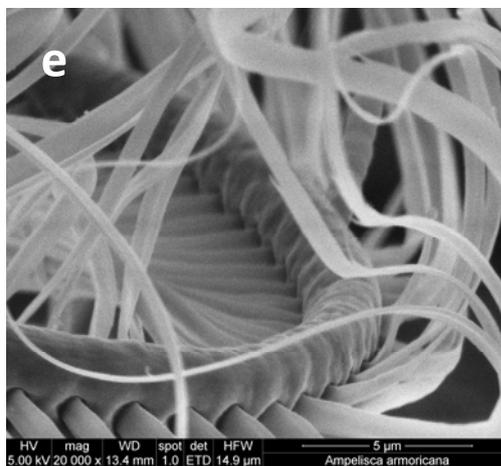
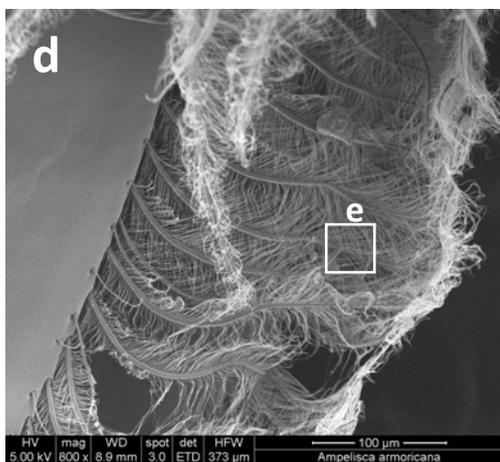
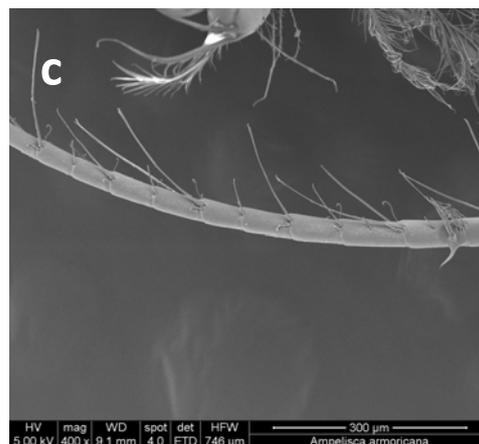
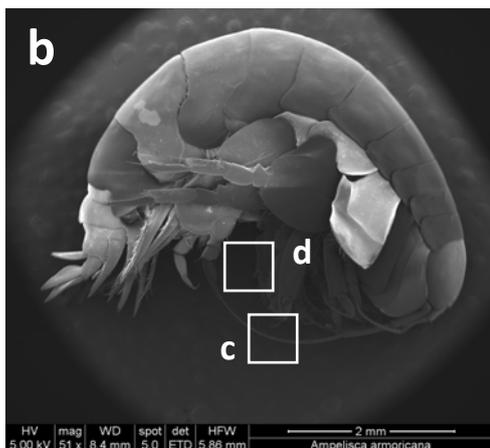
## Annexe 2

Valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) et de  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) des consommateurs échantillonnés le **14 février 2011** (n : nombre d'échantillons). Les espèces qui apparaissent en gras sont celles qui ont été échantillonnées aux deux saisons. Les groupes trophiques définis à partir d'une analyse de la littérature (voir Matériel et méthodes) sont : S : suspensivores ; S/DS : mixtes ; DS : dépositivores de surface ; DSS : dépositivores de sub-surface ; O : omnivores ; N : nécrophages ; C : carnivores.

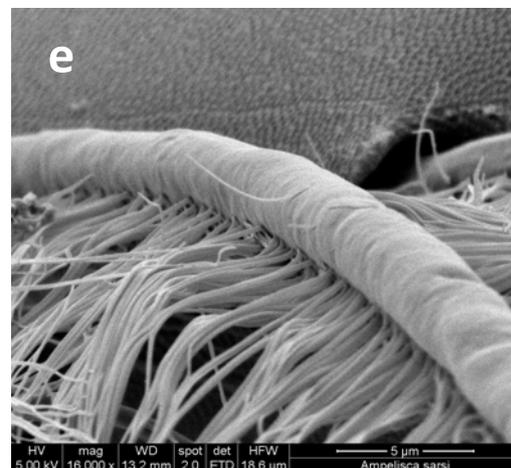
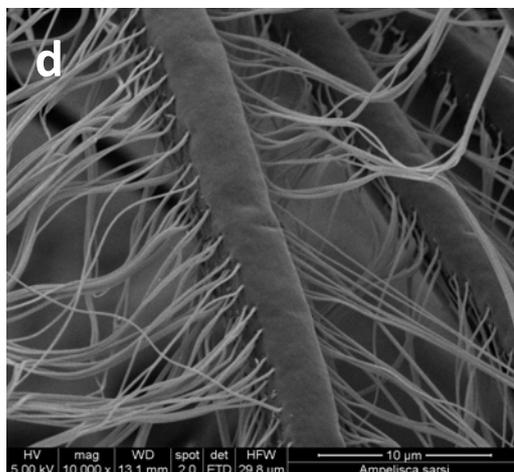
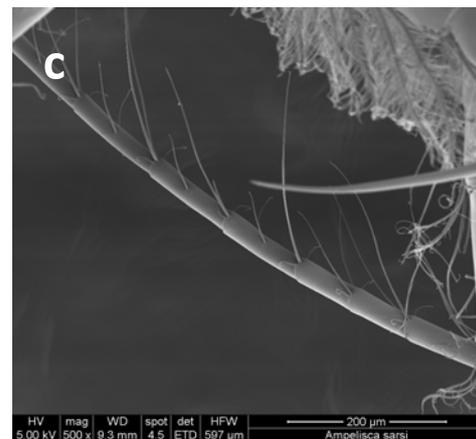
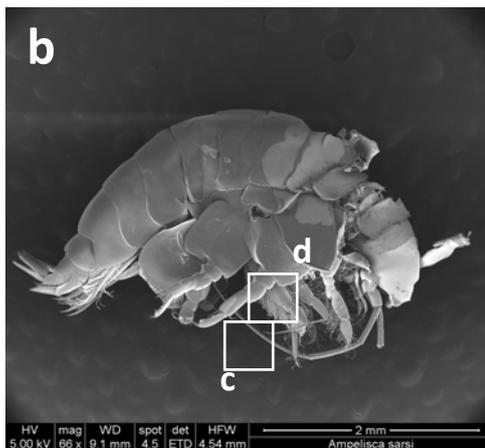
Famille	Espèce	n	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)		$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		Groupe trophique
			Moyenne	Écart type	Moyenne	Écart type	
Embranchement Ctenophora							
Pleurobrachiidae	<i>Pleurobrachia pileus</i>	3	10.0	0.2	-18.2	0.1	C
Embranchement Nemertea							
	<b>Nemertea (gros individus)</b>	3	11.5	0.3	-13.9	0.2	C
	Nemertea (petits individus)	3	10.7	0.3	-17.4	0.3	C
Embranchement Annelida							
Classe Polychaeta							
Ampharetidae	<b><i>Ampharete acutifrons</i></b>	3	7.8	0.3	-17.3	0.3	DS
Aphroditidae	<b><i>Aphrodita aculeata</i></b>	2	10.6		-16.1		C
Cirratulidae	<i>Chaetozone gibber</i>	3	9.8	0.1	-17.8	0.3	DS
Eunicidae	<b><i>Marphysa bellii</i></b>	5	12.4	0.2	-15.4	0.3	C
Flabelligeridae	<b><i>Diplocirrus glaucus</i></b>	3	7.7	0.3	-17.3	0.3	DS
Flabelligeridae	<i>Stylarioides spp.</i>	3	9.9	0.2	-15.5	0.2	DS
Glyceridae	<b><i>Glycera convoluta</i></b>	5	12.4	0.2	-15.8	0.3	C
Goniadidae	<i>Glycinde nordmanni</i>	1	12.5		-16.3		C
Goniadidae	<i>Goniada maculata</i>	2	13.9		-15.6		C
Lumbrineridae	<i>Lumbrineris spp.</i>	4	11.4	0.1	-17.5	0.2	C
Maldanidae	<b><i>Euclymene oerstedii</i></b>	5	10.1	0.8	-16.9	0.3	DSS
Maldanidae	<b><i>Leiochone leiopygos</i></b>	4	9.6	0.5	-16.1	1.3	DSS
Nephtyidae	<b><i>Nephtys hombergii</i></b>	5	11.8	0.2	-13.3	0.3	C
Onuphiidae	<b><i>Hyalinoecia bilineata</i></b>	5	9.9	0.2	-16.3	0.2	C
Orbiniidae	<b><i>Scoloplos armiger</i></b>	4	11.7	0.2	-16.8	0.3	DSS
Oweniidae	<b><i>Owenia fusiformis</i></b>	1	8.4		-17.2		S/DS
Paraonidae	<b><i>Aricidea spp.</i></b>	3	11.3	0.1	-16.0	0.2	DS
Pectinariidae	<i>Lagis koreni</i>	1	10.7		-18.0		DSS
Phyllodoctidae	<i>Eteone longa</i>	1	12.6		-14.2		C
Polynoidae	<i>Malmgreniella lunulata</i>	1	12.8		-14.2		C
Scalibregmatidae	<b><i>Scalibregma celticum</i></b>	2	10.9		-15.6		DSS
Sigalionidae	<i>Sigalion mathildae</i>	2	10.5		-17.5		C
Sigalionidae	<b><i>Sthenelais boa</i></b>	2	10.8		-15.6		C
Spionidae	<b><i>Spio decoratus</i></b>	1	9.9		-18.7		DS
Spionidae	<b><i>Spiophanes bombyx</i></b>	2	9.5		-18.6		DS
Syllidae	<b><i>Odontosyllis gibba</i></b>	2	10.0		-15.2		?
Terebellidae	<i>Thelepus setosus</i>	3	10.4	0.4	-17.5	0.2	DS
Trichobranchidae	<b><i>Terebellides stroemii</i></b>	3	10.3	0.2	-14.8	1.0	DS
Embranchement Sipuncula							
Phascolionidae	<b><i>Phascolion strombus strombus</i></b>	4	9.8	0.2	-14.2	0.2	DS
Embranchement Mollusca							
Classe Scaphopoda							
Dentaliidae	<b><i>Antalis vulgaris</i></b>	2	11.1		-15.3		C
Classe Gastropoda							
Aporrhaidae	<i>Aporrhais pespelecani</i>	3	10.8	0.3	-13.6	0.1	DSS
Calyptraeidae	<i>Calyptraea chinensis</i>	2	7.3		-15.9		S
Nassariidae	<i>Nassarius pygmaeus</i>	2	10.7		-15.2		C
Nassariidae	<b><i>Nassarius reticulatus</i></b>	5	12.7	0.1	-13.6	0.1	C
Naticidae	<b><i>Euspira pulchella</i></b>	5	10.1	0.2	-14.1	0.3	C
Turritellidae	<b><i>Turritella communis</i></b>	3	7.8	0.2	-16.8	0.4	S
Classe Bivalvia							
Cardiidae	<b><i>Acanthocardia spp.</i></b>	3	7.4	0.0	-17.0	0.2	S
Corbulidae	<b><i>Corbula gibba</i></b>	2	7.4		-17.5		S
Mactridae	<i>Lutraria lutraria</i>	1	8.0		-16.3		S
Nuculidae	<b><i>Nucula hanleyi</i></b>	4	7.8	0.4	-14.6	0.4	DS
Nuculidae	<b><i>Nucula nitidosa</i></b>	5	8.1	0.2	-15.1	0.2	DS
Pandoridae	<b><i>Pandora albida</i></b>	2	7.5		-15.6		S
Pharidae	<b><i>Ensis spp.</i></b>	4	8.8	0.2	-15.3	0.1	S
Pharidae	<b><i>Phaxas pellucidus</i></b>	5	7.8	0.3	-16.9	0.4	S
Semelidae	<b><i>Abra alba</i></b>	6	9.0	0.3	-16.2	0.5	DS
Semelidae	<b><i>Abra prismatica</i></b>	4	8.3	0.2	-15.7	0.4	DS
Tellinidae	<b><i>Angulus fabula</i></b>	2	8.8		-15.9		DS
Thyasiridae	<i>Thyasira flexuosa</i>	5	-1.5	0.3	-28.7	0.4	S/DS
Veneridae	<b><i>Timoclea ovata</i></b>	5	7.2	0.4	-17.3	0.2	S
Embranchement Arthropoda							

/	<b>Zooplankton</b>	3	7.2	0.3	-18.7	0.0	S
Classe Malacostraca							
Ordre Amphipoda							
	<i>Ampelisca armoricana</i>	8	6.4	0.3	-19.5	0.2	S/DS
	<i>Ampelisca brevicornis</i>	9	6.8	0.3	-18.9	0.3	S/DS
	<i>Ampelisca sarsi</i>	7	6.4	0.2	-19.5	0.5	S/DS
	<i>Ampelisca tenuicornis</i>	4	7.3	0.4	-19.1	0.1	S/DS
	<i>Bathyporeia spp.</i>	3	8.8	0.3	-16.8	0.1	DSS
	<i>Urothoe spp.</i>	2	8.6		-16.8		DSS
Ordre Decapoda							
	<i>Corystes cassivelaunus</i>	2	12.6		-13.8		C
	<i>Crangon crangon</i>	1	13.3		-12.9		C
	<i>Ebalia sp.</i>	1	10.0		-15.1		C
	<i>Maja squinado</i>	1	12.6		-14.2		O
	<i>Anapagurus sp.</i>	1	9.9		-17.7		N
	<i>Pagurus bernhardus</i>	5	10.4	0.1	-16.8	0.3	N
	<i>Pagurus cuanensis</i>	1	9.8		-15.4		N
Embranchement Echinodermata							
Classe Ophiuroidea							
	<i>Ophiura albida</i>	5	10.3	0.5	-14.0	0.3	O
Embranchement Hemichordata							
Classe Enteropneusta							
	<i>Ptychodera sp.</i>	1	8.9		-17.2		DSS
Embranchement Chordata							
Classe Actinopterygii							
	<i>Lepadogaster sp.</i>	1	11.7		-16.6		C

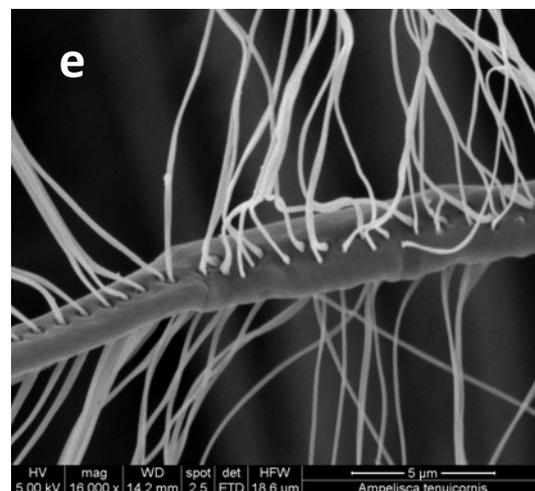
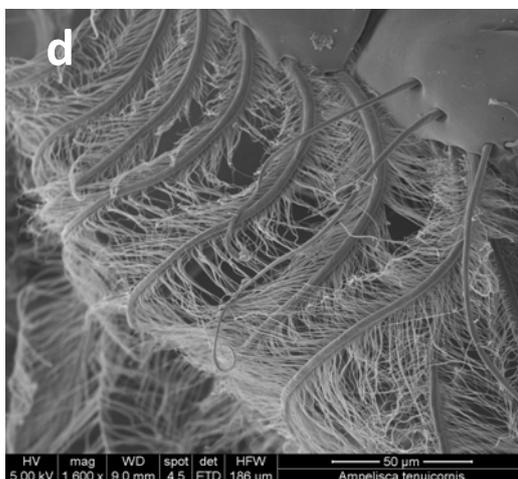
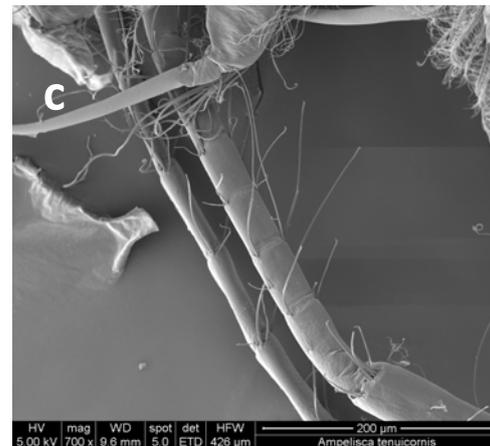
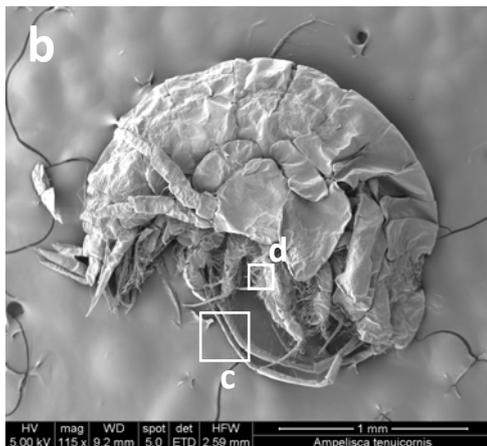
**Annexe 3.** Photographie à la loupe binoculaire (a) et photographies au microscope électronique à balayage (b-e) d'*A. armoricana*. (a-b) Individu adulte avec des antennes A2 d'une longueur comprise entre le tiers et la moitié du corps. (c) Zoom sur la partie médiane d'une antenne A2 montrant deux rangées de longues soies et de petites soies intermédiaires. (d) Zoom sur le dense réseau de soies que portent le basis et le merus des périopodes 1 et 2. (e) Zoom sur l'insertion des soies et sur leur espacement.



**Annexe 4.** Photographie à la loupe binoculaire (a) et photographies au microscope électronique à balayage (b-e) d'*A. sarsi*. (a-b) Individu adulte avec des antennes A2 presque aussi longues que le corps. (c) Zoom sur la partie médiane d'une antenne A2 montrant deux rangées de longues soies et de petites soies intermédiaires. (d) Zoom sur le dense réseau de soies que portent le basis et le merus des périopodes 1 et 2. (e) Zoom sur l'insertion des soies et sur leur espacement.



**Annexe 5.** Photographie à la loupe binoculaire (a) et photographies au microscope électronique à balayage (b-e) d'*A. tenuicornis*. (a-b) Individu adulte avec des antennes A2 plus longues que le corps. (c) Zoom sur la partie médiane d'une antenne A2 montrant deux rangées de longues soies et de petites soies intermédiaires. (d) Zoom sur le dense réseau de soies que portent le basis et le merus des périopodes 1 et 2. (e) Zoom sur l'insertion des soies et sur leur espacement.



# Architecture globale du réseau trophique du peuplement macrobenthique du site de suivi à long terme Pierre Noire (baie de Morlaix) et statut trophique des différentes espèces d'*Ampelisca*

*Mots clés* : invertébrés benthiques, réseaux trophiques, isotopes stables, *Ampelisca*, baie de Morlaix

## Résumé :

Très modifié par la marée noire de l'Amoco Cadiz en 1978, le peuplement des sables fins envasés de la baie de Morlaix fait l'objet d'un suivi à long terme depuis 1977. Afin de mieux comprendre le fonctionnement de ce peuplement benthique subtidal, le réseau trophique a été étudié à deux saisons (i.e. été 2010 et hiver 2011) par la caractérisation isotopique en carbone et en azote des principaux invertébrés benthiques et de leur sources de nourriture potentielles. Ces sources qui sont la matière organique particulaire (MOP) et la matière organique sédimentée (MOS) se distribuent dans une gamme étroite de  $\delta^{13}\text{C}$ . Au contraire, la large distribution des signatures de  $\delta^{13}\text{C}$  des consommateurs primaires suggère qu'ils utilisent préférentiellement des fractions distinctes au sein des pools de MOP et de MOS, et ont des régimes trophiques spécialisés. Cette diversité trophique est plus importante à la fin de l'été. Des différences ont également été observées dans les signatures isotopiques des niveaux trophiques supérieurs qui montrent un fort degré d'omnivorie. La plupart des prédateurs benthiques est en revanche caractérisée par une large gamme intraspécifique de valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  qui suggère un comportement alimentaire non sélectif. Une importante variation des signatures de  $\delta^{13}\text{C}$  entre l'été et l'hiver, à la fois pour les sources et les consommateurs, confirme l'étroite relation qui existe entre ces deux compartiments. Les changements à long terme de la contribution de chacun des groupes trophiques à la biomasse totale suggèrent différentes voies de transfert trophique en réponse aux variations de la structure du peuplement macrobenthique. Les espèces dominantes d'*Ampelisca* occupent une niche trophique très particulière et sont à la base d'une voie de transfert. L'observation de leurs structures anatomiques fines met en évidence un réseau dense de soies espacées de moins d'un  $\mu\text{m}$  qui laisse penser qu'elles pourraient se nourrir préférentiellement de picoplancton.

## Food web structure of the long-term surveyed 'Pierre Noire' fine sand community (Bay of Morlaix) and trophic status of different *Ampelisca* species

*Keywords*: benthic invertebrates, food webs, stable isotopes, *Ampelisca*, Bay of Morlaix

## Abstract :

Strongly affected by the Amoco Cadiz oil spill in 1978, the fine sand benthic community of the Bay of Morlaix benefits from a long-term monitoring survey since 1977. In order to better understand the functioning of this benthic subtidal community, the food web structure was studied at two different seasons (i.e. summer 2010 and winter 2011) through the carbon and nitrogen isotopic characterization of the main macrobenthic invertebrate species and their potential food sources. Consisting of suspended particulate organic matter (SPOM) and sedimented organic matter (SOM), these potential food sources were in a narrow  $\delta^{13}\text{C}$  range at both seasons. By contrast, the large distribution of primary consumers  $\delta^{13}\text{C}$  signatures suggests that they preferentially use distinct fractions within the SPOM and SOM pools and, consequently, exhibit a high level of trophic specialization. A greater trophic diversity at the end of the summer season was also reported. Differences in isotopic signatures were also observed within the upper trophic levels which include a large set of invertebrate species displaying a high degree of omnivory. Most top predators are characterized by a large  $\delta^{13}\text{C}$  range suggesting a non-selective feeding behaviour. The variations of the  $\delta^{13}\text{C}$  signatures between the summer and the winter seasons for both sources and consumers, with a shift of about 2 ‰, confirmed their close relationship. Long-term changes in the biomass of the main benthic invertebrates suggest different energy pathways over time in response to variations in the macrobenthic community structure. The dominant *Ampelisca* species take up a very specific trophic niche which is at the basis of a specific energy pathway. The observation of their filtering structures revealed a very dense network of close setae allowing them to feed on particles as small as picoplankton.