

**Thèse de Master  
Année 2018-2019  
Mention Sciences de la Mer**

Variabilité inter-annuelle de  
l'architecture du réseau trophique  
benthique d'un habitat sédimentaire  
subtidal à partir d'un suivi isotopique  
( $\delta^{13}\text{C}$  vs  $\delta^{15}\text{N}$ )

**Raphaël Dupont**

Réalisé sous la responsabilité de :  
Eric THIÉBAUT, Pascal RIERA, Lise BACOUILLARD, Céline HOUBIN

Station Biologique de Roscoff, UMR7144, équipe EDYCO  
Place Georges Teissier, 29680 Roscoff

A qui de droit,

L'administration du Master Sciences de la Mer de l'Université Sorbonne Université, est l'unique dépositaire des manuscrits servant à valider les Thèses de Master. Nous ne diffusons des copies que sur demande écrite, après avoir sollicité l'accord de l'auteur et du ou des responsables du stage qui a conduit à l'écriture de la Thèse. En apposant la mention ci-dessous dans la première page du manuscrit (page de couverture intérieure), nous nous engageons à ne pas diffuser le manuscrit et à transmettre toute demande à l'auteur et au responsable de stage qui la traitera indépendamment.

Alain NIERGA

Gestionnaire de la formation

**SORBONNE UNIVERSITE**  
**FACULTE SCIENCES et INGENIERIE**  
**MASTER SCIENCES DE LA MER**  
Tour 46 - 46/00 - Etage 1 - BC 6  
4 place JUSSIEU  
75252 PARIS Cedex 05

Avertissement/Disclaimer

Cette Thèse de Master a été réalisée de manière indépendante, pour remplir une partie des conditions d'obtention du titre de Master Sciences de la Mer de l'Université Sorbonne Université. Aucune autre assistance ou source que celles mentionnées n'ont été utilisées. Aucune donnée ne pourra être prise de ce manuscrit sans l'approbation de l'auteur et du responsable de stage.

*This Master Thesis has been independently composed for the partial fulfillment of the title of Master of Science in Marine Sciences at University «Sorbonne Université ». No other than the indicated aid and sources have been used. It has not been presented to any other examination board. No data can be taken out of this manuscript without prior approval of the author and the thesis-promoter.*

## Table des matières

REMERCIEMENTS .....	
Liste des figures et tableaux.....	
Liste des symboles et abréviations .....	
1. Introduction .....	1
2. Matériels et Méthodes .....	4
2.1. Site de Pierre Noire.....	4
2.2. Récolte des échantillons.....	5
2.3. Traitement des échantillons et acquisition des données.....	6
2.3.1. Analyse structurale de la communauté .....	6
2.3.2. Analyse isotopique .....	6
2.3.3. Traitement isotopique par spectromètre de masse isotopique.....	7
2.3.4. Principe isotopique et obtention des valeurs isotopiques .....	8
2.4. Analyse des données .....	9
2.4.1. Analyse de la structure de la communauté macrobenthique .....	9
2.4.2. Calcul de la biomasse des invertébrés et des poissons .....	10
2.4.3. Analyse de la structure trophique .....	11
3. Résultats.....	13
3.1. Variation de la structure de la communauté .....	13
3.2. Analyse isotopique global du réseau trophique.....	16
3.3. Evolution temporelle des indices isotopiques.....	21
4. Discussion.....	24
4.1. Variabilité temporelle de la structure de la communauté.....	24
4.2. Variation temporelle de la structure du réseau trophique .....	25
4.2.1. Structure globale du réseau trophique.....	25

4.2.2. Analyse du réseau trophique par les indices isotopiques .....	27
4.3. Conclusion et perspectives .....	30
Bibliographie .....	31
Annexes .....	37

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mes encadrants, Pascal Riera pour les connaissances, le savoir-faire et l'aide sur les isotopes qu'il m'a apporté tout au long du stage mais aussi pour la patience dont il a fait preuve à mon égard dans la correction et la révision de mes travaux, Éric Thiébaud pour la présence qu'il a su m'accorder malgré des emplois du temps chargés, pour son aide dans les analyses des résultats et dans les différentes révisions du rapport, Lise Bacouillard pour ses nombreux conseils éclairés qu'elle m'a donnés aussi bien dans le traitement dans l'analyse des données que dans la rédaction du rapport, Céline Houbin pour les conseils qu'elle m'a délivrés dans l'écriture de la partie matériels et méthodes de ce rapport et le savoir-faire sur le traitement des échantillons récoltés, de la première étape jusqu'à la création des données.

Je remercie Lucile pour le temps qu'elle m'a accordé lors des démonstrations de certaines manipulations, les bons moments passés autour de la paillasse lors du traitement de mes échantillons et pour la présentation du hockey subaquatique qui fut une découverte surprenante. Je remercie toutes les doctorantes et tous les doctorants pour m'avoir si bien intégré dans la vie dans la station mais aussi en dehors. Je remercie les nombreux autres stagiaires de master 1 et Master 2 avec qui j'ai eu l'occasion de profiter de bons moments.

Je remercie les différentes personnes du couloir de mon service qui m'ont accueilli chaleureusement et dans l'aide qu'ils ont pu m'apporter quand j'avais des interrogations. Je remercie les marins du Neomysis (Gilles, Noël et François) avec qui je suis parti en mer pour réaliser l'échantillonnage.

Merci à mes colocataires Yasmine, Louison, Lisa et le quatrième colocataire qui l'était sans l'être, Théo, pour les bons moments passés à la maison et durant toutes nos escapades qui me manqueront énormément.

Je remercie mes parents de m'avoir soutenu tout au long de mes études et durant tous mes stages, dans les différents moments aussi bien de joie que de stress.

## Liste des figures et tableaux

N° de Figure / Tableau	Légende courte	Page
Figure 1	Localisation du site d'échantillonnage de Pierre Noire et d'Astan (données Somlit) en baie de Morlaix.	5
Figure 2	Evolution temporelle des indices de diversité de la communauté macrobenthique du site Pierre Noire de l'hiver 2013 à l'hiver 2018.	14
Figure 3	n-MDS construit à partir de la matrice de similarité de Bray-Curtis calculée à partir de la matrice d'abondances des différentes espèces de la macrofaune benthique au site Pierre Noire entre l'hiver 2013 et l'hiver 2018.	15
Figure 4	Analyse en coordonnées principales effectuée à partir de la matrice de similarité de Bray-Curtis calculée à partir de la matrice d'abondances des différentes espèces de la macrofaune benthique au site Pierre Noire entre l'hiver 2013 et l'hiver 2018.	15
Figure 5	Représentation bidimensionnelle ( $\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{15}\text{N}$ ) du réseau trophique du site Pierre Noire à différentes dates.	19
Figure 6	Représentation graphique des réseaux trophiques pondérés par les biomasses de chaque espèce.	20
Figure 7	Evolution temporelle des différents indices isotopiques calculés à chaque saison	23
Tableau 1	Catégories trophiques utilisées lors de l'étude du réseau trophique de la Pierre Noire.	11

## Liste des symboles et abréviations

Abréviation	Description
DCSMM	Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin
POM	Particular organic matter / Matière organique particulaire
SOM	Sediment organic matter / Matière organique sédimentée
MO	Matière organique
IRMS	<i>Spectromètre de Masse à Rapport Isotopique</i>
n-MDS	Cadrage multidimensionnel non paramétrique
PCoA	Analyse en coordonnées principales
S	Suspensivores
DS	Déposivores de surface
DSS	Déposivores de subsurface
P/N	Prédateurs et nécrophages
CR	$\delta^{13}\text{C}$ rang / Gamme de $\delta^{13}\text{C}$
NR	$\delta^{15}\text{N}$ rang / Gamme de $\delta^{15}\text{N}$
TA	Total area / Surface du nuage de points
SEAc	Corrected standard ellipse area / Zone d'ellipse standard corrigée

Hull <sub>biom</sub>	Surface de l'enveloppe convexe pondérée par la biomasse
CD	Distance to centroid / Distance moyenne au barycentre
IFDiv	Indice fonctionnel de diversité
IFDis	Indice fonctionnel de dispersion
IFSpe	Indice fonctionnel de spécialisation
IFEnt	Indice fonctionnel de l'entropie quadratique isotopique de Rao
MNND	Mean nearest neighbor distance / Distance moyenne au plus proche voisin
SDNND	Standard deviation of nearest neighbor distance / Ecart-type de la distance moyenne au plus proche voisin
IFEve	Indice fonctionnel de la régularité
IFOri	Indice fonctionnel de l'originalité
IUni	Indice d'unicité
ISim	Indice de similarité
INes	Indice d'emboîtement

## 1. Introduction

Le changement global, qui se traduit en particulier par une destruction et/ou une artificialisation des milieux, une surexploitation des ressources, un accroissement des pollutions et des modifications des conditions climatiques, représente un sujet majeur de préoccupation pour la gestion des écosystèmes marins (Halpern et al., 2008). Dans ce contexte de pressions croissantes sur les milieux marins, la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM), mise en place par l'Union Européenne en 2008, a pour objectif d'établir un cadre légal qui contraint les états membres à prendre les mesures nécessaires au maintien ou à la restauration du bon état écologique des eaux marines sous juridiction nationale d'ici 2020 (Borja et al., 2013). Elle promeut une approche écosystémique de l'évaluation de l'état de santé des écosystèmes à partir de 11 descripteurs d'état ou de pression dont le descripteur 1 dédié à la diversité biologique et le descripteur 4 dédié à l'intégrité des réseaux trophiques. Sa mise en œuvre repose sur des cycles répétés de 6 ans qui comprennent la définition de l'état initial des habitats marins, la mise en place d'un programme de surveillance et la mise en place d'un programme de mesures. Le programme de surveillance a pour objectif de suivre la réponse des communautés marines face à l'évolution des pressions, des conditions environnementales naturelles et des mesures de gestion.

Dans le cadre de la DCSMM, le descripteur 4 vise à évaluer le bon état écologique des milieux au regard de la structure du réseau trophique selon le postulat suivant : « Tous les éléments constituant le réseau trophique marin, dans la mesure où ils sont connus, sont présents en abondance et en diversité normale et à des niveaux pouvant garantir l'abondance des espèces à long terme et le maintien total de leurs capacités reproductives ». Il s'agit ainsi de porter un regard fonctionnel sur les écosystèmes marins, en particulier à travers les taux de transfert d'énergie et de matière, et la productivité des différents niveaux trophiques. A ce jour, trois indicateurs ont été retenus au niveau français pour ce descripteur :

- L'indicateur 4.1.1. « Performance des espèces prédatrices clefs sur la base de leur production par unité de biomasse » ;
- L'indicateur 4.2.1. « Proportions des poissons de grande taille »

- L'indicateur 4.3.1. « Tendances en matière d'abondance des espèces/groupes importants sur le plan fonctionnel ».

Alors que les deux premiers indicateurs se focalisent exclusivement sur les niveaux trophiques supérieurs, le troisième indicateur prend en compte l'ensemble des compartiments biologiques d'un écosystème mais ignore les liens trophiques entre ces compartiments.

L'analyse des réseaux trophiques s'appuie sur des « traceurs écologiques ». Ces traceurs sont des paramètres (bio)chimiques, isotopiques ou lipidiques, mesurés dans les tissus des organismes qui constituent des indicateurs relativement fiables (Chouvelon et al., 2011). Ainsi, l'analyse s'appuie désormais grandement sur l'utilisation des isotopes stables et est basée sur le principe communément admis « on est ce que l'on mange ». Le réseau trophique est organisé en différents niveaux complexes avec pour base les producteurs primaires qui élaborent la matière organique à partir de la matière inorganique, puis différents groupes de consommateurs composant les nombreux maillons de la chaîne (Riera, 2006). La signature isotopique du consommateur est une valeur intégratrice dans le temps qui reflète son assimilation de la nourriture pendant une période donnée. Dans le cas des invertébrés marins, ce temps d'intégration peut être estimé à environ 3 mois (Riera, com. pers.). Pour les poissons, ce temps peut être de trois mois ou plus en fonction de leurs tailles lorsqu'on considère l'animal dans sa globalité (Riera, com. pers.). Le suivi de la composition isotopique des espèces d'une communauté permet de mettre en évidence l'évolution de leurs rôles fonctionnels et de leurs interactions au sein du réseau trophique sur le court et le long terme. Ainsi, nous pouvons relier les changements de signatures aux changements environnementaux survenus dans l'écosystème (Cucherousset et al., 2011).

Les réseaux trophiques possèdent des organisations plus ou moins complexes qui sont structurées différemment suivant l'environnement, la saison et les communautés d'organismes qui les composent (Riera, 2006). Au-delà de l'utilisation des données isotopiques pour identifier le régime alimentaire des espèces et leurs interactions trophiques, l'utilisation d'indices isotopiques basés sur la distribution des signatures des espèces d'une communauté dans l'espace isotopique  $\delta^{13}\text{C}$  -  $\delta^{15}\text{N}$  permet de rendre compte quantitativement des variations de la structure des réseaux et de leur complexité au fil du

temps ou dans l'espace (Layman et al., 2007 ; Cucherousset et al., 2012). Ils permettent de mettre en évidence des changements dans la diversité des sources à la base du réseau trophique, le nombre de niveaux trophiques, la diversité trophique ou la redondance trophique. Ils contribuent à offrir une meilleure compréhension des mécanismes qui structurent les réseaux et d'en dégager les principales propriétés.

À la suite de la création des premiers indices isotopiques par Layman et al. (2007), de nombreux indices ont été développés afin d'intégrer les abondances ou les biomasses relatives des espèces présentes dans les communautés en s'inspirant, le plus souvent, d'indices développés pour mesurer la diversité fonctionnelle (Jackson et al., 2011 ; Clark et al., 2012 ; Cucherousset et Villéger, 2015 ; Rigolet et al., 2015 ; Laliberté et Legendre, 2010). Ces différents indices peuvent être classés en plusieurs catégories en fonction de l'information qu'ils fournissent sur les propriétés du réseau trophique. Les indices généraux de type « gamme de  $\delta^{13}\text{C}$  » et « gamme de  $\delta^{15}\text{N}$  » décrivent l'amplitude du réseau (Layman et al., 2007). Les mesures de la richesse trophique fonctionnelle décrivent la diversité isotopique de la communauté et l'espace des ressources qui lui sont accessibles. Les mesures de la dispersion et de la divergence trophique traduisent le degré d'utilisation des ressources ainsi que le degré de spécialisation trophique des espèces. Les mesures de la régularité donnent des informations sur la redondance trophique, la répartition des niches trophiques dans le réseau et en corollaire le degré de compétition entre les espèces. Les mesures de chevauchement sont des indices qui permettent de comparer le niveau de chevauchement trophique de deux communautés ou de deux groupes fonctionnels (Cucherousset et Villéger, 2015).

Pour mieux comprendre la variabilité interannuelle des réseaux trophiques et la pertinence des indices isotopiques pour renseigner le descripteur 4 de la DCSMM, nous nous sommes intéressés dans le cadre de cette étude à la communauté de substrat meuble présente au site Pierre Noire localisé à l'entrée de la baie de Morlaix (Bretagne nord). Le site Pierre Noire fait l'objet d'un suivi de sa macrofaune depuis 1977 afin de décrire la variabilité interannuelle de la structure de la communauté macrobenthique qu'il héberge (Ibanez et Dauvin, 1993 ; Dauvin, 2000). Depuis 2010, ce suivi s'est vu compléter par un volet dédié à l'étude du réseau trophique qui lui est associé. Ce suivi bisannuel à long terme s'appuie sur

les mesures des signatures isotopiques du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) des organismes présents à deux saisons correspondant au minimum et au maximum de biomasse : la fin de l'hiver et la fin de l'été (Saulnier et al., 2018). Le but principal de ce volet complémentaire est d'apporter une dimension fonctionnelle au suivi biocénotique à long terme traditionnel afin de mieux appréhender les conséquences fonctionnelles de l'évolution de la structure de la communauté en termes de réseau trophique et de flux de matière et d'énergie.

La série temporelle construite depuis 8 ans, mais dont nous n'utilisons que les 6 dernières années durant lesquelles le protocole est resté inchangé, nous permet de disposer d'une description du réseau trophique à deux périodes différentes en parallèle aux changements des conditions abiotiques et des caractéristiques de la communauté. Celle-ci varie ainsi au cours du temps en termes de composition, d'abondances, mais aussi de biomasses des différentes espèces avec une influence supposée sur la structure et les propriétés du réseau trophique. En se concentrant sur la période comprise entre l'hiver 2013 et l'hiver 2018, les objectifs de la présente étude ont été de :

- (1) Décrire la structure de la communauté macrobenthique à l'aide d'indices de diversité et d'analyses multivariées et identifier l'existence de variations saisonnières et interannuelles de la communauté au fil du temps ;
- (2) Caractériser le réseau trophique et son évolution aux deux saisons et au cours des différentes années en utilisant les différents indices isotopiques développés au cours des dernières années ; ces indices sont pondérés ou non par les biomasses de chaque espèce ;
- (3) Identifier, en dernier lieu, les similitudes dans les schémas de variations saisonnières et interannuelles de la structure de la communauté et du réseau trophique associé caractérisé par les indices isotopiques.

## **2. Matériels et Méthodes**

### **2.1. Site de Pierre Noire**

Le site d'étude Pierre Noire se situe dans la partie est de la Baie de Morlaix à proximité de la balise du même nom ( $48^{\circ}42'30''\text{N}$  ;  $3^{\circ}51'58''\text{W}$ ) à une profondeur de 18 m par rapport au

zéro hydrographique (Figure 1). La zone est constituée de sables fins avec une taille médiane des grains compris entre 160 et 200  $\mu\text{m}$ , un taux en particules fines inférieur à 6 % et un faible contenu en carbone organique particulaire compris entre 1,4 et 2 % du poids sec de sédiment.

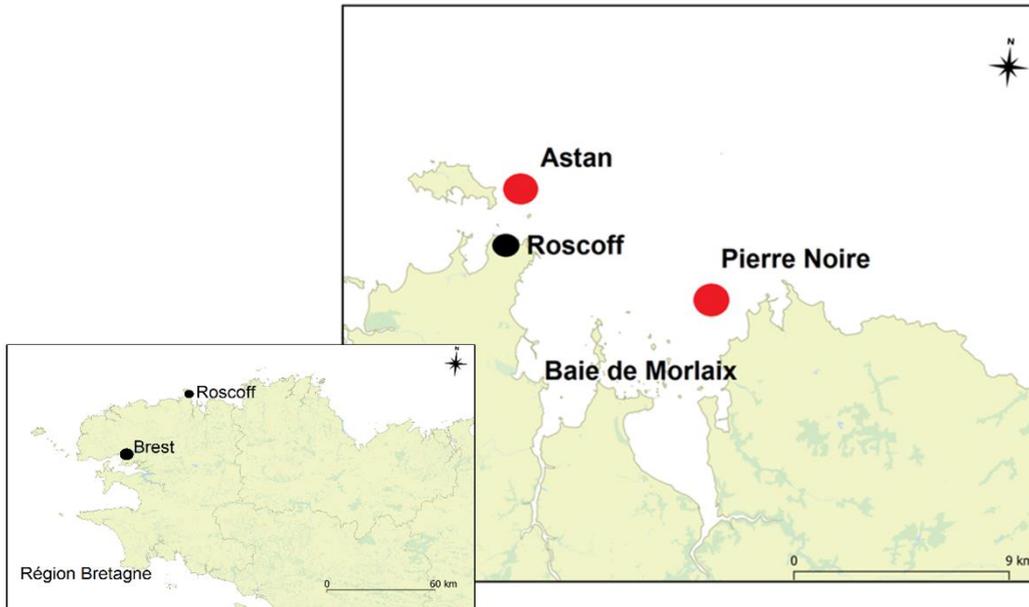


Figure 1 : Localisation du site d'échantillonnage de Pierre Noire et d'Astan (données Somlit) en baie de Morlaix.

## 2.2. Récolte des échantillons

Les échantillons ont été récoltés lors de deux sorties annuelles réalisées chaque année depuis 2013 en février/mars et en septembre/octobre à l'aide de deux échantillonneurs : un chalut à perche de 3 m de largeur pour l'ichtyofaune démersale et la mégafaune benthique, et une benne Smith McIntyre d'une surface de 0,1 m<sup>2</sup> pour la macrofaune benthique. Concernant les échantillons au chalut, cinq traits d'une durée d'environ 15 minutes ont été effectués à contre-courant à une vitesse moyenne de deux nœuds (soit des traits d'environ 1 km de long). Les espèces récoltées ont été identifiées, mesurées et pesées avant le prélèvement de tissu pour l'analyse isotopique sur certains d'entre eux. Concernant les échantillons à la benne, quinze répliqués ont été réalisés. Les 10 premiers ont été destinés à l'analyse de la structure de la communauté (mesures d'abondances des différentes espèces et de diversité) et ont été fixés dans une solution tamponnée de formaldéhyde à 4% avant traitement ultérieur au laboratoire. Quatre sont consacrés aux mesures isotopiques tandis

que le dernier réplikat a été utilisé pour la caractérisation du sédiment et les mesures isotopiques de la matière organique sédimentée (SOM). Un échantillonnage complémentaire à la drague Rallier du Baty a été effectué pour accroître la récolte de la macrofaune benthique des espèces surdispersées. Les échantillons de macrofaune destinés aux analyses isotopiques ont été triés sur du matériel frais au laboratoire pour en extraire la macrofaune qui a ensuite été déterminée au niveau taxonomique le plus bas et congelée à -20°C jusqu'à la préparation des échantillons.

## **2.3. Traitement des échantillons et acquisition des données**

### **2.3.1. Analyse structurelle de la communauté**

Au laboratoire, les dix échantillons récoltés pour l'analyse de la structure de la communauté subissent une phase de rinçage pour éliminer la solution de formaldéhyde. La macrofaune est ensuite triée manuellement du sédiment et des débris organiques. Les échantillons sont triés une première fois, puis une seconde fois en ajoutant du rose Bengale pour prélever de manière exhaustive l'ensemble de la macrofaune. Les espèces présentes sont déterminées au niveau taxonomique le plus bas et dénombrées.

### **2.3.2. Analyse isotopique**

Lors de la préparation en vue des analyses isotopiques, les espèces ont été traitées différemment en fonction de leur taille, poids et composition.

- Les espèces, dont le poids sec individuel est inférieur à 1,5 mg, ont été réunies jusqu'à obtention de la quantité de matière nécessaire.
- Les invertébrés de petite taille mais de poids sec individuel excédant 1,5 mg ont été considérés dans leur intégralité.
- Les mollusques ont été séparés de leur coquille afin de ne conserver que le tissu mou.
- Pour les espèces les plus grosses, un morceau de tissu musculaire a été prélevé sur la partie dorsale des poissons, dans les péréiopodes des Brachyura, des Caridea et des Anomoura, et dans les « pieds » des gros bivalves. Le tissu musculaire est privilégié car il possède un turn over relativement faible (Tieszen et al., 1983) et la mesure de sa composition isotopique permet d'obtenir une image intégrée de la nourriture assimilée sur plusieurs semaines et donc une meilleure estimation en C<sup>13</sup> des relations proies-

prédateur (DeNiro et Epstein, 1978 ; Fry et Sherr, 1984).

Les échantillons de macrofaune pouvant contenir des parties calcifiées ont subi une étape d'acidification à l'acide chlorhydrique 1N pour dissoudre les carbonates puis ont été rincés délicatement à l'eau distillée. Cette étape d'acidification minimise l'interférence de parties carbonatées avec les mesures de  $\delta^{13}\text{C}$ .

L'ensemble des échantillons de macrofaune ont ensuite été séchés à l'étuve à 60°C durant 24 à 48 h avant d'être broyés à l'aide d'un mortier et d'un pilon en agate jusqu'à l'obtention d'une poudre fine et homogène. Environ 1,5 mg de cette poudre sont pesés dans des petites capsules d'étain pour être placées dans un spectromètre de masse isotopique et obtenir des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  et de  $\delta^{13}\text{C}$ .

Les échantillons de SOM ont été obtenus par la remise en suspension du sédiment et de la matière organique (MO) dans une colonne d'eau. Le mélange obtenu a été laissé à sédimenter pendant une heure, le surnageant étant ensuite prélevé délicatement. Cette manipulation a été répétée trois fois afin d'éliminer l'ensemble des particules sédimentaires. Après la dernière sédimentation, le dépôt contenant la MO a été prélevé, séché dans une étuve à 60°C, puis broyé et placé dans une petite capsule pour l'analyse isotopique par spectromètre de masse isotopique.

Les valeurs de matière organique particulaire POM n'ont pas été acquises dans le cadre de cette étude. Elles proviennent des données enregistrées en surface toutes les deux semaines par le service d'observation du littoral Somlit au point « Astan » (48°74'90''N ; 3°96'27''W) au large de l'île de Batz (Figure1). Le site d'Astan est le point le plus proche de notre site d'étude et présente des caractéristiques les plus similaires (pleine mer) comparées à l'autre site suivi en baie de Morlaix (site intertidal Estacade). Ces valeurs ont été moyennées sur les 3 mois précédant l'échantillonnage de la macrofaune afin d'obtenir une mesure intégrée dans le temps de la signature isotopique des sources alimentaires de la macrofaune (Annexe 4).

### **2.3.3. Traitement isotopique par spectromètre de masse isotopique**

Les mesures en spectrométrie de masse ont été faites sur des instruments dits à source gazeuse où l'élément est préalablement converti en gaz le plus chimiquement inerte possible (Mariotti, 1991). L'instrument utilisé à la Station Biologique de Roscoff est un

*Spectromètre de Masse à Rapport Isotopique (IRMS)*. L'analyse des compositions en isotopes stables du carbone et de l'azote a été faite sur les échantillons préparés au moyen d'un analyseur élémentaire CN Flash 1112 EA (Thermo Finnigan, Brême, Allemagne) couplé à ce spectromètre de masse Delta Plus (Thermo Finnigan, Brême, Allemagne) via un système d'interface Conflow III (Thermo Finnigan, Brême, Allemagne), piloté par le logiciel EAGER (Thermo Fisher).

Les données isotopiques qui sont normalisées pour le carbone et l'azote (Protéines standards), ont été calibrés à partir de standards internationaux (IAEA-N-1,-N-2,-NO-3, USGS34 et IAEA-600, -CH-6, NBS-19 et N-3) provenant de l'Agence Internationale pour l'Energie Atomique (AIEA) et la dérive a été corrigée grâce aux standards de laboratoire certifiés introduits de manière régulière (caféine, nicotinamide, acétanilide, caséine et sorgho). La précision analytique est de 0,10 ‰ pour le  $\delta^{13}\text{C}$  et de 0,13 ‰ pour le  $\delta^{15}\text{N}$ .

L'ensemble des mesures isotopiques ont été réalisées à la Station Biologique de Roscoff par Cédric Leroux (ingénieur en charge du spectromètre de masse).

Pour réaliser l'analyse, les petites capsules d'étain sont placées dans le spectromètre de masse isotopique. Elles sont brûlées dans la première chambre du spectromètre et transformées à l'état de gaz. Les différents atomes qui composent ce gaz sont ionisés puis subissent une accélération et une focalisation jusqu'à un champ magnétique. Ce champ magnétique va séparer les différents atomes entre eux ( $^{15}\text{N}$  et  $^{13}\text{C}$ ) jusqu'à un collecteur et un amplificateur. A ce niveau, un appareil de mesure calcule la valeur des rapports  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$ . En sortie du spectromètre de masse isotopique, une valeur de  $\delta^{15}\text{N}$  et de  $\delta^{13}\text{C}$  est attribuée pour chaque capsule placée en entrée du spectromètre.

#### **2.3.4. Principe isotopique et obtention des valeurs isotopiques**

La mesure des rapports isotopique pour le  $\delta^{15}\text{N}$  et le  $\delta^{13}\text{C}$  se base sur la différence de masse atomique entre les isotopes stables d'un même élément. Le « fractionnement » qui correspond à la différence de composition isotopique entre la source (ici POM et SOM) et le consommateur conduit à un enrichissement en isotopes lourds ( $^{13}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}$ ) du consommateur par rapport à sa source (DeNiro et Epstein, 1981 ; Fry et Sherr, 1984 ; Minagawa et Wada, 1984). 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).

Le facteur d'enrichissement trophique est relativement prévisible. Il est en moyenne de 1 ‰ pour le  $^{13}\text{C}$ , de 2,4 ‰ pour le  $^{15}\text{N}$  entre un producteur primaire et son consommateur. Pour un consommateur de niveau trophique plus élevé, l'augmentation du  $\delta^{15}\text{N}$  est d'environ 3,4 ‰ par niveau trophique (Minagawa et Wada, 1984 ; Wada et al., 1986). Plus récemment, Vander Zanden et Rasmussen (2001) ont signalé un enrichissement en  $^{15}\text{N}$  inférieur et plus variable pour les herbivores ( $2,5 \text{ ‰} \pm 2,5$ ) que pour les carnivores ( $3,2 \text{ ‰} \pm 0,4$ ).

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) ce qui est préférable car les sources montrent souvent une variabilité forte sur le  $\delta^{15}\text{N}$ .

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 Pee Dee Belemnite (PDB), roche fossile du Crétacé, et le rapport  $R = 15\text{N}/14\text{N}$  est comparé à celui de l'azote atmosphérique (Peterson et Fry, 1987). On calcule le rapport isotopique d'un élément X selon l'équation suivante :

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

## **2.4. Analyse des données**

### **2.4.1. Analyse de la structure de la communauté macrobenthique**

Depuis la matrice échantillons-espèces, l'évolution de la structure de la communauté a été analysée à partir du calcul, à chaque date de prélèvement, de différents paramètres : l'abondance (N), la richesse spécifique (S), l'indice de Shannon-Wiener (H') qui mesure la diversité spécifique et l'indice d'équitabilité de Pielou (J') qui mesure la proportion d'une ou de plusieurs espèces à dominer la communauté.

Pour mettre en évidence des variations de composition de la communauté au cours du temps, une matrice de similarité de Bray-Curtis a été calculée à partir des données brutes et

a servi de base à la réalisation d'un cadrage multidimensionnel non paramétrique (n-MDS) et d'une analyse en coordonnées principales (PCoA).

Le n-MDS est une méthode populaire pour représenter graphiquement les relations entre des objets dans un espace multidimensionnel. La réduction à 2 ou 3 dimensions de l'espace multidimensionnel *via* le n-MDS repose sur un principe simple : minimiser la distorsion entre les rangs des indices de similarité entre paires d'échantillons et les rangs des distances euclidiennes correspondantes sur le graphique. Cette distorsion est appelée stress et renseigne sur la qualité de la représentation. Si la valeur du stress est faible, plus la distance entre les échantillons sur le graphique est faible, plus leur dissimilarité est faible. La PCoA est une méthode d'ordination qui permet de projeter les observations depuis l'espace à p dimensions des p variables vers un espace à k dimensions tel qu'un maximum d'information soit conservée sur les premières k dimensions. Il s'agit d'une extension de l'Analyse des Composantes Principales (ACP) qui s'applique à n'importe quelle matrice de distance ou de similarité (Legendre et Legendre, 1998). L'ensemble de ces analyses a été réalisé à l'aide du logiciel Primer 7.0 (PRIMER-e).

#### **2.4.2. Calcul de la biomasse des invertébrés et des poissons**

Les données de biomasses ont été calculées à partir d'abaques fournissant le poids moyen de chaque espèce à chacune des deux saisons. Ces abaques ont été établis à partir des poids secs décalcifiés des espèces mesurés entre 1977 et 1996. Pour les espèces de poissons démersaux dont le poids frais a été directement mesuré à bord, nous avons choisi de prendre un ratio poids sec/poids frais égal à 20% de la masse du poids frais des individus correspondant à la moyenne des valeurs de conversion données par Cresson et al. (2017). Il convient de garder à l'esprit que ce ratio varie entre les espèces et au sein d'une même espèce en fonction de son état de développement ontogénique, de son degré de maturité sexuelle ou de son indice de condition (Cresson et al., 2017). Nous avons appliqué le calcul de l'équation 2 aux valeurs moyennes par trait de poids frais de nos poissons pour estimer leur biomasse par m<sup>2</sup>.

$$Biomasse_{poisson} = \frac{(Poids\ frais \times 0,2)}{(3 \times distance\ du\ trait)} \quad (2)$$

### 2.4.3. Analyse de la structure trophique

Les espèces de la macrofaune ont été classées en 5 groupes trophiques à la suite d'un travail de revue bibliographique complété par les dires d'experts (Tableau 1) (Annexe 2). Ces groupes trophiques se répartissent en niveaux trophiques le long du réseau où le niveau I correspond aux sources, le niveau II aux consommateurs primaires, le niveau III à un mélange de consommateurs primaires et de prédateurs et le niveau IV ou plus aux prédateurs. Les signatures isotopiques des espèces réparties dans les groupes trophiques peuvent fluctuer en fonction des saisons et influencer la structure du réseau trophique.

**Tableau 1: Catégories trophiques utilisées lors de l'étude du réseau trophique de la Pierre Noire.**

Groupes trophiques	Définition
Suspensivores (S)	Espèces benthiques qui se nourrissent par filtration active ou passive de matière organique particulaire présente dans la colonne d'eau.
Suspensivores et déposivores de surface (S/DS)	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.
Déposivores de surface (DS)	Espèces sédentaires ou semi-sédentaires qui se nourrissent à l'interface eau-sédiment en collectant des particules organiques.
Déposivores de subsurface (DSS)	Espèces qui se nourrissent en ingérant du sédiment et en digérant la matière organique associée.
Prédateurs et nécrophages (P/N)	Espèces principalement mobiles qui se nourrissent de proies à la surface du sédiment ou/et d'organismes morts.

Dans un premier temps, la différence de valeur isotopique de chaque espèce entre l'hiver et l'été a été calculée afin d'identifier une éventuelle variation saisonnière de la signature isotopique pour chaque année. Dans un second temps, nous avons sélectionné 17 indices sur 24 indices disponibles dans la littérature (Layman et al., 2007 ; Cucherousset et Villéger, 2015 ; Rigolet et al., 2015) en raison de leurs redondances et/ou de leurs utilités à répondre aux questions que nous nous sommes posés.

Pour chaque date d'échantillonnage, les 17 indices isotopiques décrits en détails en annexe 1 ont été calculés. Ces indices peuvent être répartis en plusieurs catégories.

1. **Indices généraux type gamme de delta C<sup>13</sup> et de delta N<sup>15</sup>** : Ces indices indiquent les dimensions du réseau trophique et traduisent la diversité des sources, i.e. gamme de  $\delta^{13}\text{C}$  (**CR**), ou le nombre de niveaux trophiques, i.e. gamme de  $\delta^{15}\text{N}$  (**NR**).
2. **Mesures de la richesse fonctionnelle** : Ces indices caractérisent la richesse fonctionnelle du réseau trophique. Ce sont les valeurs de la surface du nuage de points ou la surface de l'enveloppe convexe (**TA**), la zone d'ellipse standard corrigée (**SEAc**) et la surface de l'enveloppe convexe pondérée par la biomasse des espèces (**Hull<sub>biom</sub>**).
3. **Mesures de la dispersion et de la divergence** : Ces indices mesurent la dispersion ou la divergence des espèces par rapport au barycentre ou par rapport à leur plus proche voisin. Ce sont les indices de la distance moyenne au barycentre (**CD**), la divergence isotopique fonctionnelle (**IFDiv**), la dispersion isotopique (**IFDis**), la spécialisation isotopique fonctionnelle (**IFSpe**), l'entropie quadratique isotopique de Rao (**IFEnt**). Tous les indices cités ci-dessus sont pondérés par la biomasse des espèces, excepté l'indice CD.
4. **Mesures de la régularité** : Ces indices mesurent de quelle façon sont distribuées les espèces ou les groupes trophiques au sein de l'espace isotopique et met l'accent sur leur position relative au sein de l'espace isotopique. Ces mesures de la régularité utilisent les indices de la distance moyenne au plus proche voisin (**MNND**), l'écart-type de la distance moyenne au plus proche voisin (**SDNND**), la régularité isotopique (**IFEve**), l'originalité isotopique (**IFOri**) ou l'unicité Isotopique (**IUni**). Les indices MNND et SDNND ne sont pas pondérés par les biomasses.
5. **Mesures du chevauchement entre groupes fonctionnels** : Ces indices mesurent le chevauchement entre groupes fonctionnels, c'est-à-dire le rapport entre la surface de l'espace isotopique occupé conjointement par les deux groupes fonctionnels et la surface totale de l'espace isotopique occupée par les deux groupes fonctionnels (**ISim**) et le ratio entre la surface de l'espace isotopique occupé conjointement par les deux groupes fonctionnels et la surface minimale occupée par l'un des deux groupes fonctionnels (**INes**).

La différence des valeurs d'indices entre les saisons d'hiver et d'été a été vérifiée à l'aide d'un test U de Mann-Whitney. Le test U de Mann-Whitney est un test qui est utilisé comme alternative non paramétrique du test paramétrique t de Student pour deux échantillons

indépendants (Scherrer, 1984). Nous avons testé la corrélation entre chaque paire d'indice en utilisant le coefficient de corrélation de rang de Spearman qui mesure l'association monotone entre deux variables mesurées selon une échelle ordinale (Annexe 7).

Les sources à la base du réseau trophique, POM et SOM, n'ont pas été utilisées pour l'estimation des niveaux trophiques car (1) ces sources sont hétérogènes et constituées d'un mélange de matériel particulaire organique, vivant et détritique, dont les valeurs isotopiques sont parfois supérieures aux signatures isotopiques des consommateurs primaires, (2) le POM notamment, dominé par le phytoplancton, montre des variations temporelles en  $\delta^{15}\text{N}$  sur le court terme incompatibles avec l'établissement d'une échelle trophique. Comme cela est généralement le cas dans des études similaires (Rigolet et al., 2014), les niveaux trophiques ont été déterminés en utilisant les signatures isotopiques de suspensivores communs aux deux saisons, i.e. les bivalves *Timoclea ovata* (Pennant) ou *Corbula gibba* (Olivi), qui sont considérés comme des consommateurs primaires stricts de niveau II. L'échelle des niveaux trophiques a été établie à partir des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  (i.e. proxy des niveaux trophiques) en se basant sur les valeurs de fractionnement isotopique de 2,4 ‰ entre les niveaux I et II et de 3,4 ‰ entre les niveaux II et III, et III et IV.

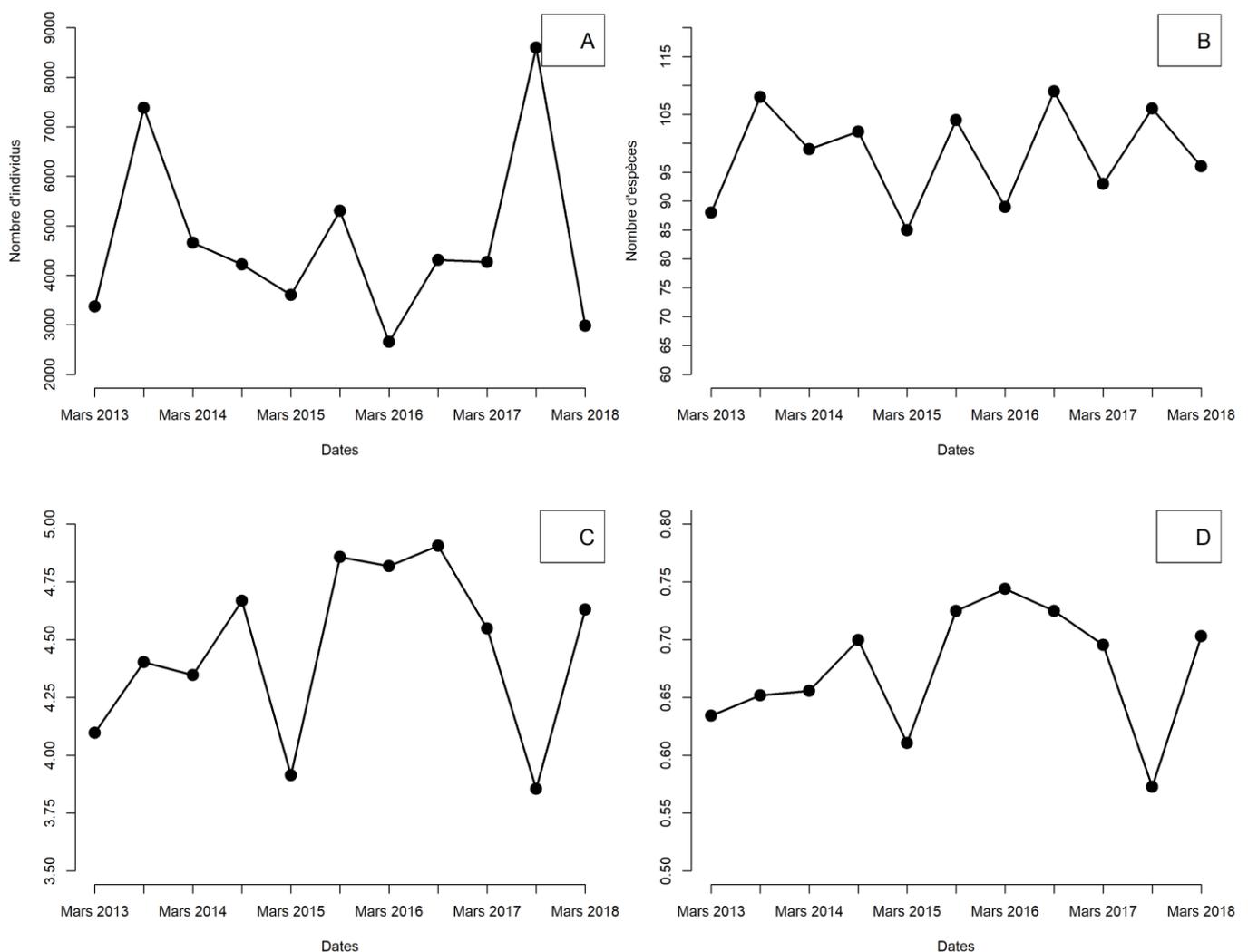
Les indices isotopiques et les graphes ont été obtenus en utilisant le langage de programmation R à l'aide du logiciel Rstudio. Nous avons utilisé comme base les travaux réalisés par Cucherousset et Villéger (2015) et Rigolet et al. (2015), et avons adapté leurs scripts à notre étude. Les packages principaux utilisés dans ces scripts sont SIAR et SIBER qui contiennent différentes fonctions qui nous ont permis d'obtenir les valeurs des indices. Le package VEGAN a été utilisé dans l'application du test de Mann-Whitney.

### **3. Résultats**

#### **3.1. Variation de la structure de la communauté**

Les abondances fluctuent entre 2658 et 8601 ind.m<sup>-2</sup> avec une moyenne de 4670 ind.m<sup>-2</sup> (Figure 2A). Elles tendent à être maximales l'été et minimales l'hiver avec néanmoins de fortes fluctuations interannuelles. Deux saisons estivales sont remarquables avec un pic de 7384 ind.m<sup>-2</sup> en 2013 et un pic de 8601 ind.m<sup>-2</sup> en 2017. Les plus faibles abondances sont recensées lors des hivers 2013, 2016 et 2018 avec des valeurs respectivement de 3373, 2658

et 2985 ind.m<sup>-2</sup>. La richesse spécifique de la communauté benthique de Pierre noire varie entre 85 et 109 espèces avec une moyenne de 98 espèces (Figure 2B). Il existe une variation saisonnière prononcée de la richesse spécifique avec un maximum en fin d'été et un minimum en fin d'hiver. L'indice de diversité de Shannon-Wiener (H') varie entre 3,85 et 4,90 avec une valeur moyenne de 4,45 (Figure 2C). A l'exception notable de l'hiver 2015 qui se caractérise par une valeur faible de 3,91, il augmente régulièrement de l'hiver 2013 à l'été 2016 où il atteint sa valeur maximale, avant de chuter à une valeur de 3,85 lors de l'été 2017. L'indice de Pielou (J') varie entre 0,57 et 0,72 avec une moyenne de 0,67 (Figure 2D). Il présente des variations très similaires à celles décrites pour l'indice de Shannon-Wiener avec des minima lors de l'hiver 2015 et de l'été 2017. Ces deux faibles valeurs de H' et J' sous-entendent une diminution de la diversité et une diminution de l'équitabilité entre les espèces aux deux dates.



**Figure 2 : Evolution temporelle des indices de diversité de la communauté macrobenthique du site Pierre Noire de l'hiver 2013 à l'hiver 2018. (A) Abondance (ind.m<sup>-2</sup>), (B) Richesse spécifique, (C) Indice de Shannon-Wiener (H') et (D) Indice de Pielou (J').**

Les analyses multivariées (i.e. n-MDS et PCoA) confirment une variabilité saisonnière dans la structure de la communauté avec des échantillons répartis en deux groupes séparés en fonction des saisons (Figures 3 & 4). Sur la PCoA dont les deux premiers axes expliquent 62,9% de l'inertie du nuage de points, deux groupes sont distinctement séparés le long de l'axe 2 en fonction des saisons (Figure 4). Il existe par ailleurs une variabilité interannuelle dans la structure des communautés le long de l'axe 1. A titre d'exemple, l'été 2014 et l'année 2015 sont marqués par de fortes abondances du bivalve *Abra alba* (Wood) et de la polychète *Magelona filiformis* (Müller) tandis que l'été 2017 s'individualise par de fortes abondances des amphipodes *Ampelisca spp.* Les premières dates de la série sont caractérisées par des dominances des polychètes *Spio decoratus* (Bobretzky) et *Chaetozone sp.* (Malmgren).

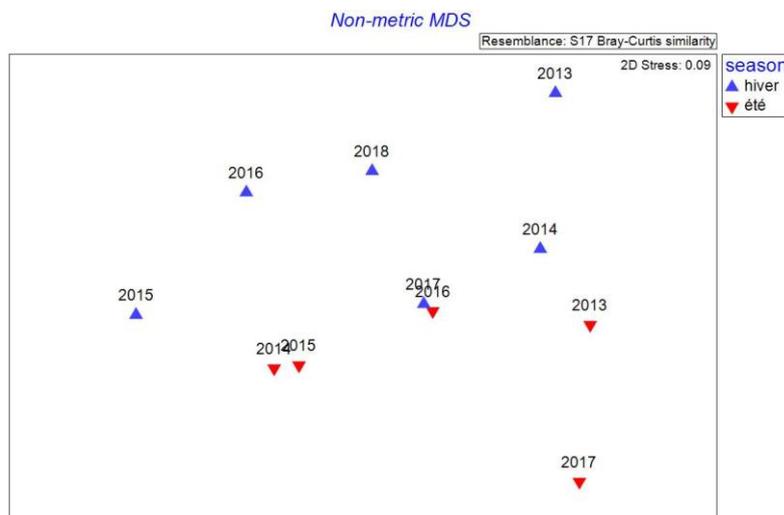


Figure 3: n-MDS construit à partir de la matrice de similarité de Bray-Curtis calculée à partir de la matrice d'abondances des différentes espèces de la macrofaune benthique au site Pierre Noire entre l'hiver 2013 et l'hiver 2018. Les saisons hiver et été sont différenciées à l'aide d'un code couleur.

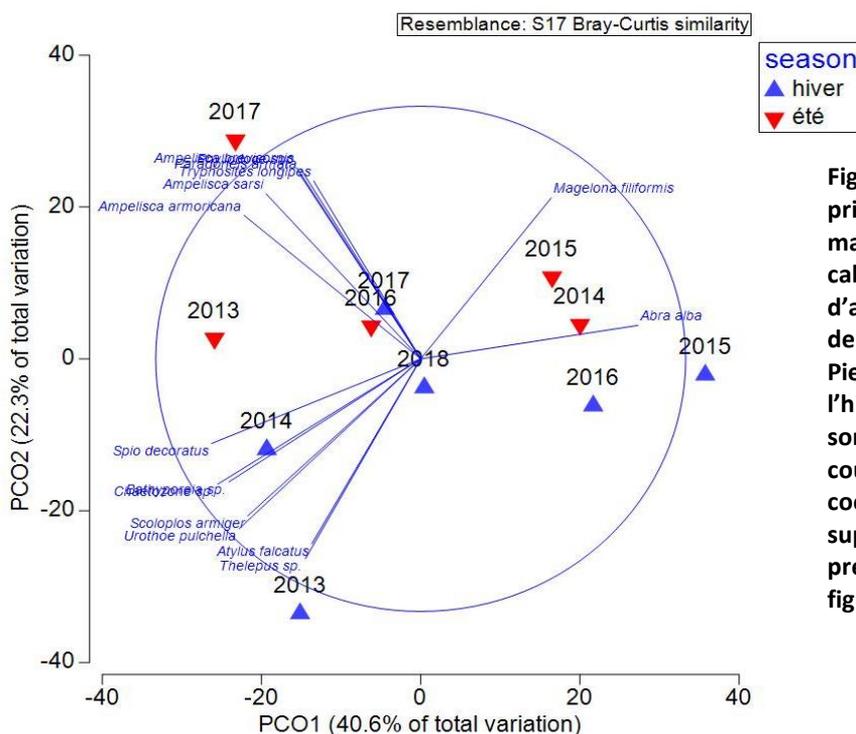


Figure 4: Analyse en coordonnées principales effectuée à partir de la matrice de similarité de Bray-Curtis calculée à partir de la matrice d'abondances des différentes espèces de la macrofaune benthique au site Pierre Noire entre l'hiver 2013 et l'hiver 2018. Les saisons hiver et été sont différenciées à l'aide d'un code couleur. Les espèces présentant un coefficient de corrélation de Pearson supérieur à 0,75 avec les deux premiers axes de l'analyse sont figurées.

### 3.2. Analyse isotopique global du réseau trophique

Les signatures isotopiques ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) des consommateurs échantillonnés en fin d'hiver et en fin d'été sur la période allant de 2013 à 2018 sont représentées sur la Figure 5. Elles mettent en relief les principales caractéristiques structurelles du réseau trophique.

La gamme des valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}$  de l'ensemble du réseau trophique des consommateurs est comprise, pour la majorité des dates, entre -22 et -16 ‰, indépendamment de la saison. Ces valeurs sont conformes aux gammes de  $\delta^{13}\text{C}$  communément observées dans les zones côtières tempérées. La valeur maximale de  $\delta^{13}\text{C}$  (-14 ‰) est observée en hiver 2014 pour les espèces *Crangon crangon* (Linnaeus), *Nemertea* et *Pleuronectes platessa* (Linnaeus). Les valeurs minimales en  $\delta^{13}\text{C}$  sont respectivement de -20,5 ‰ pour *Corbula gibba* en hiver 2017 et -24 ‰ pour l'espèce *Ampelisca armoricana* (Bellan-Santini & Dauvin) en été 2013. Les  $\delta^{13}\text{C}$  moyens de la POM (matière organique particulaire en suspension) varient peu, entre -24 et -22 ‰ sur la période d'étude. Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  de la SOM (matière organique des sédiments) ont été uniquement mesurées en fin d'été et sont peu variables, entre -21 et -20 ‰. Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  du barycentre de l'ensemble des données isotopiques de l'espace bi-dimensionnel  $\delta^{13}\text{C}$  vs  $\delta^{15}\text{N}$  varient très légèrement entre -19 et -18 ‰, ce qui va dans le sens d'une certaine stabilité du réseau trophique.

La gamme des valeurs des  $\delta^{15}\text{N}$  moyens de l'ensemble du réseau trophique est le plus souvent comprise entre 5 et 14 ‰, quelle que soit la saison. Des valeurs minimales ne descendant pas en-dessous de 7 ‰ sont observées lors des hivers 2015 et 2018. Les  $\delta^{15}\text{N}$  de la POM varient de 5 à 8 ‰ tandis que ceux de la SOM en été varient entre 6 et 7 ‰. Sur l'axe des  $\delta^{15}\text{N}$ , les valeurs du barycentre varient peu, entre 9 et 11 ‰.

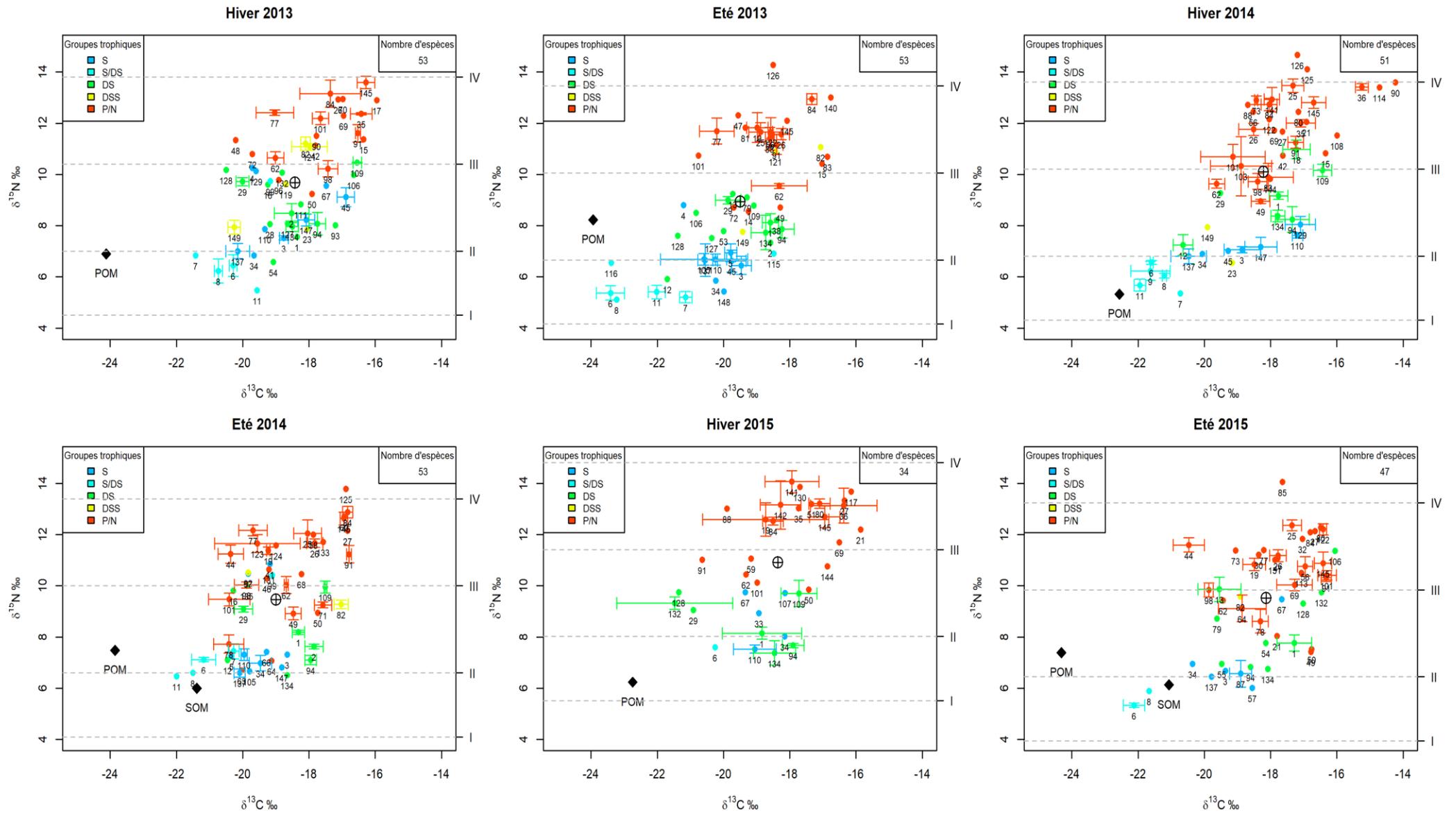
Au niveau des différents groupes trophiques, la base du réseau représentée par les suspensivores possède des signatures isotopiques comprises entre -24 et -18 ‰ sur l'axe du  $\delta^{13}\text{C}$  et entre 5 et 8 ‰ sur l'axe du  $\delta^{15}\text{N}$ . Le sommet du réseau trophique est logiquement représenté par les prédateurs et les nécrophages qui présentent les  $\delta^{15}\text{N}$  les plus élevés, entre 10 et 14 ‰, et des  $\delta^{13}\text{C}$  compris entre -21 et -16 ‰.

L'estimation des différents niveaux trophiques indique que le réseau trophique de la communauté présente sur le site de Pierre Noire se compose de quatre niveaux. Le niveau II

comprend surtout les suspensivores et quelques dépositives de surface. Le niveau III regroupe principalement des dépositives de surface et des dépositives de sub-surface. Le niveau IV se compose quasi-exclusivement des prédateurs et nécrophages. Il existe ainsi une cohérence d'ensemble dans la distribution des groupes trophiques au regard des signatures isotopiques des espèces. Les consommateurs primaires possèdent des valeurs isotopiques faibles en  $\delta^{15}\text{N}$  (i.e. de 5 à 8 ‰) alors que leurs prédateurs et nécrophages possèdent des valeurs isotopiques élevées en  $\delta^{15}\text{N}$  (i.e. de 10 à 14 ‰).

En dépit de cette cohérence globale, il existe une variabilité des signatures isotopiques entre espèces au sein de chaque groupe trophique mais aussi des variations temporelles des différents taxons. Celle-ci peut être décrite plus en détail sur l'exemple des suspensivores. Si nous considérons le cas de *Ampelisca brevicornis* (Costa) et de *Timoclea ovata*, nous constatons que les valeurs isotopiques varient au cours des saisons. Ces espèces ont tendance à être proches entre elles à certaines saisons (ex. été 2017) avec des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  (-20,95 ‰) et de  $\delta^{15}\text{N}$  (6,44 ‰) pour *T. ovata* et de  $\delta^{13}\text{C}$  (-21,44 ‰) et de  $\delta^{15}\text{N}$  (7,14 ‰) pour *A. brevicornis* ou au contraire à être plus éloignées à d'autres saisons (ex. hiver 2016) avec des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  (-19,25 ‰) et de  $\delta^{15}\text{N}$  (7,25 ‰) pour *T. ovata* et de  $\delta^{13}\text{C}$  (-22,23 ‰) et de  $\delta^{15}\text{N}$  (6,38 ‰) pour *A. brevicornis*. Ces variations isotopiques de certaines espèces les unes par rapport aux autres traduisent la plasticité trophique au sein du réseau global.

Enfin, certaines espèces possèdent une signature isotopique non conforme avec le groupe trophique auquel nous les avons assignés. A titre d'exemple, lors de l'été 2014, les prédateurs *Inachus* spp. (Weber) (64), *Hyas* spp. (Leach) (63) et *Macropodia* spp. (Leach) (78) possèdent des valeurs isotopiques en  $\delta^{15}\text{N}$  plus faibles qu'attendus pour des prédateurs, alors que les suspensivores *Dosinia lupinus* (Linnaeus) (41) et *Owenia fusiformis* (Delle Chiaje) (99) possèdent des valeurs plus élevées qu'attendues pour des consommateurs primaires. Des résultats analogues ont été observés lors de l'été 2017 pour le prédateur *Corystes cassivelaunus* (Pennant) (35), le suspensivore *Lanice conchilega* (Pallas) (67) ou le dépositivore de surface *Paraonidae* (106). Ces résultats traduisent tout à la fois une méconnaissance des régimes alimentaires de bon nombre d'invertébrés marins, un degré d'omnivorie élevé chez des espèces communément classées comme prédatrices, et en conséquence une continuité dans les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  entre les groupes trophiques (Figure 5).



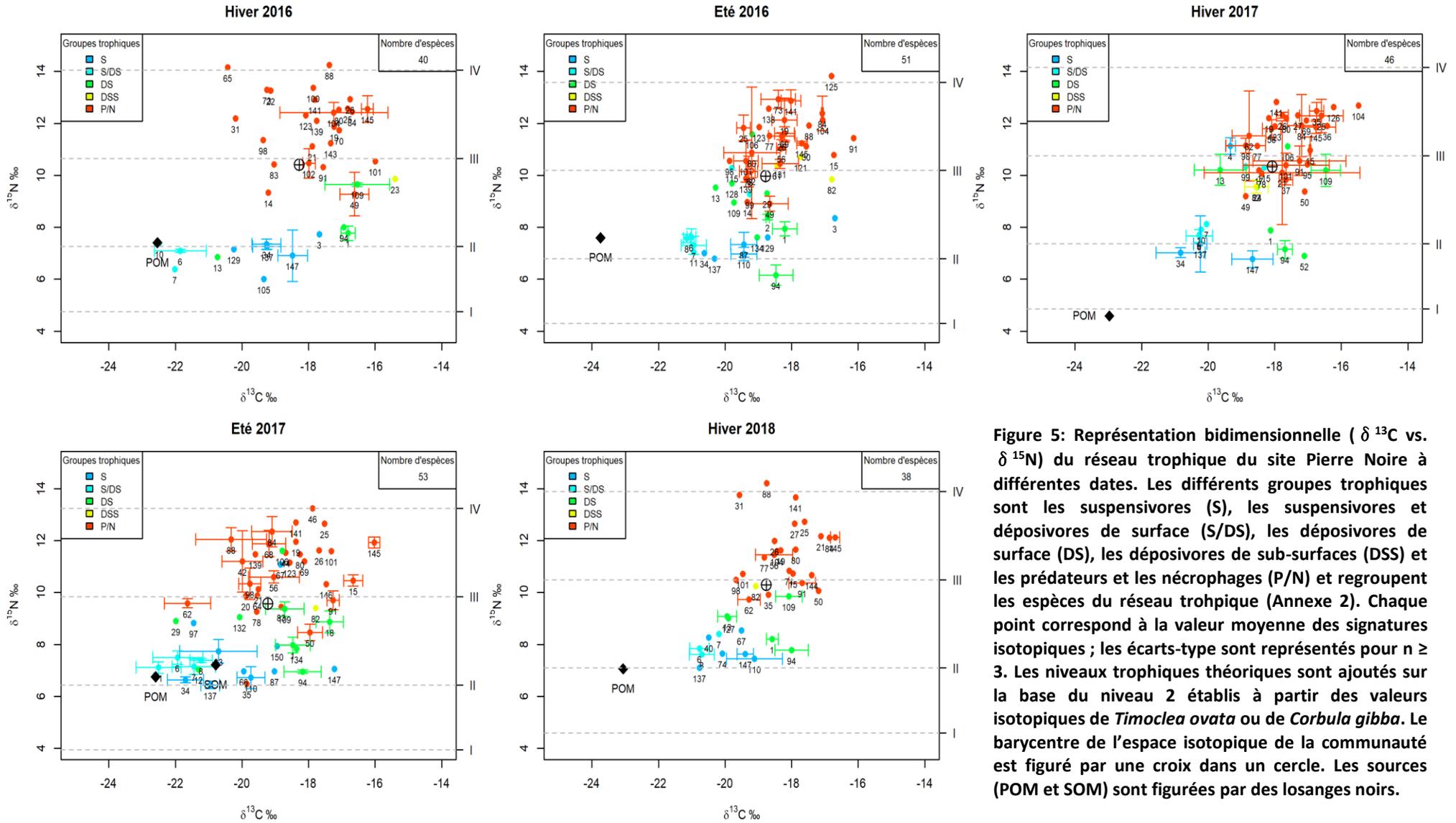
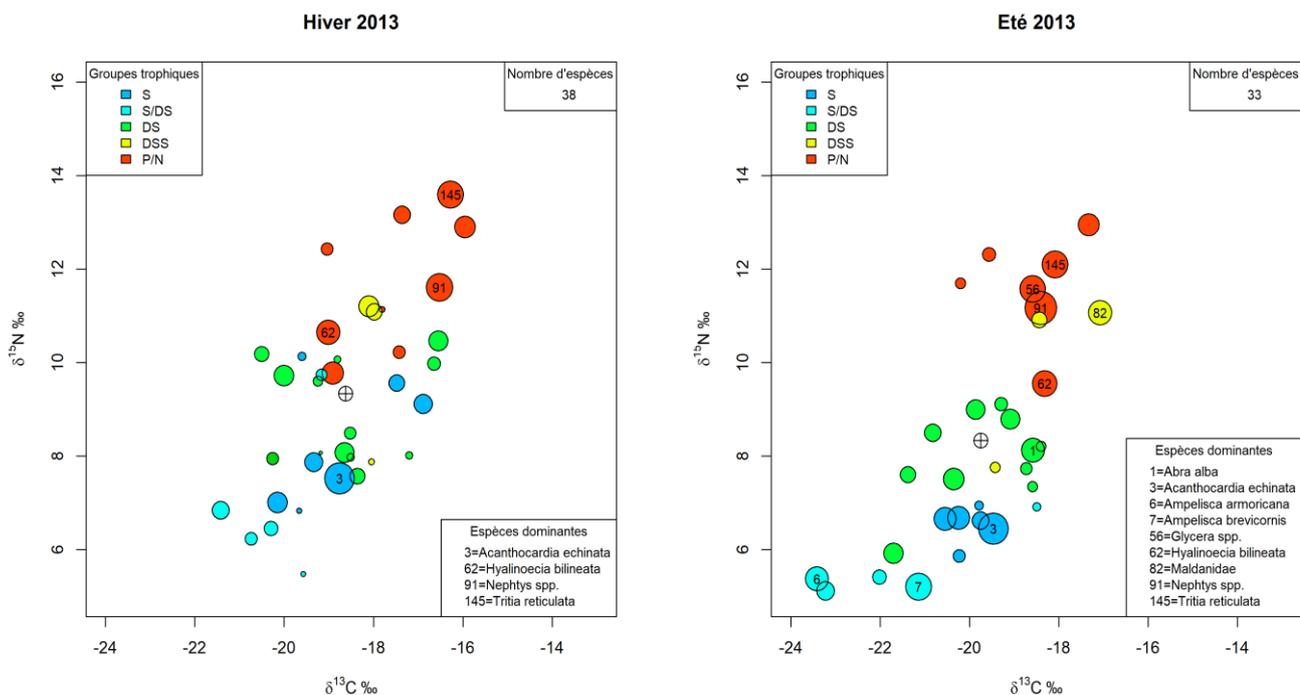


Figure 5: Représentation bidimensionnelle ( $\delta^{13}\text{C}$  vs.  $\delta^{15}\text{N}$ ) du réseau trophique du site Pierre Noire à différentes dates. Les différents groupes trophiques sont les suspensivores (S), les suspensivores et déposivores de surface (S/DS), les déposivores de surface (DS), les déposivores de sub-surfaces (DSS) et les prédateurs et les nécrophages (P/N) et regroupent les espèces du réseau trophique (Annexe 2). Chaque point correspond à la valeur moyenne des signatures isotopiques ; les écarts-type sont représentés pour  $n \geq 3$ . Les niveaux trophiques théoriques sont ajoutés sur la base du niveau 2 établis à partir des valeurs isotopiques de *Timoclea ovata* ou de *Corbula gibba*. Le barycentre de l'espace isotopique de la communauté est figuré par une croix dans un cercle. Les sources (POM et SOM) sont figurées par des losanges noirs.



**Figure 6 : Représentation graphique des réseaux trophiques pondérés par les biomasses de chaque espèce. Les biomasses des espèces ont subi une transformation  $\text{Log}_{10}(y)$  et sont proportionnelles à la taille des cercles. Les espèces pour lesquelles les valeurs en  $\text{Log}_{10}(y)$  sont supérieures à 2,5 sont numérotées. Les groupes trophiques sont les mêmes que ceux énoncés dans la figure 5. Les années et saisons manquantes sont en annexe 5.**

Afin de faire ressortir les espèces qui mobilisent le plus la matière organique dans le réseau trophique et tiennent probablement un rôle plus important, les figures précédentes ont été reprises en faisant figurer les biomasses des espèces (Figure 6 ; Annexe 5).

Pour une meilleure lisibilité, une transformation  $\text{Log}_{10}(y)$  a été appliquée aux valeurs des biomasses. Le nombre d'espèces pris en compte varie entre 21 et 40 alors qu'il était de 34 à 53 sur la figure 5. En hiver, l'espèce dominante présente chaque année est *Tritia reticulata* (Linnaeus), suivie de *Nephtys spp.* (Cuvier) et *Glycera spp.* (Lamarck) En été, l'espèce présente chaque année et dominante en biomasse est également *Tritia reticulata*, suivie de *Glycera spp.* Il s'agit d'espèces carnivores et/ou nécrophages. On note également que *Abra alba* et *Acanthocardia echinata* (Linnaeus), deux consommateurs primaires à la base du réseau trophique possèdent également de fortes biomasses.

Ces résultats mettent en relief une particularité qu'on retrouve peu dans les réseaux trophiques marins: de fortes biomasses associées aux espèces des hauts niveaux trophiques, c'est à dire les prédateurs et les nécrophages.

Comme ces espèces se nourrissent sur les niveaux inférieurs, ces résultats montrent l'importance des groupes trophiques comme les suspensivores et les déposivores dans la

structure et la stabilité de ce réseau trophique pour lequel une partie importante de la biomasse est mobilisée par les carnivores.

### 3.3. Evolution temporelle des indices isotopiques

En s'appuyant sur les 21 à 40 espèces différentes pour lesquelles les biomasses étaient disponibles (Figure 6 et annexe 5), les 17 indices isotopiques ont été calculés afin de décrire leur évolution temporelle (Figure 7).

L'étendue du  $\delta^{13}\text{C}$  (CR) varie entre 6,06 et 9,32 avec une moyenne de 7,45. Elle tend à décroître au cours du temps et montre des valeurs maximales au cours des hivers 2014 et 2016. L'étendue du  $\delta^{15}\text{N}$  (NR) fluctue de 4,08 à 7,23 avec une moyenne de 5,81 et présente des valeurs plus élevées lors des hivers 2014 et 2016 parallèlement aux fluctuations de CR. Un troisième maximum dans les valeurs de NR est observé en été 2017.

La richesse isotopique décrite à partir des indices TA ou SEAc présente une forte variation temporelle avec des valeurs comprises respectivement entre 0,49 et 1 (moyenne de 0,73) pour TA et entre 0,46 et 1 (moyenne de 0,69) pour SEAc. Dans la même idée,  $\text{Hull}_{\text{biom}}$  présente une forte variation temporelle avec des valeurs plus élevées excédant 0,4 entre l'hiver 2014 et l'été 2016 alors que des valeurs comprises entre 0,1 et 0,2 sont observées lors de l'hiver 2013 et l'été 2017.

Les mesures de divergence isotopique possèdent des valeurs absolues ainsi que des patrons de variation temporelle extrêmement contrastés, que les indices soient pondérés ou non par les biomasses. Si nous nous focalisons dans un premier temps sur le seul indice de divergence non pondéré par les biomasses, le CD, avec des valeurs élevées variant entre 0,71 et 1 (moyenne = 0,82), indique une forte divergence fonctionnelle entre les espèces. Toutefois, le CD fluctue assez fortement d'une date à l'autre avec des maxima observés lors des hivers 2014 et 2016. Concernant maintenant les indices pondérés par les biomasses, IFSpe et IFEnt possèdent des valeurs peu élevées qui indiquent un faible degré de spécialisation trophique des espèces. Leurs valeurs restent relativement constantes au cours des 6 années de suivi et varient respectivement, entre 0,04 et 0,18 (moyenne = 0,11) pour le premier indice, et entre 0,04 et 0,17 (moyenne = 0,09) pour le second indice. L'indice IFDiv est également relativement stable autour de sa valeur moyenne de 0,73 (gamme = 0,69 à 0,79) mais cette valeur élevée suggère *a contrario* une forte spécialisation trophique et donc

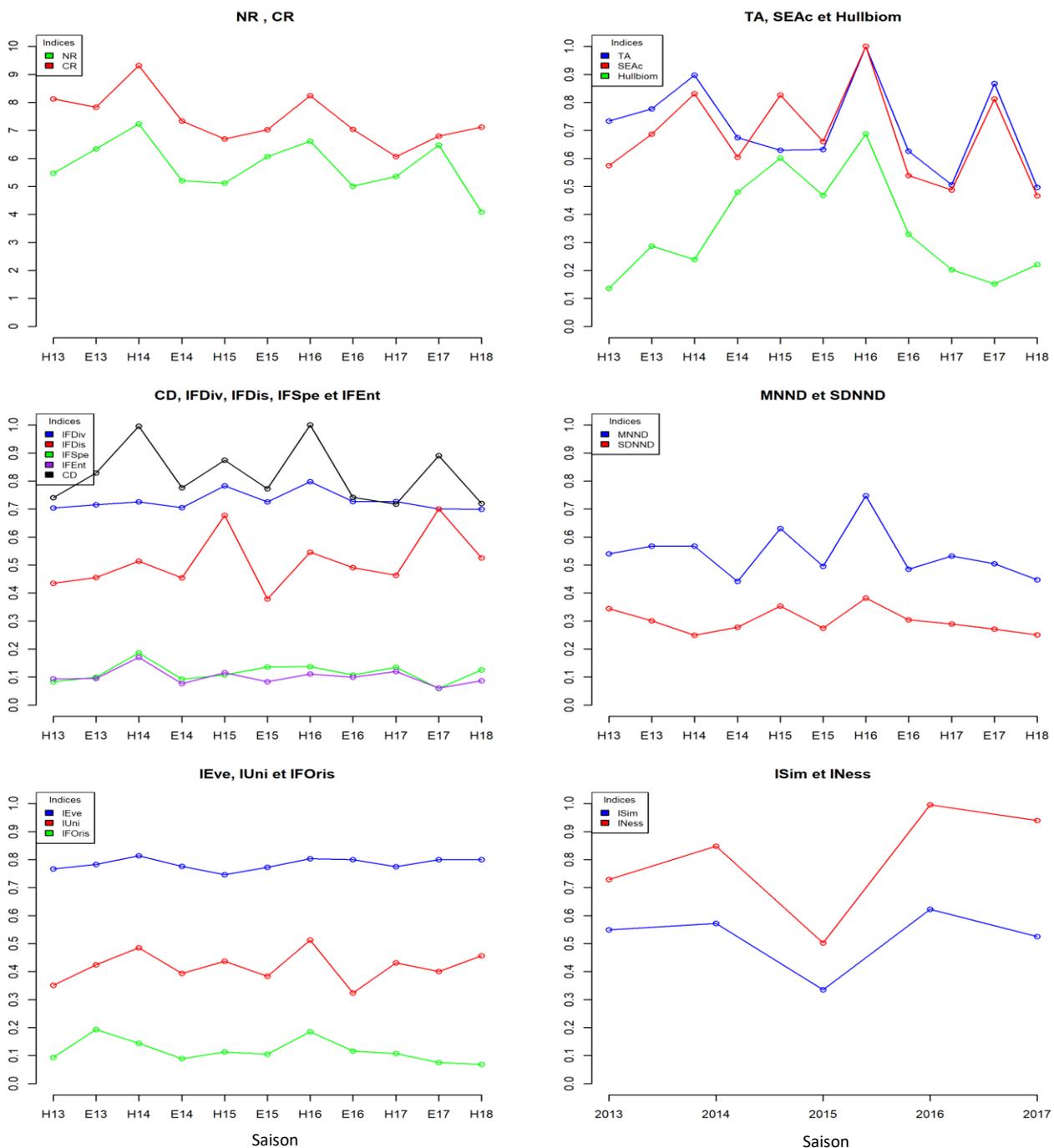
une plus grande différenciation des niches isotopiques spécifiques au sein de la communauté. Parmi les indices pondérés par les biomasses des espèces, seul l'indice IFDis dont les valeurs fluctuent entre 0,37 et 0,67 (moyenne = 0,49) présente des variations temporelles prononcées avec deux pics observés lors de l'hiver 2015 et de l'été 2017.

Excepté le MNND, les différents indices de régularité isotopique sont relativement constants dans le temps mais possèdent des valeurs absolues très différentes. L'IFEve varie entre 0,74 et 0,81 (moyenne = 0,78) traduisant une distribution régulière des espèces dans l'espace isotopique et donc une bonne utilisation des ressources grâce à une complémentarité entre les espèces. *A contrario*, l'indice d'originalité isotopique IFOris possède de faibles valeurs comprises entre 0,06 et 0,19 (moyenne = 0,11) tout comme le SDNND qui est son pendant non pondéré par les biomasses. Pour ce dernier, les valeurs observées varient entre 0,24 et 0,37 (moyenne = 0,32). L'indice d'unicité isotopique Uni tout comme le MNDD possèdent des valeurs intermédiaires à celles recensées pour les indices IFEve et IFOris qui fluctuent entre 0,32 et 0,48 (moyenne = 0,40) pour Uni, et entre 0,44 et 0,74 (moyenne = 0,55) pour MNDD. Le MNND présente une variation temporelle qui n'est pas parfaitement synchrone avec celle décrite précédemment pour les indices CD et IFDis, et se caractérise par deux maxima lors des hivers 2015 et 2016.

Les valeurs généralement élevées des indices de chevauchement ISim et Iness, le plus souvent supérieures à 0,5 pour le premier et à 0,7 pour le second, indiquent que le réseau trophique possède une organisation moyenne de l'espace isotopique assez similaire aux deux saisons. Les écarts entre les saisons mesurés par ces indices de chevauchement, sont indépendants d'une modification saisonnière de l'espace isotopique mesurée grâce à TA qui mesure l'espace isotopique occupé par le réseau trophique de chacune des saisons. Seule l'année 2015 diffère ostensiblement des autres années par des valeurs faibles des indices de chevauchement.

Pour l'ensemble des indices isotopiques hormis les indices de chevauchement, la gamme des valeurs calculées en fin d'hiver est généralement plus importante que celles calculées en fin d'été (Annexe 6). Néanmoins, des tests de Mann et Whitney ne permettent pas de mettre en évidence de différence significative des valeurs médianes des indices entre les deux saisons (p-values comprises entre 0,12 et 1).

La matrice des coefficients de corrélation de Spearman montre des corrélations positives et significatives uniquement entre certaines paires d'indices, par exemple entre les étendues du  $\delta^{13}\text{C}$  et du  $\delta^{15}\text{N}$  et la richesse fonctionnelle (TA), entre les indices de richesse fonctionnelle TA et SEAc, ou entre le MNDD et de nombreux indices de richesse fonctionnelle (TA et SEAc) ou de divergence fonctionnelle (CD et IFDiv) (Annexe 7).



**Figure 7: Evolution temporelle des différents indices isotopiques calculés à chaque saison. Plusieurs indices ont été regroupés sur chaque graphique en fonction de leur signification écologique et de leur mode de calcul. Les indices de chevauchement permettent de comparer pour une même année le taux de recouvrement du réseau trophique entre les deux saisons (i.e. hiver et été).**

## 4. Discussion

### 4.1. Variabilité temporelle de la structure de la communauté

Les résultats sur la variabilité temporelle de la structure de la communauté de sable fin de Pierre Noire indiquent une forte saisonnalité de la richesse spécifique et des abondances. Cette saisonnalité se caractérise par une richesse spécifique qui augmente en été et diminue en hiver. Ce patron est également retrouvé dans les fluctuations d'abondances et s'explique par le recrutement massif des juvéniles au cours de l'été et leur déclin au cours de l'automne et de l'hiver par mortalité naturelle et/ou par compétition trophique au sein de la communauté (Thouzeau, 1991 ; Tableau, 2017). Les valeurs de richesse et d'abondance en hiver correspondent à la ligne de base de la communauté (Dauvin, 1988). De telles variations saisonnières des communautés benthiques sont communes en zones tempérées et l'importance de ce signal a déjà été mentionné à de nombreuses reprises pour la communauté de Pierre Noire (Dauvin, 1984 ; Fromentin et al., 1997 ; Saulnier et al., 2018). À cette variabilité saisonnière s'ajoutent des variations interannuelles dans la composition des espèces, la diversité et surtout les abondances relatives des espèces dominantes. Au cours de la période étudiée, entre 2013 et 2018, ces variations demeurent de faible ampleur au regard de ce qui a été décrit auparavant sur la période 1977-2016 (Dauvin, 1984 ; Dauvin, 2000 ; Gaudin, 2012 ; Thiébaud, comm. pers.). A titre d'exemple, suite à la pollution causée par les hydrocarbures de l'Amoco-Cadiz en mars 1978, les abondances ont chuté de plus de 45000 ind.m<sup>-2</sup> à la fin de l'été 1977 à environ 3000 ind.m<sup>-2</sup> à la fin de l'été 1978 alors que la richesse spécifique passait de 97 à 69 espèces. Cette pollution s'est également traduite par un profond remaniement de la composition de la communauté avec la quasi-disparition de certaines espèces comme les *Ampelisca spp.* et le développement d'espèces opportunistes. Si la communauté avait retrouvé des caractéristiques proches de celles de 1977 au milieu des années 1990, elle a été de nouveau profondément modifiée à partir de 2005 avec un nouveau déclin des abondances qui sont désormais faibles et oscillent autour de quelques milliers d'individus par m<sup>2</sup>.

A partir de cette étude de la communauté benthique de Pierre Noire basée sur la diversité spécifique, les abondances et les biomasses, il est intéressant d'examiner si la saisonnalité observée au cours de ces 6 années et les faibles variations interannuelles se traduisent

également au niveau des données isotopiques et donc dans l'évolution temporelle du réseau trophique local.

## **4.2. Variation temporelle de la structure du réseau trophique**

### **4.2.1. Structure globale du réseau trophique**

La matière organique particulaire (POM) qui sédimente le long de la colonne d'eau et la matière organique sédimentée (SOM) dans et sur le sédiment sont des mélanges hétérogènes de plancton mort et vivant (seulement pour le POM), de micro-organismes et de matière organique détritique telles que des pelotes fécales et des débris organiques (Liénart et al., 2018). Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  de la POM (-24 à -22 ‰) observées au site d'Astan au cours de cette étude sont plus élevées que les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  (-22 à -19 ‰) rapportées précédemment par Gaudin (2012) sur des prélèvements réalisés sur le site Pierre Noire en 2011 et 2012. Les valeurs en  $\delta^{15}\text{N}$  de la POM (5 à 8 ‰) sont en revanche très proches de celles mesurées sur le site Pierre Noire (6 à 7 ‰) pour les échantillons acquis lors des années 2011 et 2012 (Gaudin, 2012). Ainsi, il est probable que le site de Astan présente des valeurs isotopiques et donc une composition de la POM légèrement différentes de celles du site de Pierre Noire qui aurait une signature plus côtière. Cette différence de valeurs pourrait s'expliquer par l'hydrodynamisme de la Manche et un couplage pélagos-benthos plus important sur le site de Pierre Noire (Dauvin, 1987).

Le site Pierre Noire composé d'un fond sableux est caractérisé par une limitation de la diversité des sources trophiques typique des environnements de mer ouverte (Grall et al, 2006 ; Le Loch et al, 2008) et se distinguent clairement de nombreux systèmes côtiers pour lesquels les sources nutritives sont plus variées et incluent des macroalgues dans les zones rocheuses à *Ascophyllum nodosum* (Hauck ) ou à *Laminaria* spp. (Schaal et al, 2010 ; Golléty et al, 2010), ou des herbiers de phanérogames marines (Carlier et al., 2007 ; Ouisse et al., 2012) et du microphytobenthos (Rigolet et al., 2014) dans les zones sédimentaires. En dépit de cette absence de diversité des sources potentielles d'alimentation, les consommateurs possèdent une large gamme de  $\delta^{13}\text{C}$  traduisant une aptitude des espèces à sélectionner leur alimentation dans les pools hétérogènes que constituent la POM et la SOM.

Les signatures isotopiques de la SOM et de la POM sur le site de Pierre Noire sont très proches de certaines signatures d'espèces de suspensivores et de suspensivores/dépositivores de surface comme *Ampelisca sarsi* (Chevreux) et *Ampelisca armoricana*. A certaines dates, les signatures de la SOM et de la POM peuvent même être supérieures à ces deux espèces comme lors des étés 2015 et 2017. Plusieurs hypothèses ont déjà été proposées pour expliquer ce phénomène (Gaudin, 2012). Certains consommateurs primaires s'alimenteraient de façon préférentielle à partir d'une seule source de matière organique en fonction de leurs modes trophiques ou, certains suspensivores se nourriraient préférentiellement de fractions plus ou moins enrichies en  $^{13}\text{C}$  au sein du mélange hétérogène de la POM et de la SOM. Ces fractions plus ou moins enrichies pourraient être sélectionnées par les suspensivores lors de la filtration, l'ingestion ou l'absorption (Gaudin, 2012). Ainsi, chez certains suspensivores qui se nourrissent préférentiellement de la POM tels que l'huître creuse *Crassostrea gigas* (Thunberg), la moule *Mytilus edulis* (Linnaeus) ou la crépidule *Crepidula fornicata* (Linnaeus), des différences de signature isotopique ont été rapportées comme par exemple en baie du Mont-Saint-Michel (Riera, 2007). Ces différences peuvent provenir de mécanismes de sélectivité (i) entre du matériel organique vivant et du matériel en décomposition, ou (ii) entre différentes classes de taille de la POM (Wainwright et Fry, 1994 ; Rolff, 2000). Une certaine diversité dans la composition des sources (POM et SOM) et dans les régimes alimentaires des consommateurs expliquerait en partie la diversité spécifique rencontrée au site de Pierre Noire (Gaudin, 2012).

A la vue des résultats des signatures isotopiques particulières observées chez certaines espèces comme *Corystes cassivelaunus* ou *Hyas spp.*, classées dans le groupe trophique des prédateurs, cette sélectivité est aussi présente dans les autres groupes trophiques (McClintock et al., 1985 ; Moes et al., 2006). Ces différences de signatures inattendues démontrent une complexité du réseau qui empêche de se baser uniquement sur des niveaux trophiques théoriques pour déterminer les niveaux dans le réseau trophique. Le réseau trophique de la Pierre Noire présente ainsi des niveaux trophiques continus qui traduisent un continuum trophique et un fort degré d'omnivorie chez de nombreuses espèces. Ce continuum montre une capacité des espèces à partager les ressources présentes en fonction des saisons et d'adapter leurs régimes alimentaires en fonction des ressources disponibles

dans l'environnement. Nous parlons ainsi de plasticité trophique (Carlier et al., 2007 ; Chauvelon, 2011).

Cette plasticité se voit notamment par la variation des valeurs isotopiques des espèces entre les saisons d'hiver et d'été (annexe 3). Si nous prenons comme exemple les *Paraonidae* durant l'année 2013, leurs signatures isotopiques subissent un enrichissement en  $^{13}\text{C}$  de 4 ‰ en été par rapport à l'hiver. Cette différence ne peut s'expliquer par la seule variation saisonnière, faible, des signatures isotopiques des sources mais dépend plutôt de la variation temporelle de l'alimentation des consommateurs. Ces différences isotopiques traduisent la plasticité du régime alimentaire de certains consommateurs qui peuvent utiliser des sources et des proies différentes ou les consomment dans des proportions différentes.

Une autre spécificité du réseau trophique de Pierre Noire est l'importance des biomasses du groupe trophique IV composé par les prédateurs et les nécrophages. La forte plasticité trophique de ces espèces et leur aptitude à modifier leurs régimes alimentaires en fonction de la saison et des ressources disponibles peut contribuer à expliquer cette propriété.

#### **4.2.2. Analyse du réseau trophique par les indices isotopiques**

Les résultats obtenus à l'aide des indices isotopiques confirment ou complètent certains des résultats décrits ci-dessus à partir de l'examen des graphes bi-dimensionnels de l'espace isotopique. La large gamme de  $\delta^{13}\text{C}$  indique la diversité des régimes alimentaires au sein de ce réseau trophique ce qui s'explique par le caractère hétérogène de la composition de la POM et de la SOM et la diversification des comportements alimentaires ; cela reflète ainsi la diversité des niches trophiques de ce réseau (Laymann, 2007, 2008). La large gamme de  $\delta^{15}\text{N}$  est à mettre en relation avec l'existence de 4 niveaux trophiques. Les limites qu'indiquent ces deux gammes nous donnent une idée de la taille maximale du réseau pour chaque saison (Layman et al., 2012).

La mesure de la richesse fonctionnelle fournie par IFRic et SEAc montre que les diverses ressources trophiques disponibles sont bien utilisées suggérant *de facto* une productivité optimale du système qui pourrait être mise en relation avec la plasticité trophique des espèces (Layman et al., 2007 ; Jackson et al., 2011 ; Rigolet et al., 2015). Ces indices sont fortement corrélés aux indices mesurant les gammes de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ . L'utilisation de

l'indice  $Hull_{biom}$  qui est un indice de richesse fonctionnelle pondéré par les biomasses apporte un regard différent des deux indices précédents comme cela a déjà été souligné par Rigolet et al. (2015) dans une comparaison de différentes communautés macrobenthiques côtières de substrats meubles. Alors que les deux premiers indices indiquent une faible variation temporelle,  $Hull_{biom}$  varie dans le temps suggérant une variation inter-annuelle dans la productivité et l'utilisation des ressources disponibles. Par ailleurs,  $Hull_{biom}$  possède une qualité additionnelle ; il est un indice moins sensible à la taille des échantillons que IFRic et SEAc dont la valeur peut-être fortement influencée par la présence ou non des espèces rares (Rigolet et al., 2015).

Les différentes mesures de la dispersion et de la divergence isotopiques fournissent des résultats contrastés dans l'utilisation de l'espace fonctionnel par les différentes espèces et dans leur degré de spécialisation trophique. De nouveau, des différences sont apparentes selon que les indices sont pondérés ou non par les biomasses mais il existe également des différences fortes entre les indices pondérées par les biomasses qui devront être approfondies. Ainsi, alors que la majorité des indices (CR, IFDiv et IFDis) indiquent une dispersion relativement élevée et donc une grande différenciation des niches isotopiques au sein de la communauté, avec des espèces dominantes situées majoritairement aux extrémités du réseau trophique par rapport à son barycentre, les indices IFSpe et IFEnt présentent de faibles valeurs synonymes d'une faible spécialisation trophique. Contrairement aux mesures de richesse isotopique, la pondération des indices par les biomasses n'entraîne pas une plus forte variabilité temporelle des valeurs prises par les indices. Ainsi, CR et IFDis fluctuent dans le temps alors que IFDiv demeure relativement constant.

Les mesures de la régularité isotopique montrent une proportion moyenne d'espèces qui sont caractérisées par des niches trophiques relativement proches mais une distribution des niches trophiques des espèces qui va tendre à être plutôt uniforme. L'IFEve traduit une meilleure utilisation des ressources grâce à une complémentarité entre les espèces alors que l'Uni montre que les signatures isotopiques des espèces dominantes ne sont pas très différentes de celles de toutes les autres espèces (Layman et al., 2007 ; Cucherousset et Villéger, 2015 ; Rigolet et al., 2015).

Les résultats sur les indices isotopiques mettent en exergue l'importance de la pondération des indices par les biomasses des espèces qui peuvent aboutir à des conclusions différentes par rapport à des indices non pondérés. Cette importance trouve son origine dans le fait que la plupart des communautés macrobenthiques sont dominées en termes de biomasse par un faible nombre d'espèces comme cela a été démontré pour la communauté de Pierre Noire (Dauvin, 2000). Sachant que la pondération par les biomasses rend les indices moins sensibles au nombre d'espèces nécessaires pour proprement décrire les caractéristiques structurelles des réseaux trophiques (Rigolet et al., 2015), seule la prise en considération des espèces dominantes en termes de biomasse peut suffire. Néanmoins, les résultats obtenus sont susceptibles d'être fortement influencés par la présence ou non dans les échantillons des espèces de grande taille, surdispersées et le plus souvent mal échantillonnées. C'est le cas par exemple sur le site Pierre Noire du bivalve *Acanthocardia echinata*.

De manière similaire aux résultats obtenus sur les estrans rocheux dominés par les *Fucus spp.* (Bordeyne et al., 2017), le réseau trophique du site Pierre Noire ne présente pas de saisonnalité marquée dans son organisation générale. Cette absence de saisonnalité est marquée par l'absence de changements majeurs d'une saison à l'autre dans l'architecture générale du réseau trophique telle que décrit sur les graphes bidimensionnels ou dans les valeurs des différents indices. Ainsi, aucune différence significative dans les valeurs médianes des indices n'existe en fonction des saisons en dépit d'une plus forte hétérogénéité des valeurs en fin d'hiver. Enfin, les indices de chevauchement montrent de forte similarité du réseau trophique aux deux saisons avec au minimum la moitié de l'espace isotopique partagée. Cette absence de saisonnalité contraste avec les variations saisonnières des abondances, de la richesse spécifique ou de la structure de la communauté macrobenthique. Ceci montre que le système « réseau trophique » de Pierre Noire se maintient sur le plan de la diversité des niches trophiques en dépit de variations saisonnières de la communauté. En revanche, des variations saisonnières ponctuelles des statuts trophiques (régimes alimentaires et niveaux trophiques) de telle ou telle espèce peuvent exister.

La variabilité inter-annuelle de la structure trophique de la communauté de Pierre Noire est généralement faible même si certains indices présentent des variations plus importantes que d'autres. Cette stabilité est à mettre en relation avec les faibles changements de

structure de la communauté observée entre 2013 et 2018 en comparaison des variations décrites entre 1977 et 2016.

### **4.3. Conclusion et perspectives**

L'évolution de la communauté de Pierre Noire et du réseau trophique associé a été caractérisée pour la période allant de 2013 à 2018 à deux saisons. L'analyse de la structure de la communauté montre une saisonnalité des abondances et de la richesse spécifique. La POM et la SOM représentent les sources nutritives principales du réseau trophique. Néanmoins, cette faible diversité des sources ne se traduit pas par une faible gamme de  $\delta^{13}\text{C}$  ou une faible richesse isotopique en raison de processus de sélectivité des consommateurs au sein du pools hétérogènes de la SOM et de la POM. Ceci indique une spécialisation trophique. Les variations de signatures isotopiques de certaines espèces à certaines saisons indiquent une certaine plasticité trophique des espèces en fonction des ressources disponibles. Dans la gamme de variation de la structure de la communauté observée entre 2013 et 2018, les propriétés générales du réseau trophique apparaissent relativement stables. La variabilité saisonnière de la structure de la communauté observée n'est pas retrouvée dans les indices isotopiques et ces derniers ne présentent qu'une faible variabilité interannuelle suggérant une forte résilience du réseau trophique. Seule la poursuite de ce suivi permettra de mieux appréhender la sensibilité des indices isotopiques dans le cas de bouleversements plus importants de la communauté macrobenthique. Une alternative serait de comparer l'architecture des réseaux trophiques de différentes communautés macrobenthiques de sables fins plus ou moins envasés se distinguant par leur complexité d'organisation et leur degré d'exposition à différentes perturbations anthropiques.

Si les indices isotopiques sont de puissant outils pour caractériser les propriétés d'un réseau trophique, leur utilisation requiert la prise en compte de certaines limites. Il a été montré que ces indices étaient fiables pour un nombre minimum d'espèces représentatif d'une communauté et que ce nombre différait d'un indice à l'autre, de l'ordre de 20 pour CD et SEAc, 30 pour NND et plus de 50 pour TA (Brind'Amour et al., 2013). A l'avenir, il sera important de vérifier dans quelle mesure la variabilité du nombre d'espèces prises en compte aux différentes dates d'influera les résultats obtenus et de s'assurer que le protocole d'échantillonnage n'amène aucune espèce importante en termes de biomasse à être exclus des analyses.

## Bibliographie

- Bordeyne, F., Davoult, D., Migné, A., Bertaud du Chazaud, E., Leroux, C., Riera, P., 2017. Trophic structure of two intertidal *Fucus* spp. communities along a vertical gradient: Similarity and seasonal stability evidenced with  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ . *Journal of Sea Research* 120, 50–59.
- Borja, A., Elliott, M., Andersen, J.H., Cardoso, A.C., Carstensen, J., Ferreira, J.G., Heiskanen, A.-S., Marques, J.C., Neto, J.M., Teixeira, H., Uusitalo, L., Uyarra, M.C., Zampoukas, N., 2013. Good Environmental Status of marine ecosystems: What is it and how do we know when we have attained it? *Marine Pollution Bulletin* 76, 16–27.
- Brind'Amour, A., Dubois, S.F., 2013. Isotopic Diversity Indices: How Sensitive to Food Web Structure? *PLoS ONE* 8, e84198.
- Carrier, A., Riera, P., Amouroux, J.-M., Bodiou, J.-Y., Grémare, A., 2007. Benthic trophic network in the Bay of Banyuls-sur-Mer (northwest Mediterranean, France): An assessment based on stable carbon and nitrogen isotopes analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.
- Chouvelon, T., Spitz, J., Cherel, Y., Caurant, F., Sirmel, R., Mèndez-Fernandez, P., Bustamante, P., 2011. Inter-specific and ontogenic differences in  $\delta^{13}\text{C}$ . *Hal archives ouverte*, hal-00614856.
- Clark, C.M., Flynn, D.F.B., Butterfield, B.J., Reich, P.B., 2012. Testing the Link between Functional Diversity and Ecosystem Functioning in a Minnesota Grassland Experiment. *PLoS ONE* 7, e52821.
- Cresson, P., Travers-Trolet, M., Rouquette, M., Timmerman, C.-A., Giraldo, C., Lefebvre, S., Ernande, B., 2017. Underestimation of chemical contamination in marine fish muscle tissue can be reduced by considering variable wet:dry weight ratios. *Marine Pollution Bulletin* 123, 279–285.
- Cucherousset, J., Bouletreau, S., Martino, A., Roussel, J.-M., Santoul, F., 2012. Using stable isotope analyses to determine the ecological effects of non-native fishes: ecological

- effects of non-natives fishes. *Fisheries Management and Ecology* 19, 111–119.
- Cucherousset, J., Villéger, S., 2015. Quantifying the multiple facets of isotopic diversity: New metrics for stable isotope ecology. *Ecological Indicators* 56, 152–160.
- 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, 40- 468.
- Dauvin, J.C., Ibanez, F., 1986. Variations à long-terme (1977 -1985) du peuplement des sables fins de la Pierre Noire (baie de Morlaix, Manche occidentale): analyse statistique de l'évolution structurale. *Hydrobiologia* 142, 171-186.
- Dauvin, J.C., 1987. Evolution à long terme (1978-1986) des populations d'Amphipodes des sables fins de la Pierre Noire (Baie de Morlaix, Manche Occidentale) après la Catastrophe de l'Amoco Cadiz. *Marine Environmental Research* 21, 247-273
- Dauvin, J.C., 1988. Structure et organisation trophique du peuplement des sables grossiers à *Amphioxus lanceolatus* - *Venus fasciata* de la baie de Morlaix (Manche occidentale). *Cah. Biol. Mar.* 29, 163-185
- Dauvin, J.C., 2000. The muddy fine sand *Abra alba* et *Melinna palmata* community of the bay of Morlaix twenty years after the Amoco Cadiz oil Spill. *Marine Pollution Bulletin* 40, 528-553.
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42, 495–506.
- Deniro, M.J., Epstein, S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica Et Cosmochimica Acta* 45, 341-351.
- Fromentin J.M., Ibanez F., Dauvin J.C., Dewarumez J.M., Elkaim B. (1997) Long-term changes of four macrobenthic assemblages from 1978 to 1992. *J. mar. Bol. Ass. U.K.*, 77, 287-310.
- Fry, B., Sherr, E.B., 1984. Delta 13C measurements as indicators of carbon flow in marine and fresh water ecosystems. *Contributions in Marine Science* 27, 13-47.
- Gaudin, F., 2012. 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. Sorbonne Université, 11-25.
- Ghertsos, K., 2000. Influence of spatial scales of observation on temporal change in diversity and trophic structure of fine-sand communities from the English Channel and the southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 57, 1481–1487.
- Golléty, C., Riera, P., Davoult, D., 2010. Complexity of the food web structure of the *Ascophyllum nodosum* zone evidenced by a  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  study. *Journal of Sea Research* 64, 304–312.
- Grall, J., Le Loc'h, F., Guyonnet, B., Riera, P., 2006. Community structure and food web based on stable isotopes ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) analysis of a North Eastern Atlantic maerl bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 338, 1–15.
- Halpern, B., Floeter, S., 2008. Functional diversity responses to changing species richness in reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series* 364, 147–156.
- Ibanez, F., 1993. Comparaison des évolutions à long terme (1977- 1990) de deux peuplements macrobenthiques de la baie de Morlaix (Manche occidentale): relations avec les facteurs hydroclimatiques. *J. E.Y. Mar. Biol. Ecol.*, 169, 181-214.
- Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C., Bearhop, S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R: Bayesian isotopic niche metrics. *Journal of Animal Ecology* 80, 595–602.
- Jackson, M.C., Donohue, I., Jackson, A.L., Britton, J.R., Harper, D.M., Grey, J., 2012. Population-Level Metrics of Trophic Structure Based on Stable Isotopes and Their Application to Invasion Ecology. *PLoS ONE* 7, e31757.
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305.
- Layman, C.A., Arrington, D.A., Montaña, C.G., Post, D.M., 2007. Can stable isotope ratios provide for community wide measures of trophic structure? *Ecology* 88, 42–48.
- Layman, C.A., Post, D., 2008. Can stable isotope ratios provide for community wide measures of trophic structure? *Ecology* 89, 2358–2359.
- Layman, C.A., Araujo, M.S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C.M., Harrison, E., Jud, Z.R., Matich, P., Rosenblatt, A.E., Vaudo, J.J., Yeager, L.A., Post, D.M., Bearhop, S., 2012.

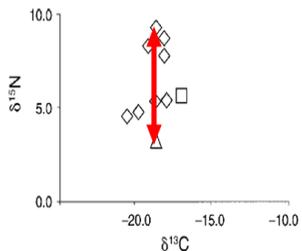
- Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews* 87, 545–562.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. Numerical ecology. *Science direct* 24, 247-302.
- Le Loc'h, F., Hily, C., Grall, J., 2008. Benthic community and food web structure on the continental shelf of the Bay of Biscay (North Eastern Atlantic) revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Marine Systems* 72, 17–34.
- Liénart, C., Savoye, N., David, V., Ramond, P., Rodriguez Tress, P., Hanquiez, V., Marieu, V., Aubert, F., Aubin, S., Bichon, S., Boinet, C., Bourasseau, L., Bozec, Y., Bréret, M., Breton, E., Caparros, J., Cariou, T., Claquin, P., Conan, P., Corre, A.-M., Costes, L., Crouvoisier, M., Del Amo, Y., Derriennic, H., Dindinaud, F., Duran, R., Durozier, M., Devesa, J., Ferreira, S., Feunteun, E., Garcia, N., Geslin, S., Grossteffan, E., Gueux, A., Guillaudeau, J., Guillou, G., Jolly, O., Lachaussée, N., Lafont, M., Lagadec, V., Lamoureux, J., Lauga, B., Lebreton, B., Lecuyer, E., Lehodey, J.-P., Leroux, C., L'Helguen, S., Macé, E., Maria, E., Mousseau, L., Nowaczyk, A., Pineau, P., Petit, F., Pujo-Pay, M., Raimbault, P., Rimmelin-Maury, P., Rouaud, V., Sauriau, P.-G., Sultan, E., Susperregui, N., 2018. Dynamics of particulate organic matter composition in coastal systems: Forcing of spatio-temporal variability at multi-systems scale. *Progress in Oceanography* 162, 271–289.
- Mariotti, A., Gadel, F., Giresse, P., Kinga-Mouzeo, 1991. Carbon isotope composition and geochemistry of particulate organic matter in the Congo River (Central Africa): Application to the study of Quaternary sediments off the mouth of the river. *Chemical Geology: Isotope Geoscience section* 86, 345–357.
- McClintock, J.B., Lawrence, J.M., 1985. Characteristics of foraging in the soft-bottom benthic starfish *Luidia clathrata* (echinodermata: Asteroidea): prey selectivity, switching behavior, functional responses and movement patterns. *Oecologia* 66, 291–298.
- Minagawa, M., Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: Further evidence and the relation between  $^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48, 1135-1140.
- Moens, T., Traunspurger, W., Bergtold, M., 2006. Feeding ecology of free-living Benthic Nematodes. *Cabi publishing*, 105-113.

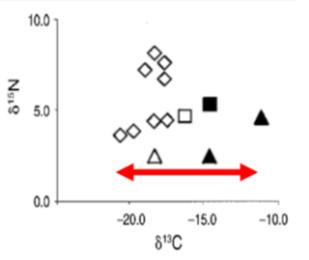
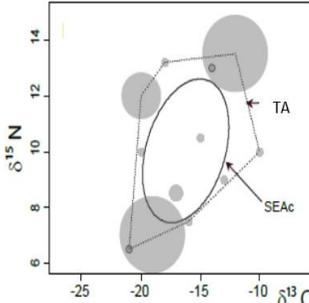
- Ouisse, V., Riera, P., Migné, A., Leroux, C., Davoult, D., 2012. Food web analysis in intertidal *Zostera marina* and *Zostera noltii* communities in winter and summer. *Marine Biology* 159, 165–175.
- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual reviews* 18, 293-320.
- Post, D.M., 2002. Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions. *Ecology* 83, 703.
- Riera, P., 2006. Les isotopes stables en écologie littorale et côtière : principe, exemples de résultats et perspectives. *Océanis* 32, 294-313.
- Riera, P., 2007. Trophic subsidies of *Crassostrea gigas*, *Mytilus edulis* and *Crepidula fornicata* in the Bay of Mont Saint Michel (France): A  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  investigation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72, 33–41.
- Riera, P., 2009. Trophic plasticity in similar habitats: an example which severely limits generalization among ecosystems. *Marine Biodiversity Records*, 2 (e47), doi: 10.1017/S1755267209000529.
- Rigolet, C., Thiébaud, E., Dubois, S., 2014. Food web structures of subtidal benthic muddy habitats: evidence of microphytobenthos contribution supported by an engineer species. *Marine Ecology Progress Series* 500, 25–41.
- Rigolet, C., Thiébaud, E., Brind'Amour, A., Dubois, S.F., 2015. Investigating isotopic functional indices to reveal changes in the structure and functioning of benthic communities. *Functional Ecology* 29, 1350–1360.
- Rolff, C., 2000. Seasonal variation in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of size-fractionated plankton at a coastal station in the northern Baltic proper. *Mar Ecol Prog Ser* 19, 47-65.
- Saulnier, E., Brind'Amour, A., Tableau, A., Rufino, M.M., Dauvin, J., Luczak, C., Le Bris, H., 2019. Seasonality in coastal macrobenthic biomass and its implications for estimating secondary production using empirical models. *Limnology and Oceanography* 64, 935–949.
- 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, 565–572.

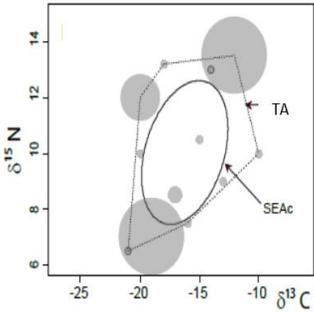
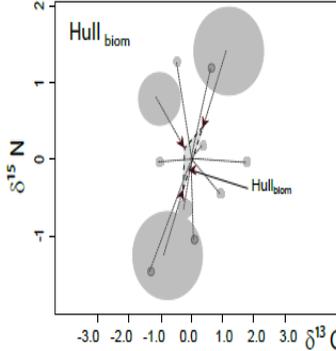
- Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., 2010. Trophic ecology in a Northern Brittany (Batz Island, France) kelp (*Laminaria digitata*) forest, as investigated through stable isotopes and chemical assays. *Journal of Sea Research* 63, 24–35.
- Scherrer, B., 1984. *Biostatistique*, Gaëtan Morin éditeur. Québec, Canada.
- Tableau, A., 2015. Interactions trophiques au sein des communautés benthodémersales: Influence de la disponibilité alimentaire sur la capacité d'accueil des nurseries côtières de juvéniles de poissons. *Agros campus ouest*, 52-129.
- Thiébaut, E., 2014. Résultats de la surveillance du Benthos. *Rebent réseau benthique*, 16-26.
- Thouzeau, G., 1991. Déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint-Brieuc : processus régulateurs de l'abondance, de la survie et de la croissance des post-larves et juvéniles. *Aquatic Living Resources* 4, 77–99.
- 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  $^{13}\text{C}$  analysis of diet. *Oecologia* 57, 32–37.
- Vander Zanden, M.J., Rasmussen, J.B., 2001. Variation in  $\delta\text{N-15}$  and  $\delta\text{C-13}$  trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* 46, 2061-2066.
- Wada, I., Terazaki, M., Kabaya, Y., Nemoto, T., 1987.  $^{15}\text{N}$  and  $^{13}\text{C}$  abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep-Sea Research* 34, 829-841.
- Wainwright, S.C., Fry, B., 1994. Seasonal variation of the stable isotopic compositions of coastal marine plankton from wood hole, Massachusetts and Georges bank. *Estuaries* 17, 552-560.

## Annexes

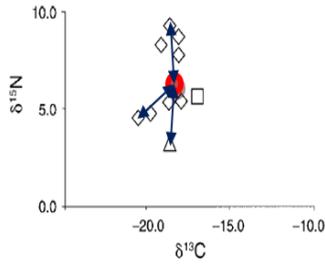
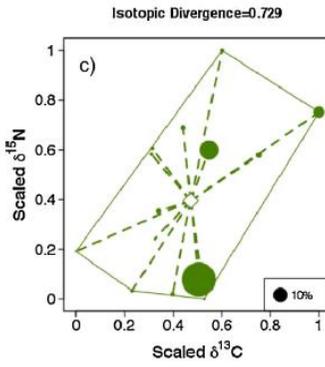
**Annexe 1 : Description des 17 indices isotopiques utilisés lors de l'étude du réseau trophique de la Pierre Noire. Ces indices sont classés en différentes catégories par rapport à leurs rôles de description.**

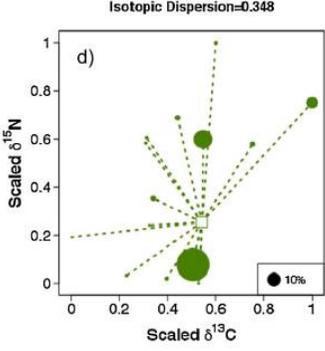
Indice	Signification	Formules	Graphique	Descriptif	Auteurs	Signification écologique
Indices généraux type gamme de delta C13 et delta N15						
NR	Gamme de $\delta^{15}\text{N}$	Maximum $\delta^{15}\text{N}$ - minimum $\delta^{15}\text{N}$	 <p>The graph shows a scatter plot of <math>\delta^{15}\text{N}</math> (y-axis, 0.0 to 10.0) versus <math>\delta^{13}\text{C}</math> (x-axis, -20.0 to -10.0). Several data points are plotted as diamonds and squares. A vertical red double-headed arrow spans the range of <math>\delta^{15}\text{N}</math> values from approximately 3.5 to 9.5.</p>	NR mesure la distance entre les deux espèces possédant les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ les plus enrichies et les plus appauvries. Cette distance correspond à la <b>longueur du réseau trophique et donc au nombre de niveaux trophiques.</b>	Layman et al. (2007)	NR augmente avec le nombre de niveaux trophiques et donc le degré de diversité trophique.

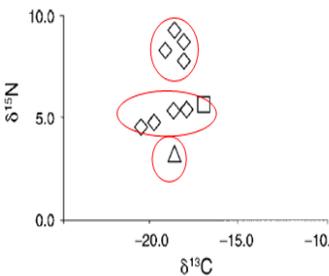
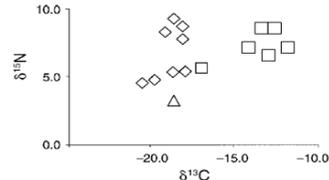
CR	Gamme de $\delta^{13}\text{C}$	Maximum $\delta^{13}\text{C}$ - minimum $\delta^{13}\text{C}$		<p>CR mesure la distance entre les deux espèces possédant les valeurs de <math>\delta^{13}\text{C}</math> la plus enrichie et la plus appauvrie. Cette distance renseigne sur la <b>diversité des sources de nourriture à la base du réseau trophique.</b></p>	Layman et al. (2007)	<p>CR augmente dans les réseaux trophiques comportant plusieurs sources de base avec des valeurs de <math>\delta^{13}\text{C}</math> variables (ex. phytoplancton et macrophytes).</p>
<b>Mesures de la richesse fonctionnelle</b>						
TA	Surface du nuage de points ou Surface de l'enveloppe convexe	$TA = \frac{ISFci}{Rc}$ <p>Avec ISFci la niche isotopique occupée par les espèces d'une communauté au sein de l'espace isotopique et Rc l'espace isotopique absolu disponible</p>		<p>TA mesure la niche isotopique occupée par l'ensemble des espèces d'une communauté dans l'espace bi-dimensionnel <math>\delta^{13}\text{C}</math> - <math>\delta^{15}\text{N}</math> ; elle est influencée par les espèces occupant des positions extrêmes sur les axes <math>\delta^{13}\text{C}</math> et/ou <math>\delta^{15}\text{N}</math> et sera donc généralement corrélée avec ces deux métriques. La valeur de TA peut être standardisée entre 0 et 1 au regard de la valeur de TA de différentes communautés. TA est une mesure de la <b>richesse fonctionnelle du réseau trophique.</b></p> <p>Ses valeurs sont contraintes entre 0 et 1</p>	Layman et al. (2007) Rigolet et al. (2015)	<p>Une forte TA indique une meilleure utilisation de la diversité des ressources disponibles dans le réseau trophique, une plus forte productivité ou une plus grande capacité à amortir les fluctuations environnementales.</p>

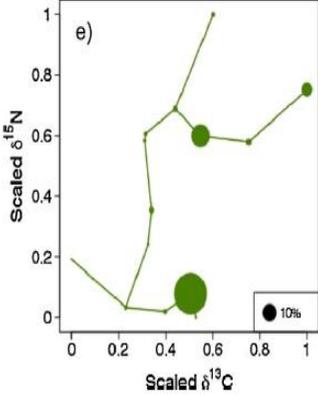
SEAc	Zone d'ellipse standard corrigée		 <p>A scatter plot showing the relationship between δ<sup>15</sup>N (y-axis, ranging from 6 to 14) and δ<sup>13</sup>C (x-axis, ranging from -25 to -10). Several data points are plotted as grey circles of varying sizes. A dashed line outlines the convex hull of all points, labeled 'TA'. A solid ellipse is drawn around the central cluster of points, labeled 'SEAc'.</p>	<p>La définition de l'ellipse repose sur le calcul de la matrice de variance-covariance des données de δ<sup>13</sup>C et δ<sup>15</sup>N et des moyennes de ces deux variables. Afin de comparer des communautés, la SEAc de chaque communauté est normalisée par la SEAc « globale » égale à la somme de la SEAc des communautés étudiées. SEAc est une autre <b>mesure de la richesse fonctionnelle du réseau trophique</b>.</p> <p>Les valeurs de la SEAc sont donc comprises entre 0 et 1.</p>	Jackson et al. (2011)	Similaire à l'indice TA
Hull <sub>biom</sub>	Surface de l'enveloppe convexe pondérée par les biomasses des espèces		 <p>A scatter plot showing the relationship between δ<sup>15</sup>N (y-axis, ranging from -1 to 2) and δ<sup>13</sup>C (x-axis, ranging from -3.0 to 3.0). Data points are represented by grey circles of varying sizes. A convex hull is drawn around the points, labeled 'Hull<sub>biom</sub>'.</p>	<p>Hull<sub>biom</sub> est une forme modifiée de la TA pondérée par les biomasses relatives des espèces.</p>	Rigolet et al. (2015)	Similaire à l'indice TA

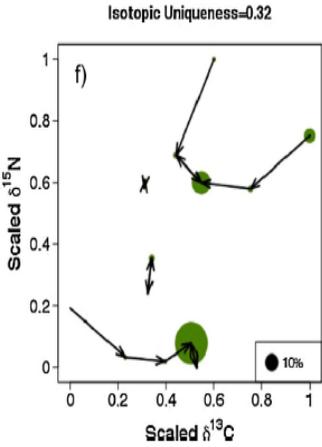
## Mesures de la dispersion/divergence

<p style="text-align: center;">CD</p>	<p style="text-align: center;">Distance moyenne au barycentre</p>	$CD = \frac{\sum_{i=1}^S dG_i}{S}$ <p>avec S, le nombre total d'espèces, <math>dG_i</math>, la distance euclidienne entre l'espèce <math>i</math> et le centre de gravité <math>g_k</math>.</p> $dG_i = \sqrt{\sum_{k=1}^T (x_{ik} - g_k)^2}$ <p style="text-align: center;">et</p> $g_k = \frac{\sum x_{ik}}{S}$		<p>CD prend en compte la distance moyenne de chaque espèce au centre de gravité du nuage de points dans l'espace isotopique <math>\delta^{13}C</math> et <math>\delta^{15}N</math>. Alors que quelques espèces avec des signatures isotopiques peuvent affecter la valeur de TA, CD est moins sensible aux valeurs extrêmes et peut mieux refléter la diversité fonctionnelle du réseau trophique. CD est une mesure de la <b>divergence fonctionnelle du réseau trophique</b>.</p> <p>CD est exprimé en pourcentage de la distance maximale observée dans la communauté et varie donc de 0 à 1.</p>	<p style="text-align: center;">Layman et al. (2007)</p>	<p style="text-align: center;">CD augmente lorsque la divergence fonctionnelle entre les espèces croît. Cela traduit une meilleure utilisation de l'espace fonctionnel</p>
<p style="text-align: center;">IFDiv</p>	<p style="text-align: center;">Divergence isotopique fonctionnelle</p>	$IFDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta d  + \overline{dG}}$ <p>avec <math>\Delta d = \sum_{i=1}^S w_i (dG_i - \overline{dG})</math>,  et <math>\Delta d  = \sum_{i=1}^S w_i  dG_i - \overline{dG} </math></p> <p><math>w_i</math>, le poids relatifs de l'espèce <math>i</math>, <math>dG_i</math>, la distance euclidienne entre l'espèce <math>i</math> et le centre de gravité <math>G_k</math> de l'enveloppe convexe défini pour les <math>V</math> espèces qui forment les sommets de l'enveloppe convexe et <math>\overline{dG}</math>, la distance moyenne des <math>S</math> espèces au centre de gravité <math>G_k</math></p>		<p>IFDiv mesure l'écart des espèces à la distance moyenne au centre de gravité de l'enveloppe convexe pondérée par les biomasses ou les abondances des espèces.</p> <p>Cet indice varie de 0 à 1.</p>	<p style="text-align: center;">Cucherousset &amp; Villéger (2015) Rigolet et al. (2015)</p>	<p style="text-align: center;">IFDiv augmente lorsque les espèces dominantes se trouvent à la périphérie de l'espace isotopique. Cela traduit une plus forte spécialisation trophique et une plus grande différenciation des niches isotopiques spécifiques au sein de la communauté.</p>

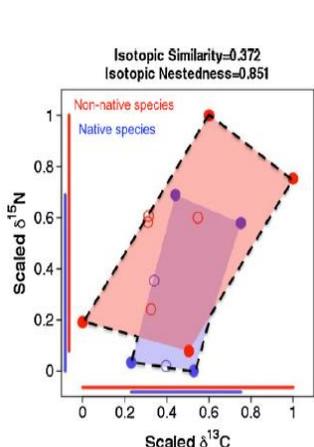
IFDis	Dispersion isotopique	$IFDis = \frac{\sum w_i (x_{ik} - c)}{\sum w_i}$ <p>avec <math>w_i</math>, le poids relatifs de l'espèce <math>i</math>, <math>x_{ik}</math>, les coordonnées de l'espèce <math>i</math> pour l'isotope <math>k</math>, et <math>c</math>, le centre de gravité de l'enveloppe convexe pondéré par le poids relatif des espèces</p> $c = \frac{\sum w_i \times x_{ik}}{\sum w_i}$		<p>IFDis mesure la distance moyenne pondérée au centre de gravité également pondéré par les abondances ou les biomasses des espèces. C'est une généralisation de la métrique CD qui ne tenait pas compte du poids relatif des espèces et n'avait pas été mis à une échelle variant entre 0 et 1</p>	<p>Cucherousset &amp; Villéger (2015) Rigolet et al. (2015)</p>	<p>IFDis augmente lorsque la plupart des espèces sont éloignées du centre de gravité de l'espace isotopique. Il diminue dans le cas d'une simplification du réseau trophique.</p>
IFSpe	Spécialisation isotopique fonctionnelle	$IFSpe = \sum_{i=1}^s (w_i \times dG_i)$ <p>avec <math>w_i</math>, sa biomasse de l'espèce <math>i</math>, <math>dG_i</math>, la distance euclidienne entre l'espèce <math>i</math> et le centre de gravité <math>g_k</math>:</p> $dG_i = \sqrt{\sum_{k=1}^T (x_{ik} - g_k)^2}$ <p>et</p> $g_k = \frac{\sum x_{ik}}{S}$		<p>IFSpe correspond à la distance moyenne de chaque espèce, pondérée par sa biomasse relative, au centre de gravité du nuage de points dans l'espace isotopique <math>\delta^{13}C</math> et <math>\delta^{15}N</math>. Il est ainsi l'équivalent de CD mais intègre la biomasse relative de chaque espèce.</p> <p>IFSpe est exprimé en pourcentage de la spécialisation maximale observée dans la communauté et varie donc de 0 à 1.</p>	<p>Rigolet et al. (2015)</p>	<p>Son interprétation est similaire à celle des autres mesures de divergence fonctionnelle.</p>

IFEnt	Entropie quadratique isotopique de Rao	$\sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s d_{ij} \times w_i \times w_j$ <p>avec <math>d_{ij}</math>, la distance euclidienne entre les espèces <math>i</math> et <math>j</math>,  <math>w_i</math>, le poids de l'espèce <math>i</math>, et <math>w_j</math>, le poids de l'espèce <math>j</math>.</p>		<p>IFEnt mesure la somme des distances entre chaque paire d'espèces dans l'espace isotopique pondérées par le poids de chaque poids relatif de chaque espèce. Il s'agit d'une mesure multivariée de la divergence fonctionnelle. Il est similaire d'un point de vue conceptuel à IFDis auquel il est fortement corrélé.</p> <p>Exprimé en % de la distance maximale dans l'espace isotopique, et donc compris entre 0 et 1</p>	Rigolet et al. (2015)	Son interprétation est similaire à celle des autres mesures de divergence fonctionnelle.
<b>Mesures de la régularité</b>						
MNND	Distance moyenne au plus proche voisin	$MNND = \frac{\sum d_{ij}}{S}$ <p>avec <math>d_{ij}</math>, la distance entre l'espèce <math>i</math> et son plus proche voisin <math>j</math> et <math>S</math>, le nombre d'espèces dans la communauté.</p>	 <p>A scatter plot showing the relationship between δ¹⁵N (y-axis, 0.0 to 10.0) and δ¹³C (x-axis, -20.0 to -10.0). Several data points are clustered together, with red circles highlighting these clusters to illustrate the concept of nearest neighbor distance.</p>	<p>MNND mesure le degré d'uniformité de la distribution des espèces au regard de leur plus proche voisin et fournit ainsi une mesure indirecte de la régularité. Il renseigne ainsi sur la <b>redondance trophique au sein de la communauté</b>.</p>	Layman et al. (2007)	La valeur de MNND est faible si le réseau trophique présente une grande proportion d'espèces caractérisées par des niches trophiques similaires.
SDNND	Ecart-type de la distance moyenne au plus proche voisin	$SDNND = \frac{1}{S} \sum (d_{ij} - NND)^2$	 <p>A scatter plot showing the relationship between δ¹⁵N (y-axis, 0.0 to 10.0) and δ¹³C (x-axis, -20.0 to -10.0). The data points are more widely distributed than in the MNND plot. A single point is highlighted with a red triangle to illustrate the standard deviation of the nearest neighbor distance.</p>	<p>Comme MNND, il fournit une mesure de la régularité des niches trophiques dans l'espace isotopique. Il est moins influencé que MNND par la taille de l'échantillon.</p>	Layman et al., 2007	De faibles valeurs de SDNND suggèrent une distribution plus uniforme des niches trophiques des espèces.

IFEve	Régularité isotopique	$FEve = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \min \left[ \frac{\text{dist}(i,j)/(w_i+w_j)}{\sum_{i=1}^{S-1} \text{dist}(i,j)/(w_i+w_j)}, \frac{1}{S-1} \right] - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$ <p>Avec <math>\text{dist}(i,j)</math>, la distance euclidienne entre les espèces <math>i</math> et <math>j</math>, connectées par la branche <math>l</math> de l'arbre couvrant de poids minimal (minimum spanning tree) organismes de liaison dans l'espace isotopique, <math>w_i</math>, le poids de l'espèce <math>i</math>, <math>w_j</math>, le poids de l'espèce <math>j</math>, et <math>S</math>, le nombre d'espèces de la communauté.</p>		<p>IFEve mesure la régularité de la distribution des biomasses dans l'espace isotopique à partir d'un arbre couvrant de poids minimal. Il prend en compte à la fois la régularité des distances entre les espèces et la régularité de la distribution des poids relatif des espèces. IEve présente des similitudes avec SDNND mais est mathématiquement indépendant de la surface et de la divergence isotopique, alors qu'il prend en compte le poids relatifs des organismes.</p> <p>Il varie de 0 à 1 (1 = espèce régulièrement distribuée), indiquant un niveau de remplissage de l'espace par les biomasses</p>	<p>Cucherousset &amp; Villéger(2015) Rigolet et al. (2015)</p>	<p>Une faible valeur d'IFEve indique que la communauté est composée d'espèces regroupées dans de petites régions de l'espace isotopique, impliquant une redondance trophique et une compétition pour les ressources. Une valeur élevée d'IFEve traduit une meilleure utilisation des ressources grâce à une complémentarité entre les espèces.</p>
IFOri	Originalité isotopique	$IFOri = \frac{\sum_{i=1}^S d_{ij} \times w_i}{S}$ <p>Avec <math>d_{ij}</math>, la distance entre l'espèce <math>i</math> et son plus proche voisin <math>j</math>, <math>w_i</math>, le poids de l'espèce <math>i</math>, et <math>S</math>, le nombre d'espèces dans la communauté.</p>		<p>IFOri mesure comment les espèces sont distribuées de manière régulière par rapport à leur plus proche voisin dans l'espace isotopique. Il prend en compte à la fois la régularité des distances entre une espèce et son plus proche voisin et la régularité de la distribution des poids relatif des espèces. Il est équivalent à un MNND pondéré par les biomasses des espèces.</p>	<p>Rigolet et al. (2015)</p>	<p>Son interprétation est similaire à celle de l'IFEve.</p>

IUni	Unicité Isotopique	$IUni = \sum_{i=1}^S w_i x MNND_i / \max(MNND_1, \dots, MNND_i, \dots, MNND_S)$ <p>avec MNND<sub>i</sub>, la distance moyenne au plus proche voisin de l'espèce <i>i</i>, <i>w<sub>i</sub></i>, le poids de l'espèce <i>i</i>, et <i>S</i>, le nombre d'espèces dans la communauté.</p>	 <p>Isotopic Uniqueness=0.32</p>	IUni mesure le degré de proximité moyen des espèces dans l'espace isotopique, pondéré par le poids relatif des espèces. Il repose sur le rapport entre la distance minimale au plus proche voisin et la distance maximale de l'ensemble des voisins de l'espèce <i>i</i> .	Cucherousset & Villéger(2015)	IUnit augmente lorsque les espèces avec le plus fort poids relatif sont isolées des autres dans l'espace isotopique, c'est-à-dire que leurs signatures isotopiques sont très différentes de celles de toutes les autres espèces.
------	--------------------	---	--	--	-------------------------------	--

### Mesures du chevauchement entre groupes fonctionnels

ISim	Similarité Isotopique	$ISim = \frac{TA(O_1 \cap O_2)}{TA(O_1) + TA(O_2) + TA(O_1 \cap O_2)}$ <p>avec TA, la surface de l'enveloppe convexe occupée par les espèces des groupes fonctionnels O1 et O2.</p>	 <p>Isotopic Similarity=0.372 Isotopic Nestedness=0.851</p> <p>Non-native species Native species</p>	ISim mesure le rapport entre la surface de l'espace isotopique occupé conjointement par les deux groupes fonctionnels et la surface totale de l'espace isotopique occupés par les deux groupes fonctionnels. ISim est influencé par les différences des surfaces occupées par les deux groupes d'espèces. Si un groupe occupe une très petite surface par rapport à l'autre, leur chevauchement sera faible.	Cucherousset & Villéger(2015)	ISim varie entre 0 lorsque les deux groupes d'espèces remplissent des parties totalement différentes de l'espace isotopique et 1 s'ils remplissent le même espace isotopique. ISim renseigne sur le degré de redondance trophique de différents groupes fonctionnels.
------	-----------------------	---	---	--	-------------------------------	---

INes	Emboitement isotopique	$INes = \frac{TA(O_1 \cap O_2)}{\min(TA(O_1), TA(O_2))}$ <p>avec TA, la surface de l'enveloppe convexe occupée par les espèces des groupes fonctionnels O1 et O2.</p>		<p>INes mesure le ratio entre la surface de l'espace isotopique occupé conjointement par les deux groupes fonctionnels et la surface minimale occupée par l'un des deux groupes fonctionnels. INes est une forme modifiée d'ISim non influencé par les différences des surfaces occupées par les deux groupes d'espèces</p>	Cucherousset & Villéger(2015)	<p>INes est maximal lorsque le groupe ayant la plus faible richesse isotopique remplit un sous-ensemble de l'espace isotopique occupé par le groupe ayant la plus grande richesse isotopique</p>
------	------------------------	---	--	---	-------------------------------	--

**Annexe 2 : Liste des espèces référencées dans l'étude. Les noms d'espèces ont été comparés avec la base de WORMS le 24 Avril 2019. La colonne « Nom scientifique accepté » correspond au nom valide de l'espèce dans la base Worms. Pour chaque espèce nous avons attribué un identifiant qui permet de l'identifier sur les graphiques. Nous avons indiqué l'abréviation de leur régime alimentaire. Les différents régimes correspondent aux groupes trophiques qui sont les suspensivores (S), les suspensivores et déposivores de surface (S/DS), les déposivores de surface (DS), les déposivores de sub-surface (DSS) et les prédateurs et les nécrophages (P/N).**

<b>Nom scientifique accepté</b>	<b>Autorité acceptée</b>	<b>Identifiant</b>	<b>Régime</b>
<i>Abra alba</i>	(W. Wood, 1802)	1	DS
<i>Abra prismatica</i>	(Montagu, 1808)	2	DS
<i>Acanthocardia echinata</i>	(Linnaeus, 1758)	3	S
<i>Acrocnida brachiata</i>	(Montagu, 1804)	4	S
<i>Aequipecten opercularis</i>	(Linnaeus, 1758)	5	S
<i>Ampelisca armoricana</i>	Bellan-Santini & Dauvin, 1981	6	S/DS
<i>Ampelisca brevicornis</i>	(Costa, 1853)	7	S/DS
<i>Ampelisca sarsi</i>	Chevreaux, 1888	8	S/DS
<i>Ampelisca spinimana</i>	Chevreaux, 1900	9	S/DS
<i>Ampelisca spinipes</i>	Boeck, 1861	10	S/DS
<i>Ampelisca tenuicornis</i>	Lilljeborg, 1855	11	S/DS
<i>Ampharete lindstroemi</i>	Malmgren, 1867 sensu Hessle, 1917	12	DS
<i>Amphiura filiformis</i>	(O.F. Müller, 1776)	13	DS
<i>Anapagurus hyndmanni</i>	(Bell, 1845)	14	P/N
<i>Antalis vulgaris</i>	(da Costa, 1778)	15	P/N
<i>Aphelochaeta spp.</i>	Blake, 1991	16	DS
<i>Aphrodita aculeata</i>	Linnaeus, 1758	17	P/N
<i>Aporrhais pespelecani</i>	(Linnaeus, 1758)	18	DS
<i>Arnoglossus laterna</i>	(Walbaum, 1792)	19	P/N
<i>Astropecten jonstoni</i>	(Delle Chiaje, 1827)	20	P/N

<i>Atelecyclus rotundatus</i>	(Olivi, 1792)	21	P/N
<i>Atherina presbyter</i>	Cuvier, 1829	22	P/N
<i>Bathyporeia spp.</i>	Lindström, 1855	23	DSS
<i>Bittium reticulatum</i>	(da Costa, 1778)	24	DS
<i>Buglossidium luteum</i>	(Risso, 1810)	25	P/N
<i>Callionymus lyra</i>	Linnaeus, 1758	26	P/N
<i>Cancer pagurus</i>	Linnaeus, 1758	27	P/N
<i>Caulleriella spp.</i>	Chamberlin, 1919	28	DS
<i>Chaetozone spp.</i>	Malmgren, 1867	29	DS
<i>Chelidonichthys lucerna</i>	(Linnaeus, 1758)	30	P/N
<i>Ciliata mustela</i>	(Linnaeus, 1758)	31	P/N
<i>Claparedepelogenia inclusa</i>	(Claparède, 1868)	32	P/N
<i>Clausinella fasciata</i>	(da Costa, 1778)	33	S
<i>Corbula gibba</i>	(Olivi, 1792)	34	S
<i>Corystes cassivelaunus</i>	(Pennant, 1777)	35	P/N
<i>Crangon crangon</i>	(Linnaeus, 1758)	36	P/N
<i>Mangelia costata</i>	(Pennant, 1777)	37	P/N
<i>Diplocirrus glaucus</i>	(Malmgren, 1867)	38	DS
<i>Lucinella divaricata</i>	(Linnaeus, 1758)	39	DS
<i>Dosinia exoleta</i>	(Linnaeus, 1758)	40	S
<i>Dosinia lupinus</i>	(Linnaeus, 1758)	41	S
<i>Ebalia spp.</i>		42	P/N
<i>Echiichthys vipera</i>	(Cuvier, 1829)	43	P/N
<i>Echinaster (Echinaster) sepositus</i>	(Retzius, 1783)	44	P/N
<i>Ensis ensis</i>	(Linnaeus, 1758)	45	S
<i>Eteone spp.</i>		46	P/N
<i>Eumida sanguinea</i>	(Örsted, 1843)	47	P/N
<i>Eurydice pulchra</i>	Leach, 1815	48	P/N
<i>Euspira catena</i>	(da Costa, 1778)	49	P/N
<i>Euspira nitida</i>	(Donovan, 1804)	50	P/N

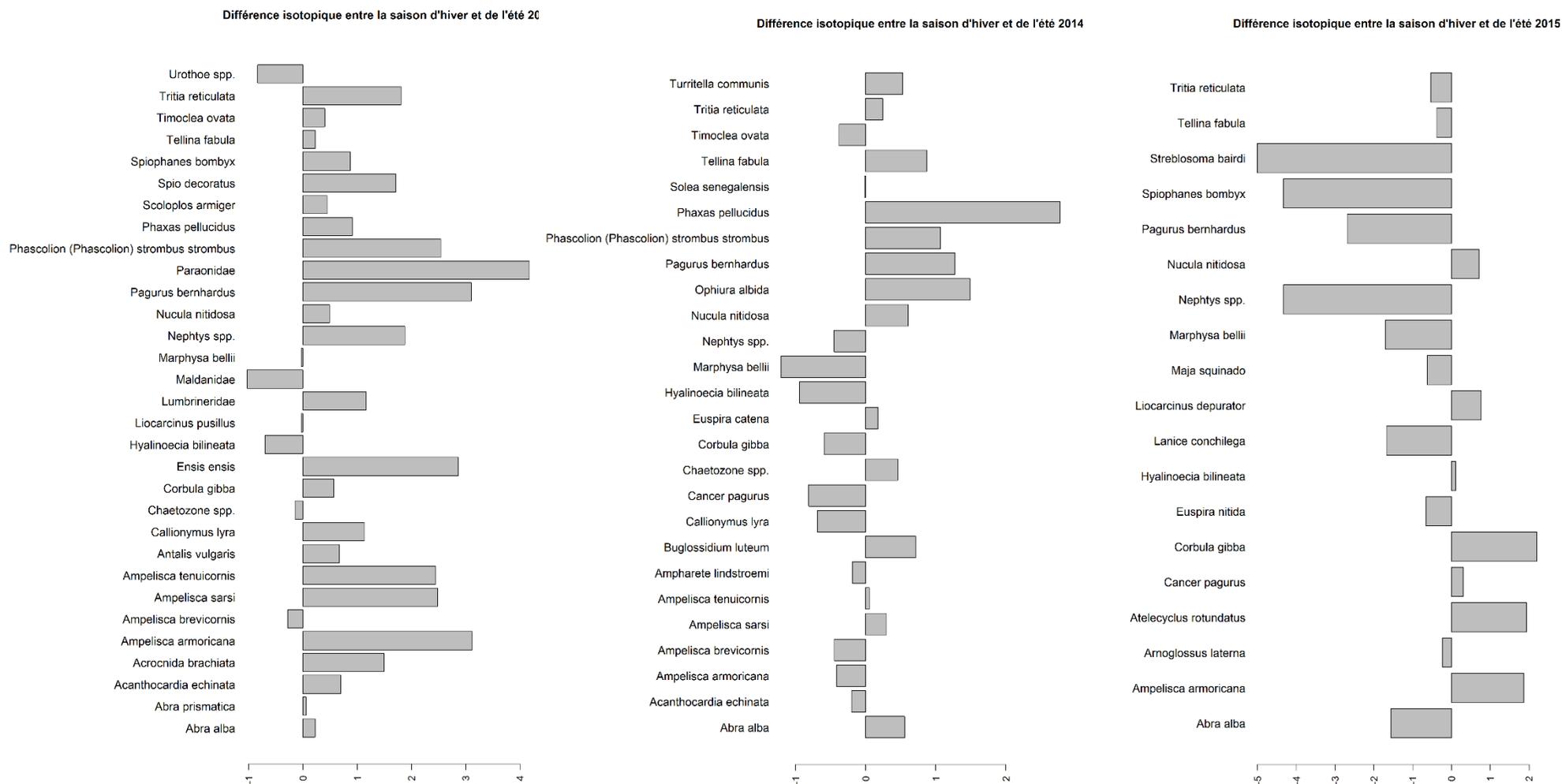
<i>Eutrigla gurnardus</i>	(Linnaeus, 1758)	51	P/N
<i>Fabulina fabula</i>	(Gmelin, 1791)	52	DS
<i>Galathea spp.</i>		53	DS
<i>Gari fervensis</i>	(Gmelin, 1791)	54	DS
<i>Gari tellinella</i>	(Lamarck, 1818)	55	DS
<i>Glycera spp.</i>	Lamarck, 1818	56	P/N
<i>Glycymeris glycymeris</i>	(Linnaeus, 1758)	57	S
<i>Goniada maculata</i>	Örsted, 1843	58	P/N
<i>Gymnammodytes semisquamatus</i>	(Jourdain, 1879)	59	P/N
<i>Harmothoe spp.</i>	Kinberg, 1856	60	P/N
<i>Laetmonice hystrix</i>	(Savigny in Lamarck, 1818)	61	DSS
<i>Aponuphis bilineata</i>	(Baird, 1870)	62	P/N
<i>Hyas spp.</i>	Leach, 1814	63	P/N
<i>Inachus spp.</i>	Weber, 1795	64	P/N
<i>Labrus bergylta</i>	Ascanius, 1767	65	P/N
<i>Laevicardium crassum</i>	(Gmelin, 1791)	66	S
<i>Lanice conchilega</i>	(Pallas, 1766)	67	S
<i>Lepadogaster spp.</i>	Goüan, 1770	68	P/N
<i>Liocarcinus depurator</i>	(Linnaeus, 1758)	69	P/N
<i>Liocarcinus holsatus</i>	(Fabricius, 1798)	70	P/N
<i>Liocarcinus marmoreus</i>	(Leach, 1814)	71	P/N
<i>Liocarcinus pusillus</i>	(Leach, 1816)	72	P/N
<i>Loligo spp.</i>	Lamarck, 1798	73	P/N
<i>Loripes orbiculatus</i>	Poli, 1795	74	S
<i>Lucinoma borealis</i>	(Linnaeus, 1767)	75	S
<i>Luidia atlantidea</i>	Madsen, 1950	76	P/N
<i>Lumbrineridae</i>		77	P/N
<i>Macropodia spp.</i>	Leach, 1814	78	P/N
<i>Magelona spp.</i>	F. Müller, 1858	79	DS

<i>Maja squinado</i>	(Herbst, 1788)	80	P/N
<i>Malacoceros spp.</i>	Quatrefages, 1843	81	P/N
<i>Maldanidae</i>		82	DSS
<i>Bela nebula</i>	(Montagu, 1803)	83	P/N
<i>Paucibranchia bellii</i>	(Audouin & Milne Edwards, 1833)	84	P/N
<i>Marthasterias glacialis</i>	(Linnaeus, 1758)	85	P/N
<i>Merlangius merlangus</i>	(Linnaeus, 1758)	86	P/N
<i>Mimachlamys varia</i>	(Linnaeus, 1758)	87	S
<i>Mullus surmuletus</i>	Linnaeus, 1758	88	P/N
<i>Lysidice unicornis</i>	(Grube, 1840)	89	P/N
<i>Nemertea</i>		90	P/N
<i>Nephtys spp.</i>	Cuvier, 1817	91	P/N
<i>Notomastus latericeus</i>	Sars, 1851	92	DSS
<i>Nucula pusilla</i>	Angas, 1877	93	DS
<i>Nucula nitidosa</i>	Winckworth, 1930	94	DS
<i>Ocenebra spp.</i>	Gray, 1847	95	P/N
<i>Odontosyllis gibba</i>	Claparède, 1863	96	P/N
<i>Ophiothrix fragilis</i>	(Abildgaard in O.F. Müller, 1789)	97	S
<i>Ophiura albida</i>	Forbes, 1839	98	P/N
<i>Owenia fusiformis</i>	Delle Chiaje, 1844	99	S/DS
<i>Pagellus acarne</i>	(Risso, 1827)	100	P/N
<i>Pagurus bernhardus</i>	(Linnaeus, 1758)	101	P/N
<i>Pagurus cuanensis</i>		102	P/N
<i>Pagurus prideaux</i>	Leach, 1815	103	P/N
<i>Palaemon serratus</i>	(Pennant, 1777)	104	P/N
<i>Pandora inaequalvis</i>	(Linnaeus, 1758)	105	S
<i>Paraonidae</i>		106	DS
<i>Pecten maximus</i>	(Linnaeus, 1758)	107	S

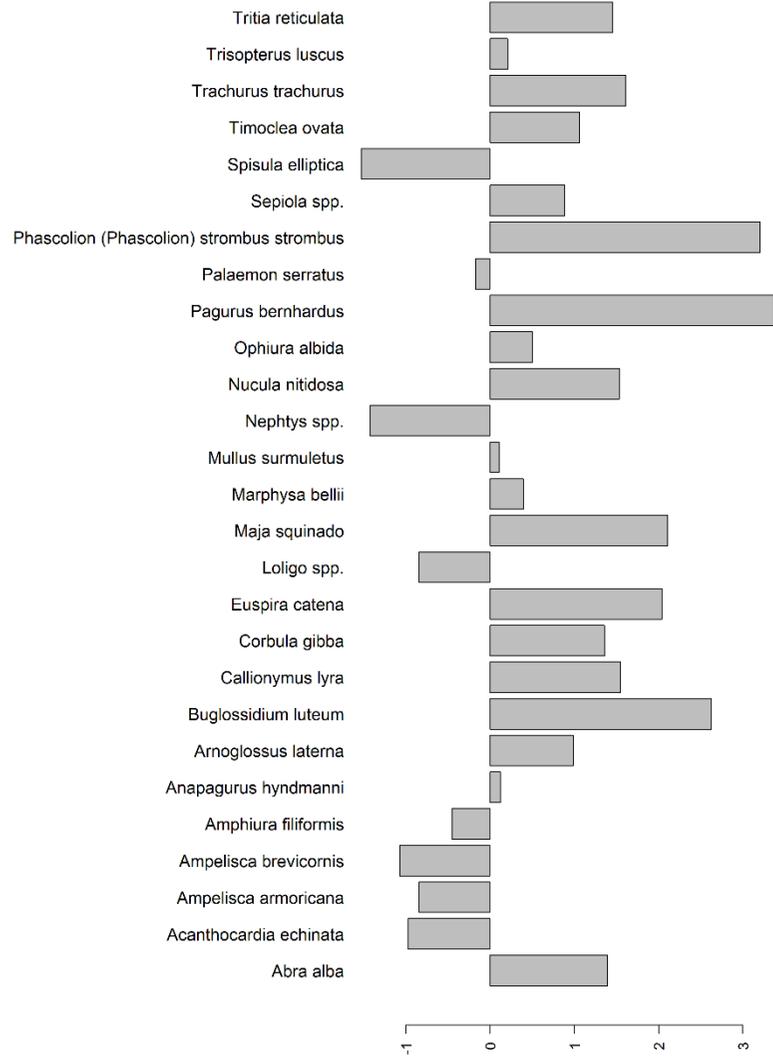
<i>Pegusa lascaris</i>	(Risso, 1810)	108	P/N
<i>Phascolion strombus</i>		109	DS
<i>Phaxas pellucidus</i>	(Pennant, 1777)	110	S
<i>Pherusa plumosa</i>	(Müller, 1776)	111	DS
<i>Platyhelminthes</i>		112	P/N
<i>Platynereis dumerilii</i>	(Audouin & Milne Edwards, 1833)	113	P/N
<i>Pleuronectes platessa</i>	Linnaeus, 1758	114	P/N
<i>Poecilochaetus serpens</i>	Allen, 1904	115	S/DS
<i>Polydora spp.</i>	Bosc, 1802	116	S/DS
<i>Pomatoschistus minutus</i>	(Pallas, 1770)	117	P/N
<i>Processa canaliculata</i>	Leach, 1815	118	DS
<i>Ptychodera spp.</i>	Eschscholtz, 1825	119	DSS
<i>Scaphander lignarius</i>	(Linnaeus, 1758)	120	P/N
<i>Scoloplos armiger</i>	(Müller, 1776)	121	DSS
<i>Sepia officinalis</i>	Linnaeus, 1758	122	P/N
<i>Sepiola spp.</i>	Leach, 1817	123	P/N
<i>Sigalion mathildae</i>	Audouin & Milne Edwards in Cuvier, 1830	124	P/N
<i>Solea senegalensis</i>	Kaup, 1858	125	P/N
<i>Solea solea</i>	(Linnaeus, 1758)	126	P/N
<i>Spio decorata</i>	Bobretzky, 1870	127	DS
<i>Spiophanes bombyx</i>	(Claparède, 1870)	128	DS
<i>Spisula elliptica</i>	(T. Brown, 1827)	129	S
<i>Spondylisoma cantharus</i>	(Linnaeus, 1758)	130	P/N
<i>Sthenelais limicola</i>	(Ehlers, 1864)	131	P/N
<i>Streblosoma bairdi</i>	(Malmgren, 1866)	132	DS
<i>Syllidae</i>		133	P/N
<i>Fabulina fabula</i>	(Gmelin, 1791)	134	DS
<i>Terebellidae</i>		135	DS

<i>Thyasira flexuosa</i>	(Montagu, 1803)	136	S/DS
<i>Timoclea ovata</i>	(Pennant, 1777)	137	S
<i>Trachinus draco</i>	Linnaeus, 1758	138	P/N
<i>Trachurus trachurus</i>	(Linnaeus, 1758)	139	P/N
<i>Chelidonichthys lastoviza</i>	(Bonnaterre, 1788)	140	P/N
<i>Trisopterus luscus</i>	(Linnaeus, 1758)	141	P/N
<i>Trisopterus minutus</i>	(Linnaeus, 1758)	142	P/N
<i>Tritia incrassata</i>	(Strøm, 1768)	143	P/N
<i>Tritia pygmaea</i>	(Lamarck, 1822)	144	P/N
<i>Tritia reticulata</i>	(Linnaeus, 1758)	145	P/N
<i>Pyrgiscus crenatus</i>	(T. Brown, 1827)	146	P/N
<i>Turritella communis</i>	Risso, 1826	147	S
<i>Upogebia spp.</i>	Leach, 1814	148	S
<i>Urothoe spp.</i>	Dana, 1852	149	DSS
<i>Venus casina</i>	Linnaeus, 1758	150	S
<i>Zeus faber</i>	Linnaeus, 1758	151	P/N

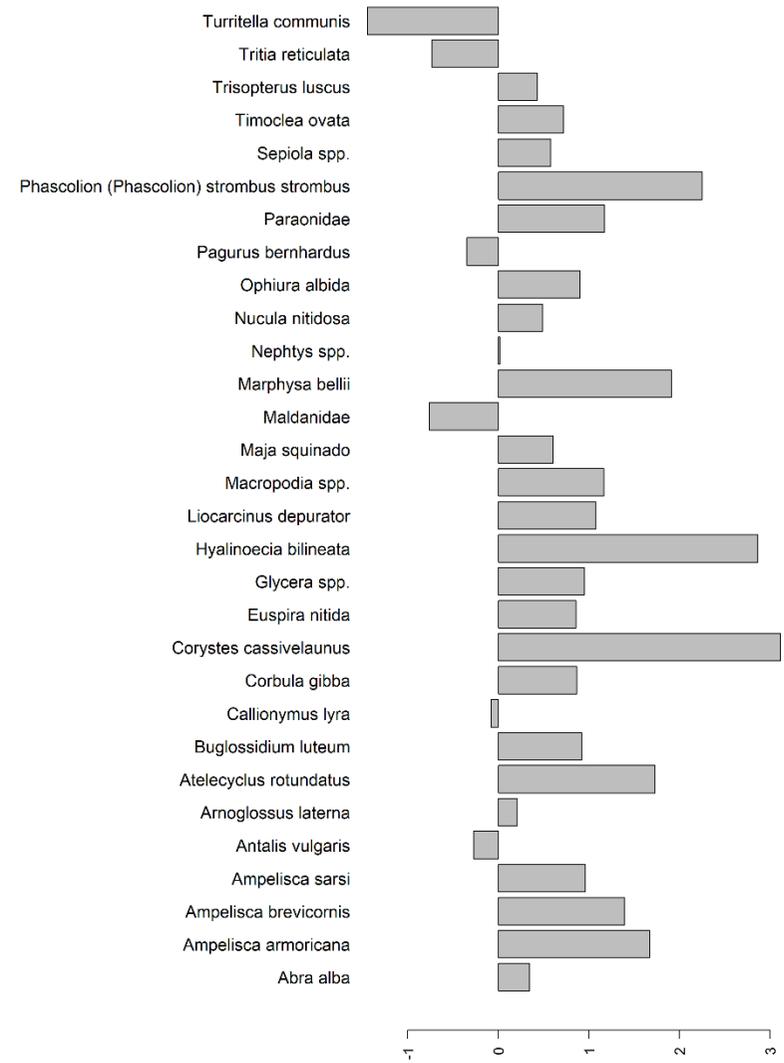
**Annexe 3 : Différence des signatures isotopiques pour les espèces communes entre les deux saisons hiver et été pour chaque année :  
(signature isotopique hiver) – (signature isotopique été).**



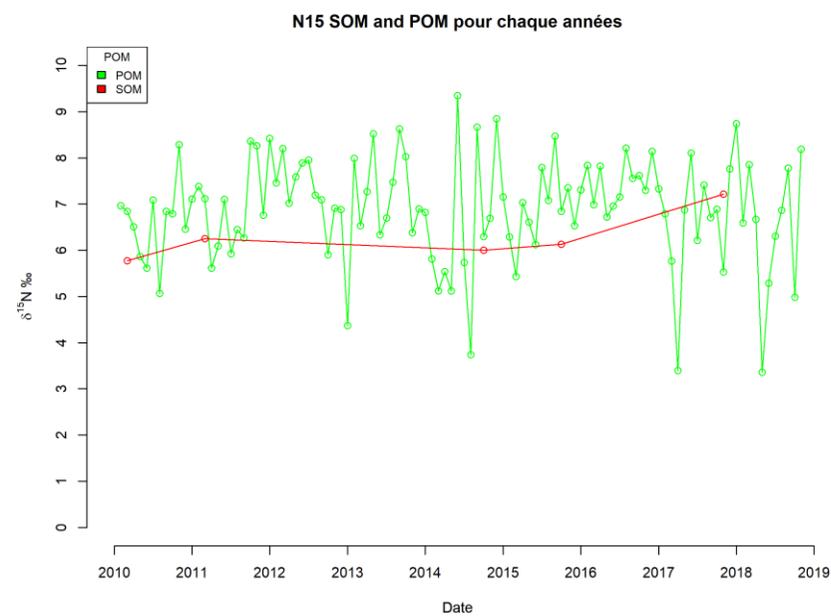
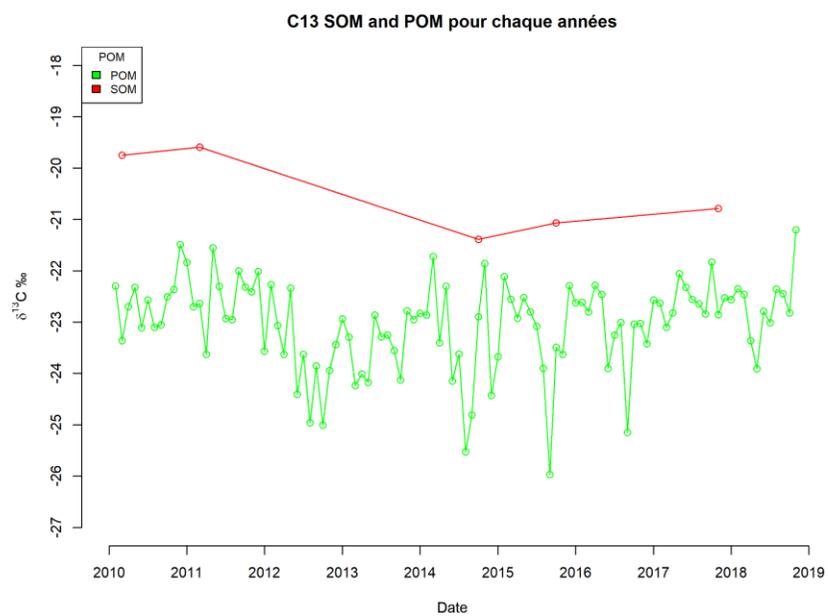
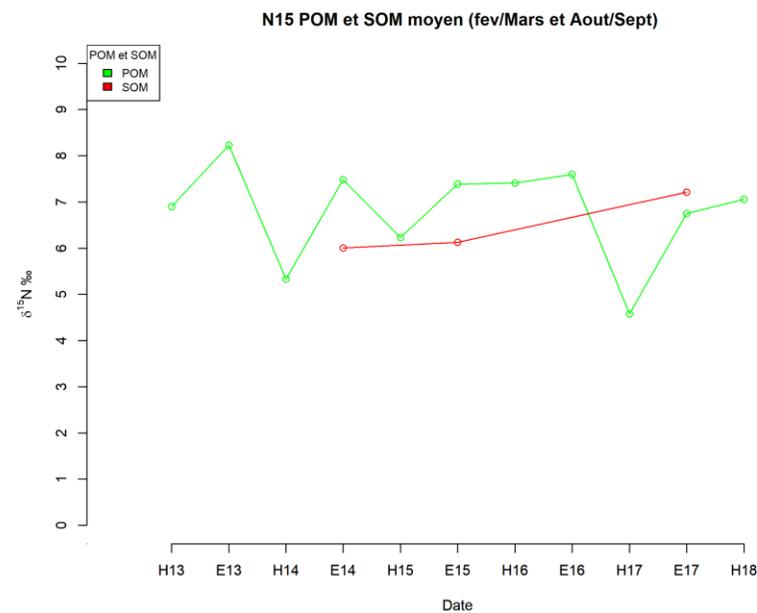
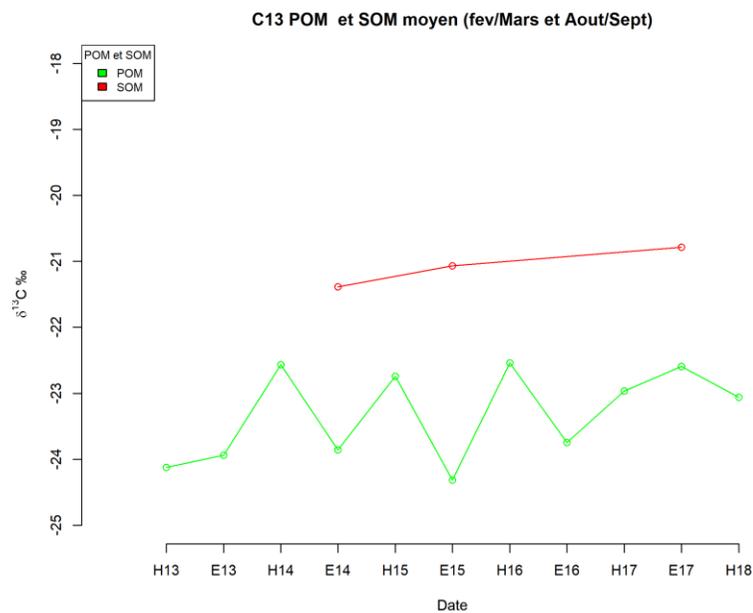
Différence isotopique entre la saison d'hiver et de l'été 2016



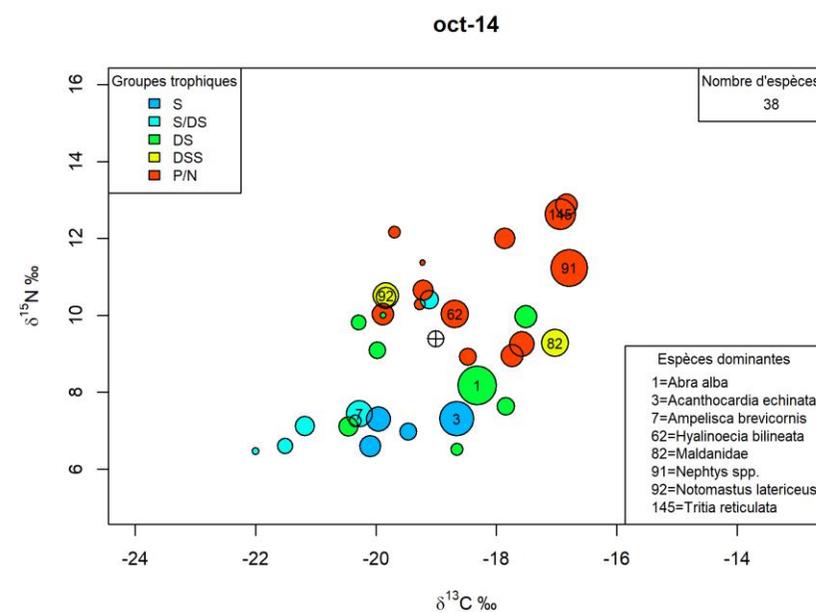
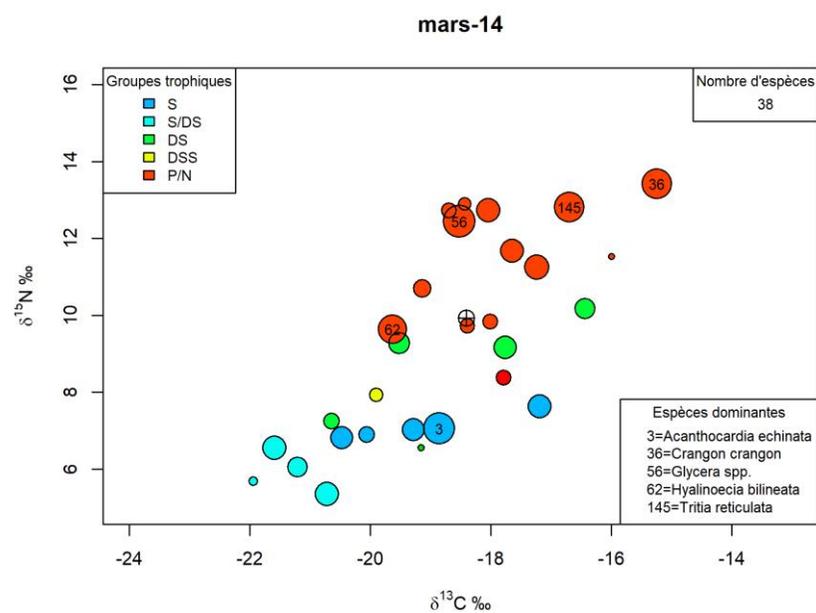
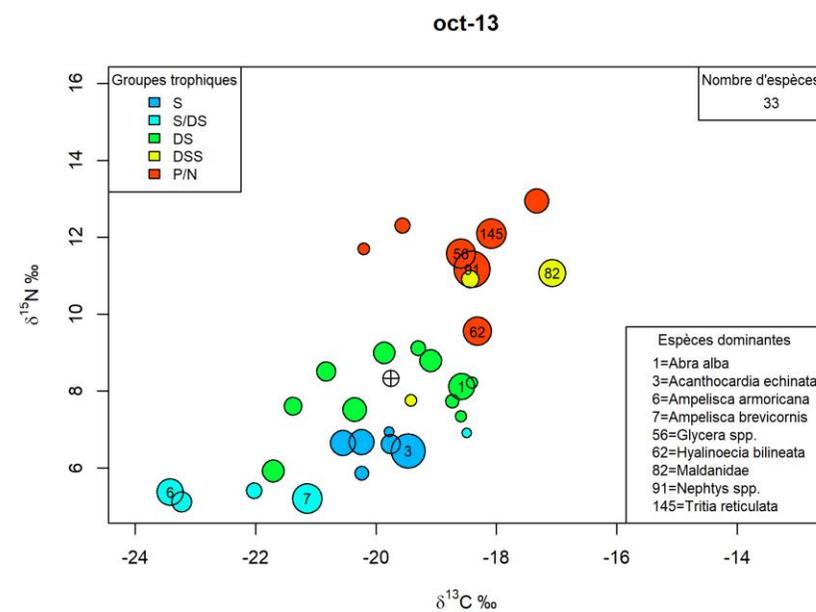
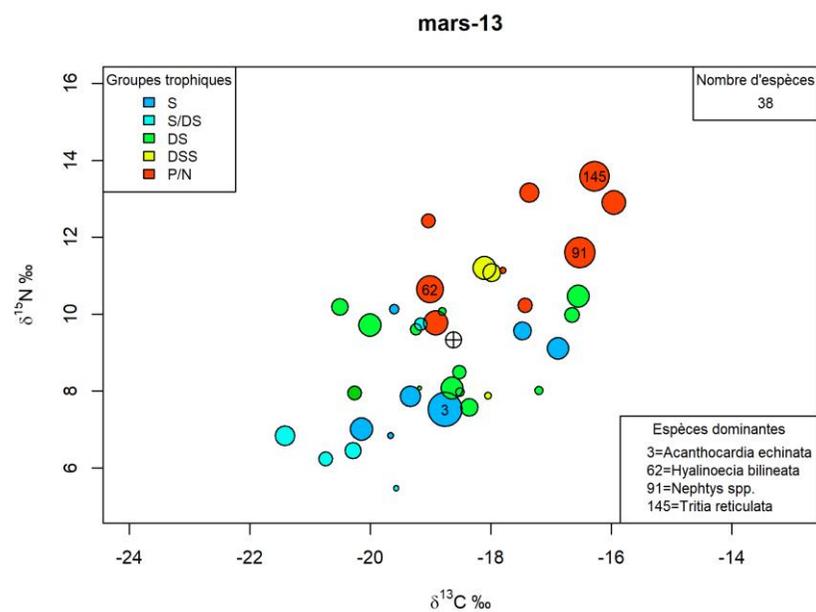
Différence isotopique entre la saison d'hiver et de l'été 2017



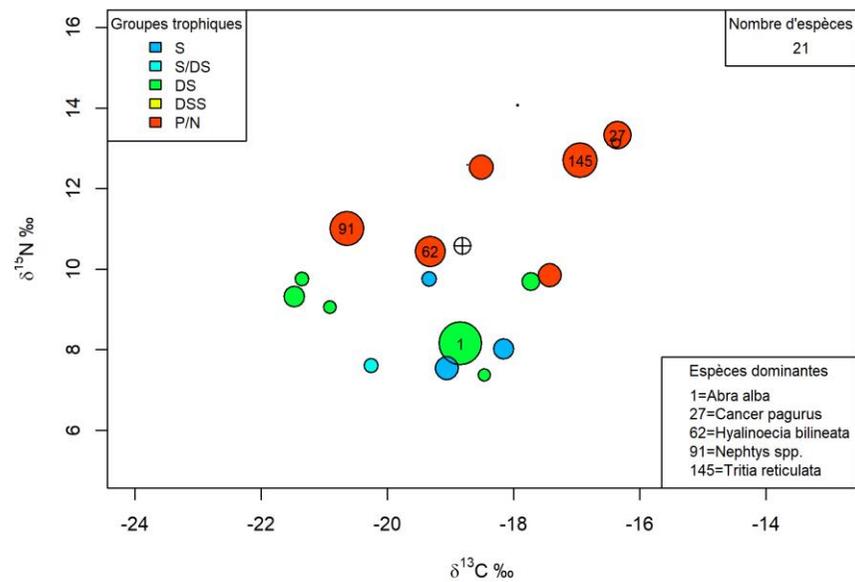
## Annexe 4 : Évolution de la valeur isotopique de la matière organique sédimentée (SOM) et de la matière organique particulaire (POM) au fil des saisons et des années.



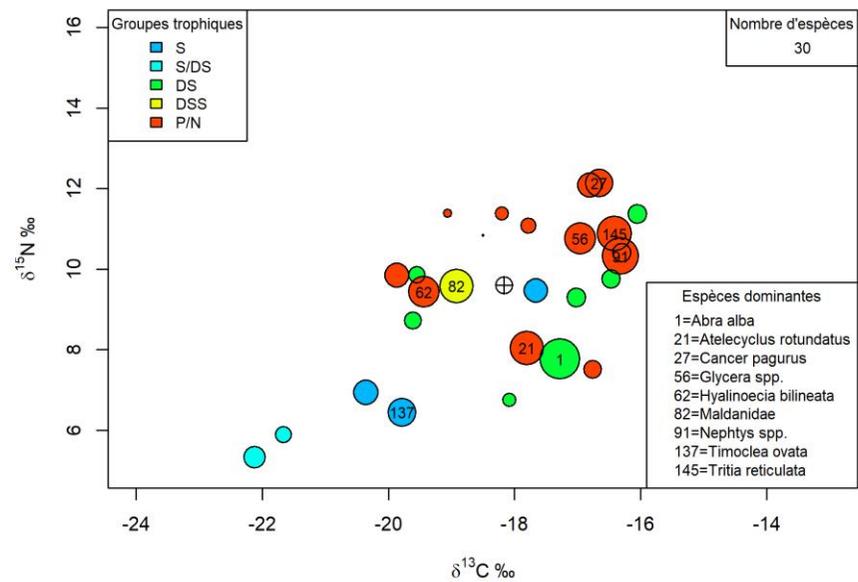
**Annexe 5 : Représentation graphique du réseau trophique pour chaque année et chaque saison pondéré par les biomasses. Les groupes trophiques sont les mêmes qu'énoncés dans le Tableau 1.**



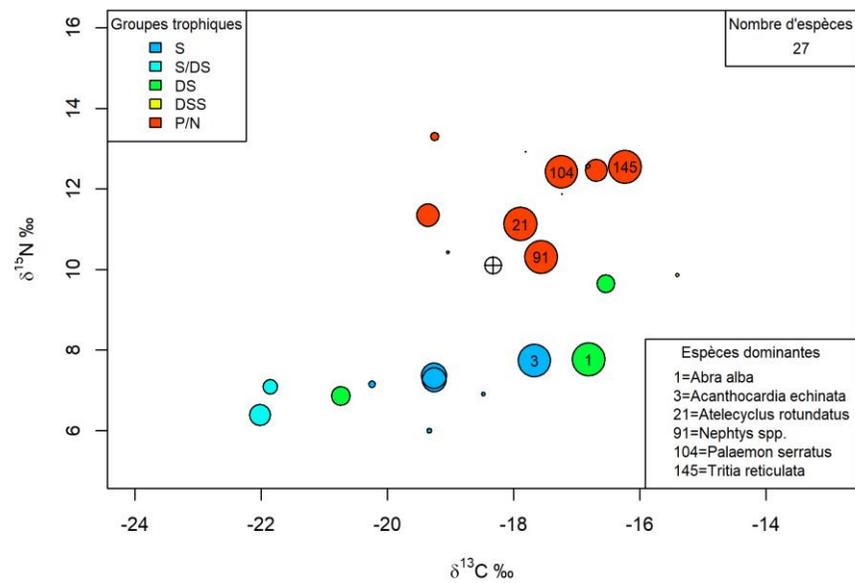
**mars-15**



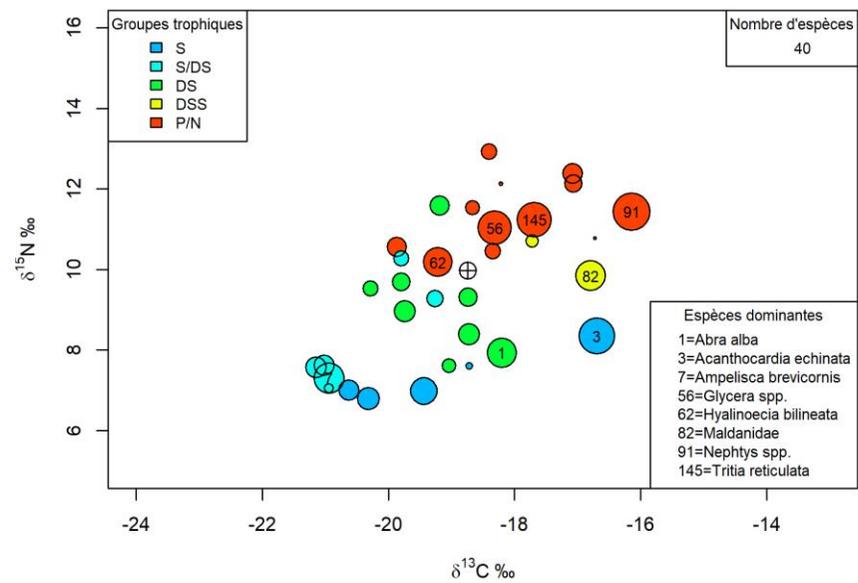
**oct-15**



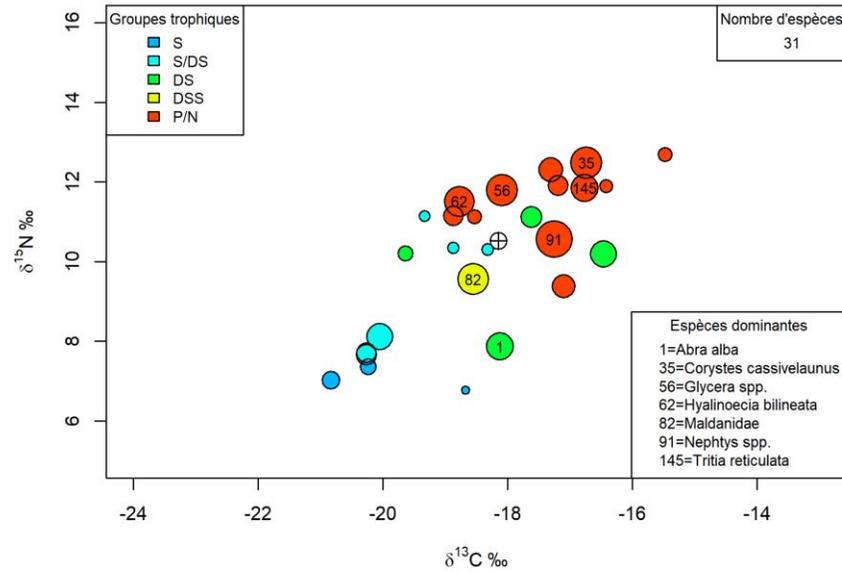
**mars-16**



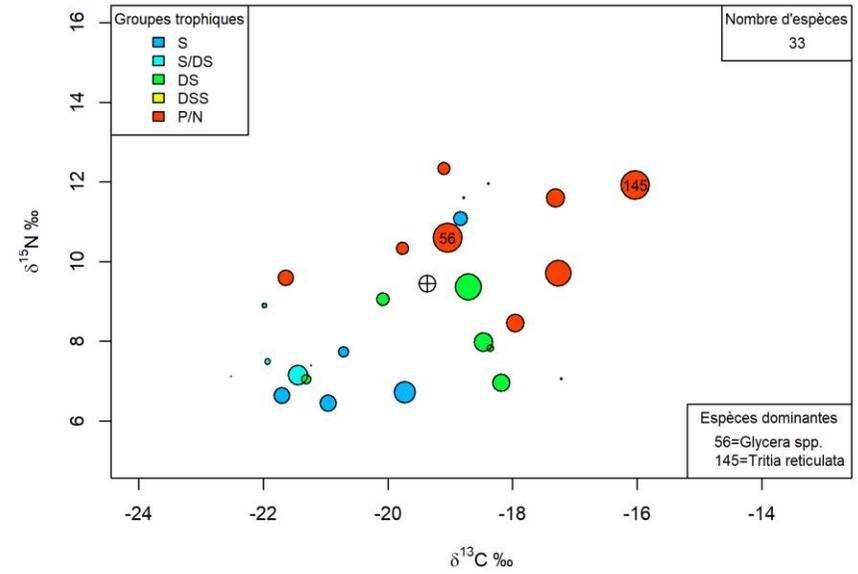
**oct-16**



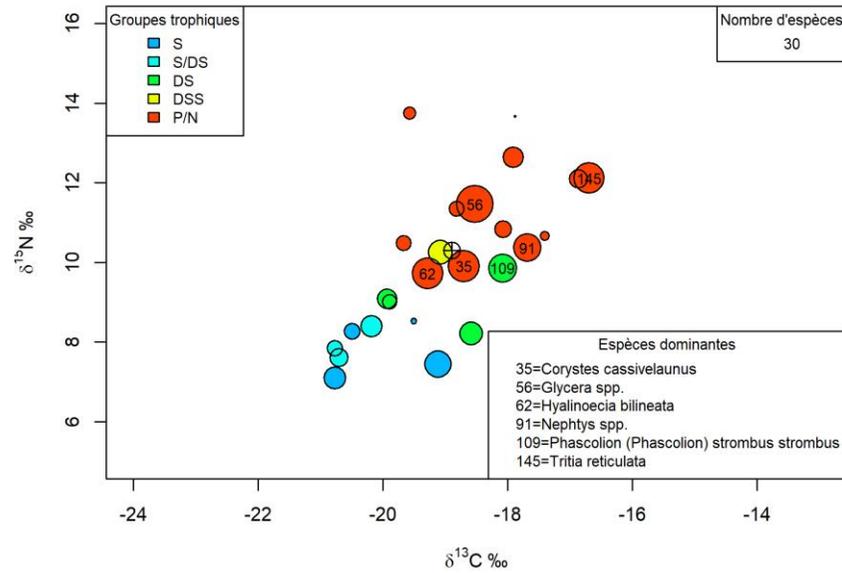
**mars-17**



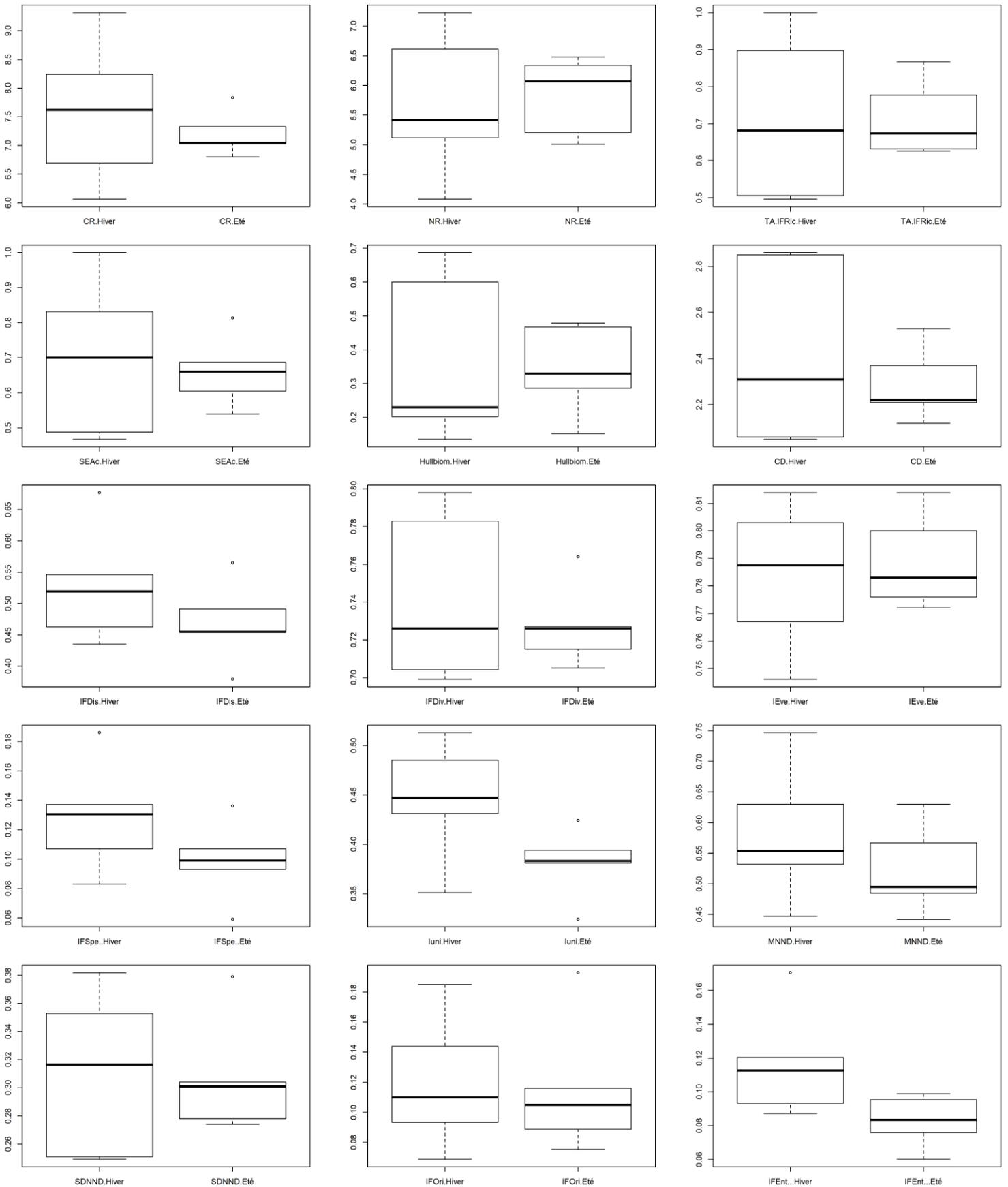
**oct-17**



**mars-18**



## Annexe 6 : Indices trophiques à chaque fin de saison d'hiver (Mars) et d'été (Octobre).



**Annexe 7 : Matrice des coefficients de corrélation de Spearman entre chaque paire d'indice isotopique. En gras les valeurs avec des p-value <0,05**

	NR	CR	TA	SEAc	Hullbiom	CD	IFDiv	IFDis	IFSpe	IFEnt	MNND	SDNND	IEve	IFOri	IUni
NR	1.000	0.482	<b>0.900</b>	<b>0.745</b>	-0.036	<b>0.700</b>	0.287	0.018	0.251	0.145	<b>0.653</b>	0.145	0.461	0.436	0.264
CR		1.000	<b>0.645</b>	0.364	0.082	0.409	-0.346	-0.173	0.214	0.127	0.119	-0.136	0.388	0.364	0.291
TA			1.000	<b>0.827</b>	0.118	<b>0.836</b>	0.260	0.109	0.032	0.018	<b>0.662</b>	0.336	0.470	0.418	0.200
SEAc				1.000	0.464	<b>0.964</b>	0.569	0.409	0.237	0.236	<b>0.804</b>	0.373	0.292	0.527	0.418
Hullbiom					1.000	0.464	0.437	0.164	0.378	0.155	0.114	0.145	-0.110	0.436	0.364
CD						1.000	0.524	0.482	0.164	0.118	<b>0.721</b>	0.355	0.479	0.455	0.391
IFDiv							1.000	0.579	0.221	0.323	<b>0.677</b>	<b>0.656</b>	0.135	0.401	0.164
IFDis								1.000	0.077	0.264	0.575	0.427	0.416	0.055	0.464
IFSpe									1.000	<b>0.629</b>	0.089	-0.401	0.195	0.442	<b>0.679</b>
IFEnt.										1.000	0.342	-0.055	-0.014	<b>0.682</b>	0.527
MNND											1.000	<b>0.658</b>	0.206	0.479	0.352
SDNND												1.000	-0.037	0.173	-0.173
IEve													1.000	0.110	0.251
IFOri														1.000	0.309
IUni															1.000

## **Variabilité inter-annuelle de l'architecture du réseau trophique benthique d'un habitat sédimentaire subtidal à partir d'un suivi isotopique ( $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$ )**

**Résumé :** Le site de la Pierre Noire, en Bretagne nord, accueille une communauté de sable fin suivie depuis 1977. En 2010, ce suivi a été complété par un suivi isotopique qui a pour objectif d'étudier le réseau trophique. Notre étude a pour but d'étudier l'évolution de la communauté et de son réseau trophique par l'utilisation de 17 indices isotopiques sur la période de 2013 à 2018. Les résultats ont mis en évidence un réseau trophique caractérisé (1) par une forte diversité des régimes alimentaires entre les différentes espèces, résultant d'une certaine spécialisation trophique au sein des pools de POM et SOM (2) par une plasticité trophique des espèces en fonction des saisons. On observe un continuum des valeurs isotopiques depuis la base du réseau jusqu'à son sommet qui traduit un niveau d'omnivorie important et l'absence de niches trophiques compartimentées. Il existe une certaine saisonnalité dans la structure de la communauté qui ne se reflète pas dans l'analyse des indices isotopiques. Les indices isotopiques nous ont permis de révéler une certaine stabilité temporelle du réseau sur la période d'étude. Cette étude a permis une réflexion sur la pertinence et les limites de certains indices isotopiques et sur leur utilisation possible dans le cadre de suivis réalisés par la DCSMM.

**Mots-clés :** Isotopes stables – réseau trophique – Pierre Noire – écologie fonctionnelle – indices – benthos

## **Inter-annual variability of the benthic food web architecture of a subtidal sedimentary habitat from isotopic monitoring ( $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$ )**

**Abstract:** The site of the Black Stone, in northern Brittany, hosts a monitored community of fine sand since 1977. In 2010, this monitoring was completed by an isotopic monitoring which aims to study the food web. Our work aims to study the evolution of the community and its food web through the use of 17 isotopic indexes over the period from 2013 to 2018. The results revealed a food web characterized (1) by a high diversity of diets between different species, resulting from a certain trophic specialization within the pools of POM and SOM (2) by a trophic plasticity of the species according to the seasons. We observe a continuum of isotopic values from the base of the network to its summit, which reflects an important omnivory level and the absence of compartmentalized trophic niches. There is some seasonality in the structure of the community that is not reflected in the analysis of isotopic indexes. The isotopic indexes allow us to reveal a certain temporal stability of the network over the period of study. This study made it possible to reflect on the relevance and the limits of certain isotopic indices and their possible use as part of the follow-up carried out by the MSFD.

**Keywords:** Stable isotopy – trophic networks – Pierre Noire – functional ecology – indexes – benthos