

Université de Bretagne Occidentale

Institut Universitaire Européen de la Mer

Habilitation à Diriger les Recherches
Spécialité Océanologie Biologique

Rôles des espèces ingénieurs dans la structure et le fonctionnement des habitats benthiques côtiers

Présentée par
Stanislas Dubois

Ifremer – Unité Dynamique des Écosystèmes Côtiers – Équipe Écologie Benthique
Centre Ifremer de Bretagne – Technopôle Brest Iroise – Plouzané - France

Rapporteurs :

Jacques Clavier – Professeur à l'Université de Bretagne Occidentale, Brest

Dominique Davoult – Professeur à l'Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), Roscoff

Mireille Harmelin-Vivien – Directeur de Recherche, CNRS (émérite), Marseille

Examineurs :

Laurent Chauveau – Directeur de Recherche, CNRS, IUEM, Brest

Sébastien Lefebvre – Professeur à l'Université de Lille 1, Wimereux

Sommaire.

Avant propos

Dossier Administratif	p. 07
Synthèse	p. 09
Parcours post-doctoral et qualifications	p. 10
Diplômes et cursus universitaire	p. 10
Publications (rang A)	p. 11
Conférences orales et affichées	p. 14
Activité d'enseignement	p. 20
Activité d'encadrement	p. 21
Rapport d'expertise	p. 23
Participation aux programmes de recherche	p. 24
Expertise scientifique et évaluation de la recherche	p. 25
Vulgarisation des connaissances	p. 26
Synthèse scientifique	p. 27
1. Introduction générale : concept, état de l'art et questionnements	p. 29
2. Principaux modèles biologiques	p. 39
2.1. Les bioconstructions à <i>Sabellaria alveolata</i> (Linnaeus 1767)	p. 39
2.2. Les habitats à <i>Haploops nirae</i> (Kaim-Malka, 1976)	p. 45
2.3. Autres modèles biologiques	p. 51
3. Diversité structurelle. Etude de la faune associée aux habitats structurés par les espèces ingénieurs tubicoles	p. 53
3.1. Exemple des formations récifales à <i>Sabellaria alveolata</i> en baie du Mont-Saint-Michel	p. 55
3.2. Exemple des habitats à <i>Haploops nirae</i> en Bretagne Sud (France) et dans l'Øresund (Suède)	p. 61
3.3. Définition et importance quantitative d'une espèce ingénieur : effet des facteurs environnementaux et relation avec les habitats avoisinants	p. 65
4. Place des espèces ingénieurs tubicoles dans les réseaux trophiques : pression de filtration et compétition trophique	p. 69
4.1. Les habitats structurés par les espèces tubicoles : d'importants filtres biologiques ?	p. 71

4.2. Contribution des sources de matière organique allochtone et autochtone au régime alimentaire des espèces ingénieurs structurantes. Compétitions intra- et inter-spécifiques	p. 77
4.3. Complexité et structure du réseau trophique des habitats subtidaux structurés par les espèces ingénieurs tubicoles. Cas des habitats à <i>Haploops</i>	p. 85
4.4. Vers une nouvelle approche de la niche écologique des espèces ingénieurs	p. 91
5. Conclusions et Perspectives de recherche. Diversité fonctionnelle des habitats structurés par les espèces ingénieurs	p. 97
5.1. Impact du chalutage sur la diversité fonctionnelle des communautés bioturbatrices à <i>Nephrops norvegicus</i> de la Grande Vasière	p. 103
5.2. Impact de la pression de pêche à pied sur la diversité fonctionnelle des habitats récifaux à <i>Sabellaria alveolata</i>	p. 105
5.3. Projet transversal : indices de diversité fonctionnelle et concept de niche trophique	p. 109
Références	p. 115
Liste des figures	p. 125
Annexe – L’outil isotopique	p. 131
Articles scientifiques publiés (abstracts)	p. 135

Avant-propos. Cette synthèse de 10 années de travail depuis mes travaux de thèse m'a permis de dessiner la carte heuristique de ce début de parcours scientifique. Elle a été l'occasion de comprendre qu'un chercheur est avant tout une somme de rencontres et de discussions. Certaines rencontres comptent plus que d'autres. Je tiens tout particulièrement à remercier Sébastien Lefebvre pour m'avoir initié à l'isotopie écologique dans son sillage, et m'avoir permis de m'épanouir dans une équipe ouverte et dynamique. Mes collaborations avec Laurent Barillé et Eric Thiébaud ont toujours été riches d'enseignements, depuis ma thèse. Merci à tous les deux pour vos conseils et nos discussions. Enfin, j'ai une pensée amicale pour Christian Retière qui m'a initié à l'océanologie biologique et m'a transmis son goût pour la macrofaune benthique et les très longues heures de tri et d'identification qui vont souvent de pair.

J'ai eu la chance de travailler dans cinq laboratoires différents, avec à chaque fois la possibilité de découvrir de nouvelles approches ou de nouveaux modèles biologiques. Cette chance est à partager avec de très nombreux collègues - et amis pour beaucoup - dont la liste complète serait trop longue à égrainer ici. Je pense en particulier à toute l'équipe de Nantes, Bruno Cognie, Priscilla Decottignies, Philippe Rosa, Vincent Turpin, Vona Meleder, Anne-Laure Barillé et Laurent Godet. Je reviendrais toujours patauger dans la vase avec vous avec plaisir. Je pense aussi à l'équipe de Caen, Francis Orvain, Anne-Sophie Martinez, Pascal Claquin, Michel Guillemeau et Régine Dubois. Merci d'avoir rendu cette étape si agréable. Mon séjour aux Etats-Unis a marqué un tournant scientifique, culturel et humain majeur dans mon début de carrière. Je tiens à remercier John Fleeger et Richard Condrey pour avoir rendu cette aventure possible, ainsi que Carey Gelpi pour avoir partagé toutes ces émotions scientifiques, sportives et culinaires aux couleurs de la LSU. Un grand merci également à Sally Woodin et David Wethey pour me faire partager vos terrains de jeu. Travailler à vos côtés est un cadeau.

Je remercie chaleureusement toute l'équipe du laboratoire d'Ecologie Benthique de l'Ifremer pour m'avoir accueilli, pour notre travail de tous les jours et pour avoir initié il y a quelques temps une mutation vers l'écologie fonctionnelle. Bénéficier d'un environnement de travail chaleureux et stimulant est la principale force d'une équipe. Merci en particulier à Antoine Carlier et Philippe Cugier pour vos relectures et commentaires. Plus largement, les collègues avec qui j'ai pu échanger ou les collaborations que j'ai pu nouer au sein de cet institut - par exemple avec Anik Brind'Amour et Pascal Laffargue à Nantes, avec Nicolas Desroy et Patrick Le Mao à Dinard ou Fabrice Pernet à PFOM - sont autant de motivations à aller de l'avant. Merci à Jérôme Fournier aussi qui partage ma passion pour *Sabellaria*. Je sais également que la recherche est faite en grande partie par les étudiants et leur incroyable motivation : merci à tous ceux que j'ai côtoyés (Carinne Rigolet, Gabin Droual, François Derian, Sandrine Fanfard, Francesca Colombo...). Pardon à tous ceux que j'oublie dans cette liste, mais qui se reconnaîtront dans les pages qui suivent.

Je remercie enfin Jacques Clavier, Mireille Harmelin-Vivien et Dominique Davoult d'avoir accepté de rapporter ce travail. Merci à Laurent Chauveau et Sébastien Lefebvre de compléter ce jury.

J'oublie souvent qu'un parcours scientifique se construit à côté d'une vie de famille. Je profite donc de cette opportunité pour remercier mes parents de leur soutien qui a commencé bien avant les travaux de doctorat. Mes pensées vont tout spécialement à Anne-Sophie pour sa compréhension et sa tolérance à toutes les étapes de ce parcours. Elle sait mieux que personne ce qui se cache derrière cette carte heuristique.

A Edgar, mon tout.

Habilitation à Diriger les Recherches
Synthèse Scientifique¹

¹ Les références à mes travaux publiés (en premier auteur, à travers l'encadrement d'étudiants ou en collaborations) apparaissent en bleu et sont listées sous forme de notes de bas de page lors de leur première mention dans le manuscrit.

1. Introduction générale : concepts, état de l'art et questionnements.

L'écologie d'un habitat marin benthique est souvent abordée par les deux composantes majeures que sont sa nature physico-chimique (aussi appelée biotope²) et son cortège d'espèces associées (aussi appelé biocénose). Les travaux historiques de Petersen (1914), puis Thorson (1957) en Mer du Nord, ont été construits sur l'idée qu'à un type sédimentaire particulier correspondait un assemblage d'espèces, conduisant ainsi aux premières typologies d'habitats benthiques. Ces approches sont remises en cause par l'infinité des variations créées par la substitution d'une ou plusieurs espèces, et surtout par la présence de gradients sédimentaires générant *in fine* l'apparition de nouvelles combinaisons sédiments-assemblages d'espèces (Kaiser et al. 2011, Galparsoro et al. 2012). Cette critique est beaucoup moins valide pour la plupart des habitats caractérisés par des espèces qui définissent elles-mêmes les limites physiques de leur habitat et qui *de facto* modifient profondément le substrat sur lequel elles se développent.

Concept et définitions. Le concept d' « ecosystem engineering » est né de l'observation d'un lien souvent très fort entre certaines espèces et leur substrat, au point que leur simple présence façonne physiquement l'habitat (Lawton and Jones 1993). Les espèces ingénieurs (traduction de « engineer species ») ont été définies comme des « organisms that directly or indirectly modulate the availability of resources (other than themselves) to other species, by causing physical state changes in biotic or abiotic material. In doing so they modify, maintain and/or create habitats » (Jones 1994). Elles sont classées en deux grandes catégories : (1) les espèces autogéniques qui modifient leur environnement *via* leurs propres structures physiques comme leurs tissus vivants et/ou morts et (2) les espèces allogéniques qui modifient leur environnement en transformant des matériaux vivants et/ou morts d'un état physique à un autre. Les différents mécanismes par lesquels les espèces ingénieurs modifient l'environnement ont été catégorisés (Fig. 1, Jones 1994). Une fois transformé par le corps ou l'activité biologique de l'espèce, le matériel est susceptible d'affecter le flux d'une ou plusieurs ressources, soit directement, soit indirectement quand celui-ci affecte un paramètre abiotique majeur. La diversité des espèces qui peuvent servir d'exemples pour l'une ou l'autre de ces catégories laisse penser que l'ingénierie des écosystèmes est probablement le processus majeur qui structure l'ensemble des écosystèmes terrestres et aquatiques (Wright and Jones 2006, Meadows et al. 2012, Stokes et al. 2012). Les castors (*e.g. Castor sp.*) qui transforment le bois (vivant) en barrage physique (tronçons de bois mort) sont un exemple classique d'espèce ingénieur allogénique. Ils créent des retenues d'eau et génèrent d'importantes zones humides qu'alimentent les cours d'eau modifiés (Fig. 1, cas 2b) (Wright et al. 2002). L'équivalent autogénique des castors seraient les arbres des forêts (Fig. 1, cas 2a). La production de biomasse végétale est une ressource directe (nourriture et support physique) non-ingénieur par définition, mais ils modifient la disponibilité en eau et en nutriments des sols, ainsi que l'hygrométrie, la pénétration de la lumière ou la force du vent. En milieu marin, l'ensemble de la macro- et méga-faune fouisseuse et galéricole

² Dans la littérature anglo-saxonne et dans les textes réglementaires, le terme « habitat » est souvent synonyme de « biotope » auquel est associée une communauté d'espèces définie sur la base de caractéristiques physiques de l'environnement et la présence d'espèces indicatrices ou structurantes.

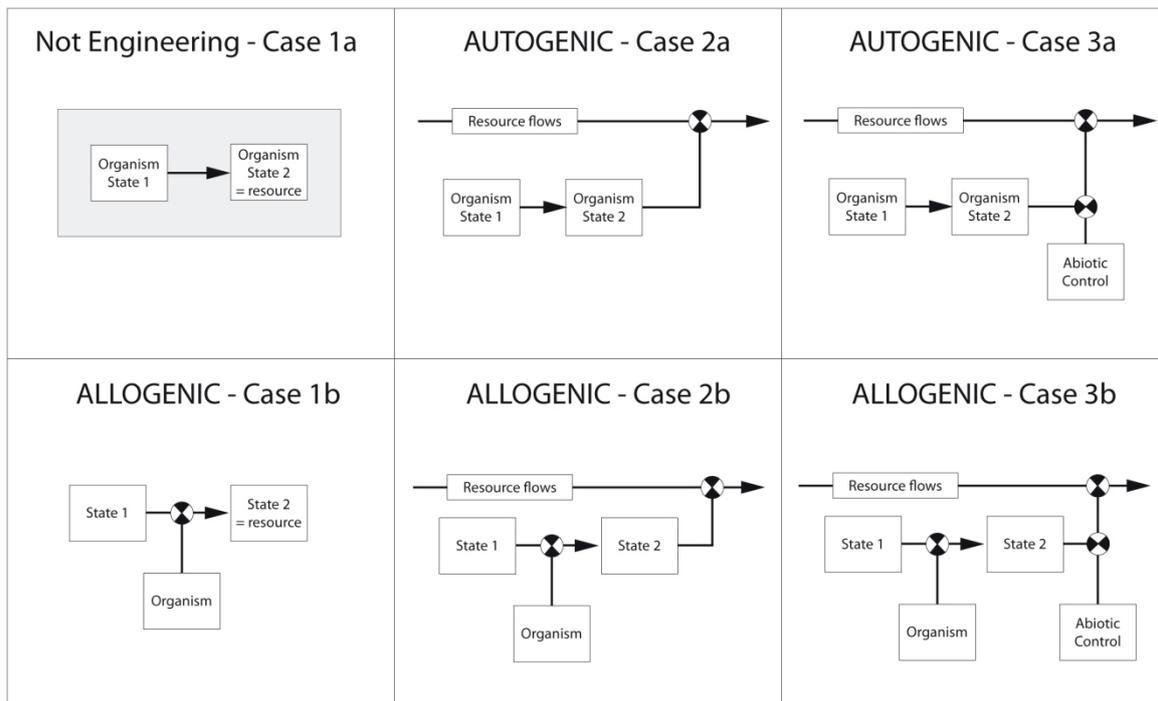


Figure 1. Modèles conceptuels des effets des espèces ingénieurs allogéniques et autogéniques sur l'environnement, d'après Jones (1994). L'apport direct de ressources par une espèce pour d'autres espèces n'est pas considéré comme de l'ingénierie. Les espèces allogéniques transforment du matériel brut qui devient alors une ressource pour d'autres espèces (1b) ou qui est alors susceptible d'affecter le flux d'une ou plusieurs ressources, soit directement (2b) soit indirectement quand le matériel transformé affecte un paramètre abiotique majeur (e.g. feu, courants marins) (3b). Le parallèle peut être fait avec les espèces autogéniques dont les tissus (vivants ou morts) représentent l'environnement (2a et 3a).

Application aux habitats benthiques marins :

Cas 1b : Des raies géantes (*Aetobatus ocellatus*) creusent des trous dans les sédiments. Ces dernières sont utilisés par la macrofaune, en particulier les bivalves, comme zone de colonisation préférentielle (Hines et al. 1997).

Cas 2a : Les forêts de macroalgues ou les herbiers à *Zostera* sp. modifient l'hydrodynamisme local et les flux sédimentaires (Berkenbusch and Rowden 2007, Arkema et al. 2009).

Cas 2b : L'ensemble de la macrofaune marine bioturbatrice fouisseuse ou galéicole comme *Arenicola marina* change la stabilité et la porosité des sédiments, affectant les flux d'eau interstitielle et d'oxygène associés (Meadows 1986).

Cas 3a et 3b : Les algues rouges corallinacées (e.g. genres *Lithophyllum* ou *Porolithon*) forment des barrières par leurs propres accrétions calcaires (cas 3a) mais également par les accumulations de sables et débris coquillers associés (cas 3b) modifiant fortement l'hydrodynamisme et protégeant contre l'érosion (Goldberg 2013). De la même manière, les moulières (e.g. *Geukensia demissa*) en bordure de prés salés protègent la côte de l'érosion, notamment par les tempêtes, à travers leurs coquilles vivantes et mortes (cas 3a) mais aussi par le réseau de filaments byssaux (cas 3b) (Altieri et al. 2007). La séparation entre les cas 3a et 3b est souvent ténue et parfois même impossible.

peut être considéré comme l'équivalent des castors canadiens ou des chiens de prairie (*Cynomys* sp.) nord-américains. Par les déplacements de sédiment qu'engendre leur activité biologique d'alimentation ou de ventilation, les annélides polychètes galérides comme *Arenicola marina* (Volkenborn et al. 2007) ou *Nereis diversicolor* (Mermillod-Blondin and Rosenberg 2006) modifient les patrons sédimentaires, les flux d'eau interstitielle et les profils d'oxygène. Par analogie avec les forêts terrestres, les macrophytes (algues et phanérogames) représentent les espèces ingénieurs autogéniques des habitats marins côtiers. Par exemple, les champs de laminaires (*Macrocystis pyrifera*) modifient l'hydrodynamisme local et l'incidence lumineuse (Arkema et al. 2009) et les herbiers à *Spartina anglica* ou *Zostera noltii* affectent les flux à l'interface eau-sédiment et les processus de sédimentation (Bouma et al. 2005).

La catégorisation des espèces selon les schémas formalisés (Fig. 1) n'est pas toujours évidente : l'ingénierie des habitats est en réalité un *continuum* (Jones 1994). A l'extrémité de ce *continuum* se trouvent les organismes autogéniques (Fig. 1, cas 3a) et allogéniques (Fig. 1, cas 3b) qui affectent un facteur abiotique très structurant et qui, le plus souvent, constituent des habitats discrets et physiquement facilement identifiables. C'est par exemple le cas des moulières (*e.g.* *Geukensia demissa*) qui se développent en bordure des marais ou prés salés. Les accumulations de coquilles (vivantes et mortes) ainsi que l'imbrication des filaments de byssus protègent de l'érosion physique générée par l'action des tempêtes et régulent ainsi les apports en particules fines vers la côte (Altieri et al. 2007). L'exemple des moulières ou des récifs coralliens – dont il est parfois difficile de savoir s'ils répondent à la définition d'espèces autogéniques ou allogéniques – ont suscités la principale source de discussion autour du concept d'espèce ingénieur : en quoi est-ce différent du concept d'espèce clé de voûte (« keystone species ») (Paine 1995, Power et al. 1996) ? La principale différence vient du fait que ce dernier repose sur des processus (*e.g.* pollinisation, prédation) alors que le concept d'espèce ingénieur repose sur des états et des changements d'états (Wilby 2002). Reichman and Seabloom (2002) proposèrent alors de restreindre le concept d'espèces ingénieurs aux seuls cas pour lesquels les modifications physiques de l'environnement sont « large relative to purely physical processes operating in the system », une définition finalement proche de celle d'espèce clé de voûte qui rassemble les espèces dont les effets sont disproportionnés sur leur environnement comparativement à leur densité ou leur biomasse (Paine 1995).

Le débat autour de la terminologie ne doit pas faire oublier que les effets des espèces ingénieurs sur leur environnement varient avec les échelles d'observations utilisées, dans l'espace et le temps (Hastings et al. 2007). Il a été proposé (Jones 1994, Jones et al. 1997) d'examiner l'amplitude des effets ingénieurs selon 6 critères que sont (1) l'activité individuelle des organismes sur l'année, (2) la densité de la population, (3) la distribution spatiale de la population, aux échelles locale et régionale, (4) le temps d'existence de la population sur site, (5) la durabilité des édifices, accumulations, constructions générés une fois l'espèce ingénieur absente et (6) la diversité des types de flux modifiés par les constructions et le nombre d'espèces dépendantes de ces modifications. Très peu d'études se sont attachées à quantifier les effets d'une ou plusieurs espèces sur la base de ces 6 critères (Wright and Jones 2006). L'exemple des études conduites sur la crevette fantôme *Callinassa filholi* selon ce cadre (Berkenbush and Rowden 2003, 2007) a permis de

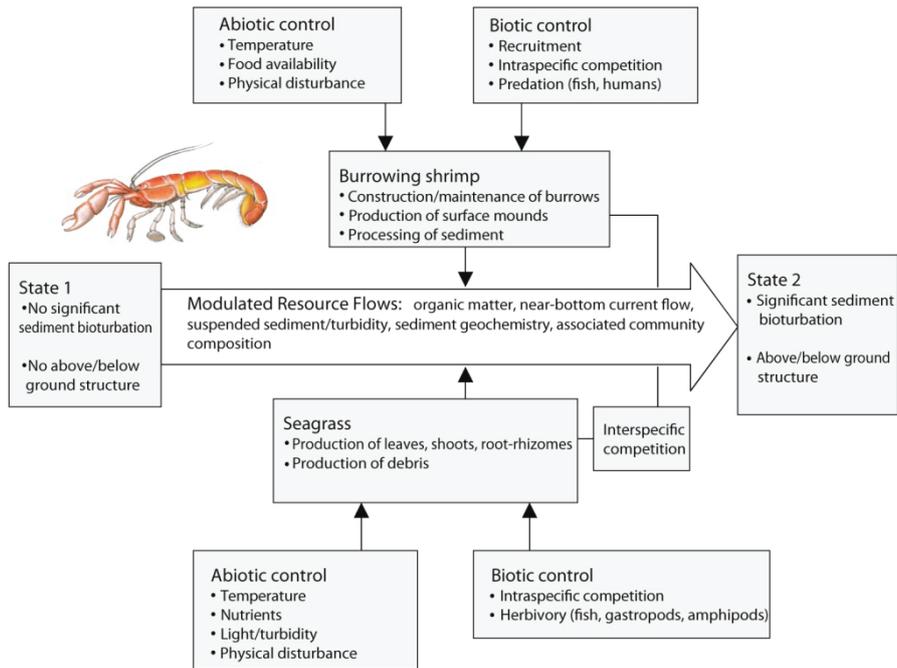


Figure 2. Modèle conceptuel des effets de l'espèce ingénier allogénique *Callinassa filholi* sur le fonctionnement de son habitat, en incluant les relations avec l'espèce autogénique *Zostera novazelandica*. Modifié d'après Berkenbusch and Rowden (2007).

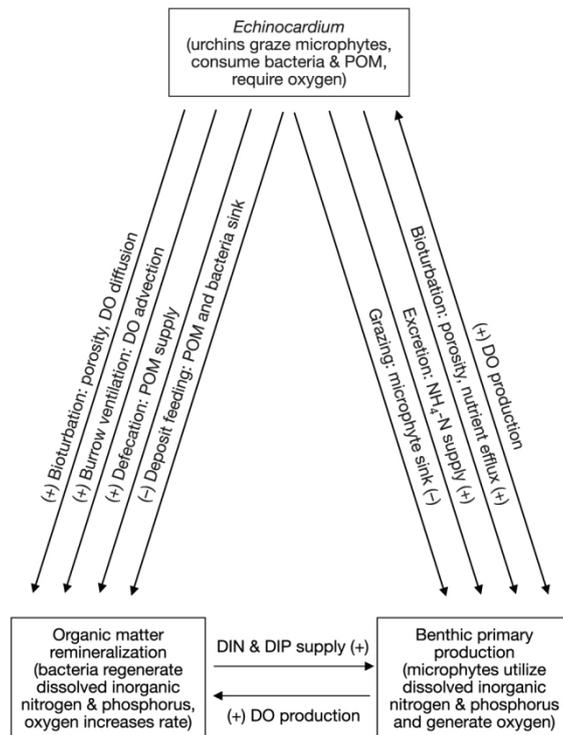


Figure 3. Diagramme des interactions entre l'espèce *Echinocardium cordatum* et son environnement, à travers l'activité de bioturbation. Les effets positifs (+) et négatifs (-) sont définis a priori, sans préjuger de leur intensité. DO = oxygène dissous, POM = matière organique particulaire, DIN = azote inorganique dissous, DIP = phosphore inorganique dissous. Extrait de Lohrer et al. 2004.

montrer que malgré de faibles densités d'individus et une faible durée de vie des structures (galeries) dans le temps, un grand nombre de ressources étaient affectées par cette espèce, *de facto* qualifiée d'espèce ingénieur (Fig. 2). Généralement, l'activité de bioturbation, définie comme le processus de remaniement et de mélange des couches sédimentaires par l'activité biologique des organismes (*sensu* Kristensen et al. 2012), est perçue comme le principal processus transformant l'état du sédiment et générant des effets sur l'habitat aussi variés que la redistribution et re-minéralisation de la matière organique, la diffusion des métabolites, la stimulation de l'activité microbienne ou les modifications des flux de nutriments (Lohrer et al. 2004, Meysman et al. 2006) (Fig. 3). L'activité de bioturbation se décompose en plusieurs facteurs que sont la mobilité des organismes (statique pour *Arenicola marina* ou très mobile pour *Echinocardium cordatum*) et leur capacité à piéger ou au contraire remettre en suspension les sédiments (Meadows et al. 1990). Plus récemment, l'advection des particules et de l'eau interstitielle a été désignée comme un autre facteur de la bioturbation, affectant par exemple le flux d'oxygène disponible et la température dans les sédiments (Volkenborn et al. 2007, Woodin et al. 2010). Les effets de ces espèces ingénieurs allogéniques sont clairement densité-dépendants et taille-dépendants, ce qui a par exemple été montré pour l'espèce *A. marina* (Volkenborn et al. 2010). Mais les changements d'états du sédiment bioturbé supposent cependant la présence d'organismes et de leurs structures (galeries, terriers). Ces dernières disparaissent cependant rapidement sans les organismes.

Les espèces tubicoles. Parmi les espèces bioturbatrices fréquemment rencontrées dans les milieux marins, les espèces tubicoles ont la particularité de construire une structure solide (*i.e.* le tube). Elles sont souvent qualifiées d'espèces ingénieurs autogéniques (Braeckman et al. 2014), même si le tube n'est pas une partie du corps de l'organisme (*sensu* Jones 1994) mais le résultat d'une modification de l'état sédimentaire. La plupart ne peuvent pas vivre sans leur tube. Celui-ci est composé d'une matrice biologique (mucus ou ciment) associée à un sédiment : on peut par exemple distinguer les tubes composés d'une matrice muqueuse agrégeant des particules fines chez les annélides polychètes des familles Sabellidae ou Maldanidae (Dufour et al. 2008) ou ceux composés d'une matrice protéique collant des particules sédimentaires entre elles chez les Onuphidae ou les Sabellariidae (Myer 1972, Stewart et al. 2004). Chez les Serpulidae, les tubes sont uniquement composés d'une matrice organique diffuse sur laquelle repose une matrice minérale de carbonate de calcium (aragonite et calcite) (Vinn et al. 2008). Les annélides polychètes ne sont pas le seul groupe taxonomique incluant des organismes tubicoles. Les crustacés amphipodes comptent également de nombreuses espèces tubicoles (Lincoln 1979).

Contrairement aux galeries et terriers, les structures tubicoles possèdent une durée de vie souvent longue dans les sédiments, même sans les individus (Fager 1964). Les modifications engendrées par les tubes peuvent s'étendre bien au-delà de la durée de vie des organismes bio-constructeurs (Munksby et al. 2002), parfois sur plusieurs décennies (Erwin 2008). La structure souvent peu perméable limite les flux advectifs entre les parois des tubes et le sédiment mais facilite les flux verticaux dans les sédiments (Fig. 4) : dans une étude comparative multi-espèces sur la modification des flux d'azotes dans les sédiments (à travers le processus de nitrification), il a été montré que les espèces tubicoles

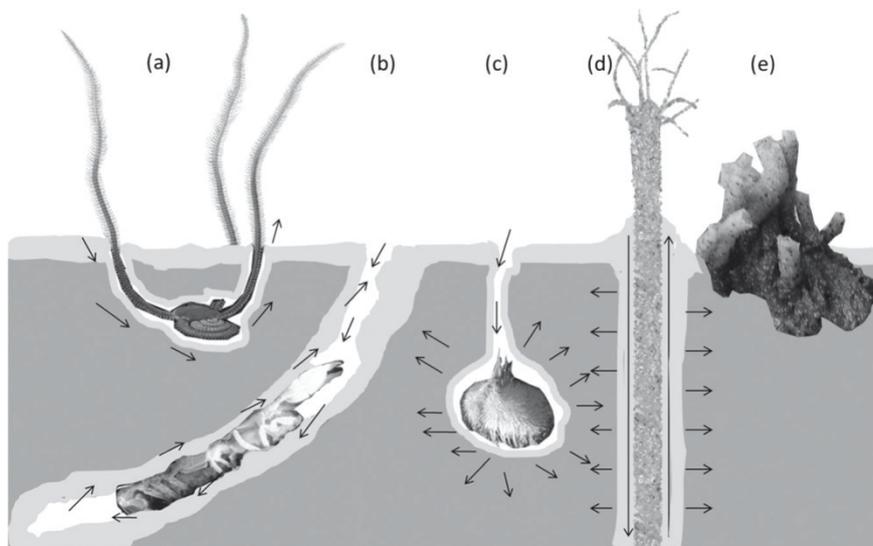


Figure 4. Extrait de Braeckman et al. 2014. Illustration d'espèces ingénieurs communément rencontrées dans les sédiments meubles de la Mer du Nord : (a) *Amphiura filiformis*, (b) *Callianassa subterranea*, (c) *Echinocardium cordatum*, (d) *Lanice conchilega*, (e) *Sabellaria spinulosa*. Les flèches indiquent les mouvements d'eau interstitielle résultant de l'activité biologique des organismes (sans indication d'importance relative).

(*Lanice conchilega*, *Macroclymene zonalis*, *Pectinaria gouldii* ou *Diopatra cuprea*) possédaient des potentialités de nitrification aussi élevées que les espèces galéricoles (*Nereis virens*) ou fouisseuses (*Macoma balthica*, *Leptocheirus plumulosus*) (Mayer et al. 1995).

Une autre particularité forte des structures tubicoles est leur capacité d'extension au-delà de la surface du sédiment, générant des structures solides perturbant l'homogénéité de l'interface eau-sédiment (Fig. 4). Ce changement d'état physique majeur a des conséquences profondes dans un premier temps sur l'hydrodynamisme à toute petite échelle (Andersen and Meadows 1978, Jumars and Nowell 1984) mais a également des effets en cascade sur la stabilité du sédiment et la faune associée à ces sédiments (Meadows 1986, Meadows et al. 2012). Les effets sur les sédiments sont complexes et intimement liés à la densité et la taille des tubes. Pour une taille de tube donnée, la stabilité peut être augmentée pour une forte densité de tubes - conduisant à une élévation du niveau sédimentaire - mais à l'inverse, le sédiment peut être déstabilisé en deçà d'une certaine densité, conduisant alors à une érosion (Eckman et al. 1981). Ces effets sur les sédiments ont plus récemment été démontrés chez l'annélide polychète *Lanice conchilega* (Rabaut et al. 2007). Mais si les modèles de mécanique des fluides arrivent bien à prédire l'effet de tubes sur les mouvements d'eau et les processus sédimentaires (Eckman and Nowell 1984, Friedrichs et al. 2009, Tinoco and Coco 2014), les conséquences sur la faune associée sont beaucoup plus complexes. Il existe un consensus assez bien établi sur le fait que les espèces ingénieurs ont des effets positifs sur la diversité spécifique (Hooper et al. 2005), ce qui se vérifie souvent pour les espèces tubicoles étudiées (Woodin 1978, Zühlke et al. 1998, Berke 2012). Ces dernières offrent un support de colonisation pour des végétaux (Thomsen and McGlathery 2005, Berke and Woodin 2008), facilitent le recrutement des larves des espèces à cycle benthopélagique (Qian et al. 1999, 2000) mais permettent également l'installation et le maintien d'une méiofaune (*e.g.* nématodes, copépodes) ou d'une macrofaune (*e.g.* polychètes, amphipodes) beaucoup plus diversifiée (Bell and Cohen 1982) et souvent différente en terme de composition (Callaway 2006). Il existe cependant des manques quant à la connaissance des mécanismes explicatifs des effets des espèces ingénieurs tubicoles sur la faune associée.

Habitats et récifs. Les changements d'états physiques du sédiment peuvent être majeurs dans le cas de fortes densités de tubes, en particulier lorsqu'une espèce grégaire élabore des tubes jointifs. L'accumulation de ces tubes conduit à la formation de structures biogéniques, appelées récifs. Les récifs sont alors définis comme : « Solid, massive structures which are created by accumulations of organisms, usually rising from the seabed, or at least clearly forming a substantial, discrete community or habitat which is very different from the surrounding seabed. The structure of the reef may be composed almost entirely of the reef-building organism and its tubes or shells, or it may to some degree be composed of sediments, stones and shells bound together by the organisms. » (Holt et al. 1998). Cette définition regroupe par exemple les polychètes grégaires comme *Sabellaria alveolata*, *S. spinulosa*, *Serpula vermicularis* et *Ficopomatus enigmaticus*, mais également les accumulations d'autres espèces autogéniques comme les bivalves *Mytilus edulis* et *Modiolus modiolus*. Ce terme de « récif » renvoie aux structures autogéniques élaborées par les espèces hermatypiques élaborant les coraux durs et mous (Goldberg

2013). La classification d'une bioconstruction sous le terme de « récif » a fait l'objet de récentes discussions autour de l'élaboration d'un indice récifal (« reefiness index ») afin de déterminer à partir de quel taille et/ou densité l'agrégation d'organismes tubicoles pouvait être qualifiée de structure récifale (Hendrick and Foster-Smith 2006, Rabaut et al. 2009). Au-delà des critères physiques et biologiques inclus dans la définition de Holt et al. (1998), des critères de stabilité et de longévité sont nécessaires pour définir une bioconstruction récifale (Callaway et al. 2010³).

L'annexe 1 de la Directive Européenne « Habitat Faune - Flore » (92/43/CEE) puis la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (2008/56/CE) ont reconnu l'importance des habitats marins structurés par des espèces ingénieurs autogéniques, *sensu* Holt et al. (1998) (*i.e.* reef-forming species, habitat type 1170). Si les motivations premières concernaient la protection de la biodiversité et la préservation des habitats marins et des espèces associées, le besoin de comprendre les fonctions écologiques jouées par les espèces – et *de facto* les services rendus par ces espèces – est rapidement apparu crucial (Palmer et al. 1997, Turner et al. 2003). La notion de « bon état écologique » voulu dans le cadre de la DCSMM est indissociable de la compréhension des fonctionnalités assurées par les espèces au sein des écosystèmes. En raison de leur rôle structurant majeur, les espèces ingénieurs autogéniques se posent comme des modèles biologiques incontournables (Braeckman et al. 2014) dont il est même proposé de faire une priorité en matière d'écologie de la conservation (Byers et al. 2006).

Démarche et approches. Ce cadre général a structuré la principale partie de mes activités de recherche. Je me suis arrêté sur plusieurs modèles biologiques d'espèces ingénieurs autogéniques comme les polychètes *Sabellaria alveolata*, *Lanice conchilega* et *Diopatra* spp. ou les crustacés amphipodes *Haploops* spp. et *Ampelisca* spp. Toutes ces espèces sont grégaires et tubicoles et ont la particularité d'atteindre de fortes abondances sur des espaces importants. Elles ont aussi la particularité d'être soumises à de fortes pressions anthropiques comme le chalutage, la pêche à pied, ou indirectement les cultures marines. Dans un premier temps, mon approche a été descriptive, poussée par un besoin d'inventaire de la diversité associée à ces habitats. Mais tout en reconnaissant l'importance d'un inventaire biologique complet et fiable, le débat sur la relation entre diversité et fonctionnement s'est imposé. J'ai donc consacré une partie croissante de mes recherches aux mesures de fonctions écologiques et à l'étude du fonctionnement de ces habitats structurés par des espèces tubicoles. Dans cette perspective, je me suis intéressé en particulier à la structure du réseau trophique et aux approches reliant les espèces à leurs traits biologiques et fonctionnels.

³ Callaway, R., Desroy, N., **Dubois, S.F.**, Fournier, J., Frost, M., Godet, L., Hendrick, V.J., & Rabaut, M. (2010) Ephemeral Bio-engineers or Reef-building Polychaetes: How Stable are Aggregations of the Tube Worm *Lanice conchilega* (Pallas, 1766)? *Integrative and Comparative Biology*, **50**, 237-250.

Ce travail de synthèse se décompose en deux grands volets:

- (1) une première partie dédiée à l'estimation de la diversité structurelle de la faune associée aux habitats structurés par des espèces ingénieurs. Plusieurs exemples seront mis en perspective et discutés du point de vue de la richesse spécifique, de la composition des assemblages faunistiques et des effets des variables environnementales sur ces derniers ;
- (2) une deuxième partie sera consacrée à l'étude des réseaux trophiques benthiques et de la place des espèces tubicoles dans ces réseaux. J'évoquerai des approches expérimentales conduites sur l'écologie de l'alimentation de ces modèles biologiques mais également l'utilisation de marqueurs trophiques (isotopes stables naturels) pour comprendre la contribution des sources de matière organique autochtone et allochtone au régime alimentaire de ces espèces.

Ces deux parties seront précédées d'une rapide présentation des principaux modèles biologiques choisis, et complétées par une discussion introduisant des travaux non publiés et des perspectives de recherche à court et moyen termes. J'évoquerais notamment des approches reliant la diversité avec l'étude des traits biologiques des espèces comme mesure de la niche écologique fondamentale, mais également des approches plus conceptuelles couplant l'utilisation de marqueurs trophiques (en particulier isotopiques) afin de proposer des visualisations de la niche trophique réalisée.

2. Principaux modèles biologiques.

L'objectif est ici de présenter l'écologie générale des espèces tubicoles étudiées comme modèles biologiques. Cette partie permettra ainsi de se familiariser avec les habitats construits par ces espèces et aidera à l'interprétation des résultats présentés par la suite. Les présentations ne sont donc pas exhaustives et le choix a été fait de présenter les points qui seront discutés plus tard dans le manuscrit mais également d'introduire des éléments d'écologie que j'ai publié mais qui correspondent à des travaux de recherche conduits en parallèle.

2.1. Les bioconstructions à *Sabellaria alveolata* (Linnaeus, 1767)

Distribution. La famille des Sabellariidae regroupe plus d'une centaine d'espèces. Les espèces des genres *Sabellaria* et *Phragmatopoma* élaborent des structures qui se développent sur substrat rocheux ou meuble. Le genre *Sabellaria* est rencontré en Europe et Amérique du Nord alors que *Phragmatopoma* se développe essentiellement dans les régions tropicales et subtropicales (Capa et al. 2012). Sur les côtes européennes et nord-africaines, les bioconstructions à *Sabellaria* sont relativement communes. *Sabellaria spinulosa* est une espèce subtidale qui se développe dans des cailloutis et amas coquilliers où elle forme des incrustations et petits blocs récifaux de l'ordre de la dizaine de



Figure 5. Exemple d'habitats récifaux à *Sabellaria alveolata* en baie du Mont-Saint-Michel, France (site de Champeaux). Les bioconstructions se développent sur le haut de l'estran sur un substrat rocheux (à gauche) ou sur un substrat meuble au niveau de la mi-marée (au centre et à droite). Photographies S.F. Dubois.



Figure 6. A gauche : gros plan sur l'ouverture des tubes de *Sabellaria alveolata*. L'ouverture prend une forme d'entonnoir et est beaucoup plus large que la partie dans laquelle vit l'individu. La forme plus ou moins écrasée de l'entonnoir dépend des conditions hydrodynamiques à proximité des tubes. Au centre et à droite : vues rapprochées de la surface du récif après un événement de recrutement. Noter la présence de tubes beaucoup plus petits entre les tubes d'adultes. La différence de coloration tient au fait que la sédimentologie des tubes des juvéniles contient beaucoup plus de particules fines. Photographies S.F. Dubois.

centimètres de hauteur (Hendrick and Foster-Smith 2006). *Sabellaria alveolata* élabore des constructions dans la zone de balancement des marées, au niveau de l'étage médio-littoral (depuis la zone à fucales jusqu'à l'étage infra-littoral). Les constructions prennent la forme de placages dans les formes les moins développées jusqu'à la formation de récifs s'étendant sur plusieurs dizaines d'hectares comme dans le cas de la baie de Bourgneuf (Gruet and Baudet, 1997) ou dans la baie du Mont-Saint-Michel (Gruet 1981, Noernberg et al 2010⁴). Ces bioconstructions créent un paysage atypique et unique, entièrement façonné par les structures physiques dont la hauteur peut atteindre jusqu'à 2 mètres (Fig. 5).

Dynamique de l'habitat récifal. Les conditions environnementales peuvent être très variables, des zones fortement battues avec un hydrodynamisme fort et un sédiment grossier (Wilson 1971, 1974) jusqu'au fond de baies plus calmes et envasées (Gruet 1971, 1982). Le principal facteur limitant le développement en hauteur des récifs est l'apport de sédiments permettant la construction et le maintien des tubes. Les importants déplacements de sable et les tempêtes peuvent également avoir des effets drastiques sur l'érosion et l'enfouissement (partiel ou même total) des récifs. Ces effets ont été mesurés chez *Phragmatopoma lapidosa*, révélant également que les organismes peuvent supporter un enfouissement pendant plusieurs jours (Main and Nelson 1988, Sloan and Irlandi 2008). Les températures de l'air apparaissent également comme une cause certaine de mortalité massive (Crisp 1964, Gruet and Baudet 1997, Brown and Miller 2011). Il existe néanmoins un important manque de données quant la compréhension des facteurs abiotiques affectant la dynamique récifale sur le long terme, expliquant les phénomènes d'apparitions et de disparitions de récifs dans certains sites (*e.g.* baie de Douarnenez, Finistère) ou le maintien de récifs sur plusieurs centaines d'années (*e.g.* baie du Mont-Saint-Michel).

A l'instar de la plupart des populations à cycle benthopélagique, la dynamique des récifs à *S. alveolata* est largement affectée par le recrutement larvaire et l'apport massif de juvéniles (Fig. 6). Même s'il y a peu de synchronisme dans la ponte chez *S. alveolata*, on peut noter deux principaux pics de ponte correspondant aux deux pics de phytoplancton des milieux tempérés : une première ponte majeure en avril, et une seconde ponte en septembre (Dubois et al. 2007d⁵). Les larves se fixent préférentiellement sur les tubes d'adultes en raison d'un chimiotactisme positif montré chez les genres *Sabellaria* et *Phragmatopoma* (Pawlick 1988, Pawlick et al. 1991). Les apports en larves sur les récifs sont eux-mêmes dépendants de plusieurs facteurs comme l'hydrodynamisme local (Pawlick and Butman 1993) mais surtout les conditions météorologiques qui peuvent

⁴ Noernberg, M.A., Fournier, J., Dubois, S.F., & Populus, J. (2010) Using airborne laser altimetry to estimate *Sabellaria alveolata* (Polychaeta: Sabellariidae) reefs volume in tidal flat environments. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 90, 93-102.

⁵ Dubois, S., Comtet, T., Retiere, C., & Thiebaut, E. (2007d) Distribution and retention of *Sabellaria alveolata* larvae (Polychaeta: Sabellariidae) in the Bay of Mont-Saint-Michel, France. *Marine Ecology-Progress Series*, 346, 243-254.



Figure 7. Individu de *Sabellaria alveolata* sorti de son tube, en face dorsale. La partie céphalique (blanche) comporte une couronne operculaire. La partie abdominale comprend des parapodes modifiés qui portent des branchies dorsalement (rouge). Le tube digestif – et en particulier l'œsophage – est visible par transparence. Pour se nourrir, les individus étendent leurs filaments tentaculaires dans la colonne d'eau (photo de droite). Photographies A. Guerin.

modifier la distribution et la dispersion des nuages larvaires (Ayata et al. 2009⁶). Cette espèce est d'autant plus sensible aux conditions hydrodynamiques que les larves passent entre 4 et 10 semaines dans la colonne d'eau avant de pouvoir se sédentariser (Dubois et al. 2007d).

Les récifs à *S. alveolata* sont des zones privilégiées pour la pêche à pied : les pêcheurs viennent y chercher des espèces commerciales comme les moules *Mytilus edulis*, les huîtres *Crassostrea gigas*, les palourdes de roche *Venerupis saxatilis* ou les pétoncles *Chlamys varia*. Le piétinement des récifs est la principale cause d'altération physique des structures (Dubois et al. 2002⁷, Desroy et al. 2011⁸) et leur résilience est directement liée au recrutement de juvéniles. Curieusement, à la différence de l'espèce subtidale *S. spinulosa*, *S. alveolata* n'est pas sur la liste de la convention OSPAR des habitats fragiles ou menacés (qui regroupe d'ailleurs sur sa liste un très grand nombre d'espèces ingénieurs autogéniques).

Ecologie de l'espèce. Les individus de *Sabellaria alveolata* mesurent approximativement 3 cm de long (Fig. 7). Ils construisent un tube unique à l'aide de particules sédimentaires collectées par leurs filaments tentaculaires puis sélectionnées au niveau d'un organe constructeur situé autour de la bouche (Gruet and Bodeur 1994). Des glandes secrètent un ciment organique de nature protéique utilisé par les individus pour coller les grains entre eux (Gruet et al. 1987), à l'aide d'une réaction chimique avec du calcium et du magnésium (Sun et al. 2007, Fournier et al. 2010). Des analyses élémentaires en microscopie couplées à des tests de contraintes sur les tubes ont révélé que les points de colle n'étaient pas positionnés aléatoirement entre les grains composant les tubes, mais de façon à résister aux pressions physiques extérieures (Le Cam et al. 2011). La nature des sédiments composant les tubes a montré une préférence pour les sédiments d'origine bioclastique (fragments de coquilles) (Fournier et al. 2010, Noernberg et al. 2010).

Lors de l'émersion, les individus obturent leur tube à l'aide de leur couronne operculaire constituée de soies modifiées (Gruet and Lana 1988), saturant ainsi le tube en vapeur d'eau. Pendant l'immersion, les individus étendent leurs filaments tentaculaires à la sortie du tube pour capturer les particules organiques en suspension dans l'eau. Les détails du mécanisme de capture de ces particules ont fait l'objet de plusieurs approfondissements, afin de déterminer si les Sabellariidae sont des suspensivores actifs capables de générer eux-mêmes un courant d'eau (*sensu* Riisgård and Larsen 2000, Riisgård et al. 2000), ou s'ils filtrent passivement les particules. Des analyses couplant de

⁶ Ayata, S.-D., Ellien, C., Dumas, F., **Dubois, S.F.**, & Thiébaud, E. (2009) Modelling larval dispersal and settlement of the reef-building polychaete *Sabellaria alveolata*: Role of hydroclimatic processes on the sustainability of biogenic reefs. *Continental Shelf Research*, **29**, 1605-1623.

⁷ **Dubois, S.**, Retiere, C., & Olivier, F. (2002) Biodiversity associated with *Sabellaria alveolata* (Polychaeta: Sabellariidae) reefs: effects of human disturbances. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **82**, 817-826.

⁸ Desroy, N., **Dubois, S.F.**, Fournier, J., Ricquiers, L., Le Mao, P., Guerin, L., Gerla, D., Rougerie, M., & Legendre, A. (2011) The conservation status of *Sabellaria alveolata* (L.) (Polychaeta: Sabellariidae) reefs in the Bay of Mont-Saint-Michel. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, **21**, 462-471.



Figure 8. Fonds à *Haploopsis nirae* dans la région de Concarneau (en haut) et en baie de Vilaine (en bas). Les fonds envasés sont tapissés de tubes particulièrement denses, créant un habitat physiquement très différent des fonds envasés classiques. Plus de 2500 hectares sont actuellement identifiés sous cette forme en Bretagne Sud. Photographies X. Caisey.

l'imagerie médicale en video-endoscopie, des coupes histologiques et des clichés en microscopie électronique à balayage (MEB) ont permis de montrer la présence de structures ciliaires complexes sur les filaments tentaculaires (Dubois et al. 2005⁹). La face frontale des filaments est couverte de cils courts assurant le transport des particules. La capture des particules est assurée par la présence de groupes de cils latéraux plus longs dont les battements assurent la création d'un courant d'eau. Ce courant d'eau permet la redirection des particules qui passeraient à proximité des filaments : c'est le « catch-up principle » (Riisgård and Larsen 2000). Le rôle de ces structures ciliaires chez les Sabellariidae a fait l'objet d'un débat (Riisgård and Nielsen 2006, Dubois et al. 2006b¹⁰) confirmant la présence d'un courant d'eau actif à proximité des filaments tentaculaires et la ressemblance morphologique majeure avec les organes de filtration de lophophoriens. Une cartographie des mucocytes a par ailleurs révélé la présence de mucopolysaccharides acides à forte viscosité sur les structures exposées afin d'aider au transport des particules vers la bouche et la présence de mucocytes mixtes (neutres et acides) au niveau de la bouche, indiquant un mécanisme de tri et de sélection des particules par la formation de pseudo-fécès (Dubois et al. 2005).

2.2. Les habitats à *Haploops nirae* (Kaim-Malka, 1976)

Distribution des Ampeliscidae. La famille des Ampeliscidae est l'une des plus importantes familles de crustacés amphipodes en termes de nombre d'espèces (Dauvin and Bellan-Santini 1996). Elle compte 4 genres différents (*i.e.* *Ampelisca*, *Byblisoides*, *Byblis* et *Haploops*) qui sont distribués dans tous les océans du globe et se répartissent de la zone intertidale jusqu'aux profondeurs abyssales. De nombreuses espèces appartenant au principal genre (*i.e.* *Ampelisca*) sont tubicoles, ainsi que toutes les espèces - une vingtaine pour l'instant - du genre *Haploops* (Lincoln 1979). Ce dernier est considéré comme étant associé aux eaux profondes et froides, occupant des profondeurs variant de 10 à 3570 m (Dauvin et Bellan-Santini 1990). Les *Haploops* se distribuent principalement sur les plateaux Nord Atlantique, Nord Pacifique et Arctique. Toutefois, certaines espèces ont été décrites dans d'autres régions de l'océan mondial : *Haploops descansa* et *Haploops oonah* dans le Sud-Ouest Pacifique, *Haploops meloi* dans l'Atlantique Sud, ou *Haploops antarctica* dans l'Océan Austral.

Les Ampeliscidae sont très courants dans les habitats benthiques côtiers de l'hémisphère nord. Dans certains habitats, les densités dépassent plusieurs milliers d'individus par mètre carré (*cf* recensement des communautés à *Ampelisca* à l'échelle mondiale, Bellan-Santini et Dauvin 1988). A titre d'exemples, les populations à *Ampelisca armoricana*

⁹ Dubois, S., Barillé, L., Cognie, B., & Beninger, P.G. (2005) Particle capture and processing mechanisms in *Sabellaria alveolata* (Polychaeta: Sabellariidae). *Marine Ecology-Progress Series*, **301**, 159-171.

¹⁰ Dubois, S., Barillé, L., Cognie, B., & Beninger, P. (2006b) Feeding mechanism of the polychaete *Sabellaria alveolata* revisited: Reply to Riisgard & Nielsen (2006). *Marine Ecology-Progress Series*, **328**, 307-311.

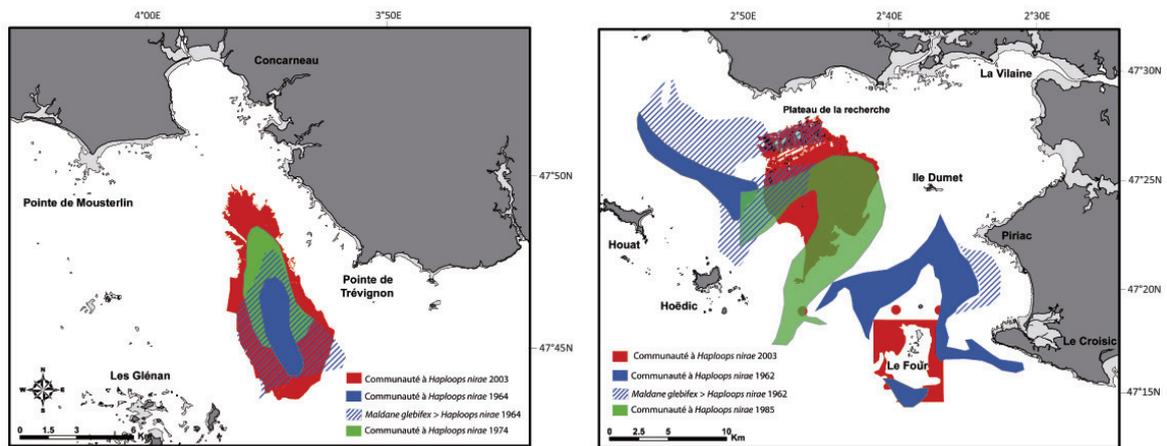


Figure 9. Evolution spatiale depuis les années 60 des contours des habitats à *Haploops niraе* en Bretagne Sud. Schéma de gauche : zone de Concarneau. Noter l'évolution vers la côte au détriment des habitats à *Maldane glebifex* (polychète tubicole Maldanidae). Contours extraits de Glémarec (1964) et Ménesguen (1974). Schéma de droite : baie de Vilaine. Noter la régression dans la partie sud de l'île Dumet (confirmée par une prospection de la zone en 2009) et une apparente extension autour du plateau du Four (projet Cartham AAMP 2013). Les habitats à *Maldane glebifex* sont également figurés. Contours extraits de Glémarec (1962), Le Bris (1985). Détail dans Rigolet (2013).

dépassent 30 000 ind.m⁻² en baie de Morlaix (Bretagne Nord) (Dauvin 1987), les populations à *Ampelisca abdita* atteignent 80 000 ind.m⁻² dans la Jamaica bay (New York, USA) (Franz and Tanacredi 1992) et les densités d'*Ampelisca agassizi* atteignent 41 000 ind.m⁻² dans la Pachenay Bay (Canada) et 135 000 ind.m⁻² en Basse Californie (Mexique) (Oliver et al. 1984). Les espèces du genre *Haploops* sont également susceptibles de former des communautés denses dans certaines zones subtidales de l'hémisphère Nord. *Haploops tubicola* et *H. tenuis* ont notamment été trouvés dans l'Øresund et le Kattegat (Suède) avec des densités allant jusqu'à 4 000 ind.m⁻² (Petersen 1914, Göransson 2002). Des populations moins denses ont été observées sur les fonds vaseux de la baie de Fundy (Canada) où les densités d'*Haploops fundiensis* oscillent entre 108 et 923 ind.m⁻² (Wildish and Dickinson 1982, Wildish 1984). D'importants habitats envasés à *Haploops nirae* – identifiés initialement comme *H. tubicola* par erreur – ont été décrits dans les sédiments envasés de la partie nord du golfe de Gascogne (Glémarec et al. 1986, Glémarec and Grall 2003, Ehrhold et al. 2006) (Fig. 8).

Dynamique des habitats à *Haploops*. Les habitats envasés à *Haploops* et à *Ampelisca* sont très similaires. Ils sont caractérisés par un tapis très dense de tubes, fortement hétérogène, dépassant de quelques centimètres au-dessus de la surface du sédiment. Les données bathymétriques montrent un décalage métrique dans les transitions entre les habitats sédimentaires meubles avoisinants et ceux structurés par les *Haploops*. Ces derniers, par le piégeage des sédiments et l'activité de construction des tubes, modifient fortement et rehaussent les fonds marins (Glémarec and Grall 2003, Ehrhold et al. 2006).

L'utilisation des outils acoustiques (sonar interférométrique et sondeur multifaisceaux) a permis d'affiner les contours de cet habitat dans les zones du secteur de Concarneau et de la baie de Vilaine (Baltzer et al. 2014¹¹). Même si les outils et les méthodes ont évolué depuis les années 60 – et qu'il est beaucoup plus difficile de démontrer l'absence d'une espèce que sa présence – il existe une nette extension de la zone colonisée par les *Haploops* depuis les premières cartographies de 1964 (Rigolet 2013) (Fig. 9). Les changements dans les contours de cet habitat en Bretagne Sud peuvent être reliés à des changements environnementaux de plusieurs natures. A l'échelle du golfe de Gascogne, l'intensification des activités de chalutage dans la partie nord pourrait être reliée à une remise en suspension des sédiments et une déposition plus intense à la côte, favorisant les espèces inféodées aux sédiments vaseux (Hily et al. 2008). Plus localement, les modifications du territoire comme la création du barrage d'Arzal en 1970 sur la Vilaine ont modifié les patrons sédimentaires dans la partie externe de l'estuaire. Enfin la relation entre les variations des débits solides et liquides des grands fleuves comme la Loire, et les habitats benthiques envasés serait à examiner. Il apparaît nécessaire de mieux comprendre les facteurs environnementaux (biotiques et abiotiques) qui expliquent le mieux ces variations spatiales afin de mieux prédire les phénomènes d'expansion de ce type d'habitat. En Bretagne Sud, les habitats à *Haploops nirae* représentent plus de 2500 hectares (en 2014).

¹¹ Baltzer A., Ehrhold A., Rigolet C., Souron A., Cordier C., Clouet H. & Dubois S.F. (2014) Geophysical exploration of an active pockmark field in the Bay of Concarneau, southern Brittany, and implications for resident suspension feeders. *Geo-Marine Letters*, 34, 215-230



Figure 10. Gros plan sur les tubes d'*Haploops nirae* (à gauche). La largeur du tube est proportionnelle à la taille de l'individu (noter la présence d'adultes et de jeunes recrues). Respectivement au centre et à droite, individu en position de filtration dans son tube et individu sorti (artificiellement) de son tube. Noter la présence de 2 paires d'antennes plumeuses insérées sur la partie antérieure de la capsule céphalique. Photographies X. Caisey et A. Guérin.

Biologie de l'espèce *Haploops nirae*. Les différents travaux menés sur la biologie des Ampeliscidae (Bellan-Santini and Dauvin 1988) ont mis en évidence des durées de vie très variables : de quelques mois chez *Ampelisca tenuicornis* jusqu'à 3 ans chez l'espèce boréale *Ampelisca macrocephala*. Plusieurs études (*e.g.* Klein et al. 1975, Hastings 1981) ont mis en évidence que la durée et l'époque de la reproduction des espèces sont fortement influencées par la latitude. Par exemple, *Ampelisca brevicornis* se reproduit toute l'année en Méditerranée, de mars à décembre à Arcachon et seulement de mai à septembre en mer d'Irlande (Bellan-Santini et Dauvin 1988). Les Ampeliscidae présentent également des cycles reproducteurs très divers, avec 1 à 3 générations par an pour les genres *Ampelisca* et *Byblis* (*i.e.* cycle uni- bi- ou tri-voltin). Le cycle de vie biennuel (1 génération tous les deux ans) semble en revanche être caractéristique du genre *Haploops*. Cette généralité a été vérifiée par une étude de la dynamique de la population de Bretagne Sud (Rigolet et al. 2012¹²).

Le développement chez les Ampeliscidae est direct comme chez tous les amphipodes et résulte en une absence de phase larvaire : les embryons sont incubés et se développent dans le marsupium des femelles qui est formé par les oostégites (expansions lamellaires portées par le coxopodite des péréiopodes). Chez *H. nirae*, chaque femelle porte en moyenne 30 jeunes (Rigolet et al. 2012). La majorité des études portant sur la biologie des Ampeliscidae montre que les femelles meurent après que les embryons ont quitté le marsupium. Les mâles matures, quant à eux, meurent après l'accouplement après une courte vie pélagique (Mills 1967, Sheader 1977, Hastings 1981). L'analyse du suivi des cohortes d'*H. nirae* a montré une durée de vie des femelles entre 24 et 28 mois et une seule période de recrutement entre la fin de l'hiver et le début du printemps. Il existe apparemment de grande variabilité inter-annuelle dans le recrutement, ainsi qu'une variabilité spatiale forte liée à la dispersion en patch sur de courtes distances des juvéniles (Rigolet et al. 2012) (Fig. 10).

Les *Haploops* sont définis comme étant des suspensivores stricts. Les individus se tiennent en position dorsale dans leur tube et se nourrissent en filtrant l'eau grâce à leurs deux paires d'antennes (Enequist 1949). Les antennes possèdent une structure tridimensionnelle qui rappelle celle des plumes des oiseaux. Elles ne génèrent pas de courant d'eau actif (*sensu* Riisgård and Larsen 2000) mais sont animées de mouvements dans l'axe du corps afin de filtrer la plus importante quantité d'eau possible (Rigolet et al 2011¹³).

¹² Rigolet, C., Dubois, S.F., Droual, G., Caisey, X., & Thiebaut, E. (2012) Life history and secondary production of the amphipod *Haploops nirae* (Kaim-Malka, 1976) in the Bay of Concarneau (South Brittany). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **113**, 259-271.

¹³ Rigolet, C., Le Souchu, P., Caisey, X., & Dubois, S.F. (2011) Group sweeping: Feeding activity and filtration rate in the tubiculous amphipod *Haploops nirae* (Kaim-Malka, 1976). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **406**, 29-37.



Figure 11. Vues à différentes échelles spatiales de l'habitat à *Lanice conchilega* en baie du Mont-Saint-Michel (France). Les zones d'accrétion sédimentaire (monticules) sont formées au niveau des patches de plus forte densité de tubes. La banquette s'étend sur plus de 250 hectares dans cette zone (Godet et al. 2008). Photographies S.F. Dubois.

2.3. Autres modèles biologiques.

Plusieurs autres espèces tubicoles ont fait l'objet de travaux personnels plus restreints ou actuellement en phase de développement. Pour ces raisons, ils sont présentés plus brièvement ici, même s'ils contribuent à la généralisation des résultats obtenus sur le rôle des espèces ingénieurs tubicoles.

Les banquettes à *Lanice conchilega* (Pallas, 1766).

Lanice conchilega est un polychète Terebellidae très commun des estrans meubles (medio-littoral) mais se rencontre également dans l'infra-littoral peu profond (moins de 50 mètres). Cette espèce est très cosmopolite. On la retrouve sur l'ensemble de l'hémisphère nord mais également dans l'océan indien ou sur les côtes des Caraïbes et dans le golfe persique. Elle colonise les sédiments fins comme les sables grossiers coquillers. Les populations les plus abondantes sont trouvées à partir du milieu de la zone de balancement des marées où les densités peuvent atteindre entre 5 000 et 10 000 ind.m⁻² (Ropert and Dauvin 2000, Godet et al. 2011). Dans certaines parties de l'estran, elles forment de véritables banquettes qui s'étendent sur plusieurs centaines d'hectares, comme en baie de Veys ou en baie du Mont-Saint-Michel (France), sur les côtes belges de la Mer du Nord ou en Mer de Wadden (Pays-Bas) (Rabaut 2009). Dans ces conditions, les patches de plus forte densité agrègent les sédiments et conduisent à la formation de monticules et de dépressions (Callaway et al. 2010, Godet et al. 2011), soulevant même la question de leur classification en structure récifale (Rabaut et al. 2009) (Fig. 11).

Les individus construisent des tubes relativement longs (plusieurs dizaines de centimètres) et fins (*ca.* 5 mm) qui dépassent de 3 ou 4 centimètres du sédiment. Ces tubes ont la particularité d'être terminés par un panache fragile de sédiments fins collés par les sécrétions muqueuses des filaments tentaculaires. Le tube est constitué à 80% de fragments coquillers (Fournier et al. 2010). Cette espèce est strictement tubicole mais dans le cas de changements rapides des conditions environnementales (*e.g.* apports sédimentaires), les individus peuvent quitter leur tube et en reconstruire un nouveau.

Les filaments tentaculaires sont également utilisés dans l'alimentation : ils servent à la fois à la collecte des particules sédimentées dans un rayon de 10 à 20 cm autour des tubes (régime dépositore de surface) (Buhr 1976) mais également à la collecte de particules en suspension dans l'eau (régime suspensivore) (Ropert and Gouletquer 2000). Le passage d'un mode à l'autre dépend essentiellement des conditions hydrodynamiques, à l'instar des Spionidae (Taghon et al. 1980, Taghon 1992). Si le courant est faible, le régime dépositore est privilégié mais dans le cas d'un courant et de turbulences plus fortes autour des tubes, le régime suspensivore est adopté. Le mode suspensivore est également prépondérant dans le cas de fortes densités de tubes (Callaway 2006).



Figure 12. A gauche - gros plan sur un groupe de 3 tubes de *Diopatra biscayensis* (Oléron, France) (la pointe en cuivre mesure 2 mm à son extrémité). Dans cette zone les tubes sont constitués de fragments coquillers et de débris d'algues brunes. A droite, vue général du peuplement sur le même site. Chaque tache marron sur le sable correspond à un ou plusieurs tubes de *D. biscayensis*. Photographies S.F. Dubois.

Les habitats à *Diopatra* spp.

Le genre *Diopatra* appartient à la famille des Onuphidae et regroupe une centaine d'espèces. En Europe, 5 espèces ont été décrites, dont *Diopatra biscayensis* – nouvellement décrite – rencontrée entre le bassin d'Oléron et la zone du Mor-Braz (Sud Bretagne) (Fauchald et al. 2012). Plusieurs populations ont été trouvées en Bretagne Nord entre la baie du Mont-Saint-Michel et la baie de Saint-Brieuc. Leur présence est très probablement liée aux activités humaines (transports et déplacements d'espèces commerciales, huîtres et moules) (Woodin et al. 2014¹⁴) et le maintien des populations est possible grâce à des conditions locales de température favorable à leur reproduction (Wetthey and Woodin 2008, Wetthey et al. 2011).

Les études sur l'écologie des polychètes du genre *Diopatra* ont probablement été les premières à réfléchir à l'influence des espèces tubicoles ingénieurs – sans les qualifier d'ingénieur d'ailleurs – sur le fonctionnement des habitats benthiques (Woodin 1978). Les individus de *Diopatra* construisent un tube assez large (entre 1 et 2 cm) très profond (environ 50 cm) qu'ils décorent fortement (Berke and Woodin 2008). Les tubes sont ainsi ornements de coquilles, de fragments d'algues et divers débris végétaux, mais également de nombreux autres éléments plus curieux (squelette de poisson, papier, morceau de plastique *etc.*). Ils servent ainsi de supports protecteurs pour de nombreuses espèces animales mais également comme stepping-stones dans la progression géographique de l'extension de certaines espèces de macroalgues invasives (Thomsen 2005, Berke 2012). Les individus sont capables de quitter leur tube et d'en reconstruire un rapidement.

Les densités de tube sont souvent faibles, de l'ordre de quelques individus pour 10 m² (Fig. 12). Mais localement et sur plusieurs hectares, les densités peuvent atteindre plusieurs centaines d'individus pour la même surface.

Le régime alimentaire des espèces du genre *Diopatra* a toujours été supposé comme très varié, composé de macroalgues et de proies diverses (Mangum et al. 1968, Myer 1972, Fauchald and Jumars 1979).

3. Diversité structurelle. Etude de la faune associée aux habitats structurés par les espèces ingénieurs tubicoles.

Les études sur l'impact des structures tubicoles sur la biodiversité – en termes de richesse spécifique et composition de la faune associée – ont été initiées bien avant la formalisation du concept d'espèce ingénieur. Pendant longtemps, la biodiversité a été étudiée comme le

¹⁴ Woodin, S.A., Wetthey, D.S., & Dubois, S.F. (2014) Population structure and spread of the polychaete *Diopatra biscayensis* along the French Atlantic coast: Human-assisted transport by-passes larval dispersal. *Marine Environmental Research*, in press

résultat de variations environnementales (*e.g.* MacArthur and MacArthur 1961, Whittaker 1965, Connell 1978, Frontier 1985). L'idée que la présence d'espèces tubicoles pouvait affecter la diversité découlait de ce même cadre, en testant l'hypothèse de structures tubicoles comme source de perturbation des successions écologiques (Woodin 1978, Gallagher et al. 1983), ou de modification des patrons d'hétérogénéité au sein des habitats (Woodin 1981). Ces travaux ont apporté les premières preuves, à travers des expériences contrôlées en laboratoire ou des manipulations des espèces sur le terrain, que les changements d'états générés par les tubes et la complexité structurelle d'un habitat expliquaient la distribution et l'abondance des espèces associées (Fager 1964).

De façon surprenante, une recherche aussi complète que possible dans la littérature montre qu'il existe relativement peu d'études exhaustives s'intéressant aux effets des espèces tubicoles sur le nombre et la composition des espèces. Un nombre beaucoup plus important porte sur les autres habitats autogéniques comme les moulières (*Mytilus* ou *Modiolus*), ou les herbiers à *Zostera*, et bien entendu les récifs coralliens. Néanmoins, quelques espèces tubicoles ont fait l'objet d'études. C'est par exemple le cas du polychète Spionidae *Pygospio elegans* dans les vasières intertidales. Les fortes densités de ce polychète (*ca.* 20 000 ind.m⁻²) diminuent l'érodabilité du sédiment, augmentent la probabilité de recrutement de certaines espèces et la diversité de la faune associée (Bolam and Fernandes 2003). La compétition avec les espèces nouvellement recrutées – en particulier les bivalves – contribue à la diminution des densités de *P. elegans* et la disparition des effets associés. Ces effets ont également été montrés comme relativement réduits dans l'espace (Bolam and Fernandes 2002) et il est difficile de conclure que cette espèce – dont les effets sont limités dans l'espace et le temps – structure son habitat. La faune associée aux banquettes à *Lanice conchilega* a également fait l'objet d'études relativement exhaustives (Zühlke et al. 1998, Rabaut et al. 2007, Godet et al. 2008).

Le polychète *Sabellaria alveolata* et l'amphipode *Haploops nira* sont deux modèles biologiques que j'ai utilisés pour inventorier la diversité de la macrofaune associée. Je me suis posé la question (1) de l'influence de la densité de l'espèce ingénieur sur le nombre d'espèces, (2) du turnover et des échanges d'espèces avec les habitats avoisinants et (3) des variables environnementales qui expliquent la distribution des espèces au sein des habitats autogéniques.

3.1. Exemple des formations récifales à *Sabellaria alveolata* en baie du Mont-Saint-Michel.

Densité de l'espèce ingénieur, état d'évolution de l'habitat et diversité.

La macrofaune associée aux structures récifales a été échantillonnée au sein de l'habitat récifal mais également dans les habitats sédimentaires avoisinants (Dubois 2003¹⁵). Plus spécifiquement, la faune retenue sur une maille de 500 µm a été identifiée au niveau

¹⁵ Dubois, S. (2003) *Ecologie des formations récifales à Sabellaria alveolata (L.): valeur fonctionnelle et patrimoniale*. PhD thesis, Museum National d'Histoire Naturelle de Paris, Dinard.

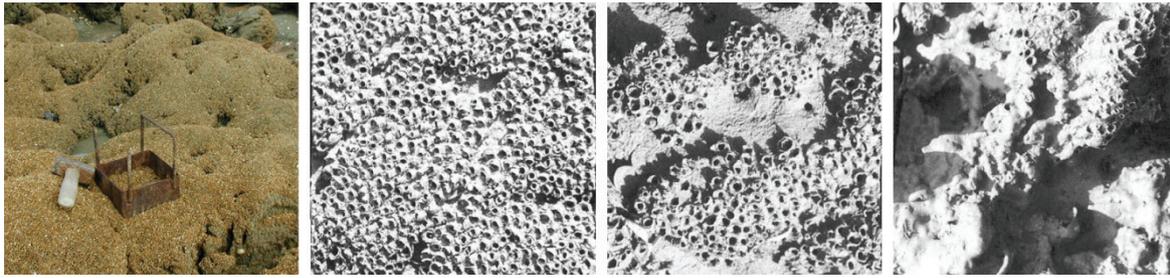


Figure 13. A gauche – carottier (15 cm x 15 cm x 60 cm hauteur) inséré dans une structure récifale tabulaire (ou plateforme) à *Sabellaria alveolata*. De gauche à droite – vue rapprochée de la surface du récif (15 x 15 cm) pour des structures en plateforme, en boule et dégradées.

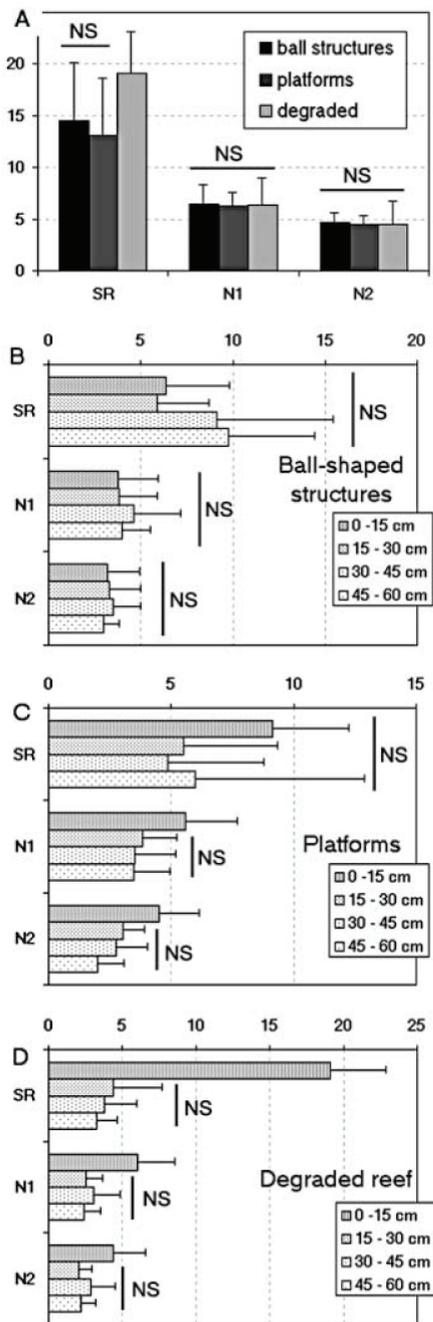


Figure 14. (A) Variations de la diversité (SR, N1 et N2) en fonction des états d'évolution de l'habitat récifal. (B à D) Variation de la diversité (SR, N1 et N2) pour chaque état de l'habitat récifal et chaque strate horizontale. Les histogrammes représentent la valeur moyenne associée son écart-type (n = 8 pour chaque état). Seuil de significativité 5%.

spécifique et comptée sur 3 états récifaux, correspondant à trois états d'évolution de l'habitat : les récifs dégradés (faible densité de bio-constructeurs, forte hétérogénéité), les récifs en boules ou champignons (densités plus élevées de bio-constructeurs, fentes et crevasses fréquentes) et les récifs en plateforme (densité maximale de bio-constructeurs, homogénéité de surface maximale) (Fig. 13). Des carottes de récif de 60 cm ont été découpées tous les 15 cm (*i.e.* 4 niveaux). Les 15 premiers centimètres correspondent à la couche « vivante » du récif, c'est-à-dire la strate dans laquelle la majorité des individus de *S. alveolata* vivent.

La diversité spécifique a été examinée à travers plusieurs métriques recommandées par Gray (2000), à savoir les indices de Hill (1973) : SR (ou N0) défini comme le nombre d'espèces (richesse spécifique), $N1 = \exp(H')$ avec H' l'indice de diversité de Shannon (\log_e) et $N2 = 1/SI$ avec SI l'indice de dominance de Simpson. Les indices N1 et N2 peuvent être vus comme deux indices de mesure de l'hétérogénéité de la diversité, avec N1 affecté par le nombre d'espèces dont les densités sont moyennes (en termes de rangs) et N2 affecté par les espèces à très forte densité (Gray 2000).

Les résultats montrent un nombre d'individus appartenant à la faune associée inversement relié à la densité de *S. alveolata* (Dubois et al. 2002). Si l'on regarde la faune associée uniquement (*i.e.* l'espèce *S. alveolata* a été exclue), le nombre d'espèce (SR) est significativement plus élevé sur les états dégradés mais les indices N1 et N2 ne varient pas entre les états. Seules les espèces peu fréquentes ou avec des densités faibles semblent donc affectées par l'état du récif. L'analyse des différentes strates horizontales de l'habitat montre une très forte variabilité dans les métriques, probablement liée aux variations de la structure physique (fentes, anfractuosités *etc.*). Des différences significatives apparaissent pour l'état dégradé, indiquant une diversité (SR, N1 et N2) plus élevée en surface (Fig. 14). L'état dégradé peut résulter de la combinaison de changements sédimentaires et hydrodynamiques, qui limitent par exemple l'apport de sédiments grossiers nécessaires à la construction du tube. Mais il est également souvent associé à une pression anthropique forte, notamment de pêche à pied. Le piétinement des récifs et l'arrachage des espèces commerciales affectent les densités de *S. alveolata* et génèrent une augmentation de l'hétérogénéité de surface (Fig. 13), qui entraîne en général à son tour une facilitation de la colonisation de l'habitat récifal par les autres espèces (Keough and Quinn 1998, Tilman 1999).

L'analyse de la composition faunistique, basée sur l'indice de similarité de Bray-Curtis (Clark and Gorley 2006), révèle des différences très nettes entre les états récifaux échantillonnés. La contribution à la similarité des assemblages pour les différents états récifaux indique un pool restreint d'espèces présentes et abondantes quel que soit l'état, comme le siponcle *Golfingia vulgaris*, les némertes *Lineus* sp., le collembole *Axelsonia littoralis* ou l'acarien *Hydrogamasus* sp. Les polychètes – qui représentent 65% des espèces de la faune associée – sont par contre caractéristiques de chaque état d'évolution du récif. Les espèces *Goniadella bobrezkii*, *Capitella minima* et *Spirobranchus lamarcki* caractérisent les structures en boules. Une composition relativement similaire, avec des variations d'abondances, est rencontrée dans les structures en plateforme, avec cependant l'espèce *Perinereis cultrifera* présente uniquement sur cet état. Dans les états dégradés,

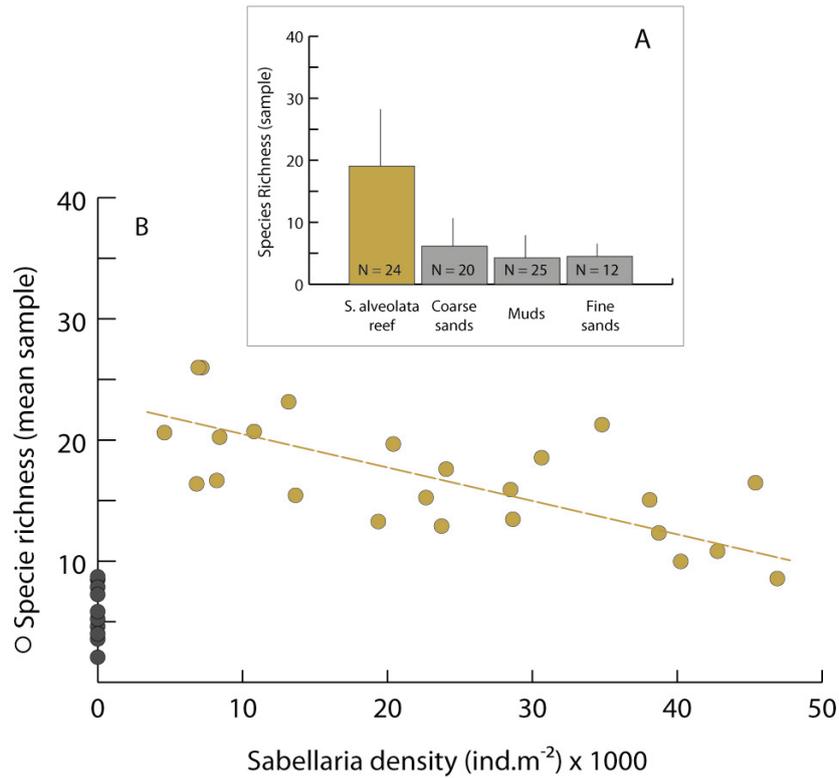


Figure 15. (A) Richesse spécifique moyenne au sein des habitats récifaux et dans les différents habitats sédimentaires avoisinants. Les histogrammes indiquent la valeur moyenne (et son écart-type) des carottes réalisées pour les récifs à *Sabellaria alveolata* (surface du carottier = 225 cm²) et les sédiments meubles (surface du carottier = 314 cm²). (B) Relation linéaire ($r^2 = 62\%$, $p < 10^{-3}$) entre la densité de l'espèce tubicole *S. alveolata* et la richesse spécifique. Les points en noirs (non inclus dans la relation) indiquent les valeurs obtenues pour les habitats avoisinants.



Figure 16. Vue générale d'une zone colonisée à la fois par les ulves (*Ulva* sp.) et par les huîtres (*Crassostrea gigas*).

le cortège faunistique est radicalement différent, avec les espèces *Fabricia stellaris*, *Pygospio elegans* ou *Polydora ciliata*.

La comparaison avec les habitats sédimentaires avoisinant le récif (Dubois 2003, résultats non publiés) montre une diversité spécifique beaucoup plus élevée au sein de l'habitat récifal, ainsi qu'une relation linéaire négative entre la densité d'individus de *S. alveolata* et la richesse spécifique (Fig. 15A et B). La présence de tubes dans les sédiments est souvent interprétée comme une perturbation de l'environnement (Woodin 1978, Gallagher et al. 1983). Dans cet exemple, on note que sans individus de *S. alveolata* ou, à l'inverse, avec les plus fortes densités, la richesse spécifique est minimale. Elle est par contre maximale pour les densités de *S. alveolata* les plus faibles. Ce résultat n'est pas sans rappeler l'hypothèse de perturbation intermédiaire (« Intermediate Disturbance Hypothesis », Connell 1978, Dial and Roughgarden 1998) : la coexistence de nombreuses espèces est possible si l'habitat récifal possède peu de tubes et de nombreux espaces de colonisation. À l'inverse, les densités maximales excluent toute colonisation sur la surface récifale. On peut cependant se demander si une telle approche est pertinente dans la mesure où l'absence de tubes implique un sédiment meuble qui pourrait être considéré comme n'appartenant pas à l'habitat récifal et n'est donc pas affecté par les mêmes contraintes physiques. La structure récifale génère, par exemple, un hydrodynamisme différent entre une structure très hétérogène ou au contraire très homogène en surface, affectant la sédimentologie (*e.g.* pourcentage de vase). Des expériences de manipulations des récifs *in situ* devraient permettre de mieux comprendre et conceptualiser la relation entre la structure physique et le nombre d'espèces associées. *In fine*, c'est la définition même de l'habitat récifal qui est en discussion ici : doit-on considérer la seule structure physique construite par les organismes ou y inclure les sédiments intra- et péri-récifaux ?

Les résultats de ces approches confortent ou ont été confortés par plusieurs inventaires de la diversité associée aux formations récifales à Sabellariidae sur les côtes mondiales. Les récifs subtidiaux à *Sabellaria spinulosa* en Angleterre (Hendrick and Foster-Smith 2006, Cooper et al. 2007), les récifs à *S. alveolata* sur les côtes portugaises (Dias and Paula 2001) ou les récifs à *Phragmatopoma lapidosa* sur les côtes de Floride (USA) (McCarthy et al. 2008) présentent tous une composition faunistique différente et une richesse spécifique plus élevée que les sédiments avoisinants, augmentant significativement la richesse régionale des côtes où les habitats à Sabellariidae se développent.

Effet des épibiontes sur la diversité et la composition de la faune associée.

L'estran de la baie du Mont-Saint-Michel est essentiellement composé de sédiments meubles. Par la transformation des habitats meubles en structure récifale dure, *Sabellaria alveolata* génère un habitat qui sert potentiellement de support d'installation pour de nombreuses espèces. C'est en particulier le cas des ulves (algues vertes) et de plusieurs espèces commerciales, dont les huîtres. Le recouvrement par les épibiontes est considéré comme une perturbation du développement de l'habitat récifal (Fig. 16) et un échantillonnage a été réalisé afin de tester l'effet des épibiontes sur la diversité spécifique et la composition de la faune associée.

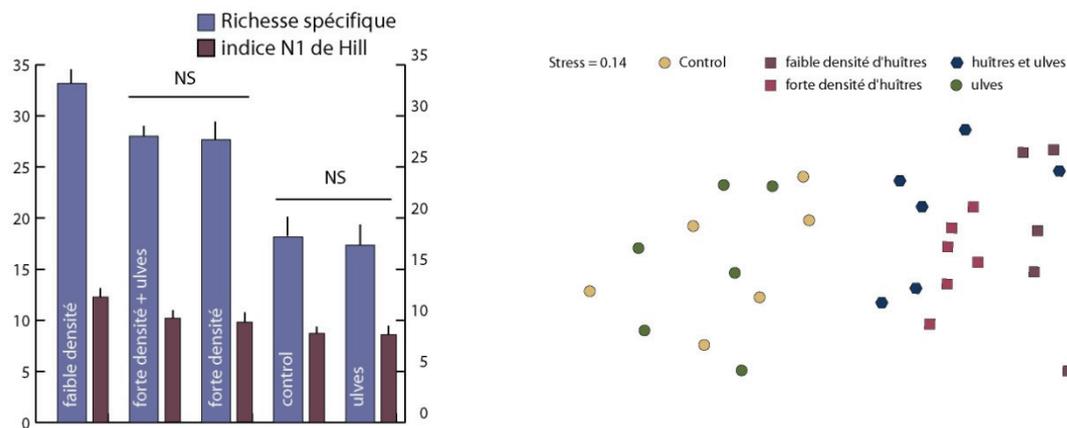


Figure 17. A gauche – Indicateurs de diversité (richesse spécifique et indice N1) en fonction des différents traitements analysés selon le plan expérimental. A droite – Positionnement multidimensionnel (nMDS) de la composition faunistique des stations sur la base de l'indice de similarité de Bray-Curtis, selon leur appartenance aux différents traitements de recouvrement par les épibiontes. Les données d'abondance ont été log-transformées.

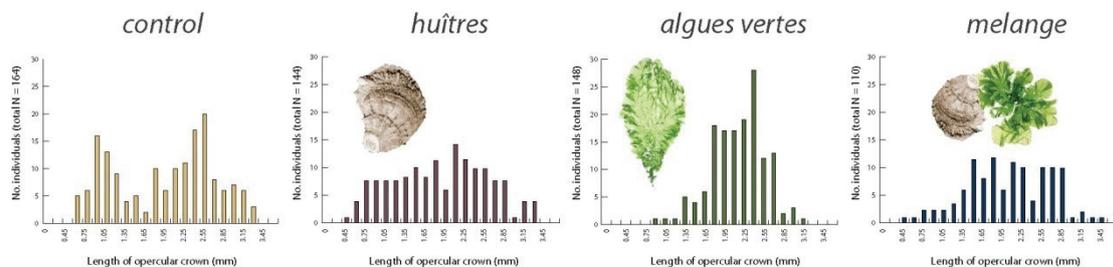


Figure 18. Fréquences des classes de taille des individus de *Sabellaria alveolata* (mesurée via le diamètre de la couronne operculaire) en fonction des différents traitements de recouvrement par les épibiontes. Noter que le traitement « huîtres en faible densité » n'est pas présenté.

Sur la base d'une couverture exhaustive du plus grand récif de la baie (*i.e.* le récif de Sainte-Anne), une cartographie des épibiontes (huîtres, moules, ulves) a été réalisée (Desroy et al. 2011). Cette approche a permis de choisir – en fixant *a priori* l'état récifal – des zones d'étude avec (1) de faibles densités d'huîtres (*ca.* 10 huîtres.m⁻²), (2) de fortes densités d'huîtres (*ca.* 100 huîtres.m⁻²), (3) uniquement un recouvrement par les ulves et (4) un recouvrement par les ulves et les huîtres (*ca.* 100 huîtres.m⁻²). Dans chaque site, 6 échantillons de récif (15 x 15 x 15 cm) ont été extraits et comparés à des échantillons de récif sans épibiontes.

Deux grandes tendances ressortent des résultats (Dubois et al. 2006a¹⁶). Les indices de diversité (SR et N1) sont significativement plus élevés dans le cas d'une colonisation faible par les huîtres et – dans une moindre mesure – par une colonisation massive par les huîtres. La colonisation du récif par les ulves ne semble pas affecter la richesse spécifique. L'analyse de la composition faunistique indique une différence dans les assemblages faunistiques lors d'une colonisation par les huîtres (Fig. 17). Les huîtres apportent une dimension structurelle supplémentaire à l'habitat récifal, et augmentent l'hétérogénéité de surface, facilitant l'installation de nouvelles espèces. A l'inverse, les ulves semblent n'avoir que des effets limités sur la composition faunistique et la richesse spécifique. Cependant, une analyse de la structure de population de *Sabellaria alveolata* indique des effets marqués sur les classes de taille les plus petites (Fig. 18). Classiquement, les ulves apparaissent sur les récifs au moment des blooms printaniers, ce qui correspond également pour beaucoup d'espèces à cycle benthopélagique, à la période de recrutement. Il est ainsi fait l'hypothèse que les ulves – dont la présence est moins permanente que celle des huîtres – affectent essentiellement le recrutement local, par le balayage des frondes sur la structure du récif pendant l'immersion.

L'état dégradé d'un habitat récifal est l'état le plus soumis à la colonisation par les épibiontes. Si les épibiontes peuvent favoriser localement la diversité, ils ont sur le long-terme des effets dommageables sur l'état de santé des récifs. Les activités de pêche à pied dégradent fortement le récif, offrant des zones susceptibles d'être colonisées par les huîtres, elles-même attirant une pression de pêche accrue. Dans une perspective de gestion et ou restauration d'un habitat récifal, la colonisation du récif par les épibiontes est une étape clé à considérer.

3.2. Exemple des habitats à *Haploopsis nirae* en Bretagne Sud (France) et dans l'Øresund (Suède).

La colonisation des habitats côtiers envasés subtidiaux par les *Haploopsis* modifie drastiquement la physionomie des fonds, en favorisant l'envasement et l'exhaussement et en perturbant, par la production de tubes, l'hétérogénéité de surface (voir Fig. 8 et partie 2.2). L'extension de cet habitat et les fortes densités observées en Bretagne Sud (Ehrhold et al. 2006) et à l'inverse la régression spatiale et la décroissance forte de la population

¹⁶ Dubois, S., Commito, J.A., Olivier, F., & Retiere, C. (2006a) Effects of epibionts on *Sabellaria alveolata* (L.) biogenic reefs and their associated fauna in the Bay of Mont Saint-Michel. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **68**, 635-646.

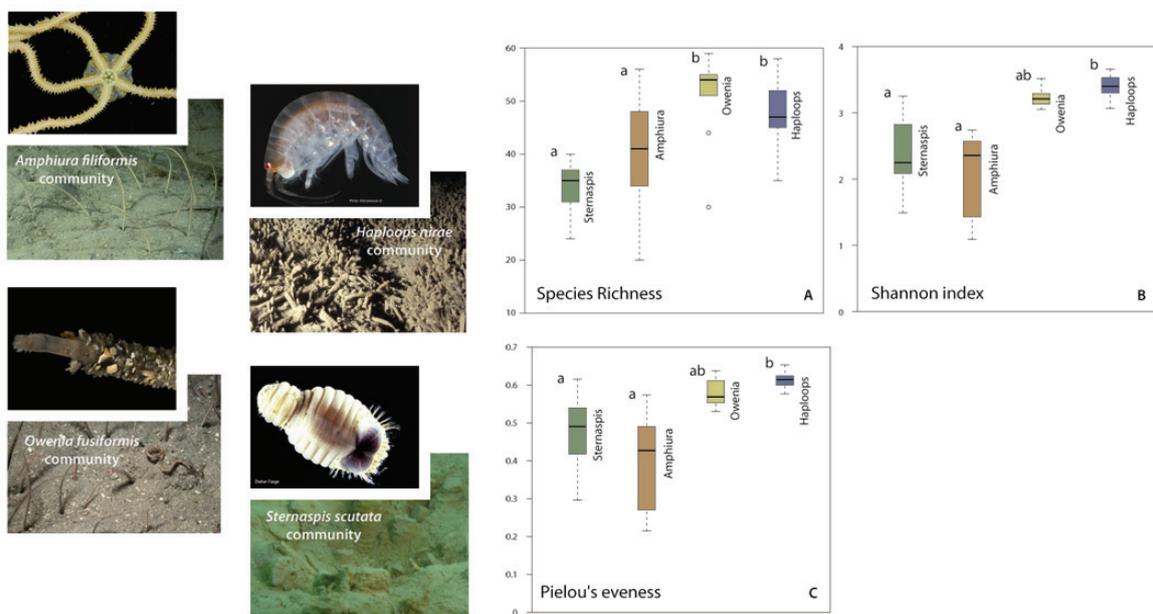


Figure 19. Indice de diversité pour chaque habitat sédimentaire échantillonné en Bretagne Sud (France) : la richesse spécifique (A), l'indice de Shannon (\log_e) (B) et l'indice d'équitabilité de Pielou (C). Un bootstrap (100 randomisations) a été réalisé sur les données de diversité, en raison d'un effort d'échantillonnage plus important sur les habitats à *Haploopsis* (Colwell 2009). Les résultats sont présentés sous forme de boîtes indiquant les quartiles Q1 et Q3. Les traits horizontaux représentent les valeurs médianes (Q2). Les traits verticaux indiquent la dispersion des données. Les différences significatives (tests non-paramétriques de Kruskal-Wallis) sont représentées par des lettres minuscules.

dans l'Øresund (Göransson 2002), rendent ce modèle biologique particulièrement intéressant pour étudier le rôle des habitats structurés par les espèces ingénieurs sur la diversité.

Plusieurs campagnes océanographiques ont été réalisées dans les 2 sites (Bretagne et Øresund), avec les mêmes protocoles expérimentaux afin d'échantillonner les espèces associées aux habitats à *Haploops* et aux principaux habitats sédimentaires voisins. Sur la base de cartographies des biocénoses existantes, des stations ont été positionnées *a priori* dans les habitats. Au sein de chaque station, plusieurs prélèvements ont été réalisés, à la fois à l'aide de carottiers (multitubes ou Reyneck) afin de collecter des échantillons de sédiments non perturbés, à l'aide d'une benne (Van Veen ou Day-Grab) pour collecter la macrofaune et à l'aide d'un petit chalut à perche pour cibler la mégafaune sessile et vagile. Toute la faune collectée a été triée (1 mm), identifiée au niveau spécifique, dénombrée et pesée (Rigolet 2013).

Bretagne Sud (France). Les indices (richesse spécifique, indices de Shannon et d'équitabilité de Pielou) montrent une diversité légèrement plus élevée au niveau des habitats à *Owenia* et à *Haploops* - deux espèces tubicoles - si l'on compare la diversité moyenne des échantillons (Fig. 19). A l'échelle de l'habitat (échantillons regroupés par stations), l'utilisation des indices de Hill (N1 et N2) confirme cette même tendance, avec néanmoins une diversité sur les habitats à *Haploops* significativement plus élevée que sur les habitats à *Owenia* (Rigolet et al. 2013¹⁷). L'analyse de la composition faunistique (Fig. 20) montre une différence très marquée entre l'habitat à *Haploops* et les sédiments meubles avoisinants, distribués selon un gradient sédimentaire. Les mêmes résultats sont obtenus indifféremment que l'on traite une matrice incluant ou excluant les *Haploops* de la liste des espèces. Malgré un effort d'échantillonnage 3 fois plus important sur les habitats à *Haploops*, l'ensemble des réplicats montre une très forte homogénéité. Les mêmes espèces (*e.g.* *Terebellides stroemii*, *Schistomeringos rudolphi*, *Heteromastus filiformis*) sont présentes dans tous les réplicats à des densités relativement similaires, sur l'ensemble de l'habitat. Cette homogénéité apparente en termes de composition faunistique se retrouve dans les indices de diversité (SR, Shannon ou Pielou). Ces derniers ne varient que très peu en fonction de la densité de l'espèce tubicole et de façon étonnante, aucune relation significative n'a été mise en évidence sur l'ensemble de la gamme de densité d'*Haploops* (de 500 à 25 000 ind.m⁻²). Il est également intéressant de noter qu'une station *a priori* identifiée comme appartenant aux vases nues à *Sternaspis scutata* présentait de faibles colonisations d'*Haploops*. Les trois réplicats de cette station sont les seuls affichés du côté positif de l'axe factoriel 1 de l'analyse des correspondances (Fig. 20). Cette station – malheureusement isolée statistiquement – illustre la force du changement généré par la présence de quelques individus d'*Haploops*.

Øresund (Suède). Les habitats sédimentaires de l'Øresund, entre la Mer Baltique et la Mer du Nord, présentent de forte similarité avec ceux de Bretagne Sud : les habitats à *Haploops* côtoient les habitats à *Amphiura filiformis*. Les prélèvements réalisés en

¹⁷ Rigolet, C., Dubois, S.F., & Thiébaud, E. (2013) Benthic control freaks: Effects of the tubicolous amphipod *Haploops nira* on the specific diversity and functional structure of benthic communities. *Journal of Sea Research*, **85**, 413-427.

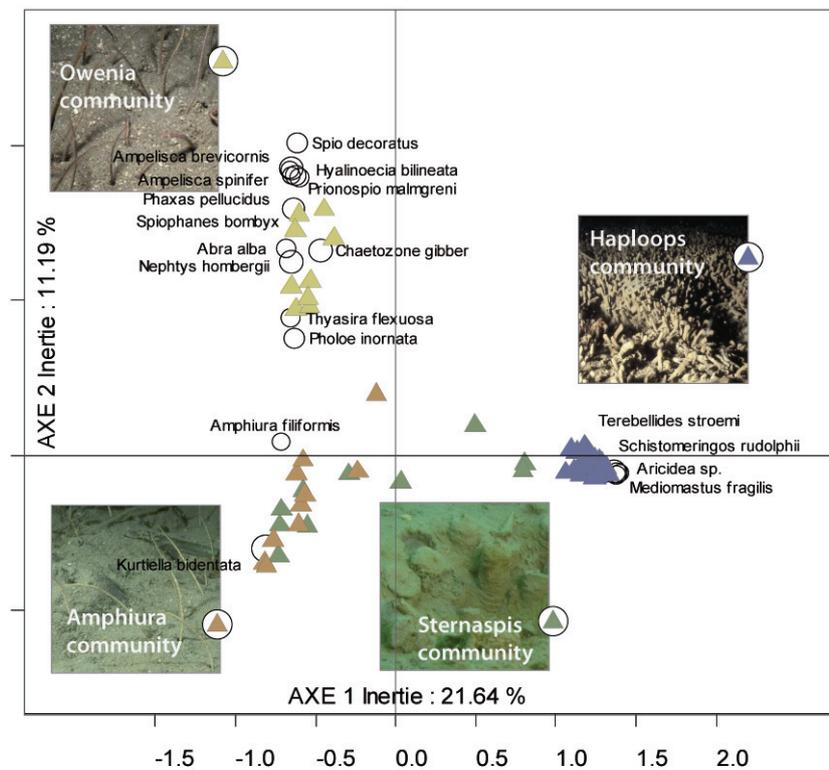


Figure 20. Analyse des correspondances sur les stations (tous les réplicats sont représentés) et les espèces. Les habitats sédimentaires échantillonnés *a priori* sont codés par des couleurs différentes. L'axe 1 (21.6% de l'inertie) discrimine nettement l'habitat à *Haploops* et l'axe 2 (11.2% de l'inertie) discrimine les stations selon un gradient sédimentaire au sein des habitats avoisinants.

collaboration avec les équipes suédoises (P. Göransson, Environmental Office of Helsingborg) en 2011 ont été comparés avec des suivis réalisés depuis les années 2000. Les densités d'*Haploops* (*H. tubicola* et *H. tenuis*) diminuent fortement au profit des populations d'*A. filiformis* et sont depuis plusieurs années inférieures à 100 ind.m⁻² (Fig. 21). Afin de tester l'influence de la diminution des espèces tubicoles d'*Haploops* sur les assemblages faunistiques, une analyse clusterielle a été réalisée sur les stations à *Haploops* échantillonnées entre 2000 et 2011, en incluant les derniers prélèvements réalisés au sein des habitats à *A. filiformis*. Les résultats montrent une évolution en deux phases de la composition faunistique de l'habitat à *Haploops* : une première phase entre 2000 et 2006 correspondant à des densités d'*Haploops* au-dessus de 500 ind.m⁻² et une seconde phase après la forte décroissance de la population d'*Haploops* en 2006, indiquant une évolution progressive vers la composition de la communauté à *Amphiura* (Fig. 21). Ces données sont encore en cours d'analyse (publication en préparation) et intégreront les données collectées au sein des habitats à *Amphiura* entre 2000 et 2011 afin de confirmer ce patron d'évolution de la composition des habitats sur le long-terme. D'ores et déjà, les résultats montrent l'échelle de temps avec laquelle la présence (ou l'absence) une espèce tubicole peut modifier durablement l'ensemble de la faune associée. Il existe cependant très peu de jeux de données sur le long terme capables de montrer ces tendances.

3.3. Définition et importance quantitative d'une espèce ingénieur : effet des facteurs environnementaux et relation avec les habitats avoisinants.

Les résultats acquis sur les habitats à *Sabellaria alveolata* ou les habitats à *Haploops* sont à mettre en perspective avec les connaissances sur la diversité des habitats structurés par les espèces tubicoles. Ces dernières affectent positivement la richesse spécifique, comme cela a été montré pour les habitats à *Ditrupa arietina* (Labrune et al. 2007) ou les habitats à *Owenia fusiformis* (Somaschini 1993), mais sans pour autant discuter l'importance de la modification physique due à la présence de tubes. Les banquettes à *Lanice conchilega* représentent probablement le modèle biologique le mieux étudié. Une synthèse de l'ensemble des échantillons collectés au sein des habitats intertidaux à *L. conchilega* sur les côtes belges de la Mer du Nord (Rabaut et al. 2007) a montré une augmentation de l'abondance de la faune associée et de la richesse spécifique avec l'augmentation de la densité de tubes (en classes de densités), excepté pour la classe de densités la plus élevée (1 500 ind.m⁻²). Un suivi temporel – pendant une seule année – d'un habitat à *L. conchilega* en Angleterre (Rhossili Bay) a également montré que même à faible densité (*ca.* 20 ind.m⁻²), la diversité et la composition des sédiments étaient affectées (Callaway 2006), confirmant ainsi ce qui avait été montré pour *Diopatra cuprea* 30 ans plus tôt (Woodin, 1978).

Contrôle vs. facilitation. Il est par contre intéressant de se placer à l'échelle de l'habitat pour regarder comment la richesse spécifique est modifiée et quelles espèces sont affectées. En d'autres termes, il semble important de regarder la diversité β , c'est-à-dire les changements et renouvellements d'espèces entre les habitats selon des gradients spatiaux, temporels ou environnementaux (Anderson et al. 2011). Il existe plusieurs

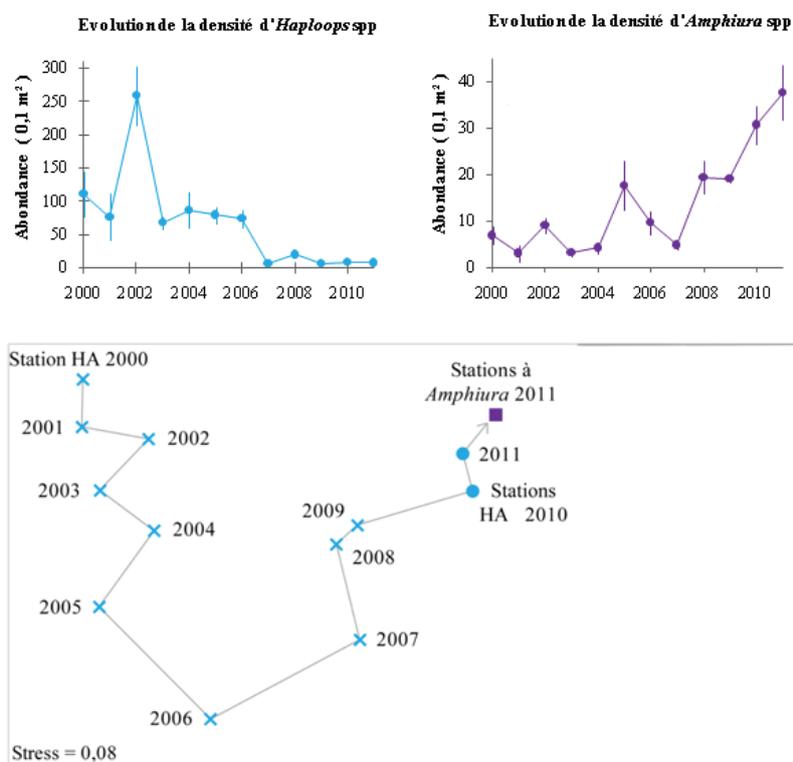


Figure 21. Panneaux du haut – Evolution de la densité d'*Haploops* spp. (*H. tubicola* et *H. tenuis*) et d'*Amphiura* spp. (*A. filiformis* et *A. chiajei*) au sein de l'habitat à *Haploops* entre 2000 et 2011. Panneau du bas – Cadrage multi-dimensionnel non-métrique (nMDS) de la station moyenne (n = 5 réplicats) positionnée au sein de l'habitat à *Haploops* entre 2000 et 2011 (en bleu). La station moyenne à *Amphiura* (n = 9 réplicats) échantillonnée en 2011 a été ajoutée (en violet). L'analyse a été faite sur la base de l'indice de similarité de Bray-Curtis, avec des données d'abondance log-transformées.

façons de mesurer la diversité β (Legendre and De Caceres 2013), par exemple à travers l'indice de Jaccard (Jaccard 1912) qui calcule le pourcentage d'espèces communes et exclusives d'habitats avoisinants. Sans explicitement mesurer cette diversité β , Rabaut et al. (2007) constatent que seules 8 espèces sur 66 (soit 12%) sont exclusivement trouvées au sein des banquettes à *L. conchilega* et donc que 88% des espèces sont également rencontrées en dehors des banquettes. De façon similaire, dans le cas des récifs à *S. alveolata*, il est possible de montrer que 93% des espèces (59 espèces sur 63) sont communes avec les sédiments avoisinants (Dubois 2003, résultats non publiés). Par contre, seulement 66% des espèces sont communes entre les habitats à *Haploops* et tous les habitats avoisinants (180 espèces sur 272) (Rigolet et al. 2014). Ces résultats laissent penser qu'une diversité spécifique plus élevée sur les habitats structurés par les espèces ingénieurs, peut résulter de processus différents. Dans le cas des habitats récifaux à *S. alveolata* (ou des banquettes à *L. conchilega*), l'espèce ingénieur joue le rôle d'un attracteur et la modification de l'environnement physique facilite l'implantation des organismes. Cet habitat possède donc une faune unique et plus diversifiée par l'addition d'espèces qui ne sont normalement pas rencontrées dans un même habitat (Dubois et al. 2002, 2006). A l'inverse, dans le cas des habitats à *Haploops*, l'espèce ingénieur joue le rôle d'un contrôleur strict de la faune associée, et génère un environnement physique qui crée des conditions spéciales que les autres habitats ne présentent pas. L'expression ultime de ces conditions en termes de diversité est la présence d'espèces endémiques : une nouvelle espèce d'amphipode (*Photis inornatus* sp. nov.) a par exemple été régulièrement trouvée en densité significative (jusqu'à 124 ind.m⁻², en moyenne 33 ind.m⁻² dans les stations où elle est présente) dans les habitats à *Haploops* (Myers et al. 2012¹⁸).

L'ingénierie, une variable environnementale ? Ainsi, la relation entre les espèces ingénieurs tubicoles et la diversité spécifique va au-delà de l'ingénierie d'un état sédimentaire en un autre. Il n'existe probablement pas de plus forte modification que la transformation d'un sédiment meuble en un substrat dur dans le cas des récifs à *Sabellaria alveolata*. Pourtant, très peu d'espèces ne sont rencontrées que dans cet habitat, ce qui limite à la simple comparaison physique l'analogie avec les habitats coralliens, qui possèdent l'un des plus fort taux d'endémisme parmi les habitats de la planète (Roberts et al. 2002). Qu'est ce qui explique que la diversité soit plus élevée ou que la composition faunistique soit différente sur les habitats structurés par les espèces tubicoles ? Il est possible de répondre à cette question en mesurant les propriétés physiques (composition sédimentaire, érosion, perméabilité, eau interstitielle, conductivité thermique *etc.*) ou les propriétés chimiques (potentiel redox, matière organique, nutriments, salinité *etc.*). Mais il est également possible d'utiliser la densité ou la biomasse de l'espèce ingénieur comme variable explicative et ainsi quantifier la part de la variabilité de la diversité qui est expliquée par les variations de sa densité. L'exercice a été réalisé sur les données acquises au cours des campagnes destinées à évaluer la diversité associée aux habitats sédimentaires envasés, incluant les habitats à *Haploops*. De nombreux paramètres environnementaux (granulométrie, matière organique totale et analyse élémentaire, chlorophylle *a* et phaeopigments dans les sédiments, potentiel redox

¹⁸ Myers, A.A., Rigolet, C., Thiebaut, E., & Dubois, S.F. (2012) A new species of amphipod, *Photis inornatus* sp nov (Corophiidea, Photidae) from a 'Haploops community' in Brittany. *Zootaxa*, 55-61.

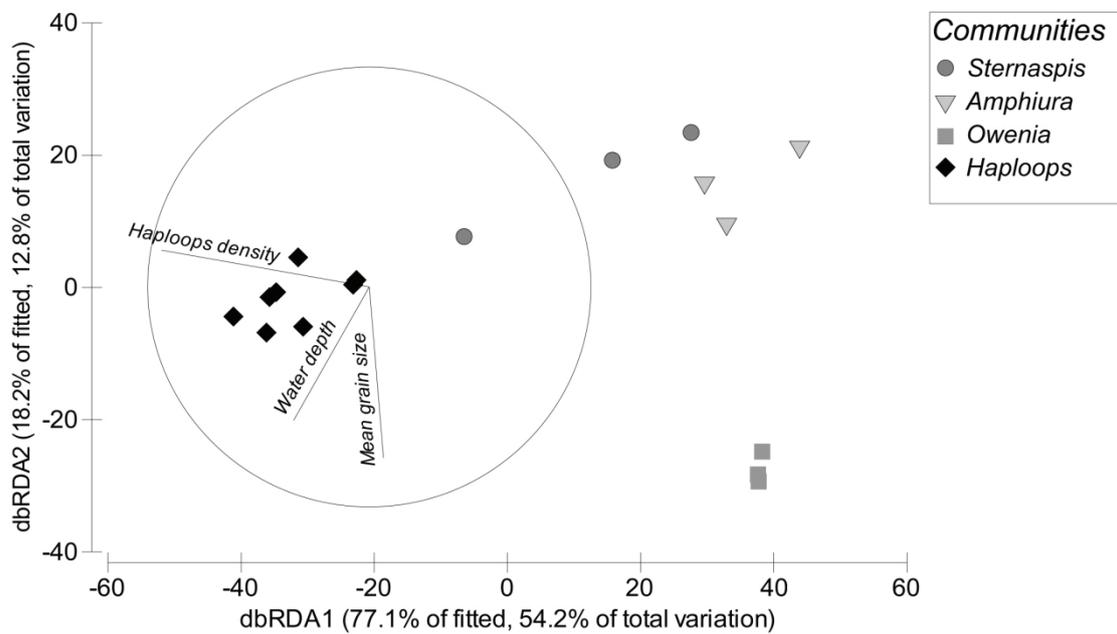


Figure 22. Résultat de l'analyse de redondance (dbRDA) entre les paramètres environnementaux (granulométrie, matière organique totale, %C, %N, chlorophylle *a* et phaeopigments dans les sédiments), incluant la densité de l'espèce tubicole *Haploops nirae*, et la composition faunistique de quatre habitats des sédiments meubles envasés de Bretagne Sud (*i.e.* *Haploops nirae*, *Amphiura filiformis*, *Owenia fusiformis* et *Sternaspis scutata*) dans la région de Concarneau. L'espèce *Haploops nirae* a été retirée de la matrice d'espèces. La variance totale est expliquée à 67% et le modèle le plus parcimonieux fait apparaître la densité d'Haploops (54%), la taille moyenne des grains (11.5%) et la profondeur (4.8%).

etc.) ont été mesurés pour toutes les stations échantillonnées sur les quatre habitats (*i.e.* *Haploops nirae*, *Amphiura filiformis*, *Owenia fusiformis* et *Sternaspis scutata*). Des modèles d'analyse de redondance (dbRDA, Anderson et al. 2008) fournissent une méthode d'ordination des relations entre la composition faunistique et les variables environnementales, afin de construire le modèle le plus parcimonieux (le moins de variables expliquant le plus de variations). La densité d'*Haploops* a été ajoutée comme variable explicative potentielle et les *Haploops* ont été retirés des listes d'espèces. Le modèle obtenu (Fig. 22) – qui explique une grande partie de la variation totale – montre que plus de la moitié (54%) de la variation de la composition faunistique est expliquée par la densité de l'espèce tubicole *H. nirae*. La taille moyenne des grains (fortement corrélée avec le pourcentage de vase et la quantité de matière organique) est le second paramètre le plus informatif (11.5%). Les caractéristiques sédimentaires apparaissent pourtant presque invariablement comme le principal facteur expliquant les patrons de diversité des communautés benthiques (*e.g.* Ellingsen 2002). D'une façon générale, il pourrait être intéressant de mesurer quantitativement la contribution des espèces ingénieurs à la diversité structurale des habitats benthiques, fournissant ainsi un indice de leur « pouvoir de transformation » sur la composition des habitats benthiques. Cette approche trouverait probablement un écho en termes de gestion et de restauration des habitats benthiques dans la mesure ou elle permettrait d'obtenir un proxy pour quantifier l'impact de la perte (ou de l'apparition) d'une espèce ingénieur. Le lien entre espèce ingénieur, biodiversité et services écosystémiques mériterait probablement une attention plus marquée (Duarte 2000). Les espèces ingénieurs, en particulier celles structurant physiquement leur propre habitat, sont les premières ciblées par la définition des habitats marins, quelles que soient les classifications (Fraschetti et al. 2008). Elles apparaissent comme des espèces clés dans les mesures de gestion liées à la perte de biodiversité (Braeckman et al. 2014).

4. Place des espèces ingénieurs tubicoles dans les réseaux trophiques : pression de filtration et compétition trophique.

La grande majorité des espèces tubicoles qui structurent des habitats sont des consommateurs primaires qui se nourrissent de la production primaire benthique ou pélagique. Dès lors que leurs densités dépassent un certain seuil, ils peuvent être perçus comme un immense filtre biologique dont la taille est définie par les contours de l'habitat que ces espèces forment. A l'instar des moulières ou des bancs d'huîtres qui contrôlent la production phytoplanctonique par leur activité de filtration et jouent un rôle majeur dans les cycles des nutriments par leur production de biodépôts (Asmus and Asmus 1991, Prins et al. 1996, Newell 2004), la question de la pression de filtration exercée par un habitat formé par une espèce suspensivore mérite d'être posée. L'estimation de cette filtration répond souvent à des besoins liés à la capacité d'épuration des suspensivores dans les zones eutrophes (Ibelings et al. 2007) ou intervient dans les calculs destinés à estimer la limite de charge d'un système conchylicole (Grant et al. 2008, Smaal et al. 2013).

Ainsi, en reprenant les exemples des habitats à *Sabellaria alveolata* et à *Haploopsis niraе*, je me suis intéressé à la place de ces espèces ingénieurs tubicoles suspensivores dans les écosystèmes. Deux approches complémentaires basées sur des hypothèses différentes ont été développées. Dans un premier temps, en faisant l'hypothèse que ces espèces se nourrissent exclusivement de particules phytoplanctoniques, j'ai cherché à évaluer la filtration des habitats qu'elles construisent. L'objectif était notamment de déterminer leurs poids relatifs dans les modèles déterministes destinés à évaluer la pression exercée par les espèces cultivées telles que les huîtres ou les moules. Dans un second temps, en faisant l'hypothèse que la nature des particules filtrées était plus complexe, je me suis intéressé à l'origine et à la diversité de la matière organique qui compose le régime alimentaire de ces espèces. L'objectif était alors de comprendre dans quelle mesure les suspensivores sont en compétition pour leur alimentation.

4.1. Les habitats structurés par les espèces tubicoles : d'importants filtres biologiques ?

Les suspensivores se nourrissent de particules en suspension dans la colonne d'eau, capturées sur des organes de filtration (Riisgård and Larsen 2000). Les polychètes suspensivores (*e.g.* Sabellidae, Sabellariidae, Serpulidae) utilisent des structures ciliaires complexes portées par des expansions tentaculaires afin de générer un courant d'eau. Les crustacés suspensivores (*e.g.* amphipodes, cirripèdes) utilisent des appendices rigides portant un ensemble de soies chitineuses pour filtrer l'eau en mouvement (Labarbera 1984). Une approche éco-physiologique identique pour les deux modèles biologiques présentés (*i.e.* *Sabellaria alveolata* et *Haploopsis niraе*), a permis de calculer la filtration pour ces deux espèces, à l'échelle individuelle dans un premier temps et, par extrapolation, à l'échelle de l'habitat.

Approche expérimentale. Expérimentalement, l'évaluation de la filtration – définie ici comme le volume d'eau épuré à 100% par unité de temps – peut se faire selon deux approches : (1) les organismes sont placés dans une enceinte en circuit clos avec une concentration (x) en chlorophylle *a* et la filtration est évaluée en suivant la décroissance de cette concentration en fonction du temps (pente de la courbe), ou (2) les organismes sont placés en circuit ouvert dans une enceinte alimentée par des micro-algues et la filtration est calculée par différence du nombre de cellules entre l'entrée et la sortie. Les deux techniques ont leurs défenseurs et leurs détracteurs. La première approche, facile à mettre en œuvre, fait l'hypothèse forte que la filtration des organismes n'est pas affectée par la concentration en nourriture (qui diminue avec le temps). De nombreuses études montrent que ce n'est pas le cas (*e.g.* Barillé et al. 1993, Bayne et al. 1993, Hawkins et al. 1998). La deuxième technique est plus difficile à mettre en place car elle nécessite le développement d'enceintes dans lesquelles le flux d'eau est laminaire. En effet, l'hypothèse est faite qu'il n'y a pas de recirculation d'eau dans l'enceinte et donc que théoriquement, chaque particule ne passe qu'une fois devant l'organe de filtration (Barillé et al. 1993). Cette approche nécessite également de connaître précisément le volume d'eau par unité de temps (débit) traversant l'enceinte. La filtration est estimée à l'aide

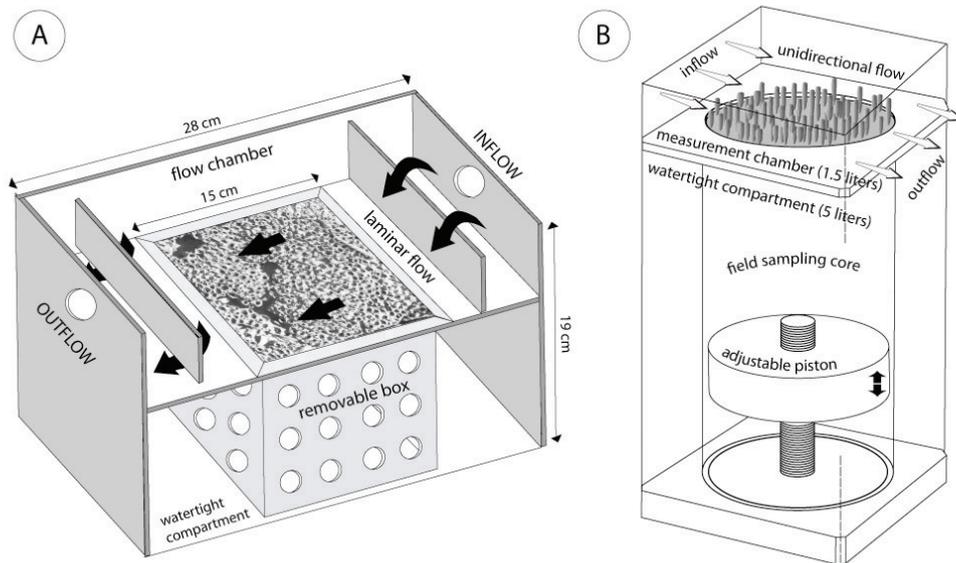


Figure 23. Enceintes expérimentales destinées à accueillir un bloc récifal à *Sabellaria alveolata* (A) ou une carotte de sédiment colonisé par *Haploopsis nirae* (B). Ces enceintes sont connectées à un circuit ouvert et font l'hypothèse d'un flux laminaire d'un mélange contrôlé de microalgues entre l'entrée et la sortie d'eau.

d'un compteur à particules qui dénombre les particules pour chaque classe de tailles (en diamètre sphérique équivalent, ESD) à l'entrée et à la sortie des enceintes. Le calcul de la filtration $F = (\text{entrée} - \text{sortie})/\text{entrée} \times \text{débit}$ ne doit se faire que sur la gamme de taille des particules retenues avec une efficacité maximale par les organismes. Cette efficacité de rétention est obtenue en analysant chaque classe de taille des particules et en estimant le pourcentage effectivement retenu par les organismes.

Les bivalves sont relativement faciles à manipuler dans des enceintes, mais les organismes tubicoles, qui vivent en association forte avec le sédiment, représentent un challenge technique. Au cours des projets de recherche qui ont hébergés ces expérimentations, deux types d'enceintes ont été développées afin de contenir des blocs récifaux de *Sabellaria alveolata*, ou des carottes de sédiment colonisé par *Haploops nirae* (Dubois et al. 2003¹⁹, Rigolet et al. 2011) (Fig. 23). Plusieurs réplicats de ces enceintes ont été connectés à un circuit ouvert alimenté par un mélange de micro-algues avec un large spectre de tailles. Comme le choix a été fait de travailler à l'échelle de la population – et non à l'échelle individuelle – le besoin d'évaluer le nombre d'individus actifs au moment des mesures de filtration est rapidement apparu nécessaire (Dubois et al. 2003) : en effet, tous les individus (environ une centaine dans chaque enceinte) ne sont pas nécessairement actifs en même temps. Des caméras ont été couplées aux enceintes afin d'évaluer en permanence le nombre d'animaux actifs au moment des mesures. Par ailleurs, afin de se rapprocher des conditions naturelles et obtenir des données pertinentes, l'influence de plusieurs paramètres environnementaux sur l'activité de filtration a été testée. En particulier, l'influence de la charge particulaire en matière inorganique a été simulée par ajout, à concentration en matière organique constante, de particules de kaolinite.

Rétention, taux de filtration et activité d'alimentation. Les calculs d'efficacité de rétention montrent que le polychète *Sabellaria alveolata* est capable de retenir à 100% des particules de 5 à 6 μm (ESD) (Dubois et al. 2003) alors que les amphipodes *Haploops nirae* ne retiennent à 100% que les particules supérieures à 20 μm (ESD) (Rigolet et al. 2012). A titre de comparaison, les organismes suspensivores possédant des structures de filtration plus complexes tels que les bivalves ou les ascidies sont capables de retenir des particules beaucoup plus petites, de l'ordre de 3 à 4 μm (Palmer and William 1980, Sobral and Widdows 2000, Armsworthy et al. 2001). Il existe donc de fortes différences quant aux capacités intrinsèques de capture des particules chez les suspensivores.

Le suivi de l'activité de filtration, par la détermination du nombre d'individus actifs, permet de montrer que la charge en matière inorganique n'a pas d'effet significatif sur le comportement de *S. alveolata* (Dubois et al. 2009b²⁰) mais stimule les individus d'*H. nirae*, ce qui est à mettre en relation avec la colonisation exclusive des sédiments envasés par *H. nirae* (Rigolet et al. 2012). De la même manière, les suspensivores ne réagissent

¹⁹ Dubois, S., Barillé, L., & Retière, C. (2003) Efficiency of particle retention and clearance rate in the polychaete *Sabellaria alveolata* L. *Comptes Rendus Biologies*, **326**, 413-421.

²⁰ Dubois, S., Barillé, L., & Cognie, B. (2009b) Feeding response of the polychaete *Sabellaria alveolata* (Sabellariidae) to changes in seston concentration. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **376**, 94-101.

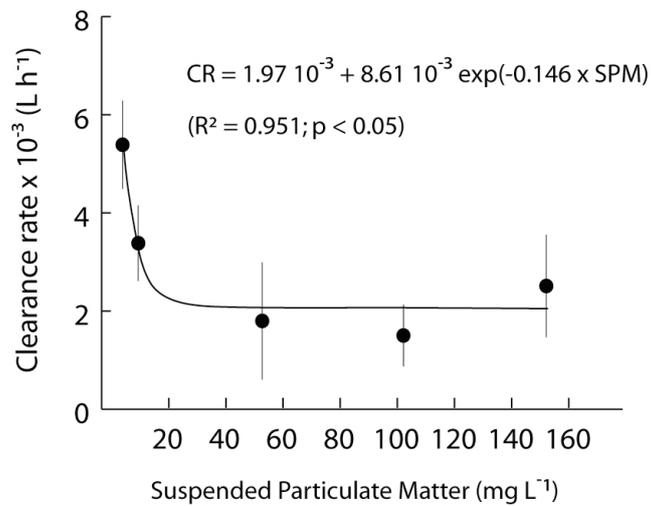


Figure 24. Effet de la charge en matière inorganique sur la filtration individuelle (en mL.h⁻¹) du polychète *Sabellaria alveolata*. Les mesures sont effectuées sur des blocs récifaux de 225 cm² comportant plus de 500 individus. Le mélange expérimental est composé de *Skeletonema costatum*. Les charges sestoniques en matière inorganique (de 6.5 à 153.8 mg.L⁻¹) ont été choisies pour représenter les variations possibles des conditions naturelles sur les habitats à *Sabellaria alveolata* en baie du Mont-Saint-Michel.

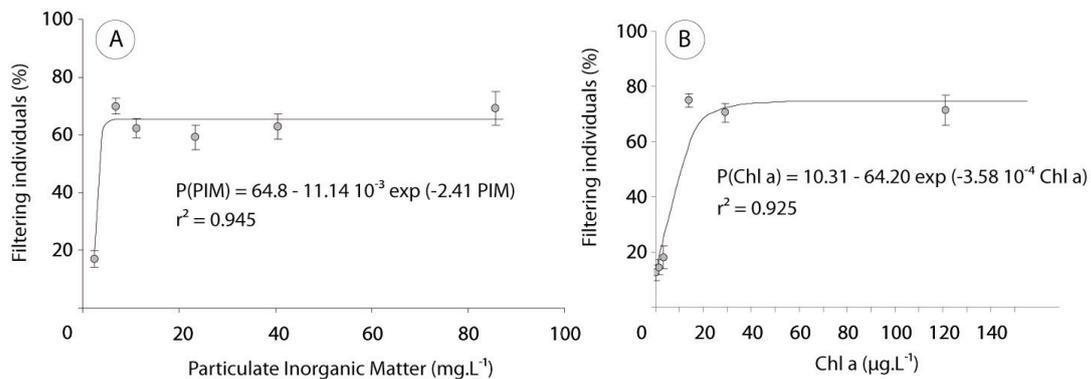


Figure 25. Effet de la charge en matière inorganique (A) et organique (B) sur l'activité de filtration de l'amphipode *Haploops niraе*. Les charges en matière inorganique (de 2.3 à 85.5 mg.L⁻¹) ont été choisies pour représenter les variations possibles des conditions naturelles sur les habitats à *Haploops niraе* en baie de Concarneau. Les charges en matière organique varient de 0 à 121.5.5 µg Chl a.L⁻¹. Le mélange expérimental est composé de la diatomée *Thalassiosira weissflogii*. L'activité est mesurée à partir d'analyses d'images de carottes contenant une centaine d'individus, suivis individuellement toutes les 3 minutes. Lors de la variation expérimentale d'un facteur, tous les autres sont fixés et considérés comme constants (débit dans l'enceinte, lumière, température, salinité, concentrations en matière organique/inorganique). Ce modèle a également permis de montrer qu'il ne faut que 6.5 jours pour que l'ensemble du volume des baies de Concarneau et Vilaine soit filtré par *H. niraе*. Mais cet effet est atténué par un fort renouvellement des eaux de ces baies.

pas de façons identiques face aux variations naturelles – ou simulées – d’un paramètre tel que la turbidité.

Les calculs permettent d’évaluer la filtration individuelle pour les deux espèces, sans charge inorganique : $5.3 \text{ mL.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$ pour *S. alveolata* et $14.6 \text{ mL.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$ pour *H. nirae*. Plusieurs études proposent des valeurs de filtration individuelle pour des espèces, de taille et de morphologie différentes, révélant ainsi une très large gamme de taux de filtration chez les suspensivores. Ces valeurs de filtration prennent donc un sens écologique plus grand si elles sont standardisées, par exemple pour 1 g de matière sèche. Dans ce cas, les calculs de filtration obtenus après l’évaluation des biomasses des organismes donnent $0.93 \text{ L.h}^{-1}.\text{g}_{\text{dmw}}^{-1}$ pour *S. alveolata* et $25.2 \text{ L.h}^{-1}.\text{g}_{\text{dmw}}^{-1}$ pour *H. nirae*. Les amphipodes tubicoles comme *H. nirae* semblent donc filtrer des volumes d’eau beaucoup plus importants que les huîtres creuses *Crassostrea gigas* ($4.2 \text{ L.h}^{-1}.\text{g}_{\text{dmw}}^{-1}$, Ropert and Gouletquer 2000) ou les moules *Mytilus edulis* ($1.5 \text{ L.h}^{-1}.\text{g}_{\text{dmw}}^{-1}$, Prins et al. 1994). Ces valeurs s’expliquent par la proportion massique des organes de filtration, beaucoup plus importants chez les amphipodes dont les structures antennaires sont particulièrement développées comparativement au reste du corps (Møller and Riisgård 2006, Rigolet et al. 2012).

La charge en matière inorganique affecte négativement la filtration des organismes, de façon exponentielle (Fig. 24), ce qui a été largement démontré notamment chez les bivalves: les particules inorganiques colmatent les structures alimentaires et diminuent leur efficacité de capture et de transport, ce qui affecte également la capacité de rétention (Barillé et al. 1997, Sobral and Widdows 2000). La production de pseudo-fécès est un mécanisme qui permet de gérer les variations de la matière inorganique (Dubois et al. 2005), expliquant ainsi l’absence de variation du nombre d’individus actifs chez *S. alveolata*. Le nombre d’individus actifs d’*H. nirae* augmente exponentiellement avec la charge en particules inorganiques, mais également avec la concentration en chlorophylle *a* (Fig. 25). Au contraire, le débit semble avoir peu d’influence.

Au-delà des informations éco-physiologiques essentielles apportées par ces expériences en milieu contrôlé, les modèles mathématiques exprimant les variations du volume d’eau filtré ou du nombre d’individus actifs permettent une extrapolation à l’échelle de l’habitat et de l’écosystème dans lequel cet habitat se développe. Par exemple, l’exercice de changement d’échelle a permis de comparer la filtration journalière des récifs de *Sabellaria alveolata* ($1.31 \cdot 10^6 \text{ m}^3.\text{jour}^{-1}$) avec les populations de bivalves cultivés comme les huîtres ($1.67 \cdot 10^6 \text{ m}^3.\text{jour}^{-1}$) ou les moules ($5.28 \cdot 10^6 \text{ m}^3.\text{jour}^{-1}$) en baie du Mont Saint-Michel, révélant des valeurs du même ordre de grandeur. Une première tentative d’intégration des lois de filtration de *S. alveolata* dans un modèle numérique déterministe développé par Cugier et al. (2010) a conclu que la pression de filtration de l’habitat récifal pouvait être considérée comme négligeable au regard des habitats subtidiaux à *Crepidula fornicata* (espèce ingénieur allogénique). Ce travail a fait apparaître le besoin de lois de filtration standardisées et ne tient pas compte de l’efficacité de rétention des organismes en fonction des spectres de taille des particules, ni de leur comportement en fonction des variations de la charge particulaire. En utilisant une approche très similaire, un modèle numérique couplant l’hydrodynamisme et la production primaire a été développé en Bretagne Sud (baies de Concarneau et Vilaine), afin de tester la pression de filtration des

habitats à *Haploopsis niraе*. Sur la base des cartes de distribution de cette espèce, des densités observées et de la dynamique de la population (Rigolet et al. 2012), les premiers résultats montrent que l'ajout d'*H. niraе* dans le modèle contribue à une diminution de la quantité de chlorophylle *a* simulée qui peut atteindre localement 29%. Mais un court temps de séjour des masses d'eau dans ces zones (3 à 4 jours) minimise l'effet de cet habitat sur la production primaire.

Les espèces ingénieurs sont souvent grégaires et suspensivores. Elles ont très probablement des rôles majeurs dans le contrôle de la production primaire, à petite et à grande échelle. Cela a pu être montré pour les moulières (*e.g.* Asmus and Asmus 1991) ou les vasières à *Corophium volutator* (Riisgård et al. 2007) à l'aide de modèles hydrodynamiques qui se révèlent parfaitement adaptés à ces questionnements. Cependant, on mesure à l'aide d'expériences éco-physiologiques l'importance de prendre en considération des paramètres aussi cruciaux que la capacité de rétention des particules ou le comportement d'alimentation des organismes.

4.2. Contribution des sources de matière organique allochtone et autochtone au régime alimentaire des espèces ingénieurs structurantes. Compétitions intra- et inter-spécifiques.

Les modèles déterministes écologiques couplant des modules hydrodynamiques à des modules de production primaire sont des outils performants pour modéliser dans l'espace et le temps, l'impact de populations ou d'habitats sur le réseau trophique (Mc Kindsey et al. 2006, Cugier et al. 2010). Cependant, dans le cas d'applications au domaine intertidal (ou subtidal peu profond), ces modèles prennent rarement en compte la diversité des sources de matière organique. L'utilisation de bio-marqueurs permet de déterminer la nature et l'origine des pollutions dans les tissus animaux (*e.g.* Marigomez et al. 2013) mais également de tracer l'origine et de quantifier les sources de matière organique assimilées dans les tissus des organismes (*e.g.* Boschker and Middelburg 2002). Depuis une dizaine d'année, j'ai intégré l'utilisation des isotopes stables naturels et des acides gras comme des outils permettant de mieux définir les régimes alimentaires des espèces étudiées, en particulier les espèces ingénieurs tubicoles. En utilisant plusieurs modèles biologiques, j'ai cherché à quantifier les contributions des sources autochtones *vs.* allochtones à leur régime alimentaire, mais également à déterminer la part de la production primaire pélagique *vs.* benthique.

Ces approches se placent dans le cadre plus large de la structure et du fonctionnement des réseaux trophiques, notamment dans les environnements dominés (en termes de diversité et de biomasse) par les suspensivores. Les systèmes anthropisés sont, à ce titre, de remarquables sites pour tenter de comprendre *in situ* comment les suspensivores exploités (tels que les huîtres *Crassostrea gigas* ou les moules *Mytilus edulis*) coexistent avec des habitats dominés par des suspensivores tubicoles sauvages tout aussi abondants tels que les récifs à *Sabellaria alveolata* ou les banquettes à *Lanice conchilega*. Les isotopes stables (voir principe en annexe) ont été utilisés pour déterminer la compétition

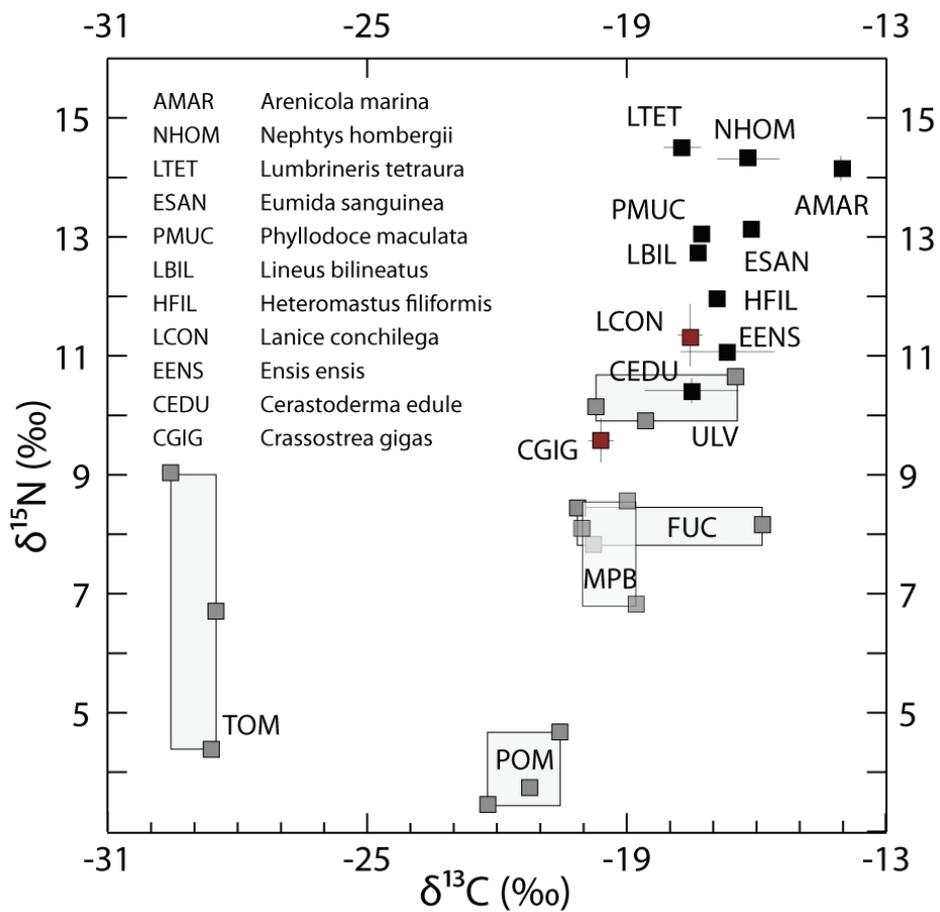


Figure 26. Composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) de la macrofaune benthique associée aux habitats à *Lanice conchilega* en baie de Veys. La composition isotopique de l'huître creuse *Crassostrea gigas* dans les parcs ostréicoles sur cet habitat est également figurée (en rouge). L'ensemble des sources est rapporté : TOM = apports organiques terrigènes, POM = phytoplancton pélagique, MPB = microphytobenthos, ULV = *Ulva* sp. et FUC = *Fucus* sp. Modifié d'après Dubois et al. 2007b.

potentielle intra- et inter-spécifique et discuter ainsi de la place et du rôle des espèces tubicoles dans les réseaux trophiques côtiers.

Approche générale. La baie des Veys (Normandie, France) est un système conchylicole classique des côtes de la Manche, comportant une charge importante de structures mytilicoles (bouchots à moules *Mytilus edulis*) et ostréicoles (tables à huîtres *Crassostrea gigas*). Une grande partie de cette baie est également colonisée par une banquette à *Lanice conchilega*, dont les densités atteignent 7 000 ind.m⁻² (Ropert and Dauvin 2000). Cet habitat se développe sur la majeure partie de la zone où les tables ostréicoles (parc) ont été posées, et s'étend au-delà sur plusieurs dizaines d'hectares. Afin de déterminer la compétition trophique – si elle existe – entre les deux espèces ingénieurs structurantes que sont *L. conchilega* et *C. gigas* et leur faune associée, les organismes benthiques ont été échantillonnés selon plusieurs approches :

(1) sur une zone restreinte de 250 m², la faune associée aux banquettes à *L. conchilega* a été échantillonnée afin de tester l'hypothèse que les sources de matière organique benthiques alimentent principalement la base du réseau trophique des communautés structurées par une espèce ingénieur autogénique ;

(2) sur l'ensemble du parc ostréicole (300 hectares, n = 7 stations), les espèces *L. conchilega* et *C. gigas* ont été échantillonnées ainsi que les principales espèces suspensivores colonisant les tables, *i.e.* les polychètes serpulidae *Spirobranchus lamarcki*, les moules *Mytilus edulis*, les balanes *Austrominius modestus*, et les ascidies *Ascidia aspersa*. Cet échantillonnage a permis de tester l'hypothèse d'une variabilité spatiale à petite échelle entre les organismes, en fonction du niveau bathymétrique et/ou des caractéristiques sédimentaires ;

(3) afin de tester la variabilité temporelle de la contribution des sources au régime alimentaire des principales espèces de suspensivores, deux sites conchylicoles fonctionnellement différents ont été échantillonnés tous les 2 mois pendant 2 ans : la baie des Veys, système macrotidal protégé et le site de Lingreville (Cotentin), système mégatidal exposé. Les principales espèces de suspensivores ont été échantillonnées. *C. gigas*, *M. edulis* et le gastéropode *Crepidula fornicata* ont été collectés sur les deux sites. *L. conchilega* et le bivalve *Cerastoderma edule* ont été collectés en baie des Veys, et *Sabellaria alveolata* sur le site de Lingreville. Cet échantillonnage a permis de tester l'hypothèse d'une variabilité saisonnière contrôlée par le fonctionnement hydro-sédimentaire du site.

Lors de chaque échantillonnage, les sources de matière organique potentielles ont été échantillonnées : le phytoplancton, le sédiment dont le microphytobenthos (MPB) a été extrait, les macroalgues (*Fucus* sp. et *Ulva* sp.) et la matière organique d'origine terrigène provenant des apports continentaux.

Benthique vs. pélagique. L'analyse de la composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) de la faune associée aux banquettes à *L. conchilega* (Fig. 26) montre que la base du réseau trophique est supportée par le microphytobenthos et/ou les macroalgues (Dubois et al.

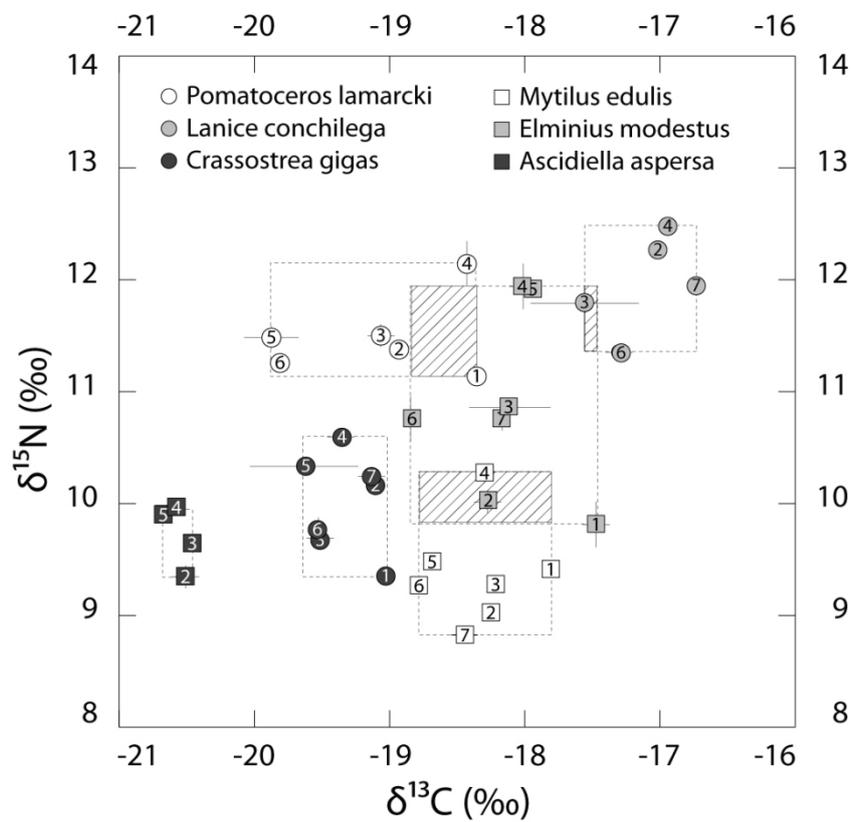


Figure 27. Composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) des 6 espèces de suspensivores échantillonnées à l'échelle de l'habitat à *Lanice conchilega* et des parcs ostréicoles. Les stations sont représentées par des numéros et le range de la variabilité spatiale des compositions isotopiques est représenté par un trait en pointillé. Noter la très faible superposition (hachures) entre les espèces.

2007b²¹). Le $\delta^{13}\text{C}$ des organismes indique que les apports terrigènes sont négligeables et le $\delta^{15}\text{N}$ des suspensivores comme les coques *C. edule*, les couteaux *Ensis directus* ou les lanices *L. conchilega* (autour de 11‰), ne peut pas être expliqué par la composition du phytoplancton (ca. 4‰). La composition isotopique des huîtres *C. gigas* élevées dans des poches sur cet habitat benthique est significativement plus appauvrie en ^{13}C et ^{15}N , indiquant une contribution plus importante de la production pélagique phytoplanctonique. Les sources autochtones benthiques apparaissent donc comme fondamentales dans le réseau trophique associé à cet habitat. La contribution des macroalgues (Ulves et *Fucus*) – qui se développent sur les substrats rocheux proches ou sur les structures ostréicoles – n’est sans doute pas directe. Les macroalgues sont plus probablement intégrées aux sédiments après fragmentation et contribuent à l’alimentation du réseau benthique *via* la boucle microbienne (Riera and Hubas 2003, Rossi 2007). Le MPB apparaît également comme un élément clé de la base du réseau trophique, ce qui a été mis en évidence dans des systèmes intertidaux aussi variés que les écosystèmes conchylicoles envasés de Marenne-Oléron (France) (Riera et al. 1996, Riera et al. 1999), les vasières de la baie de Kwangyang (Corée) (Kang et al. 2006), ou l’estuaire Schelde (Pays-Bas) (Middelburg and Nieuwenhuize 1998, Rossi 2004). Cependant, cette première approche montre également que la composition isotopique des principaux suspensivores n’est pas identique, et suggère ainsi une composition différente dans les régimes alimentaires.

Variabilité spatiale. La signature de 6 espèces de suspensivores sur l’ensemble de la zone des parcs ostréicoles conforte l’idée de régimes alimentaires spécifiques quel que soit le site échantillonné (Fig. 27) (Dubois et al. 2007a²²). Les gammes de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (de -17‰ à -21‰) et de $\delta^{15}\text{N}$ (de 9‰ à 12‰) sont paradoxalement élevées pour des organismes appartenant tous au groupe des suspensivores. La distribution des compositions isotopiques ne montre par ailleurs que très peu de superposition entre les espèces. On constate également que certaines espèces comme les ascidies présentent peu de variabilité spatiale comparativement à d’autres, comme les balanes. Néanmoins, la variabilité spatiale intra-spécifique est inférieure à la variabilité spatiale inter-spécifique et appelle à l’utilisation de modèles mathématiques pour tenter de caractériser les régimes alimentaires de chaque espèce. Les valeurs moyennes des espèces et des sources potentielles de nourriture sur l’ensemble de la zone ont été utilisées afin de lisser la variabilité spatiale et de fournir une image intégrée des régimes alimentaires. Les sorties du modèle de mélange Isosource (Phillips and Gregg 2003) – qui fournissent un spectre des solutions possibles pour 4 sources et 2 éléments – ont été moyennées par source. L’utilisation d’un modèle bayésien aurait permis l’incorporation de la variabilité spatiale et l’intégration d’une variabilité au niveau du fractionnement isotopique. Néanmoins, la bonne discrimination des compositions isotopiques des sources permet d’être confiant

²¹ Dubois, S., Marin-Leal, J.C., Ropert, M., & Lefebvre, S. (2007b) Effects of oyster farming on macrofaunal assemblages associated with *Lanice conchilega* tubeworm populations: A trophic analysis using natural stable isotopes. *Aquaculture*, **271**, 336-349.

²² Dubois, S., Orvain, F., Marin-Leal, J.C., Ropert, M., & Lefebvre, S. (2007) Small-scale spatial variability of food partitioning between cultivated oysters and associated suspension-feeding species, as revealed by stable isotopes. *Marine Ecology-Progress Series*, **336**, 151-160.

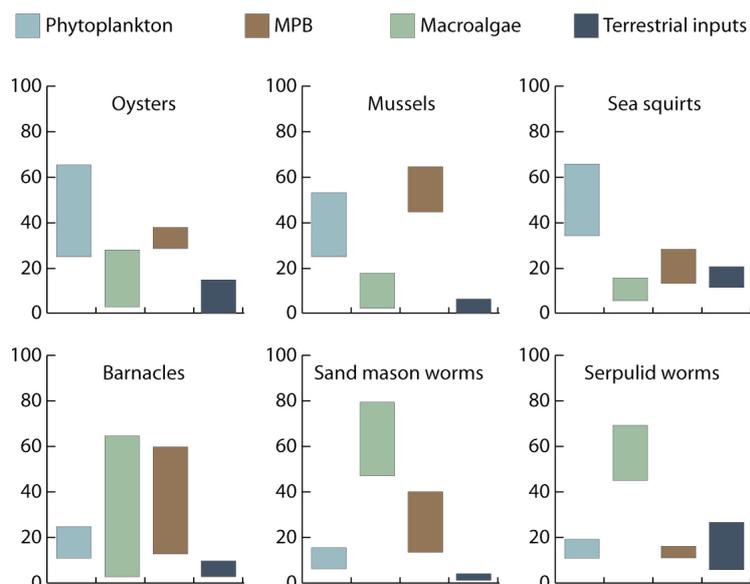


Figure 28. Contribution des sources de matière organique autochtones (microphytobenthos MPB et macroalgues) et allochtones (apports terrigènes et phytoplancton) au régime alimentaire de 6 espèces de suspensivores en baie des Veys (Normandie, France). Les histogrammes indiquent les contributions (en pourcentage) minimum et maximum obtenues selon le modèle de mélange Isosource. Comme les modèles proposent une fréquence de distribution des solutions possibles, il est possible que la somme des maximums dépasse 100%. Modifié d'après Dubois et al. 2007b.

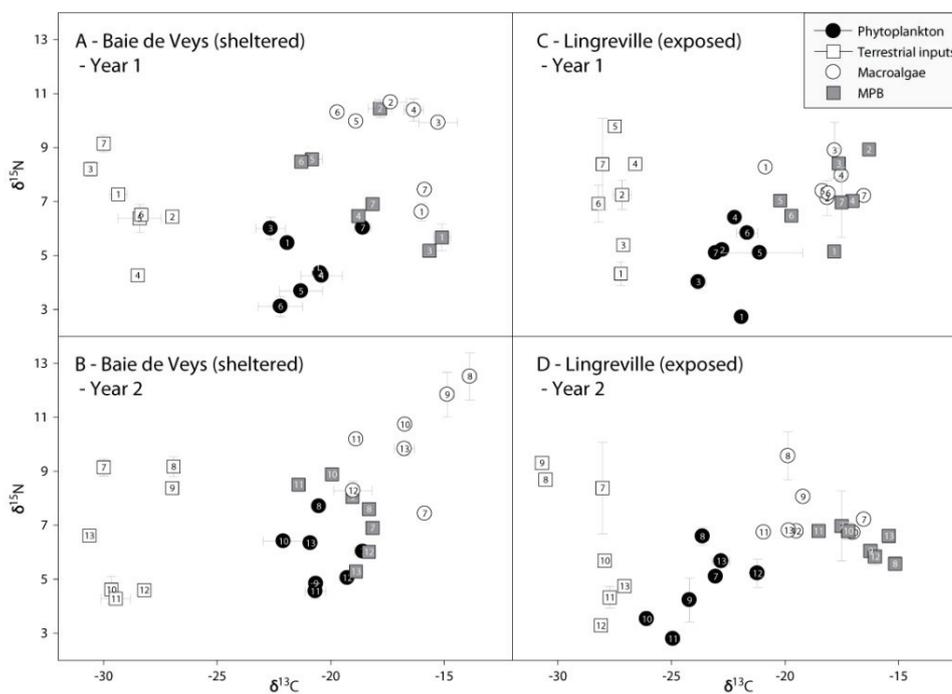


Figure 29. Composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) des sources de matière organique dans les deux systèmes échantillonnés, la baie des Veys (A – B) et Lingreville (C – D), en fonction du temps. Les 4 sources (phytoplancton, macroalgues, microphytobenthos et apports terrigènes) ont été échantillonnées tous les deux mois pendant 2 ans. Les mois de mai, juillet, septembre, novembre, janvier et mars correspondent aux codes 1 à 6 et 7 à 12, respectivement pour les 2 années de suivi. D'après Marin-Leal et al. 2008.

dans les sorties du modèle. La Fig. 28 traduit sous forme de régime alimentaire les différences constatées dans la composition isotopique des organismes. Les résultats du modèle de mélange sont donnés sous forme de contribution minimale et maximale pour chaque source. Le phytoplancton contribue significativement au régime alimentaire des huîtres, moules et ascidies mais beaucoup moins pour les autres espèces qui se nourrissent essentiellement sur les particules de macroalgues. Le MPB apparaît comme une composante essentielle du régime alimentaire des suspensivores, à l'exception peut-être des ascidies et serpulidae. La spatialisation des résultats du modèle de mélange pour chaque site échantillonné avec les caractéristiques environnementales montre un effet significatif à l'échelle de la zone d'étude (Dubois et al. 2007a). La contribution des macroalgues est significativement plus élevée pour les stations proches des zones rocheuses alors que la contribution du MPB augmente avec l'éloignement du substrat rocheux et le niveau sur l'estran. Ces résultats indiquent que même à méso-échelle (*i.e.* 250 mètres), la composition isotopique des organismes peut être affectée par des variations de l'habitat.

Variations temporelles. Le suivi temporel bimestriel sur deux années a permis d'obtenir une image complète du fonctionnement de 2 systèmes contrastés structurés par les suspensivores (Marin-Leal et al. 2008²³, Lefebvre et al. 2009²⁴). Les sources de matière organique présentent une forte variabilité de leur composition isotopique au cours de l'année, mais également entre les années. Elles restent par contre bien discriminées pour chaque date (Fig. 29). Les compositions isotopiques des suspensivores présentent également des patrons de variation intra- et inter-annuelle. La composition du régime alimentaire a été calculée pour toutes les espèces et pour chaque date d'échantillonnage sur les 2 années à l'aide des mêmes modèles de mélange (Phillips and Gregg 2003). La contribution du phytoplancton (source allochtone) présente d'importantes variations qui ont été examinées à la lumière de la disponibilité de cette source (approximée par la quantité de chlorophylle *a* dans la colonne d'eau). Les régressions entre la quantité de chlorophylle *a* et la contribution du phytoplancton sont significatives pour la plupart des espèces (Lefebvre et al. 2009) (Fig. 30), indiquant notamment une adaptation du régime alimentaire aux conditions environnementales, en particulier pendant les périodes de blooms. Les deux sites fonctionnent différemment. Le site de Lingreville est très exposé et *de facto* très soumis aux apports allochtones. La contribution du MPB y est plus limitée en raison d'un sédiment plus sableux et souvent remanié par les courants de marée. Toutes les espèces sont fortement dépendantes de la production phytoplanctonique, à l'exception du polychète tubicole *Sabellaria alveolata*. Cette espèce confirme que la production phytoplanctonique affecte la signature des suspensivores, mais la contribution des apports autochtones comme le MPB est beaucoup plus importante dans son régime alimentaire. A l'inverse, le site de la baie des Veys

²³ Marin-Leal, J.C., **Dubois, S.**, Orvain, F., Galois, R., Blin, J.L., Ropert, M., Bataille, M.P., Ourry, A., & Lefebvre, S. (2008) Stable isotopes (delta C-13, delta N-15) and modelling as tools to estimate the trophic ecology of cultivated oysters in two contrasting environments. *Marine Biology*, **153**, 673-688.

²⁴ Lefebvre, S., Marin Leal, J.C., **Dubois, S.**, Orvain, F., Blin, J.-L., Bataillé, M.-P., Ourry, A., & Galois, R. (2009) Seasonal dynamics of trophic relationships among co-occurring suspension-feeders in two shellfish culture dominated ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **82**, 415-425.

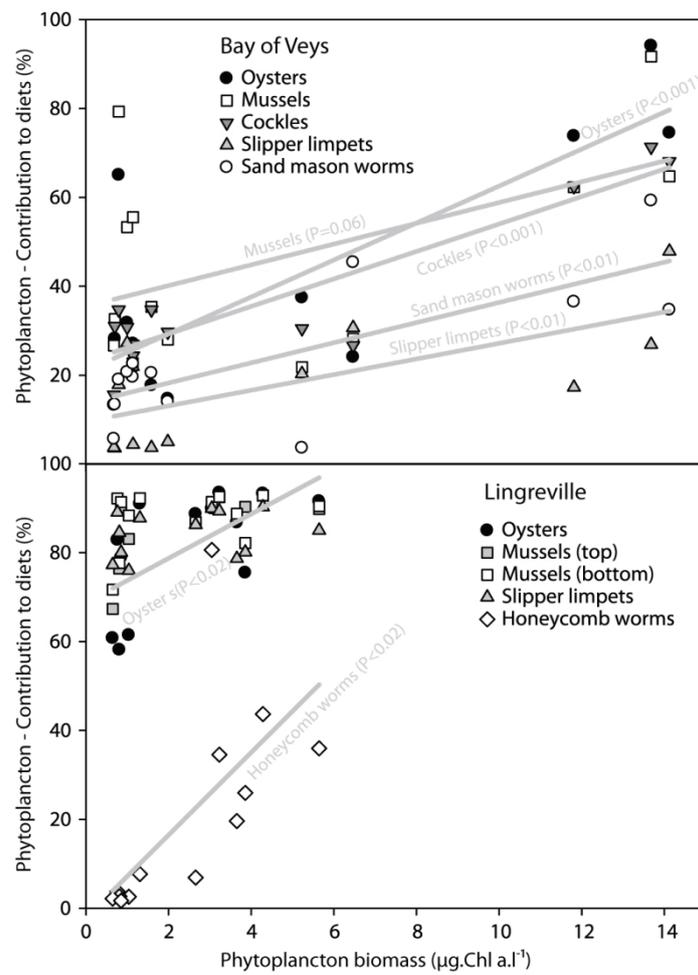


Figure 30. Contribution du phytoplancton au régime alimentaire des suspensivores en fonction de la biomasse chlorophyllienne dans la colonne d'eau (en $\mu\text{g de Chl } a.l^{-1}$) au cours de l'année. Les données des contributions relatives sont extraites des modèles de mélange pour chaque espèce et chaque site d'étude. D'après Lefebvre et al. 2009.

montre des contributions beaucoup plus variables mais moins de variabilité interspécifique. Les espèces possèdent le même patron d'adaptation de leur régime alimentaire aux conditions environnementales.

Dynamique et intégration des tissus. Le suivi temporel des compositions isotopiques permet également d'évoquer la question cruciale de l'intégration de la variabilité temporelle des sources dans la composition isotopique des consommateurs (Cabana and Rasmussen 1996). En isotopie écologique, l'échantillonnage qui consiste à collecter le couple prédateur-proie au même instant fait l'hypothèse forte d'une intégration instantanée du signal de la proie dans les tissus du prédateur, ou à défaut l'hypothèse que la composition isotopique de la proie n'a pas varié dans le temps qui a précédé sa collecte (et qui correspond au turnover des tissus du prédateur). C'est rarement le cas. On mesure ici l'importance de connaître la physiologie des organismes étudiés car le temps d'intégration du signal varie en fonction des espèces et des tissus, pour ne mentionner que ces deux facteurs (voir synthèse dans Dalerum and Angerbjorn 2005).

Un modèle de dynamique énergétique (DEB) a été appliqué au signal de chlorophylle *a* et au suivi de la biomasse des huîtres afin de calculer le turnover de cette espèce et ainsi estimer le temps d'intégration du signal de la source (Marin-Leal et al. 2008). Cette approche dynamique énergétique indique que jusqu'à 3.5% des tissus peuvent être renouvelés par jour, pour une huître adulte, dans les périodes de plus forte production secondaire (mai, juin). Traduit en langage isotopique, cela signifie que l'on suppose l'absence de variation de la composition isotopique de la source pendant 28 jours lorsque l'on calcule les contributions au régime alimentaire. De façon plus cruelle, ce modèle montre que le renouvellement est inférieur à 0.5% lors des mois les plus froids et donc que calculer des contributions relatives des sources à ce moment de l'année est impossible. Très peu d'études prennent la peine de considérer les hypothèses qui sont faites en termes de renouvellement des tissus, et les approches de modélisation énergétique offrent des perspectives d'amélioration fondamentales pour l'outil isotopique (Pecquerie et al. 2010, Emmery et al. 2011).

4.3. Complexité et structure du réseau trophique des habitats subtidaux structurés par les espèces ingénieurs tubicoles. Cas des habitats à *Haploops*.

La production microphytobenthique est particulièrement importante sur les vasières intertidales (Guarini et al. 2000). Il semble donc cohérent de retrouver cette source de nourriture dans le régime alimentaire des suspensivores et déposivores benthiques intertidaux (Herman et al. 2000, Rossi et al. 2004, Kang et al. 2006). Les compositions isotopiques obtenues pour les espèces ingénieurs tubicoles comme *Sabellaria alveolata* (Lefebvre et al. 2009) ou *Lanice conchilega* (Dubois et al. 2007b) confirment le rôle central du MPB dans les habitats benthiques. Cependant, la forte contribution du MPB dans les environnements sableux comme les habitats à *L. conchilega* est moins intuitive et soulève la question d'un possible mécanisme facilitant la production et/ou la disponibilité du MPB pour les organismes benthiques. Cette idée n'est pas nouvelle, même si elle a

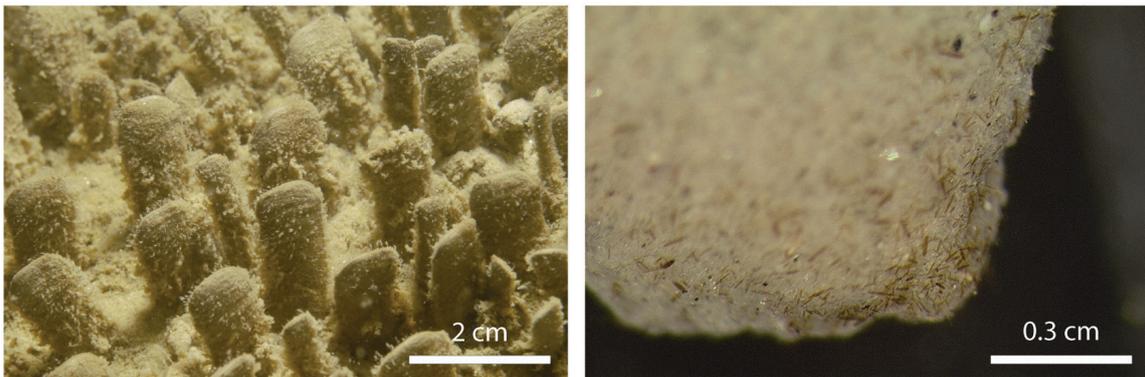


Figure 31. A gauche - Tubes d'*Haploopsis nirae* dans le sédiment. A droite - Vue rapprochée à la loupe binoculaire de l'extrémité d'un tube d'*H. nirae* collecté en juin et montrant la présence de denses colonies de diatomées appartenant au genre *Navicula* (bâtonnets marrons). Tous les tubes examinés étaient identiques. D'après Rigolet et al. 2014.

récemment été reformulée (Passarelli et al. 2013). Elle dérive de l'idée initiale de « gardening » par les espèces ingénieurs allogéniques comme les arénicoles. Hylleberg (1975) suggère que les fécès du polychète *Abarenicola pacifica*, plus riche en matière organique, facilitent la production de microorganismes, qui en retour contribuent à l'alimentation de cette espèce. Cette idée a été reprise par Newell et al. (2002) qui montrent que la forte production de fécès et pseudo-fécès par les bancs d'huîtres stimule la production microphytobenthique. Beaucoup plus récemment, une relation de facilitation a été mise en évidence entre l'espèce galéicole bioturbatrice *Hediste diversicolor* (Passarelli et al. 2012a) ou des tubes artificiels (Passarelli et al. 2012b) et le biofilm microphytobenthique. Tous ces résultats proviennent d'études conduites en milieu intertidal. Les habitats à *Haploops nirae* ont été utilisés pour tester l'hypothèse d'une contribution du MPB au fonctionnement du réseau trophique en milieu subtidal.

Approche générale. La composition isotopique d'organismes benthiques collectés à l'aide d'une benne (macrofaune) ou d'un chalut à perche (méga-faune) a été analysée au sein des habitats à *Haploops nirae* et dans la communauté à *Amphiura filiformis* avoisinante, en baie de Concarneau (Bretagne Sud) (Rigolet et al. 2014b²⁵). Un ensemble de 2 transects de 3 stations a été choisi pour collecter la plus grande diversité d'organismes, en été et en hiver (au total 105 espèces en été et 119 espèces en hiver). Ceux-ci ont été prélevés entre 15 et 35 mètres de profondeur. Les sources de nourriture potentielles ont été également échantillonnées sur toutes les stations : les apports terrigènes côtiers, le phytoplancton, la matière organique du sédiment et les macroalgues. Ces dernières ont été collectées pour comparaison à partir des chalutages, mais elles représentent des biomasses infimes dans les environnements sédimentaires de la baie. Le MPB est souvent considéré comme négligeable dans les habitats subtidaux, en particulier dans les habitats envasés où la turbidité limite fortement la pénétration de la lumière (Kang et al. 2003). Pourtant, des observations préliminaires des tubes d'*H. nirae* ont révélé de fortes densités de diatomées appartenant au genre *Navicula* (Fig. 31). Aussi, la surface des tubes a été raclée et le mélange sédiment-epibiontes ainsi collecté a été considéré comme une source de nourriture potentielle. Sur la base des données de biomasse de tous les organismes benthiques associés à cet habitat (Rigolet 2013), les espèces représentant 80% de la biomasse totale de l'habitat à *A. filiformis* et *H. nirae* ont été sélectionnées et intégrées à un modèle bayésien de mélange (SIAR, Parnell et al. 2010) afin de calculer les contributions des sources de matière organique à leur régime alimentaire. Pour les raisons expliquées plus haut, ce modèle n'a été utilisé qu'avec les compositions isotopiques estivales.

Le MPB subtidal. Les particules collectées sur les tubes d'*Haploops nirae* indiquent une composition isotopique estivale en $\delta^{13}\text{C}$ de -13.19‰ (SD = 0.34), typique de celle des diatomées benthiques (Riera and Richard 1996, Kang et al. 2006, Dubois et al. 2007b). Par contre, la composition hivernale est la même que celle de la matière organique du sédiment, indiquant un signal microphytobenthique absent ou très dilué. La présence de

²⁵ Rigolet, C., Thiebaut, E., & Dubois, S.F. (2014) Food web structures of subtidal benthic muddy habitats: evidence of microphytobenthos contribution supported by an engineer species. *Marine Ecology Progress Series*, **500**, 25-49.

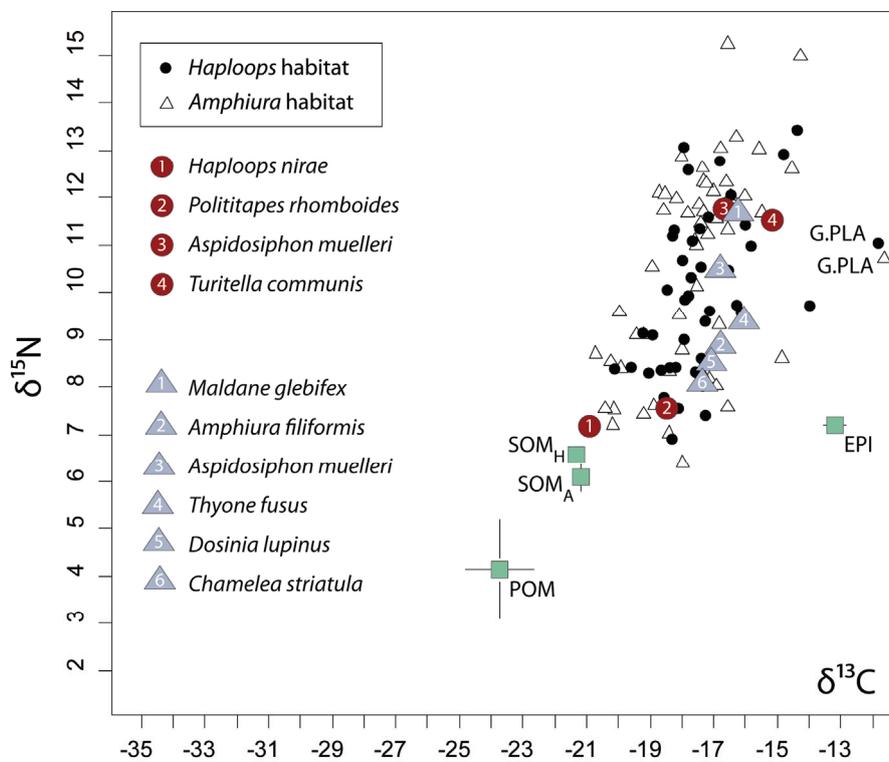


Figure 32. Composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) des sources principales de matière organique et des espèces échantillonnées au sein des habitats à *Amphiura filiformis* et à *Haploopsis nirae*, en baie de Concarneau (Bretagne Sud) entre 15 et 35 m de profondeur. POM = phytoplancton, EPI = épibiontes sur les tubes d'*Haploopsis nirae*, SOM_{A/H} = matière organique particulaire dans les sédiments des habitats à *Amphiura filiformis* / *Haploopsis nirae*, HNIR = *Haploopsis nirae*, GPLA = *Geitodoris planata*. Modifié d'après Rigolet et al. 2014.

MPB est confirmée par la concentration en chlorophylle *a* et phéopigments dans les sédiments au sein de l'habitat à *H. nirae*, où les valeurs sont 2 à 5 fois plus élevées.

L'espace isotopique (Fig. 32) défini par la communauté benthique ne montre pas de différence nette entre les deux habitats voisins. Mais la composition isotopique du phytoplancton pélagique ne peut expliquer celles des consommateurs, à moins de considérer des fractionnements étonnamment élevés pour ^{13}C et ^{15}N . Il existe donc très probablement une contribution du MPB. Certaines espèces en témoignent clairement, comme le micro-brouteur *Geitodoris planata* qui se nourrit en raclant la surface des tubes d'*H. nirae*. A l'inverse, *H. nirae* apparaît comme une espèce suspensivore stricte se nourrissant exclusivement de phytoplancton. La forte discrimination en $\delta^{15}\text{N}$ des sources allochtones et autochtones permet une séparation relativement nette entre les suspensivores stricts (e.g. *Haploops nirae* ou *Polititapes rhomboides*) et les déposivores stricts (e.g. *Maldane glebifex* ou *Aspidosiphon muelleri*) (Fig. 32). Mais il est intéressant de noter qu'il existe un continuum assez large entre ces deux modes d'alimentation finalement assez théoriques. Les résultats des modèles de mélange sur les principales espèces révèlent une forte incertitude dans les solutions proposées (illustrée par les intervalles de confiance), essentiellement en raison de la composition isotopique de la matière organique du sédiment, mal discriminée en $\delta^{15}\text{N}$. Une contribution des diatomées est suggérée pour la palourde *Polititapes rhomboides* ou le siponcle *Aspidosiphon muelleri* sur l'habitat à *Haploops*, mais également pour l'ophiure *Amphiura filiformis*, l'holothurie *Thyone fusus*, le bivalve *Dosinia lupinus* ou le polychète *Maldane glebifex* sur l'habitat voisin. Ces résultats impliquent que la production microphytobenthique sur l'habitat à *H. nirae* peut être exportée vers l'habitat voisin, ou que les vases sableuses subtidales à *A. filiformis* ont également une production microphytobenthique. Il existe très peu d'études discutant la contribution du MPB dans les systèmes subtidaux. Des expériences d'enrichissement en ^{13}C en mer de Wadden ont clairement montré l'intégration du MPB dans le réseau trophique benthique des sédiments peu profonds (2 mètres) (Evrard et al. 2012). Il a également été démontré qu'au sein du MPB, les consommateurs sélectionnent préférentiellement les diatomées et les cyanobactéries (Evrard et al. 2010). Récemment un échantillonnage extensif du MPB a été conduit en rade de Brest (Bretagne, France) entre 5 et 13 mètres de profondeur (Ni Longphuir et al. 2007). Les auteurs ont montré que la contribution du MPB à la production primaire benthique pouvait atteindre 20%, avec les plus fortes biomasses de MPB dans les sédiments vaseux. Une autre étude à plus grande échelle a révélé que le MPB, composé de diatomées épipsamiques, contribue localement au réseau benthique des dunes de sable sous-marines du Golfe du Mexique, alors que les zones environnantes dépendent des apports allochtones (Grippo et al. 2011²⁶).

Il existe donc un nombre croissant d'études soulevant le besoin de considérer le MPB subtidal comme une possible source d'alimentation des espèces benthiques, même de façon éphémère dans le temps. Dans le cas des habitats à *Haploops nirae*, il est fait l'hypothèse

²⁶ Grippo, M.A., Fleeger, J.W., Dubois, S.F., & Condrey, R. (2011) Spatial variation in basal resources supporting benthic food webs revealed for the inner continental shelf. *Limnology and Oceanography*, **56**, 841-856.



Figure 33. Vues rapprochée des récifs à *Sabellaria alveolata*. Noter les larges taches brunes au pied des structures récifales. Elles correspondent à des patches denses de microphytobenthos (*ca.* 3 mètres de large). Photographies S.F. Dubois.

que le mucus – principal composant des tubes – pourrait jouer le rôle d’une source de nourriture pour les diatomées benthiques. L’hypothèse du gardening (Hylleberg 1975) pourrait être validée pour cet habitat structuré par une espèce tubicole, comme elle l’a été pour d’autres polychètes tubicoles du genre *Maldane* (Dufour et al. 2008), par ailleurs très abondants dans l’habitat à *Amphiura filiformis*. Le mucus est un sucre qui peut potentiellement être utilisé par des diatomées hétérotrophes, comme cela a pu être montré pour le mucus des huîtres (Barillé and Cognie 2000). Les diatomées benthiques - dont les navicules - peuvent en effet compenser l’absence de nutriments dissous ou de lumière par des adaptations physiologiques permettant la mixotrophie (Cloern and Dufford 2005, Ross and Sharples 2007).

Cette étude a donc permis de montrer que l’espèce tubicole *Haploops nira* ne contribuait pas seulement à modifier la biodiversité locale et régionale. Par son activité bioconstructrice, elle affecte la structure du réseau trophique au sein de l’habitat qu’elle façonne et dans un environnement proche. Ce modèle biologique confirme ainsi le lien qui semble exister entre les espèces ingénieurs tubicoles et les producteurs primaires, en particulier les diatomées. Ce lien va plus loin qu’un simple lien mécanique de stabilisation du sédiment par les exo-polysaccharides ou les tubes (Passarelli et al. 2013) et mériterait d’être étudié sur d’autres modèles biologiques (Fig. 33).

4.4. Vers une nouvelle approche de la niche écologique des espèces ingénieurs.

L’utilisation de l’outil isotopique en écologie dépasse aujourd’hui largement l’estimation de la contribution des sources de nourriture (voir annexe) et prend pleinement en considération le fait que ce marqueur est intégrateur (1) de la diversité des sources de nourriture et du comportement alimentaire mais également (2) des conditions environnementales qui expliquent la variabilité spatio-temporelle des sources de nourriture. Ces deux composantes de la composition isotopique d’un organisme rappellent respectivement les axes bionomiques et scénopoétiques qui définissent le concept de niche écologique de Hutchinson (1978). Il a été suggéré que les axes qui définissent la niche écologique peuvent être mesurés par les outils isotopiques (Bolnick et al. 2003, Bearhop et al. 2004) et synthétisés dans un espace isotopique – une « niche isotopique » – permettant de quantifier l’espace théorique de la niche trophique (Newsome et al. 2007).

Indices isotopiques. Dans cette perspective, plusieurs indices ont été proposés afin de quantifier la dispersion des points dans un espace isotopique défini par la composition des organismes en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (Layman et al. 2007a, 2012). En particulier, l’aire convexe des points dans l’espace isotopique (TA) permet de quantifier la surface totale occupée dans la niche. Cette surface sera dans une certaine mesure liée au spectre des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ qui approxime la richesse des sources et au spectre des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ qui approxime les longueurs de chaîne trophique. D’autres métriques permettent d’estimer la position des points les uns par rapport aux autres : la distance moyenne des points au centroïde du nuage (CD) donne une idée de la diversité moyenne des sources et la

distance moyenne du plus proche voisin (NND) donne une idée de la compaction des points et donc du



Figure 34. Vue générale (à gauche) et rapprochée (à droite) des zones rocheuses colonisées par *Sabellaria alveolata* en baie de Douarnenez. Cette espèce est communément en compétition pour l'espace avec les moules *Mytilus edulis* et les balanes *Chthamalus* spp. ou *Austrominius modestus*. Photographies S.F. Dubois.

niveau général de redondance trophique. Ces métriques ont été largement critiquées pour deux principales raisons (Hoeinghaus and Zeug 2008, Layman and Post 2008, Brind'amour and Dubois 2013²⁷). Dans un premier temps, ces indices sont très sensibles au nombre d'espèces et donc à l'effort d'échantillonnage. Plus le nombre d'espèces est grand, plus il est possible de rencontrer des espèces dont les compositions isotopiques modifient les estimateurs de la niche. Plusieurs solutions permettent de pallier ce biais, et notamment l'utilisation de bootstraps (Syvaranta et al. 2013), ou le ré-échantillonnage au sein du nuage isotopique à l'aide d'ellipses (SIBER, Jackson et al. 2011, 2014). Dans un second temps, ces métriques ne permettent pas la comparaison de populations ou d'habitats dans le temps ou dans l'espace. En effet, il est très facile d'imaginer que des variations dans la composition isotopique des sources, ou même l'addition de plusieurs sources, puisse ne pas modifier le nuage isotopique ou, au contraire, artificiellement modifier son empreinte (Hoeinghaus and Zeug 2008). Pour permettre les comparaisons entre habitats et/ou populations, Newsome et al. (2007) suggèrent de passer d'un espace isotopique (appelé δ -space) à un espace défini par les proportions des différentes sources (appelé p -space). Cette approche s'est avérée fructueuse par exemple pour définir la variabilité intra- et inter-population de la niche trophique du loup de Colombie Britannique (Semmens et al. 2009).

Niches isotopiques des suspensivores. En utilisant ce cadre conceptuel, je me suis intéressé à la quantification de la niche trophique de l'espèce tubicole *Sabellaria alveolata* sur les estrans rocheux. A l'instar des substrats meubles, *S. alveolata* colonise les habitats rocheux dont elle modifie la structure physique. Elle est alors en compétition pour l'espace et la nourriture avec de nombreux autres suspensivores. La suspensivorie est le mode d'alimentation le plus fréquent dans les milieux rocheux (Little et al. 2009). C'est également le plus efficace dans les transferts d'énergie entre les compartiments pélagique et benthique, expliquant le succès évolutif de ce mode d'alimentation qui comprend un ensemble très varié de mécanismes de capture, transport, et sélection des particules (Gili and Coma 1998). Il est par exemple très fréquent de voir des associations tridimensionnelles composées de tapis de bivalves sur lesquels se développent des colonies d'éponges et d'ascidies. Ces espèces de suspensivores coexistent et reçoivent la même nourriture au même moment. J'ai fait l'hypothèse que malgré un mode d'alimentation commun, les suspensivores possèdent des niches trophiques différentes et que ces différences peuvent s'expliquer par leurs mécanismes de capture et de sélection des particules (Dubois and Colombo 2014²⁸), précédemment montrés comme fondamentalement différents (partie 4.1).

Pour tester cette hypothèse, 3 espèces communes de suspensivores strictes ont été échantillonnées : le polychète *Sabellaria alveolata*, la moule *Mytilus edulis* et la balane *Chthamalus montagui* (Fig. 34). En baie de Douarnenez (Bretagne, France), dans une même zone de 5 m², une quinzaine d'individus de chaque espèce ont été échantillonnés (1)

²⁷ Brind'Amour, A. & Dubois, S.F. (2013) Isotopic Diversity Indices: How Sensitive to Food Web Structure? *Plos One*, **8**, e84198.

²⁸ Dubois, S.F. & Colombo, F. (2014) How picky can you be? Temporal variations in trophic niches of co-occurring suspension-feeding species. *Food Webs*, **1**, 1-9.

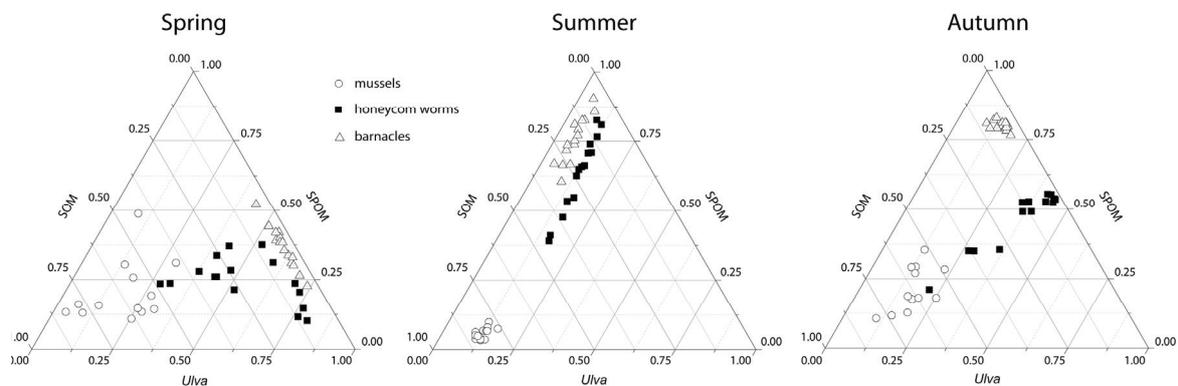


Figure 35. Diagramme saisonnier des contributions relatives moyennes des 3 sources de nourriture pour les 3 espèces *Sabellaria alveolata*, *Mytilus edulis* et *Chthamalus montagui* en baie de Douarnenez. SOM = matière organique d'origine sédimentaire, SPOM = matière organique d'origine pélagique, ULVA = ulves.

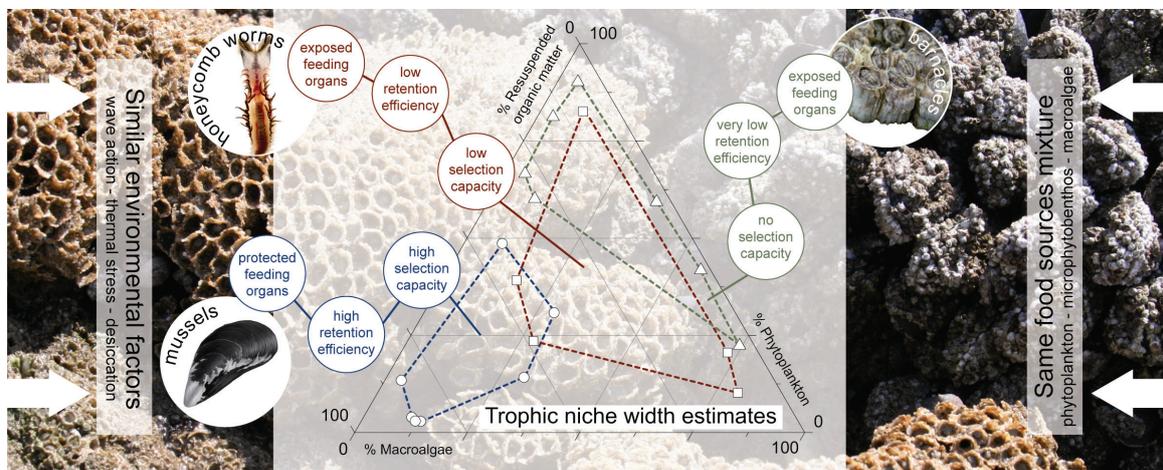


Figure 36. Diagramme synthétique représentant la niche trophique des 3 espèces *Sabellaria alveolata*, *Mytilus edulis* et *Chthamalus montagui* en baie de Douarnenez et le lien avec la capacité de capture, de sélection et de tri des particules. D'après le résumé graphique de Dubois and Colombo 2014.

au printemps, avant le bloom phytoplanctonique, (2) en fin d'été durant la période la plus calme et la plus chaude et (3) à la fin de l'automne, au moment de la chute des températures. Les 3 principales sources de matière organique ont également été échantillonnées : la matière organique particulaire pélagique (dans son ensemble), la matière organique du sédiment (dans son ensemble) et les macroalgues (Ulves), très abondantes à certaines périodes de l'année. Les compositions isotopiques individuelles en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ont été intégrées à un modèle bayésien de mélange incluant la variabilité intra-populationnelle. Le fractionnement isotopique utilisé a été obtenu à partir d'une expérience d'alimentation contrôlée conduite chez les suspensivores (Dubois et al. 2007c²⁹). Les indices isotopiques TA, CD et NND ont été calculés sur les nuages des espaces définis par les proportions des sources, afin de quantifier la variabilité intra- et inter-individuelle.

Les résultats montrent des variabilités saisonnières inégales dans les régimes alimentaires des espèces (Fig. 35) : *M. edulis* se nourrit toute l'année essentiellement sur la matière organique d'origine sédimentaire alors que *S. alveolata* et *C. montagui* se nourrissent de proportions variables de macroalgues et de matériel d'origine pélagique. *C. montagui* présente les plus faibles valeurs saisonnières des indices TA, CD et NND, indiquant une forte redondance trophique individuelle mais révélant une forte variation intra-annuelle. C'est également le cas de *S. alveolata* qui, par contre, présente moins de compétition inter-individuelle. A l'inverse *M. edulis* possède une forte variabilité individuelle mais une faible variabilité saisonnière. Ces résultats ont été mis en relation avec les capacités des suspensivores à capturer et trier les particules alimentaires : ces 3 modèles biologiques illustrent l'ensemble de la gamme des mécanismes déployés par les suspensivores (Dubois and Colombo 2014). Il ressort que les espèces qui possèdent une forte capacité de tri pré-ingestif et une forte efficacité de rétention pour les petites particules (*e.g.* les bivalves, les ascidies) sont capables de maintenir un régime alimentaire relativement constant toute l'année, essentiellement composé des particules avec une forte qualité nutritionnelle comme les diatomées epipsamiques (Ward et al. 1998, Ward and Shumway 2004). La capacité de tri génère aussi une diversité individuelle des régimes alimentaires plus grande, ce qui limite la compétition intra-spécifique. A l'opposé, les suspensivores ne pouvant retenir que les grosses particules et sans aucune capacité de tri (*e.g.* les crustacés cirripèdes) sont contraints par les apports. Tous les individus possèdent alors le même régime alimentaire qui varie en fonction de la variabilité saisonnière. Entre ces deux typologies, beaucoup d'espèces possèdent des capacités limitées de tri et de rétention (*e.g.* les polychètes tubicoles serpulidae, sabellidae, sabellariidae), conduisant à des conclusions intermédiaires, supportées par le fait que seule la représentation de la niche trophique de *S. alveolata* montre un recouvrement avec les niches des deux autres modèles biologiques (Fig. 36).

Coupler des données relatives à l'écophysiologie et à la composition isotopique des organismes permet de comprendre les variations inter- et intra-populations et de proposer

²⁹ Dubois, S.F., Jean-Louis, B., Bertrand, B., & Lefebvre, S. (2007c) Isotope trophic-step fractionation of suspension-feeding species: Implications for food partitioning in coastal ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **351**, 121-128.

une quantification de la niche trophique des espèces suspensivores. La diversité des mécanismes explique le peu de compétition interspécifique et une partie du succès évolutif de ce mode d'alimentation (Gili and Coma 1998).

5. Conclusions et Perspectives de recherche. Diversité fonctionnelle des habitats structurés par les espèces ingénieurs.

Le début des années 90 a révélé un changement majeur dans l'étude de la biodiversité qui devient une variable prédictive et explicative du fonctionnement des écosystèmes (Schulze and Mooney 1993). En utilisant les communautés végétales comme modèle d'étude, Tilman (1994, 1999) ou Naeem et al. (1994) montrent à l'aide d'expérimentations à grande échelle le rôle du nombre d'espèces dans la productivité des habitats ou leur résistance et leur stabilité face à l'invasion. Les espèces ne sont donc pas toutes équivalentes : même si cela paraît une évidence, c'est une hypothèse qui est pourtant faite par toutes les métriques de diversité spécifique. Les caractéristiques biologiques (taille, forme) ou physiologiques (reproduction, métabolisme) des espèces permettent de définir des groupes fonctionnels qui jouent des rôles clés dans les processus des écosystèmes (Tilman et al. 1997, Lavorel et al. 1997). Les approches développées rejoignent le cadre de l'écologie fonctionnelle dans lequel Grime (1998) montre à travers l'hypothèse du « biomass-ratio » que les espèces dominantes (*i.e.* les plus abondantes) déterminent les processus clés du fonctionnement des habitats et des écosystèmes. *In fine*, il apparaît plus important de connaître les caractéristiques biologiques des espèces et la distribution de leur densité que le nombre et les noms des espèces : McGill et al. (2006) proposent alors de redéfinir les habitats sur la base des traits fonctionnels des espèces.

Les bases des indices fonctionnels. Les traits fonctionnels des organismes sont l'expression de leur performance dans un habitat (Violle et al. 2007). Ils possèdent potentiellement deux types de composantes que sont les traits d'effets (« effect traits ») qui permettent de mesurer l'influence des espèces sur les propriétés des écosystèmes et les traits de réponses (« response traits ») qui permettent de mesurer l'impact réciproque de l'environnement sur les assemblages d'espèces (Lavorel and Garnier, 2002). Beaucoup d'études ne considèrent qu'un seul trait fonctionnel (taille, stratégie de reproduction, forme du corps ou d'un appendice *etc.*) mais certaines proposent d'aborder l'ensemble des traits afin de quantifier la diversité fonctionnelle (Petchey and Gaston 2002, 2006). De nombreux indices quantitatifs sont nés, afin d'exprimer la diversité et les variations des traits fonctionnels. Même s'il n'existe pas de réel consensus sur les indices à utiliser, un cadre conceptuel a été proposé afin de classer et d'interpréter la diversité fonctionnelle (Mason et al. 2005, Vileger et al. 2008, Laliberté and Legendre 2010, Mouchet et al. 2010). Les indices de diversité fonctionnelle s'expriment dans un espace multivarié dont les dimensions sont composées des mesures des traits phénotypiques (morphologie, métabolisme, comportement *etc.*) et de la distribution de l'abondance ou de la

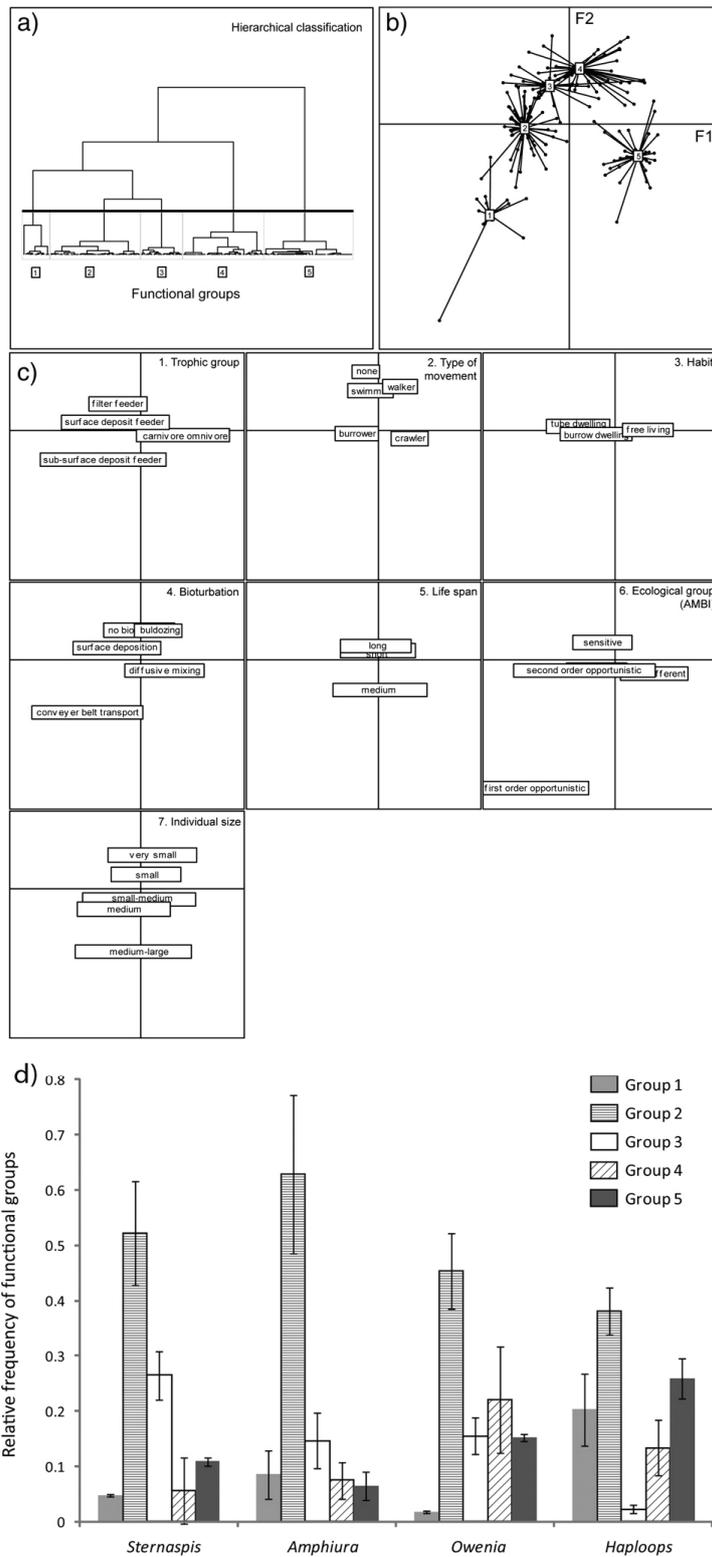


Figure 37. Etude des changements de diversité fonctionnelle entre les habitats à *Haploops niraie* et les habitats avoisinants. Ordination des espèces et des traits biologiques en analyse des correspondances floues (ACF). (a) Dendrogramme montrant les regroupements faits (5 groupes fonctionnels) sur la base des projections des espèces dans les 4 premiers axes de l'ACF. (b) Distribution des espèces (points noirs) dans les deux premiers plans factoriels de l'ACF. Les points numérotés 1 à 5 représentent la valeur moyenne de chaque groupe fonctionnel. (c) Distribution des modalités de chaque trait biologique selon les deux premiers plans factoriels. Chaque modalité est positionnée proportionnellement au poids qu'elle représente dans chaque groupe. (d) Fréquence relative de chaque groupe fonctionnel pour chaque habitat échantillonné. Noter que l'espèce *H. niraie* a été retirée de la matrice d'espèces.

biomasse des espèces. Ils se classent en 3 catégories que sont la richesse fonctionnelle (*i.e.* le volume fonctionnel occupé par la communauté), l'équitabilité fonctionnelle (*i.e.* la régularité de la distribution de l'abondance dans l'espace) et la divergence fonctionnelle (*i.e.* les écarts dans la distribution de l'abondance dans l'espace) (Villegger et al. 2008).

Ces approches se sont révélées particulièrement informatives pour comprendre comment les paramètres environnementaux influencent la diversité fonctionnelle et comment la structure fonctionnelle influence les processus systémiques. La vaste majorité des études concerne l'écologie terrestre où les traits fonctionnels sont connus et/ou faciles d'accès (Kattge et al. 2011). En écologie aquatique, les mesures de diversité fonctionnelle portent essentiellement sur les communautés de poissons (*e.g.* Bellwood et al. 2003, Micheli and Halpern 2005, Villegger et al. 2008). Les difficultés d'accès, d'identification et le manque d'informations basiques sur les traits biologiques des espèces macrobenthiques rendent trop rares les études relatives à la diversité fonctionnelle de la macrofaune marine (Tyler et al. 2012).

Les rares études relatives à la diversité fonctionnelle des communautés macrobenthiques ont porté sur l'impact des activités de pêche (Bremner et al. 2002) ou des extractions de granulats (Frojan et al. 2011). Elles reposent sur des techniques d'ordination multivariées de co-inertie (Bremner et al. 2006) : le principe est de lier une matrice stations x espèces à une matrice espèces x traits fonctionnels (décomposés en modalités). La difficulté principale de cet exercice revient à compléter la matrice des traits fonctionnels dans la mesure où les informations au niveau spécifique n'existent pas. Tyler et al. (2012) indiquent que le seul paramètre considéré comme connu est la taille adulte des organismes. A part quelques espèces – souvent les espèces exploitées – il faut donc faire appel à des dires d'experts pour compléter la matrice des traits fonctionnels.

Essai d'analyse de traits biologiques. Un premier essai de ce type d'approche a été réalisé sur les habitats structurés par l'espèce tubicole *Haploopsis nirae* (Rigolet et al. 2013). L'hypothèse nulle testée était qu'il n'existe pas de différence dans la structure fonctionnelle entre l'assemblage faunistique associé à *Haploopsis nirae* et ceux des habitats sédimentaires avoisinants (*Amphiura filiformis*, *Owenia fusiformis* et *Sternaspis scutata*). Sur la base de 7 traits biologiques décomposés en modalités (Table 1), une note a été attribuée à toutes les espèces collectées dans chacun des 4 habitats et pour tous les traits biologiques. Un codage flou (Chevenet et al. 1994) a été utilisé en proposant de répartir le poids d'un trait biologique sur plusieurs modalités : par exemple, pour le trait « groupe trophique », il est possible d'attribuer la note de 3 à une espèce uniquement suspensivore ou d'affecter une note de 2 à la modalité « suspensivore » et une note de 1 à la modalité « déposivore » si son régime alimentaire est mixte avec une dominance suspensivore. Cette technique permet d'inclure de la variabilité au sein des traits biologiques. Le score des espèces sur les premiers axes d'une analyse des correspondances permet de faire des regroupements d'espèces (à l'aide des distances euclidiennes) qui correspondent alors à des groupes fonctionnels (Fig. 37). Dans cet exemple, le groupe fonctionnel 1 correspond plutôt à des espèces galéricoles, déposivores de sub-surface, de taille moyenne à grande. Le groupe 5 par contre correspond à des espèces libres, carnivores-omnivores, fouisseuses et de petite taille. On peut alors revenir aux assemblages faunistiques associés à chaque habitat et examiner les proportions de chaque groupe fonctionnel pour chaque assemblage

faunistique. On note que ces deux groupes fonctionnels sont proportionnellement plus importants dans les habitats à *H. nirae* que dans les habitats avoisinants. Il est ainsi possible de mesurer la direction que prennent les changements fonctionnels associés à des changements de composition faunistique. On peut également anticiper l'ampleur de pressions anthropiques (pêche, enrochements artificiels *etc.*) sur les habitats. Par exemple, le chalutage de fond est plus susceptible d'affecter un habitat dominé par de petites espèces solides, rondes à reproduction rapide que des habitats dominés par de grandes espèces fragiles dressées à reproduction lente.

Table 1. Traits biologiques et modalités utilisées afin de caractériser la structure fonctionnelle des assemblages d'espèces collectés au sein des habitats à *Haploops nirae* et des habitats sédimentaires avoisinants. D'après Rigolet et al. 2013.

No.	Traits	No.	Modalities
1	Trophic group	1	Filter feeder
		2	Carnivore-omnivore
		3	Surface deposit feeder
		4	Sub-surface deposit feeder
2	Type of movement	1	Swimmer
		2	Burrower
		3	Crawler
		4	Walker
		5	None
3	Habit	1	Tube dwelling
		2	Burrow dwelling
		3	Free living
4	Bioturbation	1	Diffusive mixing
		2	Surface deposition
		3	Conveyer belt transport
		4	No bioturbation
		5	Buldozing
5	Life span	1	Short (<2 years)
		2	Medium (2-5 years)
		3	Long (>5 years)
6	Ecological group (AMBI)	1	Sensitive (I)
		2	Indifferent (II)
		3	Tollerant (III)
		4	Second-order opportunistic (IV)
		5	First order opportunistic (V)
7	Individual size	1	Very small (<1 cm)
		2	Small (1-2 cm)
		3	Small-medium (3-10 cm)
		4	Medium (11-20 cm)
		5	Medium-large (21-50 cm)

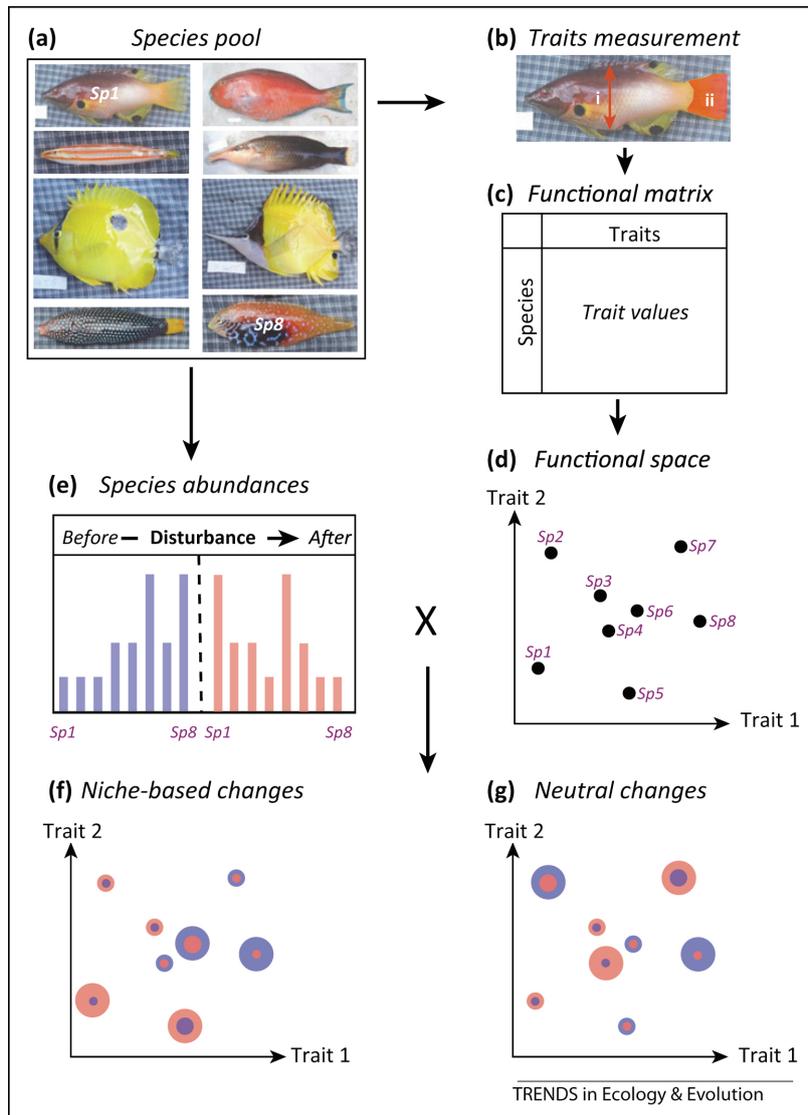


Figure 38. Estimation de l'impact d'une perturbation sur la structure fonctionnelle d'un assemblage théorique d'espèces (ici une communauté de poissons). (a) 8 espèces (Sp1 à Sp8) forment la communauté. (b) Exemple de mesures de traits fonctionnels morphométriques. (c) Les traits moyens sont calculés pour chaque espèce. (d) Un espace fonctionnel est créé avec n axes correspondant aux n traits mesurés. (e) Abondance des espèces avant et après la perturbation. (f) Selon l'hypothèse de niche, les espèces perdantes (*i.e.* avec une abondance plus faible après la perturbation, abondance représentée par un cercle proportionnel) partagent des valeurs communes de traits fonctionnels. Et inversement pour les espèces gagnantes. (g) Sous l'hypothèse neutre, les espèces gagnantes et perdantes sont placées aléatoirement dans l'espace fonctionnel. D'après Moullot et al. (2013).

Cette approche est cependant discutable et améliorable sur plusieurs points, qui vont au-delà des incertitudes liées à la construction même de la matrice des traits biologiques. Elle considère par exemple les traits indépendants les uns des autres. Or il semble assez évident qu'il existe des liens étroits entre le mode de déplacement et le type de bioturbation ou même le mode d'alimentation. La méconnaissance des traits biologiques au niveau spécifique conduit souvent à considérer comme constants les traits pour un même genre, une même famille, voire un même ordre. Cette approximation tend à la convergence avec les indices de diversité taxonomique. Il faut donc tenter de limiter le nombre de traits biologiques - et de modalités - et les adapter à la question posée (Paganelli et al. 2012).

Dans cet exemple enfin, les traits biologiques ne sont pas quantifiés. Ils sont seulement pondérés les uns par rapport aux autres. Les approches fonctionnelles reposant sur des mesures de la morphologie des organismes se sont révélées plus adaptées pour quantifier la diversité fonctionnelle (Villegger et al. 2008). Il est d'ailleurs préférable de parler de structure fonctionnelle dans les approches basées sur des traits d'histoire de vie (Garnier and Navas, 2013).

Les perspectives de recherche que je souhaite proposer s'inscrivent dans ce cadre conceptuel de la diversité et de la structure fonctionnelle et permettent de relier l'étude de la diversité structurelle des habitats benthiques au besoin de comprendre le rôle des organismes dans leur milieu. Elles visent à améliorer les approches basées sur des traits biologiques définis *a priori* tout en incluant des mesures quantitatives de traits, notamment par l'utilisation de marqueurs intégrateurs. Ces perspectives s'appliquent aux habitats benthiques construits par des espèces ingénieurs auto- et allogéniques. Elles visent notamment à mieux comprendre l'impact des pressions anthropiques sur le fonctionnement des habitats benthiques en tentant de quantifier ces impacts dans des espaces fonctionnels, tel que proposé et synthétisé par Mouillot et al. (2013) (Fig. 38).

5.1. Impact du chalutage sur la diversité fonctionnelle des communautés bioturbatrices à *Nephrops norvegicus* de la Grande Vasière.

Ce projet s'intègre dans le cadre du projet européen BENTHIS 2013 – 2017 (porteur Adriaan Rijnsdorp - 33 partenaires, 12 pays). Il intègre la thèse d'Alexandre Robert (oct 2013 – oct 2015), co-encadrée avec Pascal Laffargue (Ifremer, Nantes) et Hervé Lebris (Agrocampus, Rennes).

Dans le cadre du projet européen BENTHIS et de la thèse d'A. Robert, il a été proposé de travailler sur les habitats benthiques de la grande vasière du Golfe de Gascogne en se focalisant sur l'habitat à langoustines *Nephrops norvegicus*. L'objectif est de réaliser un inventaire faunistique de cet habitat selon un gradient de pression de pêche défini par les activités de chalutage (Fig. 39). L'hypothèse de travail suppose que ce gradient quantifié de pression de pêche affecte la diversité fonctionnelle de cet habitat structuré principalement par des espèces galériques *Munida rugosa* et *Alpheus glaber* et fousseuses

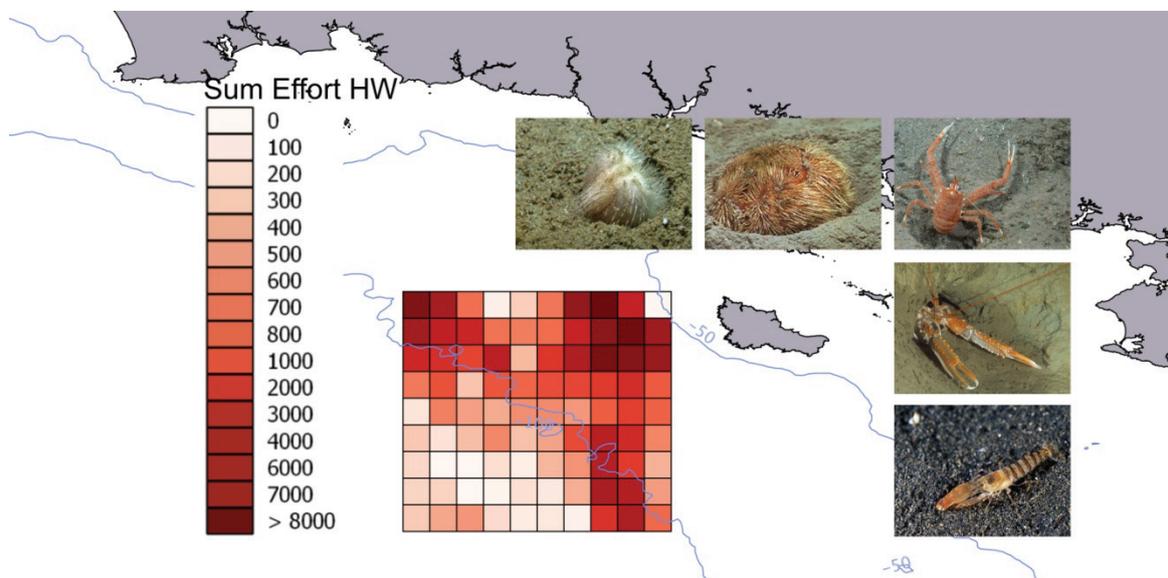


Figure 39. Gradient de pression de chalutage sur l'habitat des sables fins envasés à *Nephrops norvegicus* de la Grande Vasière (Golfe de Gascogne). Les mailles représentent des surfaces de 6 km² et la pression de pêche est exprimée en watt.heure⁻¹ (exemple donné pour le mois d'août 2010). Les stations d'échantillonnage ont été positionnées selon les gradients de pression, intégrés pour plusieurs périodes de l'année, sur plusieurs années. Les photos des principales espèces bioturbatrices sont affichées. De gauche à droite et de haut en bas : *Echinocardium cordatum*, *Brissopsis lyrifera*, *Nephrops norvegicus*, *Munida rugosa* et *Alpheus glaber*. Source des photographies : wikipedia et marlin.ac.uk.

Echinocardium cordatum et *Brissopsis lyrifera*. En affectant les densités de ces espèces bioturbatrices, le chalutage est susceptible de modifier le fonctionnement de cet habitat.

En retour, cette diversité fonctionnelle modifie les capacités de résilience de l'habitat ou de production et de stabilité du réseau trophique. Il est proposé de ne travailler que sur un seul type sédimentaire (habitat) structuré par un même assemblage d'espèces afin d'éviter les effets confondants et de limiter la co-variation avec des gradients sédimentaires. Une matrice de traits biologiques sera construite sur la base d'un travail harmonisé d'experts benthologues à l'échelle européenne.

Il est attendu de ce projet un lien entre la diversité spécifique, la diversité fonctionnelle et les fonctions écologiques de cet habitat soumis à une forte pression anthropique. Comme mentionné en introduction, la bioturbation est un processus clé par lequel les espèces ingénieurs modifient les états sédimentaires (Solan et al. 2004). Ce projet doit s'attacher à quantifier le lien entre ce trait biologique particulier et la diversité fonctionnelle à différentes échelles spatio-temporelles : des prélèvements ont été réalisés à l'échelle de l'habitat dans son ensemble, sur un type sédimentaire unique (sables fin envasés) mais également à l'échelle spatiale beaucoup plus fine du trait de chalut. Des expérimentations *in situ* associant des pêcheurs professionnels, des observations vidéo et de l'imagerie acoustique devraient permettre de quantifier les effets d'un chalut sur la macrofaune et les fonctionnalités associées.

En parallèle à cette approche *in situ*, je propose d'utiliser des mésocosmes pour manipuler les compositions et les densités des principales espèces bioturbatrices et simuler la pression physique du chalutage. Les variables réponses mesurées pourront inclure la mortalité des organismes, la respiration benthique et l'activité bioturbatrice *sensus stricto via* les volumes de sédiments déplacés par les organismes. L'approche en mésocosmes offre une échelle complémentaire aux approches *in situ* et permet de mieux estimer les effets du chalutage sur la physiologie et le métabolisme des organismes.

Une des finalités de ce projet, qui dépasse la quantification de l'impact du chalutage sur le fonctionnement des fonds marins, est la possibilité de tester comment la disparition - ou l'altération forte de la densité - d'une ou plusieurs des espèces structurantes de cet habitat altère l'activité de bioturbation. Le chalutage affecte différemment les espèces selon leur profondeur dans les sédiments, leur forme et leur résistance physique aux pressions mécaniques : les données devraient permettre d'améliorer les modèles de Solan et al (2004) en incluant le facteur anthropique (chalutage) et en proposant des successions réalistes dans la disparition des espèces et dans le changement des traits fonctionnels associés.

5.2. Impact de la pression de pêche à pied sur la diversité fonctionnelle des habitats récifaux à *Sabellaria alveolata*.

Ce projet s'intègre dans le cadre d'un projet EC2CO DRIL / BIOHEFFECT en attente d'évaluation, déposé en septembre 2014 (porteur Stanislas Dubois). Il intégrera la thèse

d'Auriane Jones (oct 2014 – oct 2017), en co-encadrement avec Jérôme Fournier (CNRS – MNHN Dinard).

La diversité et la composition faunistique de la faune associée aux habitats récifaux à *Sabellaria alveolata* sont bien connues (partie 3.1 et Dubois et al. 2002, 2006). Les études ont révélé une richesse spécifique plus élevée et une composition de la faune associée fondamentalement différente sur les habitats dégradés et les habitats sains. Je propose d'utiliser ce modèle biologique pour tester le lien entre diversité et fonctionnement de l'écosystème (Loreau et al. 2001) et contribuer ainsi à ce débat en apportant des données sur les habitats marins côtiers. En utilisant la connaissance acquise sur la pression de pêche à pied exercée sur cet habitat, il est proposé de tester deux hypothèses complémentaires :

(Hypothèse 1). Les récifs à *S. alveolata* favorisent la production microphytobenthique locale, dont une partie est directement réutilisée par les organismes constructeurs et la faune associée.

L'hypothèse du lien entre espèce tubicole et microphytobenthos (partie 4.3) doit ici être testée à l'échelle de l'ensemble du récif et spatialisée. L'utilisation d'images hyperspectrales récentes sur le site d'étude doit permettre de visualiser par analyse des spectres lumineux l'importance des taches de microphytobenthos (MPB) et de tester l'association de fortes abondances de MPB à la proximité de structures récifales, en utilisant des indicateurs paysagers. Ces données, couplées à des validations simultanées sur le terrain (mesures de la réponse photobiologique du biofilm par fluorimétrie) doivent permettre de quantifier la biomasse chlorophyllienne et de spatialiser l'information, en définissant la zone d'influence récifale.

La contribution de cette production MPB au régime alimentaire de *S. alveolata* et des principales espèces de suspensivores vivant dans l'habitat récifal et dans les habitats avoisinants sera évaluée au moyen de marqueurs trophiques, dans les sédiments et dans les tissus d'espèces cibles. L'utilisation des isotopes stables naturels (^{13}C , ^{15}N) permettra de dissocier la contribution du MPB (enrichis en ^{13}C et ^{15}N) par rapport aux apports pélagiques dans le régime alimentaire des suspensivores. Des compositions isotopiques de suspensivores dans des zones proches ont montré de fortes variabilités et une grande incertitude dans l'interprétation des résultats (Riera 2007). Une analyse complémentaire sera réalisée en parallèle avec des marqueurs lipidiques, en particulier ceux spécifiques des diatomées (*e.g.* le ratio $16:1\omega7+20:5\omega3 / 18:1\omega9+ 18:4\omega3+ 22:6\omega3$). L'analyse isotopique (^{13}C) spécifique des acides gras essentiels (qui ne subissent donc pas de transformation métabolique) permettra d'affiner la résolution du devenir de la voie MPB dans le réseau trophique associé à l'habitat récifal (Morrison et al. 2010). Cette analyse des marqueurs trophiques est prévue à 2 périodes (P1 et P2) juste après les blooms printanier et automnal (les sources potentielles seront suivies tous les 2 mois pour anticiper le temps d'intégration des marqueurs dans les tissus des consommateurs).

(Hypothèse 2). Les fonctions écologiques directement assurées par les habitats récifaux sont affectées par les pressions anthropiques.

La dégradation des habitats par les activités de pêche à pied (*e.g.* piétinement, collecte des espèces commerciales) affectent spatialement (fragmentation) et physiquement

(morphologie) l'état du récif (Desroy et al. 2011). Il s'agit ici de mesurer un ensemble de fonctions écologiques au sein de l'habitat récifal (selon un gradient de pression) afin de tester le rôle fonctionnel de l'habitat récifal et l'effet de sa dégradation sur ces mêmes fonctions. Les fonctions considérées sont :

(i) la production (P) secondaire (et le ratio P:B), estimée à partir des biomasses des espèces structurantes, selon les modèles statistiques développés par Brey (2012).

(ii) la respiration benthique (flux nets O₂ et CO₂) des communautés, estimée à partir de mesure *in situ* pendant l'immersion et l'émersion, à l'aide d'incubation de carottes en milieu contrôlé (Janson et al. 2012) ;

(iii) le piégeage des carbonates, étudié à travers l'analyse de la composition bio-sédimentaire (bioclastes notamment) dans les structures tubicoles ou les sédiments meubles;

(iv) la conductivité thermique sera évaluée à partir de la décroissance des pics de température (mesurée à l'aide de capteurs type ibuttons) selon plusieurs profils sédimentaires journaliers (Woodin et al. 2010).

Ce projet apporte une vision intégrée sur le rôle de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes benthiques côtiers influencés par les activités humaines. Il propose – en se focalisant sur les habitats structurés par les espèces ingénieurs – de contribuer au débat *via* la mesure d'un vaste ensemble de fonctions écologiques. Contrairement à de nombreuses études qui se focalisent sur une fonction particulière (*e.g.* production secondaire), la diversité des approches abordées doit permettre de discuter de la complexité du lien entre le nombre d'espèces, la composition des assemblages et les fonctions écologiques assurées : toutes les fonctions ne répondent probablement pas de la même manière.

Les compositions isotopiques et les profils lipidiques devraient également permettre d'inclure des données quantitatives dans la liste des traits biologiques des organismes. Par exemple l'appartenance des espèces à un ou plusieurs groupes trophiques doit être repensée. Pourquoi ne pas remplacer cette information souvent hasardeuse par une valeur de $\delta^{13}\text{C}$ ou une valeur de contribution du MPB au régime alimentaire ou même un indice de carnivorie couplant $\delta^{15}\text{N}$ et le ratio d'acide gras 18:1n-9/18:1n-7 ? L'idée est ainsi de tester l'utilisation de données quantitatives pour de nouveaux traits biologiques et de tester leur pertinence et leur sensibilité.

5.3. Projet transversal : indices de diversité fonctionnelle et concept de niche trophique.

Les projets mentionnés ci-dessus doivent contribuer à l'étude la diversité fonctionnelle et alimenteront une réflexion plus large conduite dans le cadre d'un Groupe de Recherche « Ecologie Trophique » (GRET) dont le projet a été déposé en octobre 2014 au CNRS.

Ce projet de GdR regroupe un panel de chercheurs en écologie trophique, travaillant à la fois en écologie terrestre et aquatique (lacs, rivière, mer), à l'échelle des populations ou des communautés, végétales et/ou animales. Plusieurs axes de réflexion ont été proposés

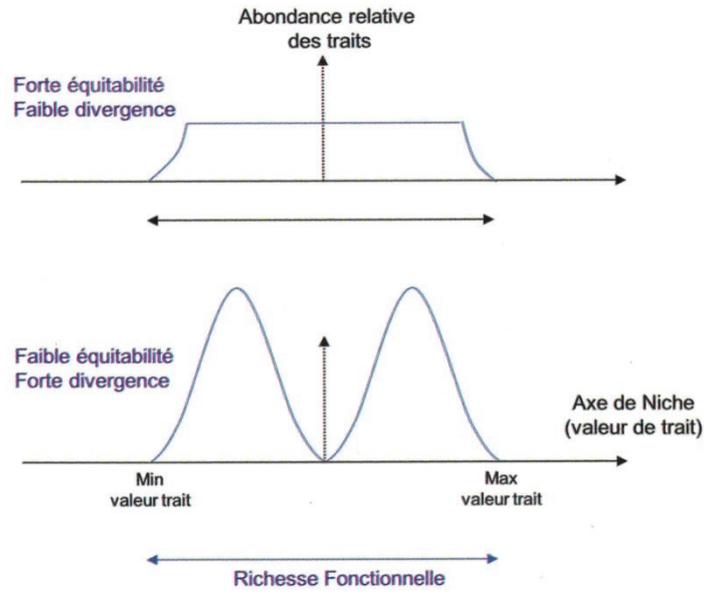


Figure 40. Représentation des trois composantes de la diversité fonctionnelle en fonction de la distribution de fréquence des valeurs d'un trait fonctionnel/morphologique. La richesse fonctionnelle correspond à l'étendue des valeurs rencontrées dans la communauté. L'équitabilité et la divergence fonctionnelle correspondent respectivement à la régularité et à l'inégalité de la distribution des valeurs le long de l'axe. Schéma extrait de Garnier and Navas 2013, d'après Masson et al. 2005.

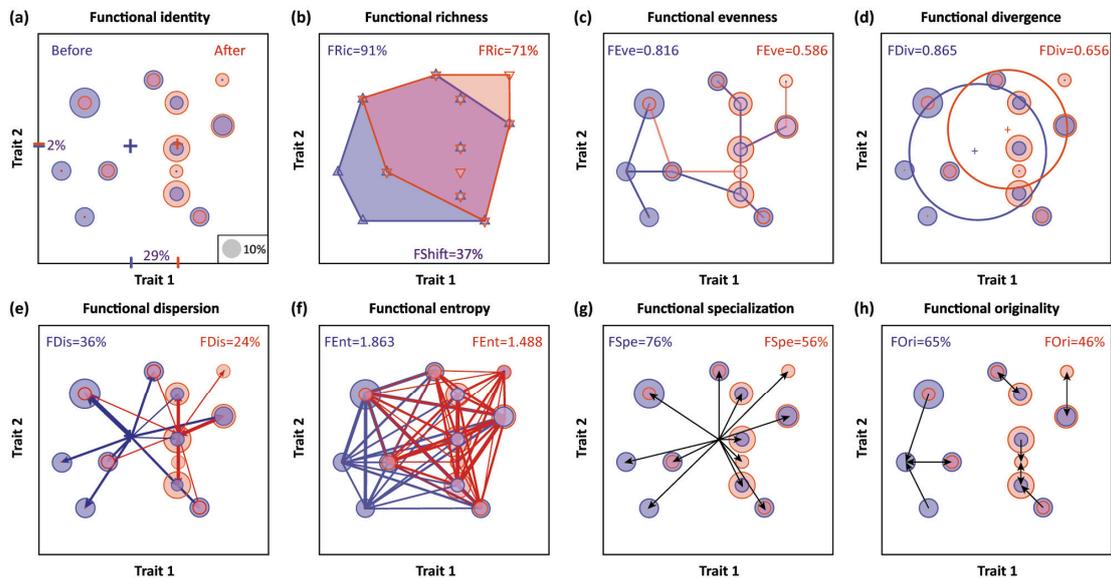


Figure 41. Représentation graphique des indices fonctionnels proposés par Moullot et al. (2013), capables de quantifier les changements entre 2 états (avant et après perturbation) d'un même habitat. Au-delà des indices classiquement évoqués (richesse, équitabilité et divergence fonctionnelle), plusieurs autres indices sont proposés. Dans un espace isotopique où les traits 1 et 2 sont respectivement les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, plusieurs modifications sont nécessaires (*i.e.* une même espèce ne possède pas la même position avant et après perturbation). Le sens écologique à donner aux indices de diversité fonctionnelle reste à discuter, en particulier dans un espace défini par les compositions isotopiques.

au cours des premières rencontres et j'ai souhaité proposer un axe sur la définition de la niche trophique : comment la mesure-t-on, avec quels outils et que mesure-t-on réellement ? Le concept de niche est très largement employé en écologie mais sa quantification reste le sujet de nombreux débats auxquels l'écologie isotopique peut contribuer en apportant une autre vision de la niche. La notion de niche telle que définie par Grinnell (1927) et formalisée par Hutchinson (1978) est très proche de la notion de traits biologiques ou fonctionnels. Elle regroupe un ensemble de n -dimensions correspondant à n -contraintes qui correspondent aux besoins des espèces. Elton (1927) au contraire perçoit la niche comme le rôle des espèces dans leur environnement, et insiste en particulier sur la notion de rôle trophique. En somme, l'utilisation de traits fonctionnels permet d'appréhender la niche écologique et/ou trophique mais aussi de discuter de la spécialisation écologique des espèces et des communautés (Devictor et al. 2010).

Quantifier la diversité fonctionnelle est l'objectif des indices définis par Mason et al. (2005) ou Villeger et al. (2008) sur la base d'un ou de plusieurs traits morphométriques des espèces. La distribution de fréquences des valeurs d'un trait permet d'estimer la richesse fonctionnelle (l'étendue des valeurs), l'équitabilité fonctionnelle (la régularité des valeurs) et la divergence fonctionnelle (l'inégalité de la distribution des valeurs du trait) (Fig. 40)

J'envisage d'utiliser les données issues des compositions isotopiques ou des profils d'acides gras dans ce cadre conceptuel de la diversité fonctionnelle et ainsi formuler ou reformuler des indices de diversité isotopique ou lipidique selon les mêmes formulations que les indices de diversité fonctionnelle (Mason et al. 2005, Villeger et al. 2008, Laliberté and Legendre 2010, Mouchet et al. 2010). Dans la mesure où les marqueurs trophiques résultent de ce qui est effectivement assimilé, ces indices permettraient d'obtenir des images de la niche trophique réalisée des populations et des communautés et non plus de la niche trophique fondamentale. Appliqués à un même habitat sur un gradient de pression (anthropique, climatique, prolifération biologique *etc.*), il est possible de quantifier les changements subis (pertes ou gains) en termes d'espace et de redondance trophique, comme le propose Mouillot et al. (2013) (Fig. 41).

Premiers essais. Des essais ont été réalisés sur la base des données collectées au sein des habitats à *Haploopsis niraе*. Les données isotopiques ont été ré-interprétées afin de calculer les indices fonctionnels proposés par Mouillot et al. (2013) et quantifier l'effet de la colonisation de l'espèce *H. niraе* sur la diversité fonctionnelle des habitats envasés subtidaux. Ces indices fonctionnels, qui sont pour la plupart pondérés par les densités ou les biomasses ont été comparés à ceux proposés pour caractériser la niche trophique dans un espace isotopique (Layman et al. 2007a, Jackson et al. 2011) (voir également partie 4.4). Ces derniers ne sont pas pondérés par les abondances ou les biomasses. L'habitat adjacent à *Amphiura filiformis* est progressivement colonisé par *H. niraе* et à ce titre, sélectionné comme l'état « avant perturbation ».

Les indices fonctionnels calculés sur les espaces isotopiques pondérés par les biomasses (Fig. 42) montrent des différences nettes entre les deux habitats. Les espaces isotopiques définis par les seules signatures des tissus n'indiquaient pas de réelles différences entre les

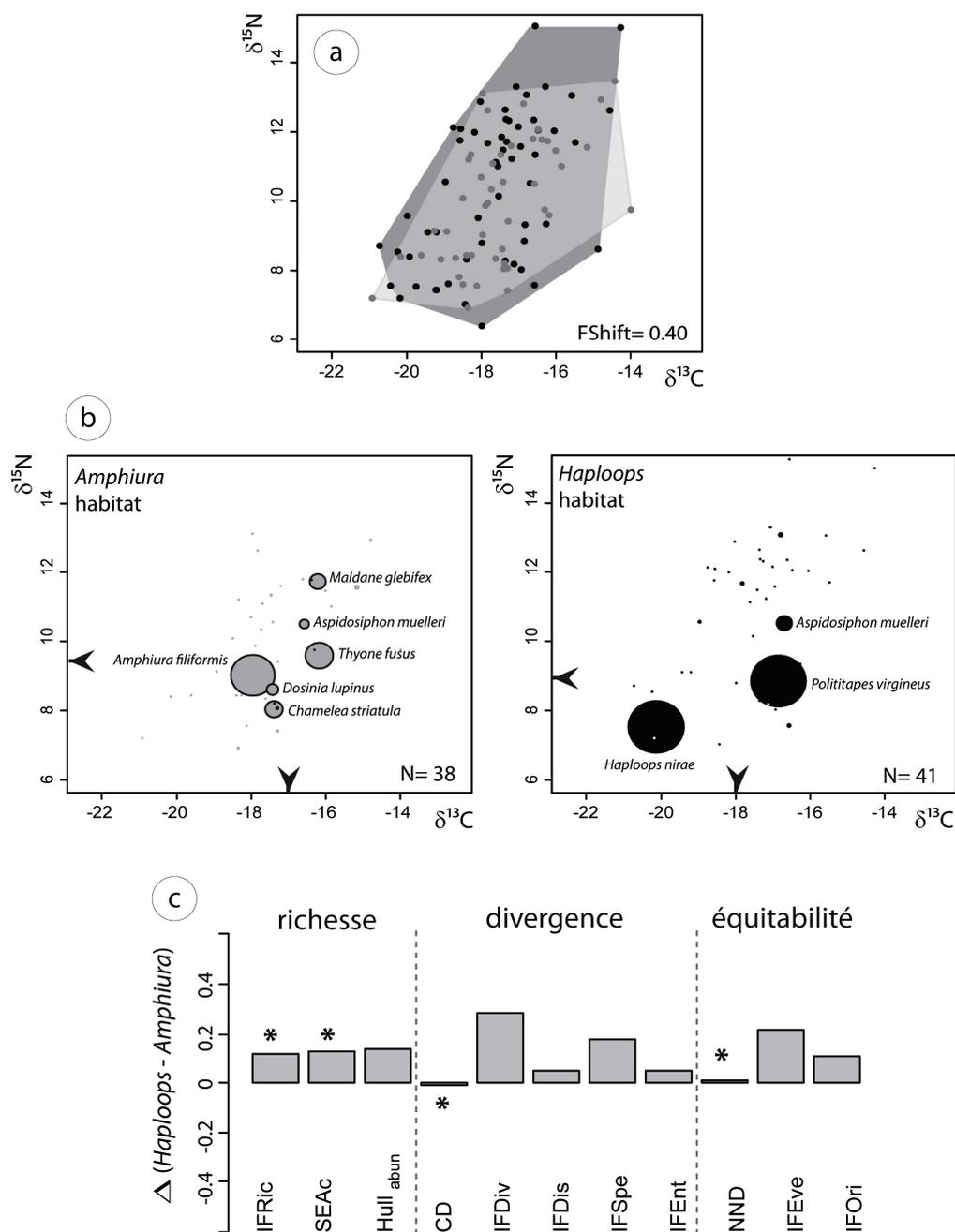


Figure 42. Exemple d'application des indices de diversité fonctionnelle calculés dans un espace isotopique (^{13}C et ^{15}N) pour les habitats à *Amphiura filiformis* (points gris – habitat avant perturbation) et les habitats à *Haploops nirae* (points noirs – habitat après perturbation). La perturbation est ici représentée par la colonisation des sédiments par l'espèce *H. nirae*. (a) Images des 2 espaces isotopiques et de leur emprise spatiale représentée par les espèces collectées sur les deux habitats. (b) Espaces isotopiques pondérés par les biomasses des espèces. N = nombre d'espèces échantillonnées. Les flèches sur les axes représentent les valeurs moyennes des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$. Noter les images très différentes des espaces isotopiques obtenues après pondération par la biomasse. (c) Calcul de plusieurs indices de diversité fonctionnelle, classés selon la nature de l'information qu'ils délivrent sur la richesse, la divergence ou l'équitabilité fonctionnelle. « * » indique que l'indice ne prend pas en compte la biomasse des espèces. La différence des valeurs des indices sur les deux habitats étudiés est représentée (habitat à *H. nirae* – habitat à *A. filiformis*).

deux habitats *a priori*. D'une façon générale, les valeurs des indices fonctionnels (richesse, quitabilité, divergence) sont plus élevées pour les habitats à *H. niraë*, confirmant ce qui a été mis en évidence par ailleurs, à savoir une niche trophique plus large liée à une diversité plus large des sources de nourriture (présence de tubes et d'épibiontes) mais également une divergence plus importante, illustrée par des sources trophiques secondaires plus utilisées. Ces premiers résultats permettent de montrer la sensibilité de ces indices aux variations des nuages isotopiques et la pertinence de cette approche (Fig. 42).

Plusieurs modèles d'habitats biologiques pourraient être utilisés afin de donner un sens écologique plus général à ces indices isotopiques et ainsi proposer de nouvelles visions de la niche trophique. Par exemple, les espèces appartenant au genre *Diopatra* apparaissent être de bons modèles pour tester ces approches dans la mesure où leur comportement alimentaire très opportuniste reflète bien les changements et les perturbations du réseau trophique. La décoration de leur tube illustre également la diversité des sources potentielles de nourriture et représente une autre expression de la niche trophique. À travers une collaboration internationale (Université de Vigo en Espagne et Université de South Carolina aux États-Unis) j'ai initié une approche couplant la diversité de la composition des tubes et la diversité des compositions isotopiques (^{13}C , ^{15}N et ^{34}S).

L'utilisation de la composition isotopique nous permet donc d'avoir une vision de la niche réalisée alors que l'utilisation de traits fonctionnels issus de la morphologie ou de la biologie des organismes propose une vision plus fondamentale de la niche (Bellwood et al. 2006). Ces deux approches sont complémentaires et, d'une façon générale, sont au cœur des projets de recherche (en cours et en développement) que je propose. Elles doivent permettre de proposer des indices intégrateurs du fonctionnement des habitats benthiques et ainsi contribuer à la quantification des changements globaux sur les fonctions et le bon état écologique des systèmes anthropiques, en se focalisant sur les habitats structurés par les espèces ingénieurs.

Références.

- Airoldi L., Balata D. & Beck M.W. (2008) The Gray Zone: Relationships between habitat loss and marine diversity and their applications in conservation. *Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology*, 366, 8-15
- Altieri A.H., Silliman B.R. & Bertness M.D. (2007) Hierarchical organization via a facilitation cascade in intertidal cordgrass bed communities. *American Naturalist*, 169, 195-206
- Anderson J.G. & Meadows P.S. (1978) Microenvironments In Marine-Sediments. *Proceedings Of The Royal Society Of Edinburgh Section B-Biological Sciences*, 76, 1-16
- Anderson M.J., Crist T.O., Chase J.M., Vellend M., Inouye B.D., Freestone A.L., Sanders N.J., Cornell H.V., Comita L.S., Davies K.F., Harrison S.P., Kraft N.J.B., Stegen J.C. & Swenson N.G. (2011) Navigating the multiple meaning of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14, 19-28
- Anderson M.J., Gorley R.N. & Clarke K.R. (2008) *PERMANOVA+for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods*. PRIMER-E, Plymouth.
- Arkema K.K., Reed D.C. & Schroeter S.C. (2009) Direct and indirect effects of giant kelp determine benthic community structure and dynamics. *Ecology*, 90, 3126-3137
- Armsworthy S.L., MacDonald B.A. & Ward J.E. (2001) Feeding activity, absorption efficiency and suspension feeding processes in the ascidian, *Halocynthia pyriformis* (Stolidobranchia: Ascidiacea): responses to variations in diet quantity and quality. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 260, 41-69
- Asmus R.M. & Asmus H. (1991) Mussel Beds - Limiting Or Promoting Phytoplankton. *Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology*, 148, 215-232
- Barillé L., Prou J., Héral M. & Bourgrier S. (1993) No Influence Of Food Quality, But Ration-Dependent Retention Efficiencies In The Japanese Oyster *Crassostrea-Gigas*. *Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology*, 171, 91-106
- Barillé L., Prou J., Héral M. & Razet D. (1997) Effects of high natural seston concentrations on the feeding, selection, and absorption of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Journal of Experimental Biology and Ecology*, 212, 149-172
- Bayne B.L., Iglesias J.I.P., Hawkins A.J.S., Navarro E., Héral M. & Deslouspaoli J.M. (1993) Feeding-Behavior Of The Mussel, *Mytilus-Edulis* - Responses To Variations In Quantity And Organic Content Of The Seston. *Journal Of The Marine Biological Association Of The United Kingdom*, 73, 813-829
- Bearhop S., Adams C.E., Waldron S., Fuller R.A. & Macleod H. (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 73, 1007-1012
- Bell S.S. & Cohen L.D. (1982) Investigations on epibenthic meiofauna. I. Abundances on and the repopulation of the tube-caps of *Diopatra cuprea* (Polychaeta; Onuphidae) in a subtropical system. *Marine Biology*, 67, 303-309
- Bellan-Santini D. & Dauvin J.C. (1988) Eléments de synthèse sur les Ampelisca du nord-est Atlantique. *Crustaceana*, 13, 20-60
- Bellwood D.R., Hoey A.S. & Choat J.H. (2003) Limited functional redundancy in high diversity systems: resilience and ecosystem function on coral reefs. *Ecology Letters*, 6, 281-285
- Berke S.K. (2012) Biogeographic variability in ecosystem engineering: patterns in the abundance and behavior of the tube-building polychaete *Diopatra cuprea*. *Marine Ecology Progress Series*, 447, 1-U27
- Berke S.K. & Woodin S.A. (2008) Tube decoration may not be cryptic for *Diopatra cuprea* (Polychaeta: Onuphidae). *Biological Bulletin*, 214, 50-56
- Berkenbusch K. & Rowden A.A. (2003) Ecosystem engineering - moving away from 'just-so' stories. *New Zealand Journal Of Ecology*, 27, 67-73
- Berkenbusch K. & Rowden A.A. (2007) An examination of the spatial and temporal generality of the influence of ecosystem engineers on the composition of associated assemblages. *Aquatic Ecology*, 41, 129-147
- Boecklen W.J., Yarnes C.T., Cook B.A. & James A.C. (2011) On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. In: *Annual Review Of Ecology, Evolution, And Systematics, Vol 42*, pp. 411-440. Annual Reviews, Palo Alto
- Bolam S.G. & Fernandes T.F. (2002) Dense aggregations of tube-building polychaetes: response to small-scale disturbances. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 269, 197-222
- Bolam S.G. & Fernandes T.F. (2003) Dense aggregations of *Pygospio elegans* (Claparède): effect on macrofaunal community structure and sediments. *Journal of Sea Research*, 49, 171-185
- Bolnick D.I., Svanbäck R., Fordyce J.A., Yang L.H., Davis J.M., Hulsey C.D. & Forister M.L. (2003) The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist*, 161, 1-28
- Boschker H.T.S. & Middelburg J.J. (2002) Stable isotopes and biomarkers in microbial ecology. *Fems Microbiology Ecology*, 40, 85-95

- Bouma T.J., De Vries M.B., Low E., Peralta G., Tanczos C., Van de Koppel J. & Herman P.M.J. (2005) Trade-offs related to ecosystem engineering: A case study on stiffness of emerging macrophytes. *Ecology*, 86, 2187-2199
- Braeckman U., Rabaut M., Vanaverbeke J., Degraer S. & Vincx M. (2014) Protecting the Commons: the use of Subtidal Ecosystem Engineers in Marine Management. *Aquatic Conservation-Marine And Freshwater Ecosystems*, 24, 275-286
- Bremner J., Frid C.L.J. & Rogers S.I. (2002) Biological traits of the North Sea benthos: Does fishing affect benthic ecosystem function? In: *Symposium on Effects of Fishing Activities on Benthic Habitats* (eds. Barnes BW & Thomas JP), pp. 477-489, Tampa, FL
- Bremner J., Rogers S.I. & Frid C.L.J. (2006) Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA). *Ecological Indicators*, 6, 609-622
- Brey T. (2012) A multi-parameter artificial neural network model to estimate macrobenthic invertebrate productivity and production. *Limnology And Oceanography-Methods*, 10, 581-589
- Brown J.R. & Miller D.C. (2011) Persistence and Distribution of Temperate Intertidal Worm Reefs in Delaware Bay: A Comparison of Biological and Physical Factors. *Estuaries And Coasts*, 34, 583-596
- Buhr K.J. (1976) Suspension-feeding and assimilation efficiency in *Lanice conchilega* (Polychaeta). *Marine Biology*, 38, 373-383
- Byers J.E., Cuddington K., Jones C.G., Talley T.S., Hastings A., Lambrinos J.G., Crooks J.A. & Wilson W.G. (2006) Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends In Ecology & Evolution*, 21, 493-500
- Cabana G. & Rasmussen J.B. (1996) Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93, 10844-10847
- Callaway R. (2006) Tube worms promote community change. *Marine Ecology Progress Series*, 308, 49-60
- Capa M., Hutchings P. & Peart R. (2012) Systematic revision of Sabellariidae (Polychaeta) and their relationships with other polychaetes using morphological and DNA sequence data. *Zoological Journal Of The Linnean Society*, 164, 245-284
- Chevenet F., Doledec S. & Chessel D. (1994) A Fuzzy Coding Approach For The Analysis Of Long-Term Ecological Data. *Freshwater Biology*, 31, 295-309
- Clarke K.R. & Gorley R.N. (2006) *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- Clavier J., Chauvaud L., Amice E., Lazure P., van der Geest M., Labrosse P., Digne A., Carlier A. & Chauvaud S. (2014) Benthic metabolism in shallow coastal ecosystems of the Banc d'Arguin, Mauritania. *Marine Ecology Progress Series*, 501, 11-23
- Colwell R.K. (2009) Statistical estimation of species richness and shared species from samples, version 8.2. *User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>*.
- Connell J.H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302-1310
- Cooper K., Boyd S., Aldridge J. & Rees H. (2007) Cumulative impacts of aggregate extraction on seabed macro-invertebrate communities in an area off the east coast of the United Kingdom. *Journal Of Sea Research*, 57, 288-302
- Crisp D.J. (1964) The effects of the severe winter of 1962-63 on marine life in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 33, 165-210
- Cugier P., Struski C., Blanchard M., Mazurie J., Pouvreau S., Olivier F., Trigui J.R. & Thiebaut E. (2010) Assessing the role of benthic filter feeders on phytoplankton production in a shellfish farming site: Mont Saint Michel Bay, France. *Journal Of Marine Systems*, 82, 21-34
- Dalerum F. & Angerbjorn A. (2005) Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia*, 144, 647-658
- Dauvin J.-C., Bellan G. & Bellan-Santini D. (2008) The need for clear and comparable terminology in benthic ecology. Part I. Ecological concepts. *Aquatic Conservation-Marine And Freshwater Ecosystems*, 18, 432-445
- 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. & Bellan-Santini D. (1990) An overview of the amphipod genus Haploops (Ampeliscidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 70, 887-903.
- Dauvin J.C. & Bellan-Santini D. (1996) Ampeliscidae (Amphipoda) from the Bay of Biscay. *Journal of Crustacean Biology*, 16, 149-168.
- del Rio C.M., Wolf N., Carleton S.A. & Gannes L.Z. (2009) Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews*, 84, 91-111
- 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
- Dial R. & Roughgarden J. (1998) Theory of marine communities: The intermediate disturbance hypothesis. *Ecology*, 79, 1412-1424

- Dias A.S. & Paula J. (2001) Associated fauna of *Sabellaria alveolata* colonies on the central coast of Portugal. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom*, 80, 169-170
- Duarte C.M. (2000) Marine biodiversity and ecosystem services: an elusive link. *Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology*, 250, 117-131
- Dufour S.C., White C., Desrosiers G. & Juniper S.K. (2008) Structure and composition of the consolidated mud tube of *Maldane sarsi* (Polychaeta: Maldanidae). *Estuarine Coastal And Shelf Science*, 78, 360-368
- Eckman J.E. & Nowell A.R.M. (1984) Boundary Skin Friction And Sediment Transport About An Animal-Tube Mimic. *Sedimentology*, 31, 851-862
- Eckman J.E., Nowell A.R.M. & Jumars P.A. (1981) Sediment destabilization by animal tubes. *Journal of Marine Research*, 39, 361-374
- Ehrhold A., Hamon D. & Guillaumont B. (2006) The REBENT monitoring network, a spatially integrated, acoustic approach to surveying nearshore macrobenthic habitats: application to the Bay of Concarneau (South Brittany, France). *Ices Journal of Marine Science*, 63, 1604-1615
- Ellingsen K.E. (2002) Soft-sediment benthic biodiversity on the continental shelf in relation to environmental variability. *Marine Ecology-Progress Series*, 232, 15-27
- Elton C.S. (1927) *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- Emmery A., Lefebvre S., Alunno-Bruscia M. & Kooijman S.A.L.M. (2011) Understanding the dynamics of delta C-13 and delta N-15 in soft tissues of the bivalve *Crassostrea gigas* facing environmental fluctuations in the context of Dynamic Energy Budgets (DEB). *Journal Of Sea Research*, 66, 361-371
- Enequist P. (1949) Studies in the soft-bottom amphipods of the Skagerrak. *Zoologiska Bidrag Fran Uppsala*, 28, 297-492
- Erwin D.H. (2008) Macroevolution of ecosystem engineering, niche construction and diversity. *Trends In Ecology & Evolution*, 23, 304-310
- Fager E.W. (1964) Marine Sediments: Effects of a Tube-Building Polychaete. *Science (New York, N.Y.)*, 143, 356-8
- Fantle M.S., Dittel A.I., Schwalm S.M., Epifanio C.E. & Fogel M.L. (1999) A food web analysis of the juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, using stable isotopes in whole animals and individual amino acids. *Oecologia*, 120, 416-426
- Fauchald K. & Jumars P.A. (1979) The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review*, 17, 193-284
- Fournier J., Etienne S. & Le Cam J.-B. (2010) Inter- and intraspecific variability in the chemical composition of the mineral phase of cements from several tube-building polychaetes. *Geobios*, 43, 191-200
- Franz D.R. & Tanacredi J.T. (1992) Secondary Production Of The Amphipod *Ampelisca-Abdita* Mills And Its Importance In The Diet Of Juvenile Winter Flounder (*Pleuronectes-Americanus*) In Jamaica Bay, New-York. *Estuaries*, 15, 193-203
- Fraschetti S., Terlizzi A. & Boero F. (2008) How many habitats are there in the sea (and where)? *Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology*, 366, 109-115
- Friedrichs M., Leipe T., Peine F. & Graf G. (2009) Impact of macrozoobenthic structures on near-bed sediment fluxes. *Journal Of Marine Systems*, 75, 336-347
- Frojan C.R.S.B., Cooper K.M., Bremner J., Defew E.C., Hussin W.M.R.W. & Paterson D.M. (2011) Assessing the recovery of functional diversity after sustained sediment screening at an aggregate dredging site in the North Sea. *Estuarine Coastal And Shelf Science*, 92, 358-366
- Frontier S. (1985) Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 23, 253-312
- Fry B. (2013) Alternative approaches for solving underdetermined isotope mixing problems. *Marine Ecology Progress Series*, 472, 1-13
- Gallagher E.D., Jumars P.A. & Trueblood D.D. (1983) Facilitation of soft-bottom benthic succession by tube builders. *Ecology*, 64, 1200-1216
- Galparsoro I., Connor D.W., Borja A., Aish A., Amorim P., Bajjouk T., Chambers C., Coggan R., Dirberg G., Ellwood H., Evans D., Goodin K.L., Grehan A., Haldin J., Howell K., Jenkins C., Michez N., Mo G.L., Buhl-Mortensen P., Pearce B., Populus J., Salomidi M., Sanchez F., Serrano A., Shumchenia E., Tempera F. & Vasquez M. (2012) Using EUNIS habitat classification for benthic mapping in European seas: Present concerns and future needs. *Marine Pollution Bulletin*, 64, 2630-2638
- Garnier E. & Navas M.L. (2013) *Diversité fonctionnelle des plantes*. De Boeck, Bruxelles.
- Gili J.M. & Coma R. (1998) Benthic suspension feeders: their paramount role in littoral marine food webs. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 316-321
- Glémarec M. & Grall J. (2003) Effets biogène sur la sédimentation en baie de Concarneau. *Cahiers Nantais*, 59, 123-130
- Glémarec M., Lebris H. & Leguellec C. (1986) Modification of coastal muddy area ecosystems of Southern Brittany. *Hydrobiologia*, 142, 159-170
- Godet L., Fournier J., Jaffre M. & Desroy N. (2011) Influence of stability and fragmentation of a worm-reef on benthic macrofauna. *Estuarine Coastal And Shelf Science*, 92, 472-479

- Godet L., Toupoint N., Olivier F., Fournier J. & Retiere C. (2008) Considering the functional value of common marine species as a conservation stake: The case of sandmason worm *Lanice conchilega* (Pallas 1766) (Annelida, Polychaeta) beds. *Ambio*, 37, 347-355
- Goldberg W.M. (2013) *The biology of reefs and reef organisms*. The University of Chicago Press, London.
- Göransson P. (2002) Petersen's benthic macrofauna stations revisited in the Oresund area (southern Sweden) and species composition in the 1990s - signs of decreased biological variation. *Sarsia*, 87, 263-280
- Grant J., Bacher C., Cranford P.J., Guyondet T. & Carreau M. (2008) A spatially explicit ecosystem model of seston depletion in dense mussel culture. *Journal Of Marine Systems*, 73, 155-168
- Gray J.S. (2000) The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250, 23-49
- Grime J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal Of Ecology*, 86, 902-910
- Grinnell J. (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34, 427-433
- Gruet Y. (1971) Morphologie, croissance et faune associée des récifs de *Sabellaria alveolata* (L.) de la Bernerie-en-Retz (Loire Atlantique). *Tethys*, 3, 321-380
- Gruet Y. (1981) Peuplements de l'estran rocheux sur la côte normande de la Baie du Mont Saint-Michel à Champeaux (Manche): situation et conditions générales. *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*, 109, 21-32
- Gruet Y. (1982) Recherches sur l'écologie des "récifs" d'Hermelles édifiés par l'annélide polychète *Sabellaria alveolata* (Linné). In: *Sciences Biologiques*, p. 238. Université des Sciences et Techniques de Nantes, Nantes
- Gruet Y. (1986) Spatio-temporal changes of Sabellarian reefs built by the sedentary Polychaete *Sabellaria alveolata* (Linné). *Publicazione della Stazione Zoologica di Napoli: Marine Ecology*, 7, 303-319
- Gruet Y. & Baudet J. (1997) Mortalités massives subies par les populations du Polychète *Sabellaria alveolata* (Linné) du delta de marée de Fromentine (Vendée) suite à des froids exceptionnels. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France*, 19, 19-28
- Gruet Y. & Bodeur Y. (1994) Selection des grains de sable selon leur nature et leur forme par *Sabellaria alveolata* Linné (Polychète, Sabellariidé) lors de la reconstruction expérimentale de son tube. In: *4th International Polychaete Conference* (eds. C. DJ, L. L & Reish DJ), pp. 425-432. Mem. Mus. Natn. Hist. Nat, France
- Gruet Y. & Lana P.C. (1988) Remarks on the opercular paleae of *Sabellaria bella* Grube, 1870 and *Sabellaria bellis* Hansen, 1882 (Sabellariidae; polychaeta) from the Southeast coast of Brazil. *Neritica*, 3, 31-36
- Gruet Y., Vovelle J. & Grasset M. (1987) Composante biominérale du ciment du tube chez *Sabellaria alveolata* (L.), Annélide Polychète. *Canadian Journal of Zoology*, 65, 837-842
- Guarini J.M., Blanchard G.F., Gros P., Goulet D. & Bacher C. (2000) Dynamic model of the short-term variability of microphytobenthic biomass on temperate intertidal mudflats. *Marine Ecology Progress Series*, 195, 291-303
- Hastings A., Byers J.E., Crooks J.A., Cuddington K., Jones C.G., Lambrinos J.G., Talley T.S. & Wilson W.G. (2007) Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters*, 10, 153-164
- Hastings M.H. (1981) The Life-Cycle And Productivity Of An Inter-Tidal Population Of The Amphipod *Ampelisca-Brevicornis*. *Estuarine Coastal And Shelf Science*, 12, 665-677
- Hawkins A.J.S., Bayne B.L., Bougrier S., Heral M., Iglesias J.I.P., Navarro E., Smith R.F.M. & Urrutia M.B. (1998) Some general relationships in comparing the feeding physiology of suspension-feeding bivalve molluscs. *Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology*, 219, 87-103
- Hendrick V.J. & Foster-Smith R.L. (2006) *Sabellaria spinulosa* reef: a scoring system for evaluating 'reefiness' in the context of the Habitats Directive. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 86, 665-677
- Herman P.M.J., Middelburg J.J., Widdows J., Lucas C.H. & Heip C.H.R. (2000) Stable isotopes as trophic tracers: combining field sampling and manipulative labelling of food resources for macrobenthos. *Marine Ecology-Progress Series*, 204, 79-92
- Hill M.O. (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequence. *Ecology*, 54, 427-432
- Hily C., Le Loc'h F., Grall J. & Glemarec M. (2008) Soft bottom macrobenthic communities of North Biscay revisited: Long-term evolution under fisheries-climate forcing. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 78, 413-425
- Hines A.H., Whitlatch R.B., Thrush S.F., Hewitt J.E., Cummings V.J., Dayton P.K. & Legendre P. (1997) Nonlinear foraging response of a large marine predator to benthic prey: eagle ray pits and bivalves in a New Zealand sandflat. *Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology*, 216, 191-210
- Hobson K.A. (1999) Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*, 120, 314-326
- Hoinghaus D.J. & Zeug S.C. (2008) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? Comment. *Ecology*, 89, 2353-2357

- Holt T.J., Rees E.I., Hawkins S.J. & Seed R. (1998) Biogenic reefs. An overview of dynamic and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. In, p. 170. Scottish Association for Marine Science, UK Marine SACs Project
- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J. & Wardle D.A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3-35
- Hutchinson G.E. (1978) *An Introduction to Population Biology*. Yale University Press, New Haven.
- Hylleberg J. (1975) Selective feeding by *Abarenicola pacifica* with notes on *Abarenicola vagabunda* and a concept of gardening in lugworms. *Ophelia*, 14, 113-137
- Ibelings B.W., Portielje R., Lammens E.H.R.R., Noordhuis R., van den Berg M.S., Jooisse W. & Meijer M.L. (2007) Resilience of alternative stable states during the recovery of shallow lakes from eutrophication: Lake Veluwe as a case study. *Ecosystems*, 10, 4-16
- Jaccard P. (1912) The distribution of the flora in the alpine zone. *New Phytologist*, 11, 37-50
- Jackson A.L., Inger R., Parnell A.C. & Bearhop S. (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal Of Animal Ecology*, 80, 595-602
- Jackson M.C., Jones T., Milligan M., Sheath D., Taylor J., Ellis A., England J. & Grey J. (2014) Niche differentiation among invasive crayfish and their impacts on ecosystem structure and functioning. *Freshwater Biology*, 59, 1123-1135
- Janson A.L., Denis L., Rauch M. & Desroy N. (2012) Macrobenthic biodiversity and oxygen uptake in estuarine systems: the example of the Seine estuary. *Journal Of Soils And Sediments*, 12, 1568-1580
- Jones C.G., Lawton J.H. & Shachak M. (1994) Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos*, 69, 373-386
- Jones C.G., Lawton J.H. & Shachak M. (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78, 1946-1957
- Jumars P.A. & Nowell A.R.M. (1984) Fluid and sediment dynamic effect on marine benthic community structure. *American Zoologist*, 24, 44-55
- Kaiser M.J., Attrill M.J., Jennings S., Thomas D.N., Barnes D.K.A., Brierley A.S., Hiddink J.G., Kaartokallio H., Polunin N.V.C. & Raffaelli D.G. (2011) *Marine ecology. Processes, systems and impacts*. Second edn. Oxford University Press, Oxford.
- Kang C.K., Kim J.B., Lee K.S., Lee P.Y. & Hong J.S. (2003) Trophic importance of benthic microalgae to macrozoobenthos in coastal bay systems in Korea: dual stable C and N isotope analyses. *Marine Ecology-Progress Series*, 259, 79-92
- Kang C.K., Lee Y.W., Choy E.J., Shin J.K., Seo I.S. & Hong J.S. (2006) Microphytobenthos seasonality determines growth and reproduction in intertidal bivalves. *Marine Ecology-Progress Series*, 315, 113-127
- Kattge J., Diaz S., Lavorel S., and others (2011) TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17, 2905-2935
- Keough M.J. & Quinn G.P. (1998) Effects of periodic disturbances from trampling on rocky intertidal algal beds. *Ecological Applications*, 8, 141-161
- Klein G., Rachor E. & Gerlach S.A. (1975) Dynamics and productivity of two populations of the benthic tube-dwelling amphipod *Ampelisca brevicornis* (Costa) in Helgoland Bight. *Ophelia*, 14, 139-159.
- Kohn M.J. (2010) Carbon isotope compositions of terrestrial C3 plants as indicators of (paleo)ecology and (paleo)climate. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America*, 107, 19691-19695
- Kristensen E., Penha-Lopes G., Delefosse M., Valdemarsen T., Quintana C.O. & Banta G.T. (2012) What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series*, 446, 285-302
- LaBarbera M. (1984) Feeding currents and particle capture mechanisms in suspension-feeding animals. *American Zoologist*, 24, 71-84
- Labruno C., Gremare A., Amouroux J.M., Sarda R., Gil J. & Taboada S. (2007) Assessment of soft-bottom polychaete assemblages in the Gulf of Lions (NNV Mediterranean) based on a mesoscale survey. *Estuarine Coastal And Shelf Science*, 71, 133-147
- Laliberté E. & Legendre P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299-305
- Lavorel S. & Garnier E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545-556
- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J. & Forbes T.D.A. (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends In Ecology & Evolution*, 12, 474-478
- Lawton J.H. & Jones C.G. (1993) Linking Species And Ecosystem Perspectives. *Trends In Ecology & Evolution*, 8, 311-313
- 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

- Layman C.A., Arrington D.A., Montana C.G. & Post D.M. (2007a) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 88, 42-48
- Layman C.A. & Post D.M. (2008) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? Reply. *Ecology*, 89, 2358-2359
- Layman C.A., Quattrochi J.P., Peyer C.M. & Allgeier J.E. (2007b) Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecology Letters*, 10, 937-944
- Le Cam J.-B., Fournier J., Etienne S. & Couden J. (2011) The strength of biogenic sand reefs: Visco-elastic behaviour of cement secreted by the tube building polychaete *Sabellaria alveolata*, Linnaeus, 1767. *Estuarine Coastal And Shelf Science*, 91, 333-339
- Legendre P. & De Caceres M. (2013) Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16, 951-963
- Lincoln R.J. (1979) *British marine Amphipoda: Gammaridea*. British Museum (Natural History), London.
- Little C., Williams G.A. & Trowbridge C.D. (2009) *The biology of rocky shores*. Oxford University Press, New York.
- Lohrer A.M., Thrush S.F. & Gibbs M.M. (2004) Bioturbators enhance ecosystem function through complex biogeochemical interactions. *Nature*, 431, 1092-1095
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D. & Wardle D.A. (2001) Ecology - Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804-808
- MacArthur R. & MacArthur J. (1961) On bird species diversity. *Ecology*, 42, 594-598
- Madigan D.J., Carlisle A.B., Dewar H., Snodgrass O.E., Litvin S.Y., Micheli F. & Block B.A. (2012) Stable Isotope Analysis Challenges Wasp-Waist Food Web Assumptions in an Upwelling Pelagic Ecosystem. *Scientific Reports*, 2
- Main M.B. & Nelson W.G. (1988) Tolerance Of The Sabellariid Polychaete *Phragmatopoma-Lapidosa* Kinberg To Burial, Turbidity And Hydrogen-Sulfide. *Marine Environmental Research*, 26, 39-55
- Mangum C.P., Santos S.L. & Rhodes W.R. (1968) Distribution and feeding in the onuphid polychaete *Diopatra cuprea* (Bosc). *Marine Biology*, 2, 33-40
- Marigomez I., Zorita I., Izagirre U., Ortiz-Zarragoitia M., Navarro P., Etxebarria N., Orbea A., Soto M. & Cajaraville M.P. (2013) Combined use of native and caged mussels to assess biological effects of pollution through the integrative biomarker approach. *Aquatic Toxicology*, 136, 32-48
- Mayer M.S., Schaffner L. & Kemp W.M. (1995) Nitrification Potentials Of Benthic Macrofaunal Tubes And Burrow Walls - Effects Of Sediment NH_4^+ And Animal Irrigation Behavior. *Marine Ecology Progress Series*, 121, 157-169
- Mason N.W.H., Mouillot D., Lee W.G. & Wilson J.B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112-118
- Mc Kindsey C.W., Thetmeyer H., Landry T. & Silvert W. (2006) Review of recent carrying capacity models for bivalve culture and recommendations for research and management. *Aquaculture*, 261, 451-462
- McCarthy D.A., Kramer P., Price J.R. & Donato C.L. (2008) The ecological importance of a recently discovered intertidal sabellariid reef in St. Croix, US Virgin Islands. *Caribbean Journal Of Science*, 44, 223-227
- McCutchan J.H., Lewis W.M., Kendall C. & McGrath C.C. (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102, 378-390
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E. & Westoby M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends In Ecology & Evolution*, 21, 178-185
- Meadows P.S. (1986) Biological-activity and seabed sediment structure. *Nature*, 323, 207-207
- Meadows P.S., Meadows A. & Murray J.M.H. (2012) Biological modifiers of marine benthic seascapes: Their role as ecosystem engineers. *Geomorphology*, 157, 31-48
- Meadows P.S. & Tait J. (1989) Modification of sediment permeability and shear-strength by 2 burrowing invertebrates. *Marine Biology*, 101, 75-82
- Meadows P.S., Tait J. & Hussain S.A. (1990) Effects of estuarine infauna on sediment stability and particle sedimentation. *Hydrobiologia*, 190, 263-266
- Mermillod-Blondin F. & Rosenberg R. (2006) Ecosystem engineering: the impact of bioturbation on biogeochemical processes in marine and freshwater benthic habitats. *Aquatic Sciences*, 68, 434-442
- Meysman F., Middelburg J. & Heip C. (2006) Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea. *Trends In Ecology & Evolution*, 21, 688-695
- Micheli F. & Halpern B.S. (2005) Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, 8, 391-400
- Middelburg J.J. & Nieuwenhuize J. (1998) Carbon and nitrogen stable isotopes in suspended matter and sediments from the Schelde estuary. *Marine Chemistry*, 60, 217-225
- Mills E.L. (1967) Biology of an ampeliscid amphipod crustacean sibling species pair. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 24, 305-355
- Møller L.F. & Riisgård H.U. (2006) Filter feeding in the burrowing amphipod *Corophium volutator*. *Marine Ecology-Progress Series*, 322, 213-224

- Morrison D.J., Cooper K. & Preston T. (2010) Reconstructing bulk isotope ratios from compound-specific isotope ratios. *Rapid Communications In Mass Spectrometry*, 24, 1799-1804
- Mouchet M.A., Villéger S., Mason N.W.H. & Mouillot D. (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867-876
- Mouillot D., Graham N.A.J., Villéger S., Mason N.W.H. & Bellwood D.R. (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, 28, 167-177
- Munksby N., Benthien M. & Glud R.N. (2002) Flow-induced flushing of relict tube structures in the central Skagerrak (Norway). *Marine Biology*, 141, 939-945
- Myers A.C. (1972) Tube-worm-sediment relationships of *Diopatra cuprea* (Polychaeta: Onuphidae). *Marine Biology*, 17, 350-356
- Naem S., Thompson L.J., Lawler S.P., Lawton J.H. & Woodfin R.M. (1994) Declining Biodiversity Can Alter The Performance Of Ecosystems. *Nature*, 368, 734-737
- Newell R.I.E. (2004) Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: A review. *Journal Of Shellfish Research*, 23, 51-61
- Newell R.I.E., Cornwell J.C. & Owens M.S. (2002) Influence of simulated bivalve biodeposition and microphytobenthos on sediment nitrogen dynamics: A laboratory study. *Limnology and Oceanography*, 47, 1367-1379
- Newsome S.D., Clementz M.T. & Koch P.L. (2010) Using stable isotope biogeochemistry to study marine mammal ecology. *Marine Mammal Science*, 26, 509-572
- Newsome S.D., del Rio C.M., Bearhop S. & Phillips D.L. (2007) A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5, 429-436
- Oliver J.S., Slattery P.N., Silberstein M.A. & O'Connor E.F. (1984) Gray whale feeding on dense ampeliscid amphipod communities near Bamfield, British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 62, 41-49.
- Ouisse V., Migne A. & Davoult D. (2014) Comparative study of methodologies to measure in situ the intertidal benthic community metabolism during immersion. *Estuarine Coastal And Shelf Science*, 136, 19-25
- Paganelli D., Marchini A. & Occhipinti-Ambrogi A. (2012) Functional structure of marine benthic assemblages using Biological Traits Analysis (BTA): A study along the Emilia-Romagna coastline (Italy, North-West Adriatic Sea). *Estuarine Coastal And Shelf Science*, 96, 245-256
- Paine R.T. (1995) A Conversation On Refining The Concept Of Keystone Species. *Conservation Biology*, 9, 962-964
- Palmer M.A., Ambrose R.F. & Poff N.L. (1997) Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration Ecology*, 5, 291-300
- Palmer R.E. & Williams R.E. (1980) Effect of particle concentration on filtration efficiency of the bay scallop *Argopecten irradians* and the oyster *Crassostrea virginica*. *Ophelia*, 10, 17-25
- Parnell A.C., Inger R., Bearhop S. & Jackson A.L. (2010) Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *Plos One*, 5
- Passarelli C., Hubas C., Segui A.N., Grange J. & Meziane T. (2012) Surface adhesion of microphytobenthic biofilms is enhanced under *Hediste diversicolor* (O.F. Muller) trophic pressure. *Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology*, 438, 52-60
- Passarelli C., Olivier F., Paterson D.M. & Hubas C. (2012) Impacts of biogenic structures on benthic assemblages: microbes, meiofauna, macrofauna and related ecosystem functions. *Marine Ecology Progress Series*, 465, 85-97
- Passarelli C., Olivier F., Paterson D.M., Meziane T. & Hubas C. (2013) Organisms as cooperative ecosystem engineers in intertidal flats. *Journal Of Sea Research*
- Pawlick J.R. (1988) Larval settlement and metamorphosis of two gregarious Sabellariid Polychaetes: *Sabellaria alveolata* compared with *Phragmatopoma californica*. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom*, 68, 101-124
- Pawlick J.R. & Butman C.A. (1993) Settlement of a marine tube worm as a function of current velocity: interaction effects of hydrodynamics and behavior. *Limnology and Oceanography*, 38, 1730-1740
- Pawlick J.R., Butman C.A. & Starczack V.R. (1991) Hydrodynamic facilitation of gregarious settlement of a reef-building tube worm. *Science*, 251, 421-425
- Pecquerie L., Nisbet R.M., Fablet R., Lorrain A. & Kooijman S.A.L.M. (2010) The impact of metabolism on stable isotope dynamics: a theoretical framework. *Philosophical Transactions Of The Royal Society B-Biological Sciences*, 365, 3455-3468
- Petchey O.L. & Gaston K.J. (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402-411
- Petchey O.L. & Gaston K.J. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741-758
- Petersen C.J. (1914) Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography. In: Report of the Danish Biological Station 21

- Peterson B.J. & Fry B. (1987) Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 293-320
- Phillips D.L. (2001) Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia*, 127, 166-170
- Phillips D.L. & Gregg J.W. (2003) Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*, 136, 261-269
- Phillips R.A., Bearhop S., McGill R.A.R. & Dawson D.A. (2009) Stable isotopes reveal individual variation in migration strategies and habitat preferences in a suite of seabirds during the nonbreeding period. *Oecologia*, 160, 795-806
- Post D.M. (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83, 703-718
- Power M.E., Tilman D., Estes J.A., Menge B.A., Bond W.J., Mills L.S., Daily G., Castilla J.C., Lubchenco J. & Paine R.T. (1996) Challenges in the quest for keystones. *Bioscience*, 46, 609-620
- Prins T.C., Dankers N. & Smaal A.C. (1994) Seasonal variation in the filtration rates of a semi-natural mussel bed in relation to seston composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 176, 69-86
- Prins T.C., Smaal A.C., Pouwer A.J. & Dankers N. (1996) Filtration and resuspension of particulate matter and phytoplankton on an intertidal mussel bed in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands). *Marine Ecology Progress Series*, 142, 121-134
- Qian P.Y., Rittschof D. & Sreedhar B. (2000) Macrofouling in unidirectional flow: miniature pipes as experimental models for studying the interaction of flow and surface characteristics on the attachment of barnacles, bryozoan and polychaete larvae. *Marine Ecology Progress Series*, 207, 109-121
- Qian P.Y., Rittschof D., Sreedhar B. & Chia F.S. (1999) Macrofouling in unidirectional flow: miniature pipes as experimental models for studying the effects of hydrodynamics on invertebrate larval settlement. *Marine Ecology Progress Series*, 191, 141-151
- Rabaut M. (2009) Lanice conchilega, fisheries and marine conservation: Toward an ecosystem approach to marine management. In, p. 354. Gent University (UGent), Gent
- Rabaut M., Guilini K., Van Hoey G., Vincx M. & Degraer S. (2007) A bio-engineered soft-bottom environment: The impact of Lanice conchilega on the benthic species-specific densities and community structure. *Estuarine Coastal And Shelf Science*, 75, 525-536
- Rabaut M., Vincx M. & Degraer S. (2009) Do Lanice conchilega (sandmason) aggregations classify as reefs? Quantifying habitat modifying effects. *Helgoland Marine Research*, 63, 37-46
- Reichmann O.J. & Seabloom E.W. (2002) Ecosystem engineering: a trivialized concept? Response. *Trends In Ecology & Evolution*, 17, 308-308
- Riera P. (2007) Trophic subsidies of Crassostrea gigas, Mytilus edulis and Crepidula fornicata in the Bay of Mont Saint Michel (France): A delta C-13 and delta N-15 investigation. *Estuarine Coastal And Shelf Science*, 72, 33-41
- Riera P. & Hubas C. (2003) Trophic ecology of nematodes from various microhabitats of the Roscoff Aber Bay (France): importance of stranded macroalgae evidence through delta-C13 and delta-N15. *Marine Ecology-Progress Series*, 260, 151-159
- Riera P. & Richard P. (1996) Isotopic determination of food sources of Crassostrea gigas along a trophic gradient in the estuarine Bay of Marennes-Oléron. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 42, 347-360
- Riera P., Richard P., Gremare A. & Blanchard G. (1996) Food source of intertidal nematodes in the Bay of Marennes-Oleron (France), as determined by dual stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 142, 303-309
- Riera P., Stal L.J., Nieuwenhuize J., Richard P., Blanchard G. & Gentil F. (1999) Determination of food sources for benthic invertebrates in a salt marsh (Aiguillon Bay, France) by carbon and nitrogen stable isotopes: importance of locally produced sources. *Marine Ecology Progress Series*, 187, 301-307
- Rigolet C. (2013) Diversité structurelle et fonctionnelle des peuplements sablo-vaseux de Bretagne sud: Impact de l'expansion d'Haploopsis nirae. PhD thesis, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), Paris, p. 313
- Riisgård H.U., Larsen J., Kortegaard M., Moller L.F., Friedrichs M., Jensen M.H. & Larsen P.S. (2007) Interplay between filter-feeding zoobenthos and hydrodynamics in the shallow Odense Fjord (Denmark) - Earlier and recent studies, perspectives and modelling. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 75, 281-295
- Riisgård H.U. & Larsen P.S. (2000) Comparative ecophysiology of active zoobenthic filter feeding, essence of current knowledge. *Journal of Sea Research*, 44, 169-193
- Riisgård H.U. & Nielsen C. (2006) Feeding mechanism of the polychaete Sabellaria alveolata revisited: comment on Dubois et al. (2005). *Marine Ecology-Progress Series*, 328, 295-305
- Riisgård H.U., Nielsen C. & Larsen P.S. (2000) Downstream collecting in ciliary suspension feeders: the catch-up principle. *Marine Ecology Progress Series*, 207, 33-51
- Roberts C.M., McClean C.J., Veron J.E.N., Hawkins J.P., Allen G.R., McAllister D.E., Mittermeier C.G., Schueler F.W., Spalding M., Wells F., Vynne C. & Werner T.B. (2002) Marine Biodiversity Hotspots and Conservation Priorities for Tropical Reefs. *Science*, 295, 1280-1284

- Ropert M. & Dauvin J.-C. (2000) Renewal and accumulation of a *Lanice conchilega* (Pallas) population in the baie des Veys, western Bay of Seine. *Oceanologica Acta*, 23, 529-546
- Ropert M. & Gouletquer P. (2000) Comparative physiological energetics of two suspension feeders: polychaete annelid *Lanice conchilega* (Pallas 1766) and Pacific cupped oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg 1795). *Aquaculture*, 181, 171-189
- Rossi F. (2007) Recycle of buried macroalgal detritus in sediments: use of dual-labelling experiments in the field. *Marine Biology*, 150, 1073-1081
- Rossi F., Herman P.M.J. & Middelburg J.J. (2004) Interspecific and intraspecific variation of delta C-13 and delta N-15 in deposit- and suspension-feeding bivalves (*Macoma balthica* and *Cerastoderma edule*): Evidence of ontogenetic changes in feeding mode of *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography*, 49, 408-414
- Schulze E.D. & Mooney H.A. (1993) *Biodiversity and ecosystem function*. Springer Verlag, Berlin.
- Semmens B.X., Ward E.J., Moore J.W. & Darimont C.T. (2009) Quantifying Inter- and Intra-Population Niche Variability Using Hierarchical Bayesian Stable Isotope Mixing Models. *Plos One*, 4
- Semmens B.X., Ward E.J., Parnell A.C., Phillips D.L., Bearhop S., Inger R., Jackson A. & Moore J.W. (2013) Statistical basis and outputs of stable isotope mixing models: Comment on Fry (2013). *Marine Ecology Progress Series*, 490, 285-289
- Shearer M. (1977) Production and population dynamics of *Ampelisca tenuicornis* (Amphipoda) with notes on the biology of its parasite *Sphaeronella longipes* (Copepoda). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 57, 955-968
- Sloan N.J.B. & Irlandi E.A. (2008) Burial tolerances of reef-building Sabellariid worms from the east coast of Florida. *Estuarine Coastal And Shelf Science*, 77, 337-344
- Smaal A.C., Schellekens T., van Stralen M.R. & Kromkamp J.C. (2013) Decrease of the carrying capacity of the Oosterschelde estuary (SW Delta, NL) for bivalve filter feeders due to overgrazing? *Aquaculture*, 404, 28-34
- Sobral P. & Widdows J. (2000) Effects of increasing current velocity, turbidity and particle-size selection on the feeding activity and scope for growth of *Ruditapes decussatus* from Ria Formosa, southern Portugal. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 245, 111-125
- Solan M., Cardinale B.J., Downing A.L., Engelhardt K.A.M., Ruesink J.L. & Srivastava D.S. (2004) Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science*, 306, 1177-1180
- Somaschini A. (1993) A Mediterranean Fine-Sand Polychaete Community And The Effect Of The Tube-Dwelling *Owenia-Fusiformis Delle-Chiaje* On Community Structure. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie*, 78, 219-233
- Stewart R.J., Weaver J.C., Morse D.E. & Waite J.H. (2004) The tube cement of *Phragmatopoma californica*: a solid foam. *Journal Of Experimental Biology*, 207, 4727-4734
- Stokes A., Barot S., Lata J.C., Lacroix G., Jones C.G. & Mitsch W.J. (2012) Ecological engineering: From concepts to applications. *Ecological Engineering*, 45, 1-4
- Sun C., Fantner G.E., Adams J., Hansma P.K. & Waite J.H. (2007) The role of calcium and magnesium in the concrete tubes of the sandcastle worm. *Journal Of Experimental Biology*, 210, 1481-1488
- Syvaranta J., Lensu A., Marjomaki T.J., Oksanen S. & Jones R.I. (2013) An Empirical Evaluation of the Utility of Convex Hull and Standard Ellipse Areas for Assessing Population Niche Widths from Stable Isotope Data. *Plos One*, 8
- Taghon G.L. (1992) Effects of animal density and supply of deposited and suspended food particles on feeding, growth and small-scale distributions of two spionid polychaetes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 162, 77-95
- Taghon G.L., Nowell A.R.M. & Jumars P.A. (1980) Induction of suspension feeding in spionid polychaetes by high particulate fluxes. *Science*, 210, 562-564
- Thomsen M.S. & McGlathery K. (2005) Facilitation of macroalgae by the sedimentary tube forming polychaete *Diopatra cuprea*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 62, 63-73
- Thorson G. (1957) Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). In: *Treatise on marine ecology and paleoecology* (eds. Hedgpeth JW & Ladd HS), pp. 461-534. Geological Society of America, Baltimore: Waverly Press
- Tilman D. (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80, 1455-1474
- Tilman D. & Downing J.A. (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363-365
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M. & Siemann E. (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300-1302
- Tinoco R.O. & Coco G. (2014) Observations of the effect of emergent vegetation on sediment resuspension under unidirectional currents and waves. *Earth and Surface Dynamics*, 2, 83-96
- Turner R.K., Paavola J., Cooper P., Farber S., Jessamy V. & Georgiou S. (2003) Valuing nature: lessons learned and future research directions. *Ecological Economics*, 46, 493-510

- Tyler E.H.M., Somerfield P.J., Vanden Berghe E., Bremner J., Jackson E., Langmead O., Palomares M.L.D. & Webb T.J. (2012) Extensive gaps and biases in our knowledge of a well-known fauna: implications for integrating biological traits into macroecology. *Global Ecology And Biogeography*, 21, 922-934
- Villegier S., Mason N.W.H. & Mouillot D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301
- Vinn O., Ten Hove H.A., Mutvei H. & Kirsimaee K. (2008) Ultrastructure and mineral composition of serpulid tubes (Polychaeta, Annelida). *Zoological Journal Of The Linnean Society*, 154, 633-650
- Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. & Garnier E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892
- Volkenborn N., Hedtkamp S.I.C., van Beusekom J.E.E. & Reise K. (2007) Effects of bioturbation and bioirrigation by lugworms (*Arenicola marina*) on physical and chemical sediment properties and implications for intertidal habitat succession. *Estuarine Coastal And Shelf Science*, 74, 331-343
- Volkenborn N., Polerecky L., Wethey D. & Woodin S. (2010) Oscillatory porewater bioadvection in marine sediments induced by hydraulic activities of *Arenicola marina*. *Limnology and Oceanography*, 55, 1231-1247
- Ward J.E., Levinton J.S., Shumway S.E. & Cucci T. (1998) Particle sorting in bivalves: in vivo determination of the pallial organs of selection. *Marine Biology*, 131, 283-292
- Ward J.E. & Shumway S.E. (2004) Separating the grain from the chaff: particle selection in suspension- and deposit-feeding bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 300, 83-130
- Whittaker R.H. (1965) Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147, 250-260
- Wilby A. (2002) Ecosystem engineering: a trivialized concept? *Trends In Ecology & Evolution*, 17, 307-307
- Wildish D.J. (1984) Secondary production of four sublittoral, soft-sediment Amphipod populations in the Bay of Fundy. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 62, 1027-1033
- Wildish D.J. & Dickinson J.J. (1982) A new species of Haploops (Amphipoda, Ampeliscidae) from the Bay of Fundy. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 60, 962-967
- Wilson D.P. (1971) *Sabellaria* colonies at Duckpool, North Cornwall, 1961-1970. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom*, 51, 509-580
- Wilson D.P. (1974) *Sabellaria* colonies at Duckpool, North Cornwall, 1971-1972. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom*, 54, 393-436
- Wolf N., Carleton S.A. & del Rio C.M. (2009) Ten years of experimental animal isotopic ecology. *Functional Ecology*, 23, 17-26
- Woodin S., Wethey D. & Volkenborn N. (2010) Infaunal Hydraulic Ecosystem Engineers: Cast of Characters and Impacts. *Integrative and Comparative Biology*, 50, 176-187
- Woodin S.A. (1976) Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages: patterns of abundance. *Journal of Marine Research*, 34, 25-41
- Woodin S.A. (1978) Refuges, disturbance and community structure: a marine soft bottom example. *Ecology*, 59, 274-284
- Woodin S.A. (1981) Disturbance And Community Structure In A Shallow-Water Sand Flat. *Ecology*, 62, 1052-1066
- Wright J.P. & Jones C.G. (2006) The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: Progress, limitations, and challenges. *Bioscience*, 56, 203-209
- Wright J.P., Jones C.G. & Flecker A.S. (2002) An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia*, 132, 96-101
- Zühlke R., Blome D., van Bernem K.H. & Dittmann S. (1998) Effects of the tube-building polychaete *Lanice conchilega* (Pallas) on benthic macrofauna and nematodes in an intertidal sandflat. *Senckenbergiana maritima*, 29, 131-138

Liste des figures.

Figure 1. Modèles conceptuels des effets des espèces ingénieurs allogéniques et autogéniques sur l'environnement, d'après Jones (1994). L'apport direct de ressources par une espèce pour d'autres espèces n'est pas considéré comme de l'ingénierie. Les espèces allogéniques transforment du matériel brut qui devient alors une ressource pour d'autres espèces (1b) ou qui est alors susceptible d'affecter le flux d'une ou plusieurs ressources, soit directement (2b) soit indirectement quand le matériel transformé affecte un paramètre abiotique majeur (*e.g.* feu, courants marins) (3b). Le parallèle peut être fait avec les espèces autogéniques dont les tissus (vivants ou morts) représentent l'environnement (2a et 3a).

Application aux habitats benthiques marins :

Cas 1b : Des raies géantes (*Aetobatus ocellatus*) creusent des trous dans les sédiments. Ces dernières sont utilisés par la macrofaune, en particulier les bivalves, comme zone de colonisation préférentielle (Hines et al. 1997).

Cas 2a : Les forêts de macroalgues ou les herbiers à *Zostera* sp. modifient l'hydrodynamisme local et les flux sédimentaires (Berkenbusch and Rowden 2007, Arkema et al. 2009).

Cas 2b : L'ensemble de la macrofaune marine bioturbatrice fouisseuse ou galéricole comme *Arenicola marina* change la stabilité et la porosité des sédiments, affectant les flux d'eau interstitielle et d'oxygène associés (Meadows 1986).

Cas 3a et 3b : Les algues rouges corallinacées (*e.g.* genres *Lithophyllum* ou *Porolithon*) forment des barrières par leurs propres accrétions calcaires (cas 3a) mais également par les accumulations de sables et débris coquilliers associés (cas 3b) modifiant fortement l'hydrodynamisme et protégeant contre l'érosion (Goldberg 2013). De la même manière, les moulières (*e.g.* *Geukensia demissa*) en bordure de prés salés protègent la côte de l'érosion, notamment par les tempêtes, à travers leurs coquilles vivantes et mortes (cas 3a) mais aussi par le réseau de filaments byssaux (cas 3b) (Altieri et al. 2007). La séparation entre les cas 3a et 3b est souvent ténue et parfois même impossible.

Figure 2. Modèle conceptuel des effets de l'espèce ingénieur allogénique *Callianassa filholi* sur le fonctionnement de son habitat, en incluant les relations avec l'espèce autogénique *Zostera novazelandica*. Modifié d'après Berkenbusch and Rowden (2007).

Figure 3. Diagramme des interactions entre l'espèce *Echinocardium cordatum* et son environnement, à travers l'activité de bioturbation. Les effets positifs (+) et négatifs (-) sont définis a priori, sans préjuger de leur intensité. DO = oxygène dissous, POM = matière organique particulaire, DIN = azote inorganique dissout, DIP = phosphore inorganique dissout. Extrait de Lohrer et al. 2004.

Figure 4. Extrait de Braeckman et al. 2014. Illustration d'espèces ingénieurs communément rencontrées dans les sédiments meubles de la Mer du Nord : (a) *Amphiura filiformis*, (b) *Callianassa subterranea*, (c) *Echinocardium cordatum*, (d) *Lanice conchilega*, (e) *Sabellaria spinulosa*. Les flèches indiquent les mouvements d'eau interstitielle résultant de l'activité biologique des organismes (sans indication d'importance relative).

Figure 5. Exemple d'habitats récifaux à *Sabellaria alveolata* en baie du Mont-Saint-Michel, France (site de Champeaux). Les bioconstructions se développent sur le haut de l'estran sur un substrat rocheux (à gauche) ou sur un substrat meuble au niveau de la mi-marée (au centre et à droite). Photographies S.F. Dubois.

Figure 6. A gauche : gros plan sur l'ouverture des tubes de *Sabellaria alveolata*. L'ouverture prend une forme d'entonnoir et est beaucoup plus large que la partie dans laquelle vit l'individu. La forme plus ou moins écrasée de l'entonnoir dépend des conditions hydrodynamiques à proximité des tubes. Au centre et à droite : vues rapprochées de la surface du récif après un événement de recrutement. Noter la présence de tubes beaucoup plus petits entre les tubes d'adultes. La différence de coloration tient au fait que la sédimentologie des tubes des juvéniles contient beaucoup plus de particules fines. Photographies S.F. Dubois.

Figure 7. Individu de *Sabellaria alveolata* sorti de son tube, en face dorsale. La partie céphalique (blanche) comporte une couronne operculaire. La partie abdominale comprend des parapodes modifiés qui portent des branchies dorsalement (rouge). Le tube digestif – et en particulier l'œsophage – est visible par transparence. Pour se nourrir, les individus étendent leurs filaments tentaculaires dans la colonne d'eau (photo de droite). Photographies A. Guerin.

Figure 8. Fonds à *Haploops nira*e dans la région de Concarneau (en haut) et en baie de Vilaine (en bas). Les fonds envasés sont tapissés de tubes particulièrement denses, créant un habitat physiquement très différent des fonds envasés classiques. Plus de 2500 hectares sont actuellement identifiés sous cette forme en Bretagne Sud. Photographies X. Caisey.

Figure 9. Evolution spatiale depuis les années 60 des contours des habitats à *Haploops nira*e en Bretagne Sud. Schéma de gauche : zone de Concarneau. Noter l'évolution vers la côte au détriment des habitats à *Maldane glebifex* (polychète tubicole Maldanidae). Contours extraits de Glémarec (1964) et Ménesguen (1974). Schéma de droite : baie de Vilaine. Noter la régression dans la partie sud de l'île Dumet (confirmée par une prospection de la zone en 2009) et une apparente extension autour du plateau du Four (projet Cartham AAMP 2013). Les habitats à *Maldane glebifex* sont également figurés. Contours extraits de Glémarec (1962), Le Bris (1985). Détail dans Rigolet (2013).

Figure 10. Gros plan sur les tubes d'*Haploops nira*e (à gauche). La largeur du tube est proportionnelle à la taille de l'individu (noter la présence d'adultes et de jeunes recrues). Respectivement au centre et à droite, individu en position de filtration dans son tube et individu sorti (artificiellement) de son tube. Noter la présence de 2 paires d'antennes plumeuses insérées sur la partie antérieure de la capsule céphalique. Photographies X. Caisey et A. Guérin.

Figure 11. Vues à différentes échelles spatiales de l'habitat à *Lanice conchilega* en baie du Mont-Saint-Michel (France). Les zones d'accrétion sédimentaire (monticules) sont formées au niveau des patches de plus forte densité de tubes. La banquette s'étend sur plus de 250 hectares dans cette zone (Godet et al. 2008). Photographies S.F. Dubois.

Figure 12. A gauche - gros plan sur un groupe de 3 tubes de *Diopatra biscayensis* (Oléron, France) (la pointe en cuivre mesure 2 mm à son extrémité). Dans cette zone les tubes sont constitués de fragments coquilliers et de débris d'algues brunes. A droite, vue général du peuplement sur le même site. Chaque tache marron sur le sable correspond à un ou plusieurs tubes de *D. biscayensis*. Photographies S.F. Dubois.

Figure 13. A gauche – carottier (15 cm x 15 cm x 60 cm hauteur) inséré dans une structure récifale tabulaire (ou plateforme) à *Sabellaria alveolata*. De gauche à droite – vue rapprochée de la surface du récif (15 x 15 cm) pour des structures en plateforme, en boule et dégradées.

Figure 14. (A) Variations de la diversité (SR, N1 et N2) en fonction des états d'évolution de l'habitat récifal. (B à D) Variation de la diversité (SR, N1 et N2) pour chaque état de l'habitat récifal et chaque strate horizontale. Les histogrammes représentent la valeur moyenne associée son écart-type (n = 8 pour chaque état). Seuil de significativité 5%.

Figure 15. (A) Richesse spécifique moyenne au sein des habitats récifaux et dans les différents habitats sédimentaires avoisinants. Les histogrammes indiquent la valeur moyenne (et son écart-type) des carottes réalisées pour les récifs à *Sabellaria alveolata* (surface du carottier = 225 cm²) et les sédiments meubles (surface du carottier = 314 cm²). (B) Relation linéaire ($r^2 = 62\%$, $p < 10^{-3}$) entre la densité de l'espèce tubicole *S. alveolata* et la richesse spécifique. Les points en noirs (non inclus dans la relation) indiquent les valeurs obtenues pour les habitats avoisinants.

Figure 16. Vue générale d'une zone colonisée à la fois par les ulves (*Ulva* sp.) et par les huîtres (*Crassostrea gigas*).

Figure 17. A gauche – Indicateurs de diversité (richesse spécifique et indice N1) en fonction des différents traitements analysés selon le plan expérimental. A droite – Positionnement multidimensionnel (nMDS) de la composition faunistique des stations sur la base de l'indice de similarité de Bray-Curtis, selon leur appartenance aux différents traitements de recouvrement par les épibiontes. Les données d'abondance ont été log-transformées.

Figure 18. Fréquences des classes de taille des individus de *Sabellaria alveolata* (mesurée via le diamètre de la couronne operculaire) en fonction des différents traitements de recouvrement par les épibiontes. Noter que le traitement « huîtres en faible densité » n'est pas présenté.

Figure 19. Indice de diversité pour chaque habitat sédimentaire échantillonné en Bretagne Sud (France) : la richesse spécifique (A), l'indice de Shannon (\log_e) (B) et l'indice d'équitabilité de Pielou (C). Un bootstrap (100 randomisations) a été réalisé sur les données de diversité, en raison d'un effort d'échantillonnage plus important sur les habitats à *Haploops* (Colwell 2009). Les résultats sont présentés sous forme de boîtes indiquant les quartiles Q1 et Q3. Les traits horizontaux représentent les valeurs médianes (Q2). Les traits verticaux indiquent la dispersion des données. Les différences significatives (tests non-paramétriques de Kruskal-Wallis) sont représentées par des lettres minuscules.

Figure 20. Analyse des correspondances sur les stations (tous les réplicats sont représentés) et les espèces. Les habitats sédimentaires échantillonnés *a priori* sont codés par des couleurs différentes. L'axe 1 (21.6% de l'inertie) discrimine nettement l'habitat à *Haploops* et l'axe 2 (11.2% de l'inertie) discrimine les stations selon un gradient sédimentaire au sein des habitats avoisinants.

Figure 21. Panneaux du haut – Evolution de la densité d'*Haploops* spp. (*H. tubicola* et *H. tenuis*) et d'*Amphiura* spp. (*A. filiformis* et *A. chiajei*) au sein de l'habitat à *Haploops* entre 2000 et 2011. Panneau du bas – Cadrage multi-dimensionnel non-métrique (nMDS) de la station moyenne ($n = 5$ réplicats) positionnée au sein de l'habitat à *Haploops* entre 2000 et 2011 (en bleu). La station moyenne à *Amphiura* ($n = 9$ réplicats) échantillonnée en 2011 a été ajoutée (en violet). L'analyse a été faite sur la base de l'indice de similarité de Bray-Curtis, avec des données d'abondance log-transformées.

Figure 22. Résultat de l'analyse de redondance (dbRDA) entre les paramètres environnementaux (granulométrie, matière organique totale, %C, %N, chlorophylle *a* et phaeopigments dans les sédiments), incluant la densité de l'espèce tubicole *Haploops nirae*, et la composition faunistique de quatre habitats des sédiments meubles envasés de Bretagne Sud (*i.e.* *Haploops nirae*, *Amphiura filiformis*, *Owenia fusiformis* et *Sternaspis scutata*) dans la région de Concarneau. L'espèce *Haploops nirae* a été retirée de la matrice d'espèces. La variance totale est expliquée à 67% et le modèle le plus parcimonieux fait apparaître la densité d'*Haploops* (54%), la taille moyenne des grains (11.5%) et la profondeur (4.8%).

Figure 23. Enceintes expérimentales destinées à accueillir un bloc récifal à *Sabellaria alveolata* (A) ou une carotte de sédiment colonisé par *Haploops nirae* (B). Ces enceintes sont connectées à un circuit ouvert et font l'hypothèse d'un flux laminaire d'un mélange contrôlé de microalgues entre l'entrée et la sortie d'eau.

Figure 24. Effet de la charge en matière inorganique sur la filtration individuelle (en $\text{mL}\cdot\text{h}^{-1}$) du polychète *Sabellaria alveolata*. Les mesures sont effectuées sur des blocs récifaux de 225 cm^2 comportant plus de 500 individus. Le mélange expérimental est composé de *Skeletonema costatum*. Les charges sestoniennes en matière inorganique (de 6.5 à $153.8 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) ont été choisies pour représenter les variations possibles des conditions naturelles sur les habitats à *Sabellaria alveolata* en baie du Mont-Saint-Michel.

Figure 25. Effet de la charge en matière inorganique (A) et organique (B) sur l'activité de filtration de l'amphipode *Haploops nirae*. Les charges en matière inorganique (de 2.3 à $85.5 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) ont été choisies pour représenter les variations possibles des conditions naturelles sur les habitats à *Haploops nirae* en baie de Concarneau. Les charges en matière organique varient de 0 à $121.5.5 \mu\text{g Chl } a\cdot\text{L}^{-1}$. Le mélange expérimental est composé de la diatomée *Thalassiosira weissflogii*. L'activité est mesurée à partir d'analyses d'images de carottes contenant une centaine d'individus, suivis individuellement toutes les 3

minutes. Lors de la variation expérimentale d'un facteur, tous les autres sont fixés et considérés comme constants (débit dans l'enceinte, lumière, température, salinité, concentrations en matière organique/inorganique). Ce modèle a également permis de montrer qu'il ne faut que 6.5 jours pour que l'ensemble du volume des baies de Concarneau et Vilaine soit filtré par *H. nirae*. Mais cet effet est atténué par un fort renouvellement des eaux de ces baies.

Figure 26. Composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) de la macrofaune benthique associée aux habitats à *Lanice conchilega* en baie de Veys. La composition isotopique de l'huître creuse *Crassostrea gigas* dans les parcs ostréicoles sur cet habitat est également figurée (en rouge). L'ensemble des sources est rapporté : TOM = apports organiques terrigènes, POM = phytoplancton pélagique, MPB = microphytobenthos, ULV = *Ulva* sp. et FUC = *Fucus* sp. Modifié d'après Dubois et al. 2007b.

Figure 27. Composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) des 6 espèces de suspensivores échantillonnées à l'échelle de l'habitat à *Lanice conchilega* et des parcs ostréicoles. Les stations sont représentées par des numéros et le range de la variabilité spatiale des compositions isotopiques est représenté par un trait en pointillé. Noter la très faible superposition (hachures) entre les espèces.

Figure 28. Contribution des sources de matière organique autochtones (microphytobenthos MPB et macroalgues) et allochtones (apports terrigènes et phytoplancton) au régime alimentaire de 6 espèces de suspensivores en baie des Veys (Normandie, France). Les histogrammes indiquent les contributions (en pourcentage) minimum et maximum obtenues selon le modèle de mélange Isosource. Comme les modèles proposent une fréquence de distribution des solutions possibles, il est possible que la somme des maximums dépasse 100%. Modifié d'après Dubois et al. 2007b.

Figure 29. Composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) des sources de matière organique dans les deux systèmes échantillonnés, la baie des Veys (A – B) et Lingreville (C – D), en fonction du temps. Les 4 sources (phytoplancton, macroalgues, microphytobenthos et apports terrigènes) ont été échantillonnées tous les deux mois pendant 2 ans. Les mois de mai, juillet, septembre, novembre, janvier et mars correspondent aux codes 1 à 6 et 7 à 12, respectivement pour les 2 années de suivi. D'après Marin-Leal et al. 2008.

Figure 30. Contribution du phytoplancton au régime alimentaire des suspensivores en fonction de la biomasse chlorophyllienne dans la colonne d'eau (en μg de Chl $a.l^{-1}$) au cours de l'année. Les données des contributions relatives sont extraites des modèles de mélange pour chaque espèce et chaque site d'étude. D'après Lefebvre et al. 2009.

Figure 31. A gauche - Tubes d'*Haploopsis nirae* dans le sédiment. A droite - Vue rapprochée à la loupe binoculaire de l'extrémité d'un tube d'*H. nirae* collecté en juin et montrant la présence de denses colonies de diatomées appartenant au genre *Navicula* (bâtonnets marrons). Tous les tubes examinés étaient identiques. D'après Rigolet et al. 2014.

Figure 32. Composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) des sources principales de matière organique et des espèces échantillonnées au sein des habitats à *Amphiura filiformis* et à *Haploopsis nirae*, en baie de Concarneau (Bretagne Sud) entre 15 et 35 m de profondeur. POM = phytoplancton, EPI = épibiontes sur les tubes d'*Haploopsis nirae*, SOM_{A/H} = matière organique particulaire dans les sédiments des habitats à *Amphiura filiformis* / *Haploopsis nirae*, HNIR = *Haploopsis nirae*, GPLA = *Geitodoris planata*. Modifié d'après Rigolet et al. 2014.

Figure 33. Vues rapprochées des récifs à *Sabellaria alveolata*. Noter les larges taches brunes au pied des structures récifales. Elles correspondent à des patches denses de microphytobenthos (ca. 3 mètres de large). Photographies S.F. Dubois.

Figure 34. Vue générale (à gauche) et rapprochée (à droite) des zones rocheuses colonisées par *Sabellaria alveolata* en baie de Douarnenez. Cette espèce est communément en compétition pour l'espace avec les moules *Mytilus edulis* et les balanes *Chthamalus* spp. ou *Austrominius modestus*. Photographies S.F. Dubois.

Figure 35. Diagramme saisonnier des contributions relatives moyennes des 3 sources de nourriture pour les 3 espèces *Sabellaria alveolata*, *Mytilus edulis* et *Chthamalus montagui* en baie de Douarnenez. SOM = matière organique d'origine sédimentaire, SPOM = matière organique d'origine pélagique, ULVA = ulves.

Figure 36. Diagramme synthétique représentant la niche trophique des 3 espèces *Sabellaria alveolata*, *Mytilus edulis* et *Chthamalus montagui* en baie de Douarnenez et le lien avec la capacité de capture, de sélection et de tri des particules. D'après le résumé graphique de Dubois and Colombo 2014.

Figure 37. Etude des changements de diversité fonctionnelle entre les habitats à *Haploopsis nirae* et les habitats avoisinants. Ordination des espèces et des traits biologiques en analyse des correspondances floues (ACF). (a) Dendrogramme montrant les regroupements faits (5 groupes fonctionnels) sur la base des projections des espèces dans les 4 premiers axes de l'ACF. (b) Distribution des espèces (points noirs) dans les deux premiers plans factoriels de l'ACF. Les points numérotés 1 à 5 représentent la valeur moyenne de chaque groupe fonctionnel. (c) Distribution des modalités de chaque trait biologique selon les deux premiers plans factoriels. Chaque modalité est positionnée proportionnellement au poids qu'elle représente dans chaque groupe. (d) Fréquence relative de chaque groupe fonctionnel pour chaque habitat échantillonné. Noter que l'espèce *H. nirae* a été retirée de la matrice d'espèces.

Figure 38. Estimation de l'impact d'une perturbation sur la structure fonctionnelle d'un assemblage théorique d'espèces (ici une communauté de poissons). (a) 8 espèces (Sp1 à Sp8) forment la communauté. (b) Exemple de mesures de traits fonctionnels morphométriques. (c) Les traits moyens sont calculés pour chaque espèce. (d) Un espace fonctionnel est créé avec n axes correspondant aux n traits mesurés. (e) Abondance des espèces avant et après la perturbation. (f) Selon l'hypothèse de niche, les espèces perdantes (*i.e.* avec une abondance plus faible après la perturbation, abondance représentée par un cercle proportionnel) partagent des valeurs communes de traits fonctionnels. Et inversement pour les espèces gagnantes. (g) Sous l'hypothèse neutre, les espèces gagnantes et perdantes sont placées aléatoirement dans l'espace fonctionnel. D'après Mouillot et al. (2013).

Figure 39. Gradient de pression de chalutage sur l'habitat des sables fins envasés à *Nephtys norvegicus* de la Grande Vasière (Golfe de Gascogne). Les mailles représentent des surfaces de 6 km² et la pression de pêche est exprimée en watt.heure⁻¹ (exemple donné pour le mois d'août 2010). Les stations d'échantillonnage ont été positionnées selon les gradients de pression, intégrés pour plusieurs périodes de l'année, sur plusieurs années. Les photos des principales espèces bioturbatrices sont affichées. De gauche à droite et de haut en bas : *Echinocardium cordatum*, *Brissopsis lyrifera*, *Nephtys norvegicus*, *Munida rugosa* et *Alpheus glaber*. Source des photographies : wikipedia et marlin.ac.uk.

Figure 40. Représentation des trois composantes de la diversité fonctionnelle en fonction de la distribution de fréquence des valeurs d'un trait fonctionnel/morphologique. La richesse fonctionnelle correspond à l'étendue des valeurs rencontrées dans la communauté. L'équitabilité et la divergence fonctionnelle correspondent respectivement à la régularité et à l'inégalité de la distribution des valeurs le long de l'axe. Schéma extrait de Garnier and Navas 2013, d'après Masson et al. 2005.

Figure 41. Représentation graphique des indices fonctionnels proposés par Mouillot et al. (2013), capables de quantifier les changements entre 2 états (avant et après perturbation) d'un même habitat. Au-delà des indices classiquement évoqués (richesse, équitabilité et divergence fonctionnelle), plusieurs autres indices sont proposés. Dans un espace isotopique où les traits 1 et 2 sont respectivement les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, plusieurs modifications sont nécessaires (*i.e.* une même espèce ne possède pas la même position avant et après perturbation). Le sens écologique à donner aux indices de diversité fonctionnelle reste à discuter, en particulier dans un espace défini par les compositions isotopiques.

Figure 42. Exemple d'application des indices de diversité fonctionnelle calculés dans un espace isotopique (^{13}C et ^{15}N) pour les habitats à *Amphiura filiformis* (points gris – habitat avant perturbation) et les habitats à *Haploopsis nirae* (points noirs – habitat après perturbation). La perturbation est ici représentée par la colonisation des sédiments par l'espèce *H. nirae*. (a) Images des 2 espaces isotopiques et de leur

emprise spatiale représentée par les espèces collectées sur les deux habitats. (b) Espaces isotopiques pondérés par les biomasses des espèces. N = nombre d'espèces échantillonnées. Les flèches sur les axes représentent les valeurs moyennes des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$. Noter les images très différentes des espaces isotopiques obtenues après pondération par la biomasse. (c) Calcul de plusieurs indices de diversité fonctionnelle, classés selon la nature de l'information qu'ils délivrent sur la richesse, la divergence ou l'équitabilité fonctionnelle. « * » indique que l'indice ne prend pas en compte la biomasse des espèces. La différence des valeurs des indices sur les deux habitats étudiés est représentée (habitat à *H. nira* – habitat à *A. filiformis*).

Figure 43. Représentation du réseau trophique de l'écosystème pélagique au large du courant californien (USA), d'après la composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des espèces structurantes (Madigan et al. 2012). Cet exemple illustre l'enrichissement isotopique (*i.e.* le fractionnement) le long de la chaîne trophique entre les consommateurs primaires (copépodes) et les consommateurs quaternaires (thons, calmars géants, grands requins).

Figure 44. Données isotopiques simulées de 4 sources ($n = 5$ mesures) et 1 consommateur ($n = 5$ mesures) pour 2 isotopes. L'espace isotopique défini par les sources est représenté en traits pleins. La zone critique en terme d'interprétation est située à mi-chemin entre les sources et le centroïde (pointillés). Dans cet espace isotopique, la somme des contributions minimums données par les modèles de mélange (Isosource ou SIAR) est $< 50\%$ (Fry 2013). D'après Semmens et al. (2013).

Annexe – L’outil isotopique.

Les isotopes sont des formes d’un même élément chimique qui diffèrent par leur nombre de neutrons. Ils possèdent donc le même numéro atomique Z (correspondant au nombre de protons) mais un numéro atomique A différent. La masse des isotopes d’un même élément est donc différente et les spectromètres de masse peuvent alors séparer les différentes formes d’un élément: on parle d’éléments lourds et légers. Les éléments chimiques ont tous plusieurs isotopes dont la stabilité énergétique (mesurée par leur temps de demi-vie) est variable. Les formes instables sont radioactives (elles émettent une particule en retrouvant leur forme stable), mais les formes stables peuvent cohabiter dans le milieu naturel, dans des proportions variables (et connues). Par exemple, il existe 3 isotopes du carbone, le ^{12}C stable et léger qui représente 98.89% du stock global de carbone, le ^{13}C rare, lourd et stable qui représente 1.11% du stock de carbone, et le ^{14}C qui est instable et radioactif, donc trouvé uniquement sous forme de traces.

En isotopie écologique, on s’intéresse à la matière organique, et donc aux éléments qui composent la vaste majorité des tissus, à savoir H, O, C, N, S. La composition isotopique des tissus est mesurée après analyse élémentaire puis passage dans un spectromètre de masse (Peterson and Fry 1987). Les variations naturelles sont exprimées en valeur relative par rapport à un standard international : le rostre du *Belemnita americana* fossile de la formation de Pee-Dee aux Etat-Unis et l’azote atmosphérique pour les teneurs isotopiques en carbone et en azote, respectivement. L’unité δ (‰) est la différence relative de rapport isotopique entre l’échantillon et sa référence. La précision de la mesure est typiquement de 0.1 ou 0.2 ‰.

Tous les composés d’un tissu animal proviennent de la nourriture assimilée. L’isotopie écologique utilise cette relation déterministe. Dans les réactions métaboliques qui gouvernent la physiologie des tissus, les isotopes d’un même élément possèdent des cinétiques de réaction différentes en fonction de leur masse : les formes les plus lourdes ont alors tendance à s’accumuler. C’est le fractionnement isotopique. En suivant ce fractionnement, il est possible de retracer les relations trophiques entre l’animal-consommateur et la proie-source. De Niro and Epstein (1978, 1981) ont analysé les relations entre la composition isotopique des sources et des consommateurs pour le carbone et pour l’azote chez plusieurs espèces et pour plusieurs tissus et fractions biochimiques. Ils ont ainsi montré que $\delta^{13}\text{C}$ du corps de l’animal fournit une indication sur le type de nourriture, avec un enrichissement de 0.8 ± 1.1 ‰. Pour l’azote, ils concluaient que même si les producteurs primaires montrent des signatures très variables, l’enrichissement avec les consommateurs primaires était relativement constant de 3.4 ± 1.1 ‰. Chez les consommateurs, selon les équilibres de masse, la balance isotopique est conservée avec un carbone perdu par respiration plus appauvri en ^{13}C et des produits d’excrétion azotée plus appauvris en ^{15}N .

Les bases de l’approche isotopique des réseaux trophiques et des relations proies-prédateurs sont ainsi jetées : la signature en ^{13}C nous indique l’origine de la source et la signature en ^{15}N la position dans le réseau trophique (Fig. 43). Mais cette approche repose sur la connaissance du fractionnement. Plusieurs synthèses sur des couples proies-

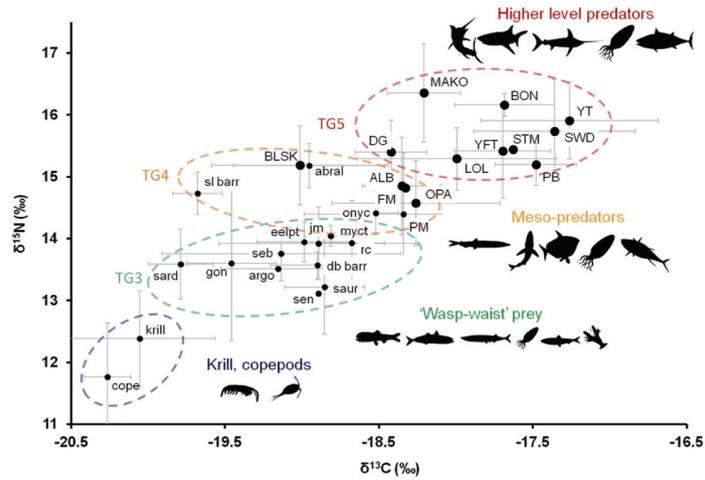


Figure 43. Représentation du réseau trophique de l'écosystème pélagique au large du courant californien (USA), d'après la composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des espèces structurantes (Madigan et al. 2012). Cet exemple illustre l'enrichissement isotopique (*i.e.* le fractionnement) le long de la chaîne trophique entre les consommateurs primaires (copépodes) et les consommateurs quaternaires (thons, calmars géants, grands requins).

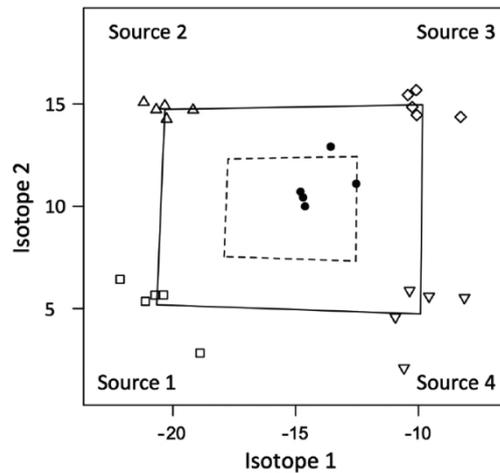


Figure 44. Données isotopiques simulées de 4 sources ($n = 5$ mesures) et 1 consommateur ($n = 5$ mesures) pour 2 isotopes. L'espace isotopique défini par les sources est représenté en traits pleins. La zone critique en terme d'interprétation est située à mi-chemin entre les sources et le centroïde (pointillés). Dans cet espace isotopique, la somme des contributions minimums données par les modèles de mélange (Isosource ou SIAR) est $< 50\%$ (Fry 2013). D'après Semmens et al. (2013).

prédateurs ont produit des résultats assez différents : Post (2002) et Mc Cutchan et al. (2003) montrent que le fractionnement isotopique serait pour le carbone de 0.39 ‰ (SD = 1.3) et 0.5 ‰ (SD = 1.3), respectivement. L'enrichissement en ^{13}C peut donc être considéré comme négligeable. Ces mêmes auteurs montrent des fractionnements isotopiques différents pour l'azote, de 3.4 ‰ (SD = 0.98) et de 2.0 ‰ (SD = 1.8), respectivement. Post (2002) confirme ainsi les analyses de De Niro and Epstein (1981) mais Mc Cutchan et al. (2003) discutent des facteurs responsables du fractionnement et détectent des différences entre groupes taxonomiques ou les types d'alimentation (invertébrés, végétaux, richesse en protéines). Il apparaît aujourd'hui évident que les mécanismes du fractionnement ne pourront être compris que si le routage des molécules (« isotopic routing ») est lui-même compris (Wolf et al. 2009). Les expériences d'alimentation contrôlée apparaissent alors comme nécessaires au découplage des processus qui *in fine* affectent le fractionnement isotopique (Del Rio et al. 2009). Elles permettent par exemple d'évaluer les différences inter-spécifiques au sein d'un même groupe trophique (Dubois et al. 2007c) ou l'effet de l'état physiologique sur le fractionnement (Blanchet-Aurigny et al. 2012³⁰).

En général, le régime alimentaire des consommateurs comporte plusieurs sources. En parallèle, plusieurs modèles mathématiques ont été développés pour déterminer la contribution relative de plusieurs sources à la signature isotopique d'un consommateur. Ces modèles de mélange sont basés sur le principe de la conservation de masse où la composition isotopique d'un individu peut s'écrire $\delta X_{\text{ind}} = A.\delta X_{S1} + B.\delta X_{S2}$ avec A et B les proportions des sources S1 et S2 pour l'isotope X, et $A + B = 1$. On comprend alors que 2 éléments (^{13}C et ^{15}N par exemple) permettent de résoudre un mélange avec 3 sources (Phillips 2001). Plus de sources impliquent plus d'éléments, ou des solutions qui ne sont pas uniques (Phillips and Gregg 2001). Dans le cas où il y a plus de $n+1$ sources pour n isotopes, un modèle proposant pour chaque source une distribution de fréquence des proportions a été créé (Phillips and Gregg 2003). Mais ces modèles ne prennent pas en compte la variabilité qui existe au niveau de la signature des sources, des consommateurs ou du fractionnement. Les approches mathématiques bayésiennes se proposent de résoudre ce biais en permettant d'inclure de la variabilité (Parnell et al. 2010). Quelque soit le modèle utilisé, une réflexion en amont sur la pertinence des sources de nourriture échantillonnées est nécessaire, pour éviter de se trouver devant des situations inextricables (Fig. 44) (Fry 2013, Semmens et al. 2013).

Devant les potentialités de l'outil isotopique, des voies s'ouvrent bien au-delà de la traditionnelle approche destinée à tracer les flux de C et N dans les écosystèmes (Boecklen et al. 2011, Dubois and Grall 2013³¹). Les approches couplant les isotopes à d'autres marqueurs composés comme les acides gras (Morrison et al. 2010) ou des acides-

³⁰ Blanchet-Aurigny, A., Guillou, M., Pernet, F., Gaffet, J.D., & Dubois, S.F. (2012) Tissue-diet discrimination factors of isotopic ratios (delta C-13 and delta N-15) in two brittle star species: Effect of reproductive state, diet and tissue composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **426**, 68-77.

³¹ Dubois, S.F. & Grall, J. (2013) Contributions to the 8th International Conference on Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies (ISOECOL), Brest, France, 20-24 August 2012 PREFACE. *Isotopes In Environmental And Health Studies*, **49**, 293-294.

aminés (Fantle et al. 1999) permettront de pallier très significativement certaines limites de l'isotopie. L'isotopie écologique développe des approches nouvelles permettant de redécouvrir les paleo-environnements (Kohn 2010) ou d'investiguer les migrations des espèces terrestres (Hobson 1999), aériennes (Phillips et al. 2009) et aquatiques (Gelpi et al. 2013³²). Aujourd'hui, de nouvelles perspectives s'ouvrent avec les isotopes stables pour mieux comprendre la topologie des réseaux trophiques et l'organisation de la diversité spécifique au sein de ces réseaux (*e.g.* Layman et al. 2007b, Brind'Amour et Dubois 2013, Colombo et al. 2013³³). L'écologie des mammifères terrestres et aquatiques a énormément bénéficié de l'outil isotopique (Newsome et al. 2010) mais ses applications aux invertébrés marins sont prometteuses.

³² Gelpi, C.G., Fry, B., Condrey, R.E., Fleeger, J.W., & **Dubois, S.F.** (2013) Using delta C-13 and delta N-15 to determine the migratory history of offshore Louisiana blue crab spawning stocks. *Marine Ecology Progress Series*, **494**, 205-218.

³³ Colombo F., Costa V., **Dubois S.F.**, Gianguzza P., Mazzola A., Vizzini S. (2013). Trophic structure of vermetid reef community: High trophic diversity at small spatial scales. *Journal of Sea Research*, **77**: 93-99

Habilitation à Diriger les Recherches

Articles scientifiques publiés

(Abstracts – dans l'ordre d'apparition dans le texte)

