UNIVERSITE DE LILLE NORD DE FRANCE

ECOLE DOCTORALE

Sciences de la Matière, du Rayonnement et de l'Environnement

Thèse

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LILLE 1

Discipline : Géoscience, Ecologie, Paléontologie, Océanographie

Par

Clément GARCIA

APPROCHE FONCTIONNELLE DES COMMUNAUTES BENTHIQUES DU BASSIN ORIENTAL DE LA MANCHE ET DU SUD DE LA MER DU NORD

Présentée le 29 octobre 2010 devant un jury composé de :

Julie BREMNER, Cefas	Examinateur
André CARPENTIER, Ifremer	Invité
Pierre CHARDY, professeur émérite, Université de Bordeaux1	Examinateur
Jean-Claude DAUVIN, professeur, Université de Lille1	Co-directeur de thèse
Jean-Marie DEWARUMEZ, ingénieur de recherche, CNRS	Co-directeur de thèse
Philippe GROS, Ifremer	Rapporteur
Alain LEPRETRE, professeur, Université de Lille1	Examinateur
Jean-Christophe POGGIALE, professeur, Université de Marseille	Rapporteur

Remerciements :

Une des premières choses que j'ai apprise lors de ce projet est qu'un travail de recherche est tout sauf solitaire. Je tiens donc au travers de ces quelques mots à exprimer toute ma gratitude aux nombreuses personnes que j'ai pu croisées depuis mes premiers pas en écologie marine et plus particulièrement durant ce travail de thèse.

Je tiens tout d'abord à remercier les deux personnes sans qui ce travail n'aurait tout simplement jamais vu le jour, mes deux directeurs de thèse. Jean-Claude Dauvin pour les nombreuses discussions, la somme astronomique de connaissances en écologie benthique que vous m'avez apportée et votre regard souvent critique mais toujours sincère sur mon travail. Merci d'avoir pu vous montrer aussi disponible malgré un emploi du temps régulièrement chargé.

Jean-Marie Dewarumez également, pour ton savoir incollable sur les espèces de Manche qui m'a bien aidé pendant les longues heures de détermination. Mais aussi et surtout pour m'avoir initialement ouvert la voie à l'écologie benthique car tu comptes parmi les premiers qui m'ont fait assez confiance pour me confier un travail de recherche. Merci pour les opportunités que tu m'as apportées et pour ta patience lors de mon « initiation » à l'identification du benthos.

Ma gratitude va également envers les deux rapporteurs qui ont accepté de prendre du temps pour lire et juger ce manuscrit : Philippe Gros et Jean-Christophe Poggiale, ainsi qu'aux quatre examinateurs qui ont aimablement accepté de juger mon oral : Julie Bremner, Pierre Chardy, Alain Leprêtre et André Carpentier.

Un grand merci également à tous les « charmeurs » passés et présents avec qui les discussions, réunions et autres rencontres ont été aussi diverses qu'enrichissantes, André Carpentier, Sandrine Vaz et Corinne Martin en tête. Mais je n'oublie pas non plus, Nico Desroy, Ludovic Dupuis, Yoshi Ota, Laure Gardel et Bruno Ernande et tous les autres que je n'ai malheureusement pas eus le temps de mieux connaître.

Je tiens maintenant à adresser ma profonde et sincère gratitude envers deux personnes qui m'ont énormément aidé lors de la réalisation de ce travail en prenant sur leur temps (et sur leur patience aussi parfois) pour m'ouvrir les portes sur la modélisation de réseau trophique. Pierre Chardy tout d'abord qui m'a chaleureusement accueilli à Bordeaux et qui m'a fait découvrir les coins et recoins les plus secrets du modèle en inversion. Et bien entendu Ching Villanueva, ton aide, tes conseils et tes connaissances sur les poissons lors de la réalisation du modèle Ecopath se sont révélées plus que précieuses pour moi qui ne possédait à l'époque que des connaissances sur le benthos, nous avons formé une bonne équipe je crois. Pour m'avoir initié au monde de la modélisation soyez, tous les deux, sincèrement remerciés.

Un travail de thèse sur le benthos ne se fait que rarement sans aller chercher des centaines de tonnes de sédiments au fond de l'eau. Un grand merci à tous ceux qui m'ont aidé dans ce travail titanesque. Aux marins des N/O Côtes de la Manche et Côtes d'Aquitaine tout d'abord qui, je tiens à l'exprimer ici, font un travail formidable et efficace. Aux équipages de Jo Perrot, Renaud Le Bouhris et Guy Le Fahler, merci de m'avoir accueilli parmi vous et merci d'avoir toujours été d'aussi bons compagnons. Je ne peux qu'exprimer une mention spéciale à Bob pour nos discussions musicales sans fins. A très bientôt sur les flots j'espère.

Merci également à « l'aide à terre », la prodigieuse équipe technique de la station marine pour toutes les aides plus diverses et variées les unes que les autres. C'est bien simple, je crois qu'il n'y a pas un seul domaine dans lequel vous ne m'avez pas aidé. Merci à Thierry, à Michel, à Dominique et bien sûr à Eric avec qui j'ai passé des heures (jours ?) à discuter pendant les pauses café. Je n'oublie également pas Daniel (à lundi matin si tu le veux bien), parti pour une retraite bien méritée et Didier son talentueux remplaçant. Merci également à Marie-Andrée dont j'ai beaucoup apprécié la compagnie même si nous n'avons pas travaillé ensemble

Je tiens également à remercier Evelyne, Laurence et Katia la « petite nouvelle » pour les difficiles tâches administratives toujours faites à temps même si on a tendance à donner les informations un peu en retard.

Un grand merci également aux chercheurs de la station marine pour leur disponibilité, leur intérêt pour mon travail et les discussions passionnantes que j'ai pues avoir. A Christophe bien entendu dont la passion pour la complexité des systèmes risque de le rendre plus fou qu'il ne l'est. Plus sérieusement, merci à toi pour tes nombreux conseils scientifiques et surtout pour m'avoir fait découvrir la « biodiversité fonctionnelle ». Merci pour les interminables conversations jusqu'à pas d'heure qui ont nécessitées plus d'une aspirine, pour ton ouverture d'esprit et ton extraordinaire connaissance dans tous les domaines écologiques, merci à Grégory pour ses conseils précieux en écologie numérique. Nico Spilmont qui, je me souviens, est arrivé en tant que maitre de conférence au moment même où ma thèse débutait. Lionel, pour les longues heures passées à discuter de sciences, de fonctionnement de la recherche, merci pour l'intérêt que tu as toujours porté à mon travail et pour ta bonne humeur permanente. Je te souhaite que des bonnes choses pour ta nouvelle vie mexicaine.

Merci à tous les doctorants que j'ai pus croiser à la station. Ceux qui étaient là avant que j'arrive : Anne-Laure, Mathilde, Matthieu, Maud, David. Ceux qui ont souffert dans la même période que moi, Isabelle, Sylvie et bien sûr Aurélie avec qui tous les travaux de prélèvements, de tri, de détermination ont été faits. Enfin, bonne chance et surtout bon courage à ceux qui restent que vous soyez sur le point de finir ou que vous veniez juste de commencer : Eric, Sylvain, Armonie, Olivier, Mikaël, Stella, Benjamin et Sandrine.

Je voudrais également adresser mes sincères remerciements à ma « nouvelle famille scientifique » du Cefas pour m'avoir offert cette incroyable et formidable opportunité. Merci à Julie et Rodney pour la confiance qu'ils m'ont donnée et merci à David pour sa précieuse aide dans la découverte de ce nouveau laboratoire.

Merci également à ma famille qui a toujours su me soutenir, même dans les moments les plus difficiles, sur qui j'ai pu et je pourrai toujours compter, vous êtes mes fondations et ma ligne de vie. Merci à ma mère, à ma sœur, Elise, à ma grand-mère, à Quentin, à mon père et au petit dernier arrivé tout récemment dans la famille, bienvenu sur la Terre, Axel.

Et enfin, même s'ils arrivent en dernier, ils savent ce qu'ils sont pour moi et me pardonneront cet affront. Merci à mes amis. Pierre (de Bretagne) tout d'abord, même si le temps passé ensemble n'a pas été long on s'est depuis bien longtemps rattrapé avec nos discussions msniennes maintenant que je suis expatrié comme toi j'espère qu'on pourra davantage se voir. Merci également à mes amis de Wimereux, Sophie, Pierre (de Dunkerque) et Gaspard. Merci à vous pour… ben pour tout, pour

être des gens aussi formidables, pour les soirées qui ne se comptent plus, pour l'aide sans égale que vous avez pu m'apporter, parfois juste en étant vous, j'ai eu de la chance de vous rencontrer.

Merci à mes amis de longue date qui bien que loin (très loin parfois) ne m'ont jamais oublié. Merci d'avoir toujours été là, même lors des nombreuses fois où je ne vous ai facilité pas la tâche. Merci aux lillois, Jo, Joh, Perrine, François, Jon, Sylvain, Annabelle et bien entendu Baptiste. Merci aux Amieno-Pariso-Thai, Julie (qui est une guide touristique hors pair) et Antoine (l'homme le plus drôle du monde). Merci enfin à Marion (la maton) et Bob (qui a sans doute compris mieux que personne le désarroi dans lequel j'ai pu me trouver). Merci au cinquième larron, Greg, l'expatrié Chilien et à Charlotte la Hippie.

Je voudrais enfin réserver ma dernière pensée à Félix dont l'absence nous affecte cruellement, je souhaite dédier ce travail à ta mémoire…

Liste des tableaux et des figures :

Liste des tableaux

Chapitre I : Contexte scientifique

Tableau I.I : Richesse spécifique et pourcentage des principaux groupes zoologiques de Manche orientale et de sud mer du Nord

Tableau I.2 : Liste des 22 espèces de la zone d'étude dont l'habitat a été modélisé

Chapitre II : Acquisition et traitement des données

Tableau II.1 : Série de tamis utilisée pour la granulométrie

Tableau II.2 : Répartition des stations pour les différentes bases de données disponibles au sein des classes granulométriques de Folk

Tableau II.3 : Répartition des stations au sein des divisions et sous divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord définies

Chapitre III : Modélisation du fonctionnement du réseau trophique bentho-démersal du bassin oriental de la Manche et de la partie sud de la mer du Nord partie 1 : le modèle en méthode d'inversion

Tableau III.1 : Rappel des paramètres utilisés par le modèle

Tableau III.2 : Valeurs initiales des paramètres du compartiment bactérien

Tableau III.3 : Valeurs initiales des paramètres du compartiment méiofaune

Tableau III.4a : Biomasses moyennes, taux de respiration et cortèges spécifiques principaux des déposivores et mixtes dans chaque division de la zone d'étude

Tableau III.4b : Valeurs de paramètres initiaux du compartiment déposivore et mixte

Tableau III.5a : Biomasses moyennes, taux de respiration et cortèges spécifiques principaux des suspensivores dans chaque division de la zone d'étude

Tableau III.5b : Valeurs de paramètres initiaux du compartiment suspensivore

Tableau III.6a : Biomasses moyennes, taux de respiration et cortèges spécifiques principaux des carnivores dans chaque division de la zone d'étude

Tableau III.6b : Valeurs de paramètres initiaux du compartiment carnivore

Tableau III.7a : Biomasses moyennes, taux de respiration et cortèges spécifiques principaux des omnivores dans chaque division de la zone d'étude

Tableau III.7b : Valeurs de paramètres initiaux du compartiment omnivore

Tableau III.8 : Valeurs initiales des paramètres du compartiment poisson

Table III.9: Main characteristics of the functional compartments of the different divisions and sub-divisions in the eastern part of the English Channel and the southern Bight of the North Sea and values of biotic rates used in the simulations

Table III.10: a) Compartments concerned for each of the three preferential trophic pathways identified. b) Preferential trophic pathway of each divisions and sub-divisions of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea

Table III.11: Ten main contributive species to the mean biomass of sediment divisions for each trophic compartment

Chapitre IV : Modélisation du fonctionnement du réseau trophique bentho-démersal du bassin oriental de la Manche et de la partie sud de la mer du Nord. Partie 2 : le modèle ECOPATH

Tableau IV.1 : Rappel des paramètres utilisés par le modèle ECOPATH

Tableau IV.2 : Valeurs initiales des paramètres du compartiment phytoplanctonique

Tableau IV.3 : Valeurs initiales des paramètres du compartiment zooplanctonique

Tableau IV.4 : Valeurs initiales des paramètres du compartiment détritique

Tableau IV.5 : Valeurs initiales des paramètres du compartiment bactérien

Tableau IV.6 : Valeurs initiales des paramètres du compartiment méiofaune

Tableau IV.7 : Biomasse et productivité des compartiments « proies » pour chaque sous-divisions de la zone d'étude

Tableau IV.8 : Biomasse des différents compartiments macrobenthiques pour le modèle général et ses six divisions

Tableau IV.9 : Biomasse des différents compartiments macrobenthiques pour les neuf sous-divisions

Tableau IV.10: Productivité des différents compartiments macrobenthiques pour le modèle général et ses six divisions

Tableau IV.11 : Productivité des différents compartiments macrobenthiques pour les neuf sous-divisions

Tableau IV.12 : Matrice trophique des six compartiments macrobenthiques pour le modèle général, ses six divisions et ses neufs sous-divisions

Tableau IV.13 : Espèces composant les quatre groupes fonctionnels de poissons

Tableau IV.14 : Valeurs initiales de biomasse et de P/B des quatre compartiments de poissons

Tableau IV.15 : Matrice trophique générale utilisée pour le modèle d'Ecopath général de la zone d'étude, ses six divisions et ses neuf sous-divisions

Tableau IV.16 : Présentation des abréviations utilisées dans les résultats

Tableau IV.17 : Estimations issues de l'équilibre du modèle trophique général de la zone d'étude. Les valeurs en gras sont issues du modèle et la valeur entre parenthèse est la valeur calculée de la biomasse des suspensivores suprabenthiques

Tableau IV.18 : Indice d'efficacité des différents groupes fonctionnels du modèle général du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord

Tableau IV.19 : Distribution des différentes causes de mortalité au sein des différents groupes fonctionnels présents dans le modèle

Tableau IV.20 : Valeurs des niveaux trophiques et des indices d'omnivorie pour chaque compartiment du modèle.

Tableau IV.21 : Résumé des paramètres descriptifs du modèle global de la zone d'étude

Tableau IV.22 : Consommation des différents prédateurs sur leurs proies. Pour une proie donnée les prédateurs les plus importants sont en rouge et les seconds en jaune.

Tableau IV.23 : Production primaire requise ou Biomasse en Equivalence Niveau Trophique 1 du modèle. Les valeurs de PPR intègrent à la fois le phytoplancton et les détritus.

Tableau IV.24 : Estimations et valeurs initiales issues de l'équilibre des modèles trophiques de chaque division a) géographique, b) sédimentaire de la zone d'étude

Tableau IV.25 : Modification des biomasses du compartiment suspensivore suprabenthique calculées pour obtenir un équilibre des masses satisfaisant.

Tableau IV.26 : Valeurs des différents indices d'efficacité pour chaque compartiment trophique et a) pour chaque division géographique et b) pour chaque division sédimentaire

Tableau IV.27 : Distribution des différentes causes de mortalité au sein des différents groupes fonctionnels.

Tableau IV.28 : Valeurs des niveaux trophiques et des indices d'omnivorie pour chaque compartiment du modèle et pour chaque division de la zone d'étude

Tableau IV.29 : Résumé des paramètres descriptifs des modèles des six divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord

Tableau IV.30 : Efficacité des transferts trophiques et du recyclage au sein des six divisions de la zone d'étude

Tableau IV.31 : Consommation des différents prédateurs sur leurs proies. Pour une proie donnée, les prédateurs les plus importants sont en rouge et les secondaires en jaune.

Tableau IV.32 : Production primaire requise ou Biomasse en Equivalence Niveau Trophique 1 des six divisions

Tableau IV.33 : Modification des biomasses du compartiment suspensivore suprabenthique calculées pour obtenir un équilibre des masses satisfaisant. La biomasse a été estimée à partir d'un EE=0.99

Tableau IV.34 : Résumé des paramètres descriptifs des modèles des six divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord

Tableau IV.35 : Sous divisions par ordre décroissant des valeurs de chaque paramètre

Tableau IV.36 : Efficacité des transferts trophiques et du recyclage au sein des six divisions de la zone d'étude

Tableau IV.37 : Consommation des différents prédateurs sur leurs proies. Pour les sous-divisions a) de la baie de Seine, b) de la Manche orientale et c) de la mer du Nord

Tableau IV.38 : Production primaire requise ou Biomasse en Equivalence Niveau Trophique 1 des six divisions. Les valeurs de PPR intègrent la production primaire et les détritus

Tableau IV.39 : Chemin trophique préférentiel issu des représentations annuelles sous forme de diagramme (flèches rouges) pour le modèle général et ses six divisions

Tableau IV.40 : Indice de connectance (IC) et d'omnivorie (IO) ainsi que le nombre de groupes fonctionnels de réseau trophique publié sur plusieurs types d'écosystème

Tableau IV.41 : Paramètres globaux des sept modèles du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord (Général plus six divisions). Comparaison avec les modèles de différents types d'écosystème. En $g.m^{-2}.an^{-1}$ pour les flux et en $g.m^{-2}$ pour les biomasses.

Tableau IV.42 : Chemin trophique préférentiel issu des représentations annuelles sous forme de diagramme (flèches rouges) pour le modèle général et ses six divisions.

Tableau IV.43 : Principales caractéristiques des quatre unités fonctionnelles suggérées par les différents modèles ECOPATH du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord

Chapitre V : Analyses des traits biologiques

Tableau IV.1 : Exemple d'attributs des traits morphologiques sur le bivalve *Abra alba*

Tableau IV.2 : Exemple d'attributs des traits écologiques sur le bivalve *Abra alba*

Tableau IV.3 : Exemple d'attributs des traits d'histoire de vie sur le bivalve *Abra alba*

Tableau V.4 : Correspondance entre les catégories définies par Solan *et al.* (2004) et les catégories définies lors de la présente étude.

Tableau V.5 : Valeurs moyennes des BPI pour les principaux groupes zoologiques de la zone d'étude

Table V.6: Number of species concerned by this study with informations on the main taxonomic groups

Table V.7: Percentage of missing values and species that fill more than one modality for each a) life cycle and life history traits and b) adult's characteristics traits

Table V.8: Coding of the different modalities of the life cycle and life history traits

Table V.9: Coding of the different modalities of the adult's characteristics traits

Chapitre VI : Discussion générale

Tableau VI.1 : Rôle de la biodiversité marine pour différent(e)s fonctions, services et biens écosystémiques

Liste des figures

Chapitre I : Contexte scientifique

Figure I.1 : Carte générale de la Manche et de ses divisions

Figure I.2 : Carte de répartition des peuplements macrobenthiques dans le détroit du Pas-de-Calais

Figure I.3 : Modélisation des courants tidaux en Manche

Figure I.4 : Représentation des connections entre les différentes métapopulations de a) *Pectinaria koreni* et b) *Ophiothrix fragilis en Manche*

Figure I.5 : Première de couverture et zone concernée par la phase I (a) et II (b) du projet CHARM

Figure I.6 : Carte des types sédimentaires issus de la classification de Folk pour a) la période historique, b) la période récente. La carte c) représente la différence entre les couvertures des deux époques

Figure I.7 : Assemblages macrobenthiques discriminés pour la période historique (a) et la période actuelle (b)

Figure I.8 : a) Richesse spécifique et b) Indice de Shannon en Manche orientale et sud mer du Nord

Figure I.9 : Différentes théories des relations entre biodiversité et processus écosystémiques

Figure I.10 : Simplification des relations écologiques au sein des organismes benthiques dans les océans

Figure I.11 : Diagramme S.A.B représentant la richesse spécifique (S), la biomasse (B) et l'abondance (A) le long d'un gradient d'enrichissement en matière organique

Chapitre II : Acquisition et traitements des données

Figure II.1 : Carte de la zone d'étude

Figure II.2 : N/O Côtes de la Manche

Figure II.3 : Position des 315 stations échantillonnées

Figure II.4 : Figure II.4 : Engins d'échantillonnage utilisés pendant la campagne MABEMONO a) benne Hamon, b) benne Van Veen et c) drague Rallier du Baty

Figure II.5 : Tamiseuse avec une série huit tamis

Figure II.6 : Positions des stations disponibles tout engin d'échantillonnage et toute base de données confondus

Figure II.7 : Processus de réalisation d'un modèle environnemental

Figure II.8 : Diagramme fonctionnel du réseau trophique associé aux plants de coton, considéré comme l'un des premiers réseaux trophiques jamais conceptualisé

Figure II.9 : Division de la zone d'étude selon un critère géographique

Figure II.10: Division de la zone d'étude selon un critère sédimentaire

Figure II.11 : Exemple d'agrégation sur critère taxonomique

Figure II.12 : Exemple d'agrégation sur critère trophique

Chapitre III : Modélisation du fonctionnement du réseau trophique bentho-démersal du bassin oriental de la Manche et de la partie sud de la mer du Nord partie 1 : le modèle en méthode d'inversion

Figure III.1: Diagramme fonctionnel de l'écosystème benthique du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord

Figure III.2 : Contribution relative de chaque groupe trophique à a) la biomasse totale et b) à la richesse spécifique totale

Figure III.3 : Contribution relative de chaque division-site et chaque division-sédiment à a) la biomasse totale et b) la richesse spécifique

Figure III. 4: Representation of the six geographic and sediment divisions of the eastern part of the English Channel and the southern bight of the North Sea.

Figure III.5: Functional diagram of the benthic ecosystem in the eastern part of the English Channel and the southern Bight of the North Sea

Figure III.6: Results from the simulation of annual carbon flows (gC.m-2.y-1) Representation of the trophic pathway in the total area, an example of the TP1 Representation of the trophic pathway in the Coarse sand division, an example of the TP2 Representation of the trophic pathway in the Fine sand division an example of the TP3

Chapitre IV : Modélisation du fonctionnement du réseau trophique bentho-démersal du bassin orientale de la Manche et de la partie sud de la mer du Nord. Partie 2 : le modèle ECOPATH

Figure IV.1 Diagramme fonctionnel du modèle Ecopath

Figure IV.2 : a) Biomasse et production par grands groupes zoologiques b) Biomasses et productions par compartiment (hors planctons, détritus et bactéries)

Figure IV.3 : Représentation simplifiée de la structure du réseau trophique du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord

Figure IV.4 : Bilan annuel des flux de carbone du réseau trophique bentho-démersal du bassin oriental de la Manche et et du sud de la mer du Nord

Figure IV.5 : Impact trophique mixte montrant les effets que pourrait avoir une très faible augmentation de la biomasse des compartiments (lignes) sur ces mêmes compartiments (colonne).

Figure IV.6 : a) Biomasse et production par grand groupe zoologique et par division b) Biomasse et production par compartiment et par division (hors détritus, plancton et bactérie)

Figure IV.7 : Représentation simplifiée de la structure du réseau trophique de chaque division a) géographique et b) sédimentaire du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord

Figure IV.8 : Bilan annuel des flux de carbone du réseau trophique bentho-démersal des six divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord

Figure IV.9 : Impact trophique mixte pour les six divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord

Figure IV.10 : a) Biomasse production par grand groupe zoologique et par sous-divisions b) Biomasse par compartiment et pour les sous-divisions de BS, la Baie de Seine c) Biomasse ($gC.m^{-2}$) par compartiment et pour les sous-divisions de MO, la Manche Orientale (d) Biomasse par compartiment et pour les sous-divisions de MN, la Mer du Nord

Figure IV.11 : Résultats de la routine d'Impact trophique mixte pour les six sous-divisions de BS, MO et MN

Figure IV.12 : Représentation des compartiments en fonction de leur lien et de leur niveau trophique dans le réseau trophique général

Figure IV.13 : Représentation de la variation des différents paramètres généraux des modèles de sous-divisions comparés à leurs divisions. a) Flux généraux, b) Biomasse et production, c) Indices de développement et d) Indices d'efficacité

Figure IV.14 : PPR (Primary Production Required) pour soutenir l'intégralité du réseau trophique des neuf sous-divisions et des six divisions de la zone d'étude.

Figure IV.15 : Projection des stations utilisées dans le cadre des modélisations. Fs : Sable fin, Cs : Sable grossier et G&P : Graviers et Cailloutis

Chapitre V : Analyses des traits biologiques

Figure V.1 : Distribution des traits morphologiques et leurs attributs respectifs au sein des principaux groupes taxonomiques benthiques

Figure V.2 : Distribution des traits écologiques et leurs attributs respectifs au sein des principaux groupes taxonomiques benthiques

Figure V.3 : a)Distribution des valeurs d'Indice bioturbation potentiel (BPI) au sein des principaux groupes d'invertébrés benthiques b) Distribution des valeurs moyennes de BPI dans le bassin oriental de la Manche et dans la partie sud de la mer du Nord.

Figure V.4 : Distribution des traits d'histoire de vie et leurs attributs respectifs au sein des principaux groupes taxonomiques benthiques.

Figure V.5 : Area considered for the gathering of Biological Traits.

Figure V.6 : Distribution of life cycle and life history traits among the main taxonomic groups

Figure V.7 : Distribution of adult's characteristics traits among the main taxonomic groups

Figure V.8 : Distribution of behavioural traits among the main taxonomic groups

Sommaire

Introduction 19

Chapitre I : Contexte scientifique 25

I.1/Les communautés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord : état des connaissances à la fin du XXe siècle 27
I.1.1/Manche orientale et sud de la mer du Nord 27
I.1.1.1/La communauté des cailloutis à épibiose sessile 28
I.1.1.2/La communauté de la gravelle à *Branchiostoma lanceolatum* 29
I.1.1.3/La communauté de l'hétérogène envasé 29
I.1.1.4/La communauté des sables fins à moyens propres à *Ophelia borealis* 30
I.1.1.5/La communauté des sables fins envasés à *Abra alba* 30
I.1.2/Manche centrale et baie de Seine 31
I.1.3/Bilan 32
I.2/Le programme européen CHARM 33
I.2.1/Présentation du programme 33
I.2.2/Objectifs spécifiques au compartiment benthique 35
I.2.3/Résultats de la première partie de l'étude 37
I.2.3.1/La couverture sédimentaire 38
I.2.3.2/Les communautés macrobenthiques 40
I.2.3.2.1/Généralités 40
I.2.3.2.2/Les communautés des sédiments grossiers 42
I.2.3.3/La diversité biologique 44
I.2.3.4/La notion d'habitat 46
I.2.3.5/Conclusion et perspectives 48
I.3/Des études descriptives aux études fonctionnelles 50
I.3.1/Le fonctionnement des écosystèmes 51
I.3.1.1/Historique 51
I.3.1.2/Définitions 52
I.3.1.3/Relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes 53
I.3.1.4/Effets de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes 55
I.3.2/Contribution de l'écologie marine à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes 56
I.3.2.1/Rôle de l'écologie marine dans la compréhension du lien biodiversité-fonctionnement écosystémique 56
I.3.2.2/Pourquoi étudier le fonctionnement des écosystèmes benthiques ? 57
I.3.2.3/Les aspects du fonctionnement du benthos 58
I.3.2.4/Les méthodes d'étude du fonctionnement de l'écosystème benthique 63
I.3.2.5/Bilan et objectifs 65

Chapitre II : Acquisition et traitements des données 69

II.1/Obtention des données macrobenthiques 70
II.1.1/Campagnes d'échantillonnages à grille régulière 70
II.1.2/Campagnes d'échantillonnages des zones particulières 74
II.1.3/Travail en laboratoire 75
II.1.3.1/Granulométrie 75
II.1.3.2/Macrofaune 77

II.1.4/Agrégation d'autres bases de données et bilan 79
II.1.4.1/Les campagnes Copale-Authie 79
II.1.4.2/La campagne Benthoseine 1999 80
II.1.4.3/Bilan 80
II.2/Description des modèles de réseau trophique 82
II.2.1/Principe et intérêt de la modélisation en environnement 82
II.2.1.1/Considérations générales 82
II.2.1.2/Modélisation des réseaux trophiques 83
II.2.1.3/Les modèles de réseaux trophiques en écosystème marin 87
II.2.1.4/L'apport de l'outil modélisation appliqué au réseau trophique benthique de Manche orientale 88
II.2.2/Présentation des modèles de réseaux trophiques utilisés 89
II.2.2.1/Le modèle inverse 89
II.2.2.2/Le modèle ECOPATH 94
II.2.3/Comparaison des fonctionnements généraux du modèle inverse et d'Ecopath 100
II.2.3.1/Similitudes 101
II.2.3.2/Différences 101
II.2.3.3/Limites de ce type d'approche 102
II.2.3.4/Choix des modèles utilisés 103
II.3/Stratégie de modélisation 104
II.3.1/Subdivision a priori de la zone d'étude 105
II.4/Relations trophiques au sein de la communauté benthique 111
II.4.1/Composants du compartiment benthique 111
II.4.2/Comportements alimentaires observés au sein du compartiment benthique 113
II.4.3/Agrégation en groupe fonctionnel dans les modèles de réseau trophique 116

Chapitre III : Modélisation du fonctionnement du réseau trophique bentho-démersal du bassin oriental de la Manche et de la partie sud de la mer du Nord partie 1 : le modèle en méthode d'inversion 121

III.1/Conceptualisation du fonctionnement trophique 122
III.1.1/Bases du réseau trophique 123
III.1.2/Macrofaune et poissons 124
III.2/Estimation des paramètres nécessaires par compartiment 125
III.2.1/Rappel sur les paramètres 125
III.2.2/Détermination des valeurs initiales des paramètres 125
III.2.3/Répartition des groupes trophiques au sein de la zone d'étude 144
III.2.4/Résultats et discussions des modèles inverses équilibrés :
Assessment of Benthic Ecosystem Functioning Through Trophic Web Modelling: The Example of the Eastern Basin of the English Channel and the Southern Bight of the North Sea 146

Chapitre IV : Modélisation du fonctionnement du réseau trophique bentho-démersal du bassin orientale de la Manche et de la partie sud de la mer du Nord. Partie 2 : le modèle ECOPATH 173

IV.1/Mise en place du modèle ECOPATH 174
IV.1.1/Compartimentation 174
IV.1.2/Estimation des paramètres initiaux 177
IV.1.2.1/Rappel 177
IV.1.2.2/Compartiments proies 177

IV.1.2.3/Macrofaune benthique 184
IV.1.2.4/Les compartiments supérieurs 197
IV.1.2.5/Matrice trophique générale 199
IV.2/Résultats des modèles ECOPATH équilibrés pour les différentes divisions et sous-divisions de la zone d'étude 203
IV.2.1/Le modèle général bentho-démersal de la zone d'étude 204
IV.2.1.1/Paramètres généraux des compartiments trophiques 204
IV.2.1.2/Paramètres du système global 209
IV.2.1.3/Interactions trophiques 211
IV.2.2/Comparaison des divisions sédimentaires et géographiques 217
IV.2.2.1/Comparaison générale des compartiments 217
IV.2.2.2/Comparaison des indices généraux des six modèles 224
IV.2.2.3/Variations des interactions trophiques au sein des divisions 227
IV.2.3/Comparaison des sous-divisions 239
IV.2.3.1/Les compartiments du système 239
IV.2.3.2/Le système global 243
IV.2.3.3/Les interactions trophiques 246
IV.3/Discussion 255
IV.3.1/Validité et limites de l'approche utilisée 255
IV.3.2/Fonctionnement des divisions géographique et sédimentaire du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord 259
IV.3.3/Organisation des sous-divisions 268
IV.3.4/Bilan 272

Chapitre V : Analyses des traits biologiques 279

V.1/Principes de l'analyse de la macrofaune au travers des traits biologiques 280
V.2/Choix des traits biologiques 281
V.2.1/Traits morphologiques 282
V.2.2/Traits écologiques 283
V.2.3/Traits d'histoire de vie 285
V.3/Analyses des traits biologiques 287
V.3.1/Distribution des traits biologiques en Manche 287
V.4/Publication: Macrozoobenthos of the Eastern English Channel and Southern North Sea: a biological trait handbook 294

Chapitre VI : Discussion générale et perspectives 311

VI.1/Les communautés macrobenthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord au début du XXIe siècle 312
VI.2/Limites de l'approche employée et des données utilisées 316
VI.3/Synthèse de la comparaison des modèles 319
VI.4/Synthèse des résultats issus des approches descriptives et fonctionnelles 322
VI.5/Perspectives 323

Conclusion 331

Bibliographie 335

Annexes 355

Introduction

La prise de conscience récente des impacts de l'Homme sur le fonctionnement des écosystèmes a conduit à l'adoption de traités internationaux visant à préserver et à gérer de manière durable les ressources naturelles. En effet, les besoins et les actions humaines ont des conséquences sur la planète à une échelle globale, entre un tiers et la moitié de la surface terrestre a été transformé par les Hommes (Vitousek *et al.* 1997). La perte de biodiversité constitue un des impacts majeurs de cette domination, de nombreuses inquiétudes ont ainsi émergé quant aux conséquences de cette érosion sur les processus et plus largement le fonctionnement des écosystèmes pouvant affecter *in fine* le bien être humain sur la planète (Diaz *et al.* 2006).

L'étude des relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes est apparue comme un défi central en écologie et a donc éveillé un intérêt croissant de la part de la communauté scientifique (Loreau *et al.* 2001). La convention sur la Diversité Biologique (Rio, 1992), définit la variabilité biologique ainsi : « variabilité des organismes vivants de toute origine incluant, *inter alia*, les écosystèmes terrestres, marins et aquatiques autres et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela inclut la diversité au sein des espèces, entre les espèces et entre les écosystèmes ». Cette définition comporte donc deux composantes : la richesse biologique, diversité des écosystèmes et des habitats, diversité des espèces et variations génétiques au sein d'une espèce, et le fonctionnement des écosystèmes, défini comme une variété de phénomènes intégrant les propriétés ainsi que les biens et les services d'un écosystème (Christensen *et al.* 1996).

Les écosystèmes sont définis comme des systèmes d'interactions complexes des espèces entre elles et entre celles-ci et le milieu, ils présentent, à la manière de tous les systèmes, des propriétés globales spécifiques non réductibles à la « somme » des propriétés élémentaires (Frontier & Pichod-Viale 1998). Les écosystèmes sont des systèmes ouverts, traversés par des flux de matière et d'énergie, leurs composants couvrent une large gamme d'échelles avec des organismes variant du micron à plusieurs mètres (Frontier 1999). L'un des grands défis de l'écologie est de comprendre les réseaux extrêmement complexes des interactions qui lient les « entités », « composants » ou « unités » dont sont constitués les écosystèmes (Brey 2001). Au sein de ces interactions, les flux d'énergie ou de matière sont parmi les plus importants. Dans ce contexte, les outils relatifs à l'étude des réseaux tophiques sont très utiles pour évaluer l'importance de ces flux dans une population naturelle et, par extension, le devenir de ces dernières au sein d'un écosystème (Link 2002). Dans le domaine marin, l'étude des réseaux trophiques a beaucoup évolué, depuis l'une des premières représentations des chaînes alimentaires autour du hareng en mer du Nord (Hardy 1924), ce qui était à la base une simple description qualitative des relations entre espèces est devenue une description quantitative de l'écosystème dans son ensemble (Trites 2003). L'intérêt croissant de la communauté scientifique pour ce champ de recherche n'a pas seulement généré un cadre pour développer

l'écologie théorique mais également, et surtout, bon nombre d'études empiriques et expérimentales ayant souvent apporté d'intéressantes perspectives dans le contexte de gestion de ressources naturelles (Crowder *et al.* 1996, Winemiller & Polis 1996).

Or, les écosystèmes marins et principalement côtiers de part leur position d'interface entre domaine océanique et domaine continental subissent d'importantes perturbations dues aux activités humaines. Des perturbations directes liées à l'exploitation de ces zones (pêche, aquaculture, exploitation de granulats, aménagements portuaires…) ou indirectes au travers de polluants générés en amont et transférés par la suite aux écosystèmes côtiers (métaux lourds, sels nutritifs…), ces nombreuses perturbations s'inscrivant en plus dans un contexte général de changement climatique. La mer épicontinentale de la Manche, liaison entre l'océan Atlantique Nord et la mer du Nord, ne fait pas exception à cette règle, la pression anthropique y est même très forte. Il s'agit d'une zone où le trafic maritime est très intense, l'un des plus intenses au monde, la pression de pêche y est très forte avec pour conséquence une surexploitation des ressources biologiques, à ceci s'ajoute de nombreuses zones d'extraction de granulats marins, des installations d'éoliennes…

Fort de ce constat, les scientifiques ont eu la volonté de mettre en place des projets multidisciplinaires voulant apporter la vision la plus exhaustive possible de cet écosystème. Ainsi le programme CHARM (Channel Habitat Atlas for marine Resource Management) a été créé. Deux phases ont déjà abouti à la production d'Atlas (CHARM I : 2004-2006 & CHARM II 2006-2008) et la troisième phase est en cours (2009-2012). Ce projet a pour but de fournir aux collectivités un outil d'aide à la décision leur permettant de mieux appréhender la complexité du monde marin afin d'aider, en concertation avec les scientifiques, à la gestion des ressources vivantes marines de Manche et la planification de certains aménagements en évaluant leurs conséquences sur ces ressources.

La connaissance des communautés benthiques de Manche est relativement bien documentée. Des premières études à l'échelle globale dans les années 1960-1970 grâce aux travaux de Holme (1961, 1966) puis de Cabioch & Glaçon (1975), Cabioch *et al.* (1976), Cabioch & Glaçon (1977), Cabioch *et al.* (1978)) qui avaient abouti à une description détaillée des différentes communautés benthiques de Manche ainsi que leur répartition. Les données de ces campagnes concernant le bassin oriental de la Manche ont été réanalysées par la suite (Sanvicente-Añorve 1995) afin d'affiner cette typologie pour cette région particulière. Depuis lors, aucune prospection à l'échelle générale de ce bassin n'a été réalisée, les scientifiques se concentrant préférentiellement sur des zones particulières comme la baie de Seine (Gentil 1976), détroit du Pas-de-Calais (Davoult 1988) ou la partie sud de la mer du Nord (Dewarumez *et al.* 1986).

Cette thèse s'inscrit dans un travail dont l'objectif est de faire une étude aussi exhaustive que possible des communautés macrobenthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord. La première partie de ce travail, thèse de Foveau (2009), consistait en une réactualisation des invertébrés benthiques au début du XXIe siècle qui a été, dans un second temps, comparée aux données historiques. Le but de ce présent travail, quant à lui, est d'apporter une approche fonctionnelle des communautés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord.

Ce mémoire est divisé en six parties, la première partie concerne le contexte scientifique, les connaissances disponibles sur la zone d'étude ainsi que la problématique générale. Le second chapitre est axé sur les méthodes utilisées aussi bien concernant l'échantillonnage que les analyses qui ont été effectuées par la suite. Le troisième chapitre présente un premier modèle de réseau trophique des communautés benthiques dans la zone d'étude réalisé avec la technique en inversion. Le quatrième chapitre présente une seconde méthode de modélisation, basée cette fois-ci sur la méthode Ecopath. Le cinquième chapitre couvre un autre aspect de l'approche fonctionnelle des communautés benthiques, l'analyse de traits biologiques. Enfin, dans un dernier chapitre, je présente la synthèse de mes résultats sous forme d'une discussion générale développant les apports de cette étude en termes de fonctionnement des communautés benthiques et il se termine par de possibles perspectives qui en ressortent.

Enfin, la conclusion résume les apports majeurs de cette étude.

Chapitre I : Contexte scientifique

La Manche est une mer épicontinentale située au nord-est de l'océan Atlantique, elle est bordée au nord par l'Angleterre et au sud par la France. Elle forme un long corridor de 500 km dans lequel s'engouffrent les eaux océaniques pour déboucher en mer du Nord par le détroit du Pas-de-Calais (35 km de large). Il s'agit d'une mer à marée de régime principalement macrotidal (marnage de 4 à 8 m) pouvant être localement considéré comme mégatidal (>8 m) notamment dans la baie du Mont Saint-Michel (12-13 m) dont l'hydrodynamisme général structure fortement ses communautés biologiques. De plus elle représente un carrefour biogéographique en zone tempérée froide, localisée entre la zone tempérée chaude au sud et la zone boréale au nord, en conséquence ses composants faunistiques et floristiques s'avèrent sensibles aux changements climatiques (Dauvin & Lozachmeur 2006). Cabioch (1968) y a distingué deux bassins (figure I.1), à l'ouest du cap de la Hague en France à la pointe Bill of Portland en Angleterre, le bassin occidental est plus profond et largement influencé par les eaux de l'océan Atlantique et à l'est le bassin oriental s'étend jusqu'à une frontière qui le sépare des eaux de la mer du Nord entre Calais et Douvres, il a une profondeur moyenne plus faible et est largement influencé par les apports continentaux notamment au travers des apports d'un grand fleuve, la Seine, additionnés à de nombreux autres estuaires de dimensions plus modestes (Somme, Authie, Canche…).

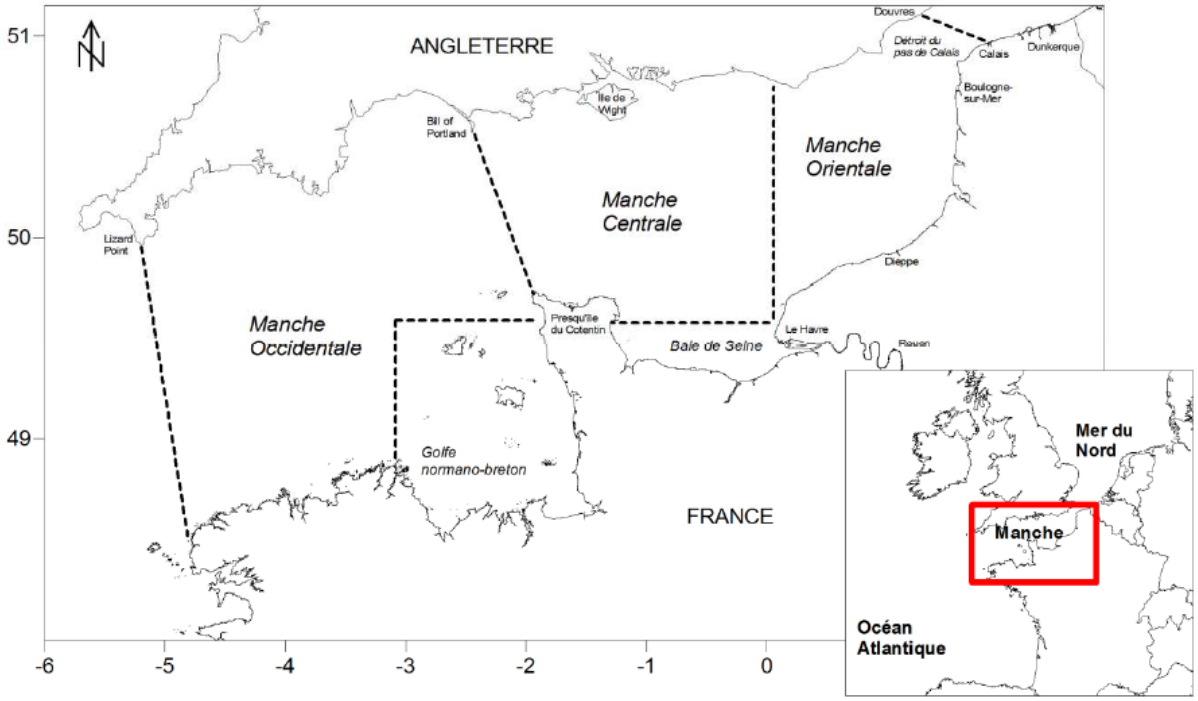


Figure I.1 : Carte générale de la Manche et de ses divisions (repris de Foveau (2009))

Le macrobenthos de la Manche et du sud de la mer du Nord a été étudié principalement selon trois approches qui se sont succédées historiquement. La première approche s'est principalement concentrée entre la fin des années 1950 et le milieu des années 1970 (Dauvin 1998b)

et a abouti à une connaissance des principales communautés benthiques (Holme 1961, 1966, Cabioch 1968, Cabioch & Glaçon 1975, Cabioch *et al.* 1976, Cabioch & Glaçon 1977, Cabioch *et al.* 1978). Dans un deuxième temps, cette approche qualitative à très large échelle, fut suivie par une démarche de suivi quantitatif mais à une échelle d'observation plus restreinte. Ainsi, dès la fin des années 1970 début des années 1980, certaines communautés, en majorité des sédiments sablo-vaseux, faisaient l'objet de prélèvements réguliers sur quelques stations comme en baie de Morlaix (Dauvin 1979), dans la partie orientale de la baie de Seine ou à proximité de la centrale thermonucléaire de Gravelines (Dewarumez *et al.* 1986, Dewarumez *et al.* 1993, Carpentier *et al.* 1997, Fromentin *et al.* 1997a, Fromentin *et al.* 1997b) (Voir (Dauvin 1998b) pour une revue des principales études liées à ces deux premières approches). A la fois à la suite et en parallèle de ces séries à long terme s'est développée durant les années 1990, une approche basée sur le fonctionnement des communautés benthiques. Ces études combinent l'approche « traditionnelle » descriptive des communautés benthiques avec certaines de leurs propriétés, que ce soit en termes de production de carbone ou d'azote (Davoult *et al.* 1998a), de rôle au sein de la chaîne trophique (Chardy & Dauvin 1992, Chardy 1993, Améziane *et al.* 1996) ou encore en termes de diversité de leurs attributs fonctionnels (Bremner *et al.* 2003a, Bremner *et al.* 2003b).

I.1/Les communautés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord : état des connaissances à la fin du XXe siècle

A la fin des années 1990, 51 chercheurs en biologie marine français se sont associés sous l'égide du Muséum National d'Histoire Naturelle dans le but de réaliser un ouvrage rassemblant les connaissances sur le domaine marin des façades Atlantique, Manche et mer du Nord (Dauvin 1997a). Cet ouvrage a rassemblé plusieurs décennies d'études sur les écosystèmes marins bordant les littoraux de l'ouest et du nord de la France et fait suite à un ouvrage similaire réalisé quelques années plus tôt pour la façade méditerranéenne (Bellan-Santini *et al.* 1994). Ces deux ouvrages ont ainsi fait un bilan des connaissances sur les biocénoses marines (planctonique, benthique, faune, flore) de l'ensemble des littoraux français, mais également sur les menaces qui pèsent sur ces dernières ainsi que certaines mesures nécessaires pour la protection et la conservation de la biodiversité marine.

I.1.1/Manche orientale et sud de la mer du Nord

Dans le cadre de cet ouvrage collectif, Dewarumez & Davoult (1997) ont synthétisé les informations relatives à la distribution géographique des communautés benthiques de Manche orientale et du sud de la mer du Nord ainsi que les différents facteurs qui en sont responsables. Ils

ont ainsi identifié cinq facteurs majeurs pouvant se trouver ailleurs en Manche mais pouvant être aussi spécifiques à ce secteur.

- Facteur astronomique : principalement représenté par le régime de marée mégatidal, provoquant des courants pouvant être assez violents et alternatifs. Le flot est orienté nord-est et le jusant sud-ouest avec une dérive résiduelle orientée nord-est pouvant être accélérée, diminuée, voire inversée suivant la force et la direction des vents.
- Facteur géographique : la forme générale des côtes de Manche en forme d'entonnoir provoque une augmentation des amplitudes de marée et des vitesses de courants associés, le maximum étant atteint au milieu du détroit du Pas-de-Calais.
- Facteur hydrographique : l'ensemble de cette zone est sous l'influence de deux grands estuaires : la Seine et le delta Escaut-Rhin-Meuse, mais également d'autres fleuves aux débits plus modestes (Somme, Authie…).
- Facteur géologique : le trait de côte est d'une grande variété (falaise de craie, plage de galets ou de sables, champs dunaires) ce qui va conditionner la nature des communautés benthiques en milieu côtier proche. Le relief sous-marin en revanche présente de vastes structures sédimentaires homogènes parmi lesquels des bancs de sables, des dépressions inter-bancs et de vastes zones de cailloutis et de graviers.
- Facteur anthropique : il existe une forte urbanisation et industrialisation de certaines zones de Manche orientale et de la mer du Nord, et notamment des ports autonomes, comme celui du Havre en baie de Seine et de Dunkerque à proximité de la frontière belge.

Les actions cumulées de ces différents facteurs permettent l'installation de cinq grandes unités biosédimentaires chacune caractérisée par un type de substrat associé à une communauté macrobenthique caractéristique. Selon un gradient hydrodynamique décroissant, s'installent successivement :

I.1.1.1/La communauté des cailloutis à épibiose sessile

C'est l'unité des zones de forts courants qui ne permettent qu'une sédimentation grossière. Elle se rencontre principalement au large de la Haute-Normandie ou dans le détroit du Pas-de-Calais. Le sédiment comporte plus de 80% de cailloutis (grains>10 mm), 10-15% de graviers et de sables. Elle est majoritairement composée d'une épifaune sessile abondante et diversifiée dont les représentants principaux sont les Spongiaires (*Haliclona oculata*, *Tethya aurantium*…), les Cnidaires (*Abietinaria abietina*, *Alcyonium digitatum*…) et des Bryozoaires (*Electra pilosa*, *Flustra foliacea*…). Il existe également une forte présence d'organismes de l'épifaune vagile surtout constituée de crustacés décapodes (*Pisidia longicornis*, *Galathea intermedia*, *Macropodia rostrata*…) et

d'échinodermes (*Ophiothrix fragilis*, *Psammechinus miliaris*, *Asterias rubens*…). Dans certaines zones, l'atténuation des courants peut entrainer l'apparition de ce qui est appelé « faciès d'appauvrissement » qui comporte une fraction sableuse plus importante que le faciès typique (jusqu'à 50%). Si cet enrichissement en particules fines nuit à une partie de l'épifaune (essentiellement les spongiaires et *Ophiothrix fragilis*), elle favorise l'installation d'espèces sabulicoles ou gravelicoles tolérantes de l'endofaune : certains annélides (*Laonice bahusiensis*, *Aonides oxycephala*, *Notomastus latericeus*…), l'échinoderme *Ophiura albida* et le céphalocordé *Branchiostoma lanceolatum*.

I.1.1.2/La communauté de la gravelle à *Branchiostoma lanceolatum*

Cette unité comporte des sédiments se composant essentiellement de graviers (40 à 50%) et de sables grossiers propres (10%) majoritairement d'origine biogène, complétés de sables moyens à fins. Cette communauté, de la même manière que la précédente, se rencontre au large où elle jouxte les faciès d'appauvrissement de la communauté à cailloutis mais également à proximité des zones côtières où elle assure la transition avec la communauté de sables fins à moyens propres. C'est une unité oligospécifique avec une faible densité et une biomasse variable ; il s'agit de la communauté la plus pauvre rencontrée en Manche orientale et en sud mer du Nord comptant une quinzaine d'espèces dont les plus typiques sont le céphalocordé *Branchiostoma lanceolatum* et l'oursin *Spatangus purpureus*. Ils sont retrouvés associés à des espèces communes comme l'oursin *Echinocyamus pusillus*, l'amphipode *Ampelisca spinipes* et les bivalves *Spisula solida*, *S. elliptica* et quelques espèces de bivalves du genre *Nucula* spp.

I.1.1.3/La communauté de l'hétérogène envasé

Cette unité, comme son nom l'indique, comporte un sédiment très hétérogène, comportant une part de pélites (jusqu'à 4%), entre 10 et 30% de cailloutis, 5 à 10% de graviers et 30 à 50% de sables. Cette communauté a été identifiée et décrite en mer du Nord (Dewarumez *et al.* 1992) où elle occupe les dépressions inter-bancs. Elle présentera simultanément des aspects similaires à la communauté des cailloutis et à celle des sables fins envasés. Il en existe également des formes atténuées en Manche orientale. Les espèces associées à ce sédiment n'en sont pas caractéristiques et sont présentes dans d'autres communautés. Cependant, il existe une association spécifique bien particulière caractéristique : les cnidaires *Cerianthus lloydi*, *Sagartia troglodytes*, les polychètes *Sthenelais boa*, *Owenia fusiformis*, *Sabella penicillus*, les bivalves *Abra alba* et *Mya truncata*. L'épifaune sessile y est pauvre avec quelques espèces comme le cnidaire *Sertularia argentea* et les polychètes *Pomatoceros triqueter*, l'épifaune vagile est encore bien présente en revanche : les décapodes *Pisidia longicornis* et *Macropodia rostrata* et les échinodermes *Asterias rubens*, *Ophiura*

ophiura et *Psammechinus miliaris*. Cette unité apparaît comme un écotone entre la communauté à cailloutis et celle des sables fins envasés, elle possède une biomasse moyenne relativement élevée.

I.1.1.4/La communauté des sables fins à moyens propres à *Ophelia borealis*

C'est une unité caractéristique des zones d'atténuation du courant, elle se rencontre sur les bancs sableux de Manche orientale (Bassure de Baas, Bassurelle, Vergoyer) et de la mer du Nord (Sandettie, Dyck, Ruytingen, Haut-fond de Gravelines). Le sédiment est composé de sables fins et moyens (60 à 90%) et est dépourvu de pélites. Les espèces sont essentiellement composées de polychètes *Nephtys cirrosa*, *Spiophanes bombyx*, *Ophelia borealis* et *Spio decoratus*, mais aussi des crustacés *Bathyporeia elegans*, *B. guilliamsonniana* et *Gastrosaccus spinifer* et l'oursin *Echinocardium cordatum*. Cette communauté reste toutefois considérée comme oligospécifique ; la densité varie entre 100 et 500 individus/m² et la biomasse de 1 à 3 $g.m^{-2}$.

I.1.1.5/La communauté des sables fins envasés à *Abra alba*

C'est la communauté de Manche orientale et sud mer du Nord qui comporte la sédimentation la plus fine. Localisée le long de la zone côtière dans les baies et les estuaires, elle est toujours établie sur un sédiment largement dominé (>60%) par les sables fins et comportant une fraction pélitique variant de 1 à 30%. Associés à ce sédiment, on retrouve principalement des bivalves *Abra alba*, *Tellina fabula* et *Mysella bidentata*, les polychètes *Lanice conchilega*, *Pectinaria koreni*, *Nephtys hombergi*, *Owenia fusiformis* et *Phyllodoce mucosa* et l'échinoderme *Ophiura ophiura*. Une dernière espèce vient cependant s'ajouter à ce cortège, arrivée de la côté Atlantique des Etats-Unis, le bivalve *Ensis directus* est apparu pour la première fois en 1991 et fait maintenant partie intégrante du cortège spécifique caractéristique. Cette communauté présente de grandes fluctuations d'une année sur l'autre. Fluctuations qui vont concerner une dizaine d'espèces représentant plus de 95% de la densité et la biomasse. Elles vont prédominer l'une après l'autre au hasard de la réussite de leur recrutement respectif. La densité moyenne est aux alentours de 3 000 ind/m² avec une biomasse de 30 à 60 g/m² mais peut atteindre 30 000 ind/m² et 250 g/m² pendant les périodes de recrutement.

Un aperçu de la manière dont ces communautés sont organisées dans le détroit du Pas-de-Calais est donné en figure I.2.

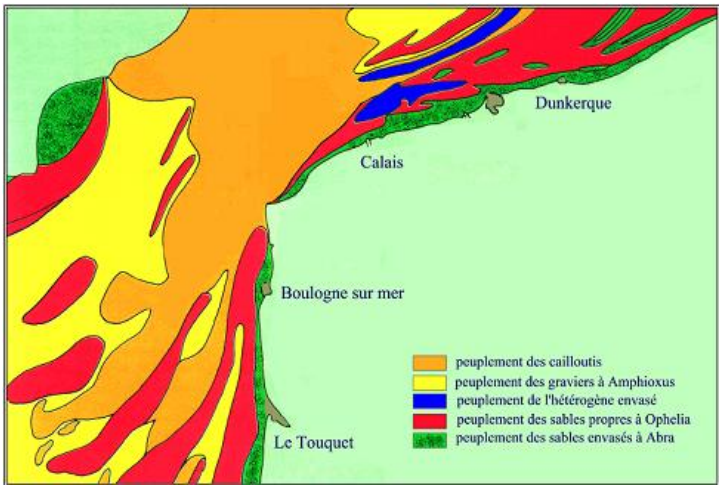


Figure I.2 : Carte de répartition des peuplements macrobenthiques dans le détroit du Pas-de-Calais (Dauvin & Dewarumez 2002)

I.1.2/Manche centrale et baie de Seine

La Manche centrale et la baie de Seine forment, avec la Manche orientale, le grand ensemble que constitue le bassin oriental de la Manche. De la même manière que pour la Manche orientale et le sud de la mer du Nord, Gentil & Cabioch (1997) ont fait le bilan des connaissances sur les peuplements établis en Manche centrale et baie de Seine. Cet ensemble va regrouper toutes les unités biosédimentaires décrites précédemment. Ces communautés sont divisées en deux grands ensembles : Les fonds grossiers et les fonds sableux.

L'ensemble des fonds grossiers représente une très grande part de la surface de la Manche centrale et de la baie de Seine. Il est constitué de la communauté à cailloutis et de celle à graviers avec quelques intermédiaires entre ces deux unités dont les caractéristiques sont similaires aux mêmes communautés établies en Manche orientale.

L'ensemble des fonds sableux établit le passage entre l'ensemble des fonds grossiers et les communautés des faciès les plus côtiers. Cet ensemble est composé des sables fins à moyens dunaires, la communauté des sables fins à très fins envasés et l'hétérogène envasé. Là encore, à quelques exceptions près les communautés macrobenthiques des fonds sableux sont très similaires à celles installées en Manche orientale ou sud mer du Nord. Ce qui a d'ailleurs permis des intercomparaisons entre les différentes communautés d'une même unité biosédimentaire, comme celle des sables fins envasés à *Abra alba* par exemple (Fromentin *et al.* 1997a, Dauvin 1997b, Fromentin *et al.* 1997b). En baie de Seine cependant, cette communauté présente une autre particularité. Confinée en fond de baie en raison de la distribution sédimentaire liée aux intensités des courants de marée, la communauté à *Abra alba* (et dans une moindre mesure celle de

l'hétérogène envasé) jouxte l'estuaire de la Seine et constitue de ce fait, dans la Manche, la communauté benthique marine la plus directement soumise aux apports polluants d'un grand fleuve.

I.1.3/Bilan

Les actions simultanées des principaux facteurs physiques décrits vont en grande partie agir sur l'hydrodynamisme de qui dépendent, au travers de l'organisation des séquences sédimentaires, au moins en grande partie les patrons de distribution des communautés benthiques en Manche. Que ce soit à l'échelle de toute une unité biosédimentaire de par la taille des particules qui sédimentent, mais aussi à l'échelle régionale. En effet, au delà de la circulation générale des courants, il existe des structures hydrodynamiques particulières souvent provoquées par la géographie des côtes (Salomon & Breton 1991) (figure I.3). Notamment certains courants giratoires peuvent induire une rétention des particules en suspension et en conséquence potentiellement modifier le faciès benthique sous-jacent qui sera différent d'un des faciès « classiques » précédemment exposés pour une unité biosédimentaire similaire.

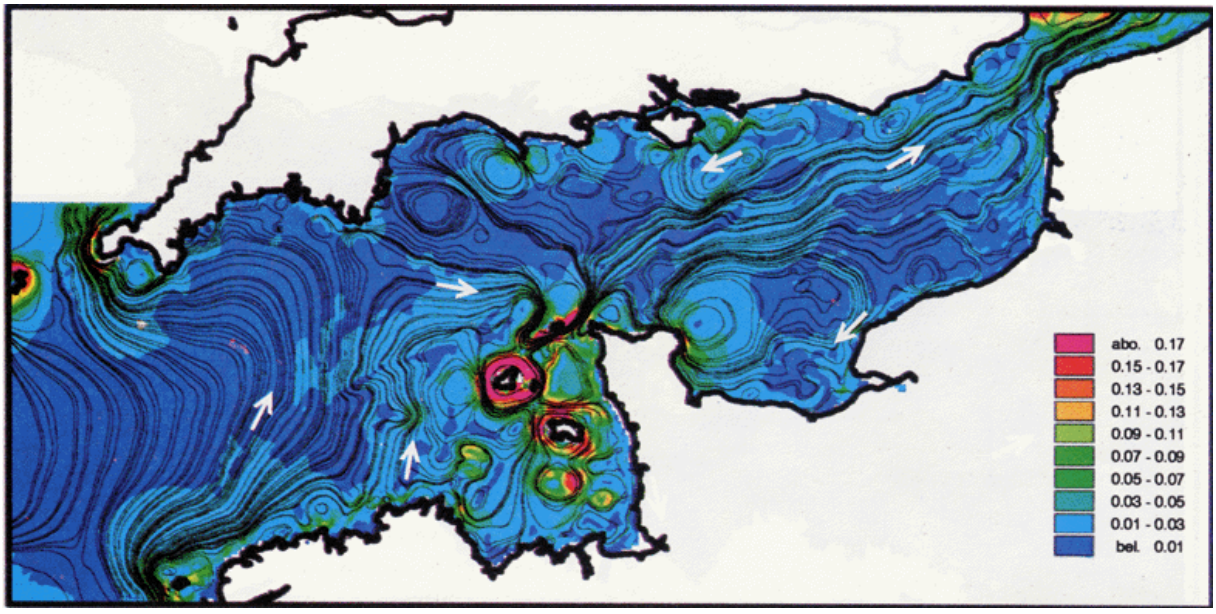


Figure I.3 : Modélisation des courants tidaux en Manche (Salomon & Breton 1991)

Le facteur hydrodynamique va ainsi avoir une action double et antagoniste sur la distribution des communautés benthiques. En premier lieu, il exerce un effet de séparation et de ségrégation nette des communautés au travers de la sédimentation différentielle qui va gouverner l'ensemble de la zone. Cependant, il s'avère également jouer un rôle important de connectivité entre deux communautés de même type biosédimentaire étant impliqué notamment dans la reproduction (transport larvaire) et dans le fonctionnement trophique (apport de particules organiques). Ce principe de métapopulation, c'est-à-dire plusieurs populations séparées géographiquement mais

connectées entre elles génétiquement au travers de flux larvaires et donc de l'hydrodynamisme a été bien documenté pour deux espèces du bassin oriental de la Manche : le polychète *Pectinaria koreni* (Ellien *et al.* 2000, Jolly *et al.* 2009) et l'échinoderme *Ophiothrix fragilis* (Lefebvre *et al.* 2003) (figure I.4). Cet aspect de l'hydrodynamisme revêt une importance considérable pour la dynamique des communautés benthiques dans la mesure où la grande majorité des espèces du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord possèdent une phase pélagique dans leur développement, en effet entre 60 et 70% des espèces de l'épifaune vagile et de l'endofaune ont une phase larvaire pélagique (planctotrophique et lécithotrophique confondus Cf. Chapitre V).

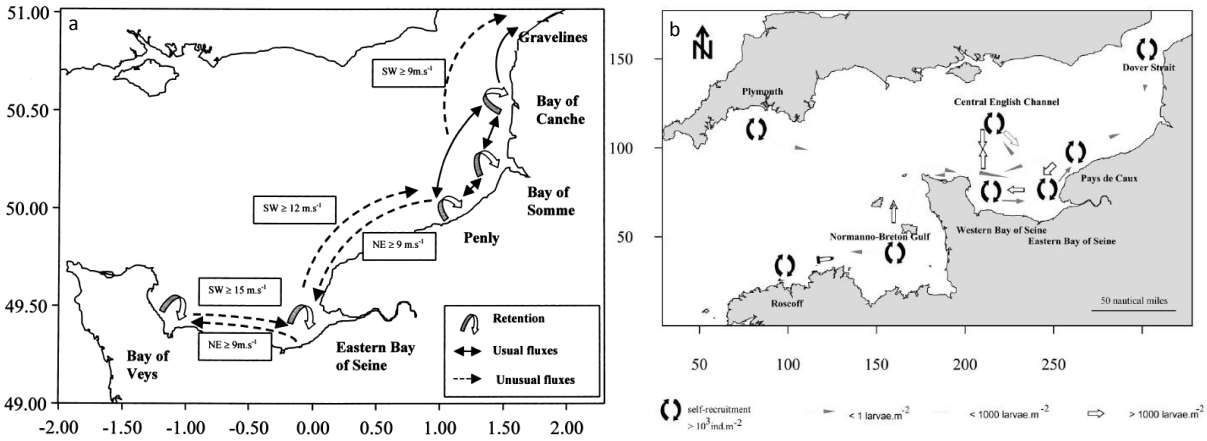


Figure I.4 : Représentation des connections entre les différentes métapopulations de a) *Pectinaria koreni* (Ellien *et al.* 2000) et b) *Ophiothrix fragilis* (Lefebvre *et al.* 2003) en Manche

I.2/Le programme européen CHARM

I.2.1/Présentation du programme

Le programme CHARM (Atlas des Habitats des Ressources Marines de la Manche Orientale) est un programme franco-britannique co-financé par l'Union Européenne (INTERREG IIIa), la région Haute-Normandie et le « Government Office for the South-East (GOSE) ». La Manche est une zone très riche d'un point de vue écologique et est soumise à une forte activité anthropique, le détroit du Pas-de-Calais est en effet une zone où le trafic maritime est l'un des plus intenses au monde, la pression de pêche y est très forte avec pour conséquence la surexploitation des espèces de poissons, crustacés et mollusques. Leurs zones de ponte, de nourricerie ou leur chemin de migration peut aussi être perturbées par des activités de type extractions de granulats, installations d'éoliennes en mer, pose de câbles sous-marins… Dans ce cadre, le programme CHARM se propose d'apporter des réponses en termes de gestion globale et de développement durable. Il s'agit d'une approche multidisciplinaire qui a pour but d'être un outil de gestion intégrée de l'écosystème Manche en

termes de ressources biologiques. Il est composé de trois phases dont deux ont déjà eu lieu et une troisième est en cours.

CHARM I (2004-2006) : cette première phase concernait la Manche orientale et la partie sud de la mer du Nord, secteur ayant été jugé prioritaire en raison des nombreux conflits d'intérêts dont il fait l'objet. Elle associait l'Université du Kent et le CCCU (Canterbury Christ Church University College) côté anglais et l'ULCO (Université du Littoral Côte d'Opale), l'Université de Lille 1, le CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique) et l'IFREMER (Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer) de Boulogne-sur-mer côté français. L'intégration des données disponibles a permis la production de cartes décrivant de nombreux aspects de cette zone aussi bien sur le plan physique (température, salinité, bathymétrie…) que biologique (invertébrés benthiques, Ichtyoplancton, poissons…) et a abouti à la production d'un Atlas papier (Carpentier *et al.* 2005) (figure I.5a).

CHARM II (2006-2008) : cette deuxième phase a continué la philosophie déjà initiée dans la première en termes d'intégration de différentes approches beaucoup plus larges que dans la première étape. L'étendue géographique a, elle aussi, été élargie prenant en compte l'ensemble du bassin oriental de la Manche. En plus de tous les instituts cités dans la phase I, se sont associés l'IFREMER de Port-en-Bessin, de Brest et de Dinard côté français et le CEFAS (The Centre for Environment, Fisheries & Aquaculture Science) côté anglais. De la même manière que pour la première phase, l'intégration des données biologiques et physiques a abouti à la production de nombreuses cartes de distribution et ce pour un nombre de ressources biologiques plus importantes que dans la phase I. De plus, en complément de ces dernières, une des innovations de cette deuxième phase a été la réalisation de cartes basées sur la modélisation des habitats potentiels. Il y a également eu un développement de certains outils absents dans la première phase : la modélisation des réseaux trophiques et les plans de conservation des aires marines. Certaines approches plus distantes de la biologie ont également été incluses, la législation relative aux pêcheries et l'anthropologie qui a intégré les points de vue des principaux acteurs du domaine marin, les pêcheurs. Tous ces éléments ont apporté lors de la deuxième phase du projet des informations complémentaires pour la connaissance et en conséquence le développement d'outils de gestion durable des ressources biologiques de la Manche. De la même manière que pour la phase I, un atlas papier a été publié (Carpentier *et al.* 2009b) (figure I.5b) mais également un atlas interactif en ligne dans le but de toucher une plus large audience. Les deux atlas papiers et l'atlas interactif sont disponibles à l'adresse : http://www.ifremer.fr/charm/.

CHARM III (2009-2012) : la zone d'étude concerne maintenant toute la Manche et le sud de la mer du Nord. La phase III du projet commencée le 1er avril 2009 pour une période de trois années a pour but

d'accentuer la nature pluridisciplinaire des travaux et ainsi d'améliorer le caractère écosystémique du programme. De nouvelles expertises ont été intégrées (économie, changement climatique…) par le biais de nouveaux partenaires : IFREMER Issy-les-Moulineaux, Université de Caen, Agrocampus de Rennes, Université de Renne 2 Haute Bretagne, ALKANTE, UBO (Université de Bretagne Occidentale) pour la partie française et University of Greenwich at Medway, Plymouth Marine Laboratory, SAHFOS (Sir Alister Hardy Foundation for Ocean Science), MBA (Marine Biological Association of the UK), University of Plymouth, Marinelife Ltd, University of Exeter et l'University of Portsmouth côté anglais.

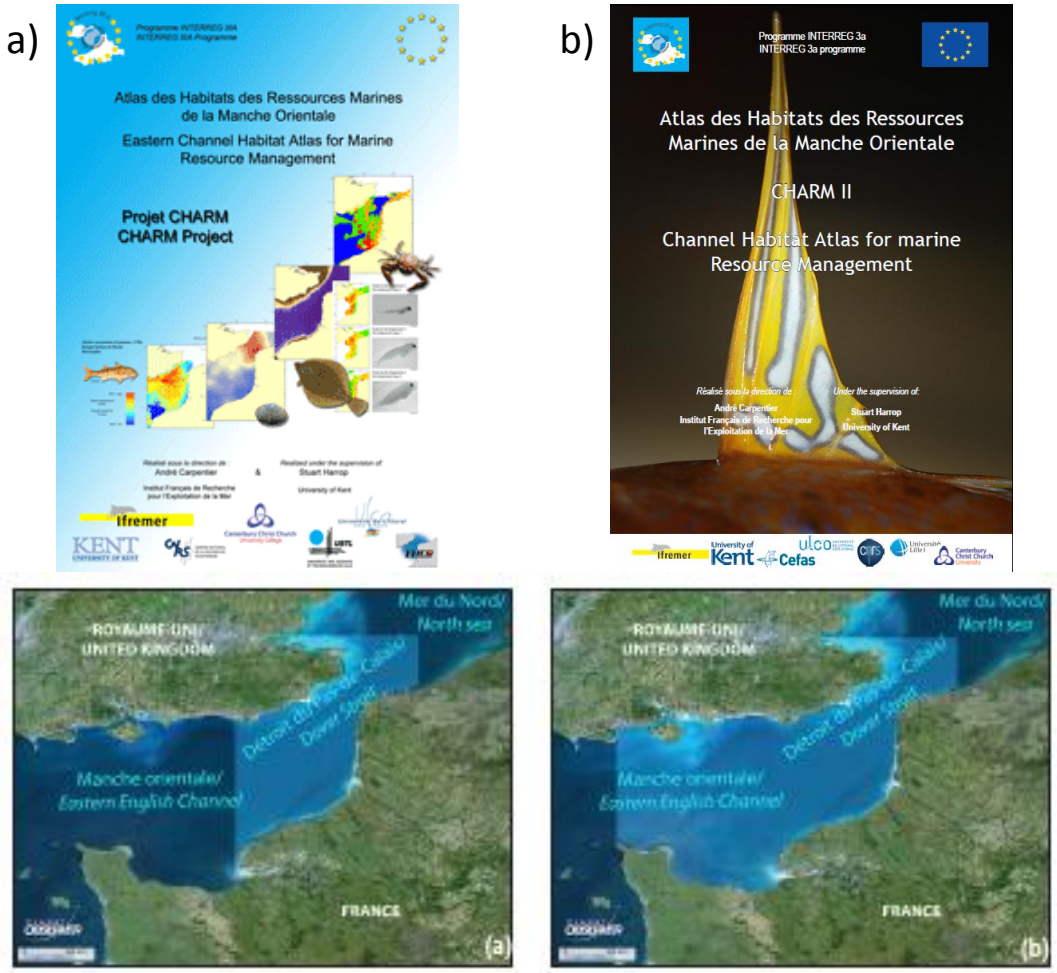


Figure I.5 : Première de couverture et zone concernée par la phase I (a) et II (b) du projet CHARM.

I.2.2/Objectifs spécifiques au compartiment benthique

La place et l'importance du compartiment benthique au sein du projet CHARM ont considérablement évolué tout au long des différentes phases. D'une représentation descriptive de quelques espèces dans la phase I, lors de la phase II des données actualisées, accompagnées de comparaisons spatio-temporelles précises concernant un nombre plus important d'espèces ont été produites. Les objectifs de la partie III sont axés sur le fonctionnement au travers de flux à l'interface

bentho-pélagique (Tous Rius, en cours) ou le rôle des invertébrés benthiques au sein du réseau trophique global de Manche (ce présent travail).

Phase I : les données historiques

La première phase de CHARM présentait dix espèces particulières. Pour chacune d'entre-elles, l'atlas présente un aperçu de sa classification taxonomique, une courte description de sa morphologie, de sa biologie, de son environnement ainsi que de sa répartition géographique en Manche orientale. En plus de ces informations, deux cartes sont également présentées pour chaque espèce. La première basée sur les données « historiques » des campagnes RCP Manche (Cabioch & Glaçon 1975, 1977) représente la distribution des espèces en Manche orientale et en sud mer du Nord ; la seconde est basée sur les données de la campagne MODIOLE échantillonnée en 2004. Elle représente donc une distribution actuelle des espèces mais sur une zone restreinte à 41 stations à proximité de Calais. La comparaison des deux cartes a permis une description de l'évolution temporelle de la distribution des espèces dans le détroit du Pas-de-Calais, la comparaison a montré une richesse spécifique et une abondance moyenne stable entre les deux périodes mais néanmoins quelques changements notables comme notamment l'apparition sur la zone du polychète *Polygordius lacteus*. En plus, des informations relatives à chacune des espèces, l'abondance totale, la richesse spécifique et les communautés biosédimentaires sont également présentées, à l'échelle de la zone grâce aux données historiques et à l'échelle du détroit au travers de MODIOLE.

Phase II : actualisation des données benthiques

Dans la phase deux du projet, la philosophie générale de la partie relative aux invertébrés benthiques est restée similaire. Le nombre d'espèces concernées s'est enrichi, 23 espèces sont maintenant représentées. En plus des brefs paragraphes descriptifs qui étaient également présents dans la phase I (morphologie, biologie…), chaque espèce se voit dorénavant également attribuée une « justification » de sa présence dans l'atlas (intérêt commercial, importance écologique particulière…). La cartographie des distributions des espèces benthiques a pu se baser sur des données actuelles. En effet, dans le cadre de CHARM II, le programme MABEMONO (MAcroBEnthos de Manche Orientale et du sud de la mer du Nord) a été mis en place pour réactualiser les données relatives aux invertébrés benthiques trente ans après le premier état des lieux (voir le chapitre 2). MABEMONO et trois bases de données récentes (Ridens, Copale-Authie et MODIOLES) ont été intégrées pour avoir une bonne résolution spatiale de la distribution des espèces en Manche orientale et sud mer du Nord. De plus, un focus a été réalisé sur la baie de Seine pour pouvoir couvrir dans la mesure du possible la zone CHARM II (Bassin oriental de la Manche et sud mer du Nord) grâce à la base de données baie de Seine, campagne BENTHOSEINE réalisée au cours du chantier

PNEC Baie de Seine (Ghertsos 2002). Pour chaque espèce également, et de la même manière que pour la phase I, des cartes illustrant la distribution « historique » des invertébrés benthiques sur l'ensemble de la zone CHARM II (basée sur les données RCP Manche) ont été mises en parallele avec des données récentes, accompagnées d'une brève indication sur l'évolution spatio-temporelle de la distribution de l'espèce. Quand cela fut possible, certaines espèces ont bénéficié de la même manière que pour les poissons, d'une représentation d'une modélisation de leur habitat potentiel. Pour finir, l'abondance totale, la richesse spécifique et la couverture sédimentaire actuelle et historique ont été décrites, représentées avec, pour illustrer l'évolution sédimentaire, une représentation « différentielle » représentant les zones d' « affinement », similaires ou ayant une fraction plus grossière.

Phase III : fonctionnement du compartiment benthique

Dans la phase III, le compartiment benthique a pris une importance considérable. En effet, sur les 17 actions principales que présente la phase III, le benthos est intégré dans huit d'entre elles, deux sont même quasiment exclusivement centrées sur le compartiment benthique. En plus des représentations cartographiques déjà « classiques » qui seront présentées dans CHARM III, les objectifs de cette phase ont un but beaucoup plus fonctionnel. Des études aussi diverses que le rôle des espèces benthiques ingénieures, l'identification et la classification des habitats benthiques sensibles ou non, l'évolution de la distribution d'espèces en fonction du changement climatique, le rôle du macrobenthos dans les flux à l'interface eau-sédiment ou au sein du réseau trophique global seront abordés afin de prendre en compte de manière la plus exhaustive possible les aspects du fonctionnement de l'écosystème benthique en Manche.

I.2.3/Résultats de la première partie de l'étude

Dans le cadre du développement de la partie benthique de CHARM, deux thèses complémentaires ont été réalisées. Une première relative à la redescription des communautés benthiques en Manche orientale et sud mer du Nord ainsi que sur la modélisation des habitats benthiques potentiels, centrée *de facto* sur la partie II de CHARM (Foveau 2009) et le présent travail dont les objectifs sont axés sur le fonctionnement de l'écosystème benthique principalement au travers de la modélisation des réseaux trophiques centrée sur la phase III.

Ces deux travaux étant complémentaires, il m'a paru nécessaire de présenter les principales conclusions de l'étude précédente pour avoir la vision la plus globale possible du compartiment benthique de Manche orientale et sud mer du Nord et ainsi faciliter la compréhension du présent travail.

Dans son travail, Foveau (2009) avait les objectifs suivants :

- Produire une carte récente de la couverture sédimentaire ;
- Identifier les assemblages benthiques à partir des données macrofaune ;
- Déterminer les associations assemblages/sédiments ;
- Comparer ces résultats avec les données historiques (Cabioch & Glaçon 1975, 1977) ;
- Evaluer la diversité biologique de la zone ;
- Modéliser les habitats potentiels de quelques espèces clés.

I.2.3.1/La couverture sédimentaire

La première partie du travail porte sur l'étude de la couverture sédimentaire de la zone d'étude. Les données granulométrique issues de bases de données récentes que l'on va dénommer sous le terme « actuel » ont été analysées et comparées avec les données « historiques » du programme RCP Manche (Cabioch & Glaçon 1975, 1977). Chacune des stations des deux périodes (1972-1976 ; 1999-2007) a été classée selon la classification de Folk (figure I.6 a et b) et des assemblages ont été établis selon des techniques de classifications ascendantes hiérarchiques. Pour chaque période six assemblages granulométriques ont été mis en évidence. La comparaison entre les deux périodes a abouti à la création d'une « carte différentielle » représentant les zones sans changements granulométriques, les zones ayant subi un affinement et les zones composées de sédiments plus grossiers (figure I.6c).

En résumé, Foveau (2009) met en avant une certaine stabilité de la couverture sédimentaire (69% de la zone n'a pas subi de changements notables de structure granulométrique), ceci serait dû au forçage hydrodynamique par nature resté stable pendant l'intervalle de temps considéré (trois décennies).

Pour les zones minoritaires ayant subi un affinement ou une augmentation des particules grossières, Foveau (2009) émet quatre hypothèses :

- Les biais méthodologiques

Ces biais concernent surtout les sédiments les plus grossiers. Les éléments du sédiment les plus grossiers sont ceux qui sont responsables de la plus grande partie de la masse totale des échantillons récoltés. Ils prennent autant voire plus d'importance que des sédiments fins alors que la tendance peut être différente en termes de volume relatif. Certains échantillons ont pu être ainsi considérés comme plus grossiers qu'ils ne le sont en réalité en raison d'un échantillon « mal » prélevé. Afin d'éliminer ce biais, le protocole MESH (Coggan *et al.* 2007) préconise une analyse d'un

échantillon sédimentaire de 35 à 50 kg, ce qui est cependant considérable et irréalisable dans le cas d'une campagne comportant un grand nombre de stations.

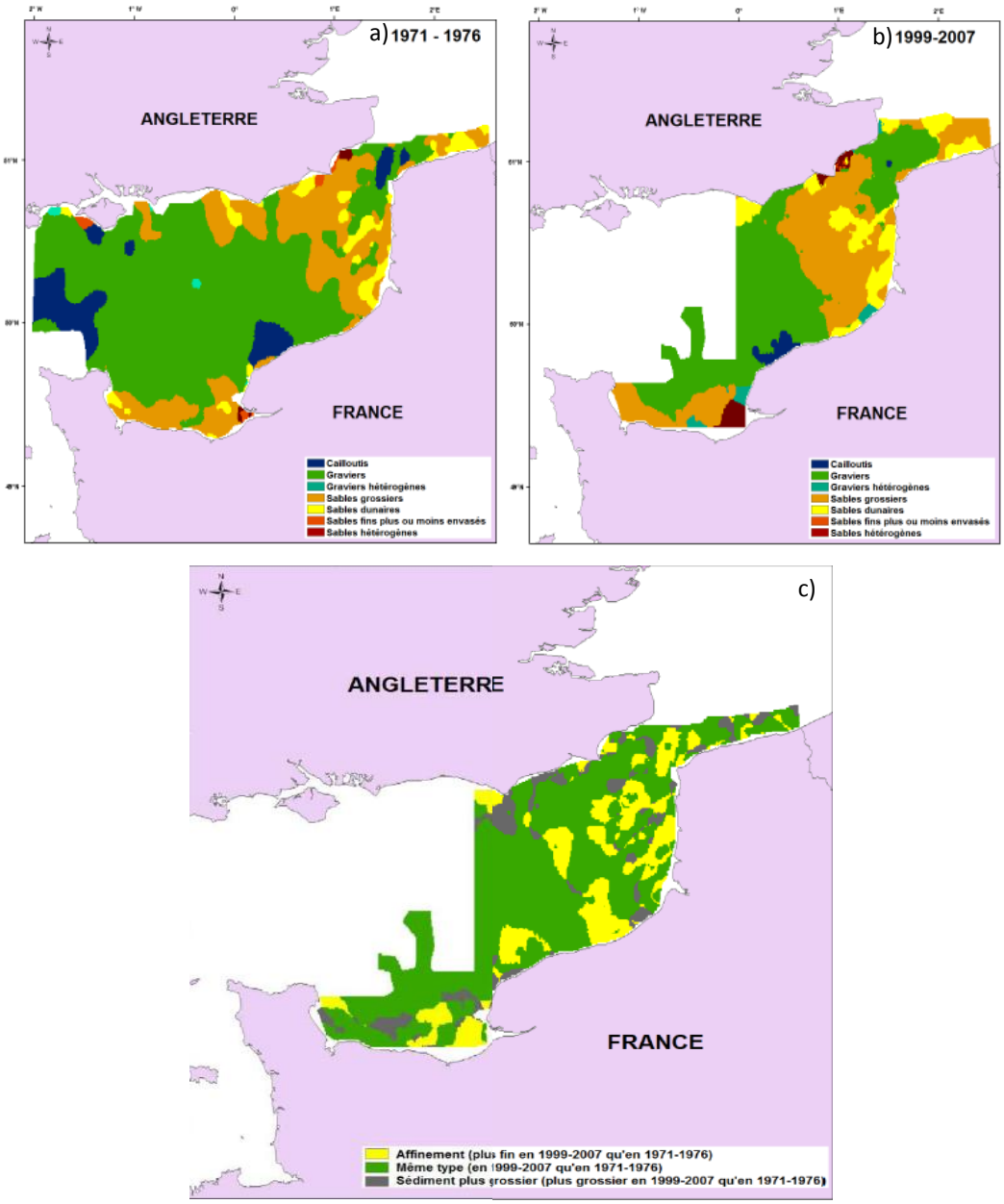


Figure I.6 : Cartes des types sédimentaires issus de la classification de Folk pour a) la période historique, b) la période récente. La carte c) représente la différence entre les couvertures des deux époques (Foveau 2009)

- La variabilité naturelle

Les secteurs ayant subi un affinement global de leurs particules semblent surtout situés à proximité des estuaires, ainsi les différences observées pourraient être imputées aux saisons d'observation. En effet, il y existe une dynamique sédimentaire caractérisée par une alternance entre dépôts et érosion. En hiver, les dépôts de sédiments fins sont liés aux crues des fleuves. En été en revanche, l'étiage des fleuves permet aux vagues et aux courants d'éroder les dépôts hivernaux. Les différences observées pourraient être ainsi le résultat d'une dynamique à haute fréquence et non une véritable modification du type sédimentaire même si cette hypothèse n'est pas non plus à exclure. En effet, la Seine par exemple subit depuis quelques années un fort envasement de ses fonds et un ensablement de son estuaire.

- Les épisodes de tempêtes

Des périodes de tempêtes peuvent modifier la sédimentologie à une échelle régionale, au niveau des bancs de sables et des estuaires. Les dunes sous-marines sont susceptibles de se déplacer jusqu'à 40 $m.an^{-1}$ perturbant ainsi la structure sédimentaire. Il y aura une augmentation des particules fines à l'endroit où les dunes se seront déplacées et une mise à jour des fonds grossiers sur lesquels les dunes étaient initialement situées.

- Le facteur anthropique

Les chalutages de fond nombreux dans cette partie de la Manche peuvent avoir tendance à faire remonter les blocs à la surface du sédiment et à remettre en suspension des éléments plus fins.

En guise de bilan de ces premiers résultats, Foveau (2009) pose la question de l'échelle d'observation. L'hydrodynamisme qui règne en Manche est-il le seul forçage et la seule cause de la structuration spatio-temporelle de la couverture sédimentaire de surface en Manche? Pour vraiment comprendre la dynamique sédimentaire en Manche orientale, elle suggère que les phénomènes sont à étudier à une plus grande échelle d'observation spatio-temporelle que la Manche orientale et sur quelques décennies.

I.2.3.2/Les communautés macrobenthiques

I.2.3.2.1/Généralités

La deuxième partie du travail traite de la macrofaune benthique et de son organisation à l'échelle de la zone d'étude. Concrètement l'objectif de cette partie était de déterminer les assemblages macrobenthiques structurants ainsi que d'évaluer leur emprise spatiale et ce pour les deux périodes historique et actuelle. Ensuite, les assemblages de sédiments grossiers ont été

considérés à part. L'évolution temporelle a été évaluée sur l'assemblage à dominance de cailloutis et l'évolution spatiale sur ce même assemblage et également sur les graviers ensablés.

En premier lieu, 17 assemblages ont été discriminés pour la période historique et 64 pour la période actuelle, cette augmentation considérable peut être expliquée par la prise en compte de l'épifaune sessile par Foveau (2009). Cependant, seuls sept des 64 assemblages avaient une emprise spatiale assez importante pour être considérées comme des unités biosédimentaires.

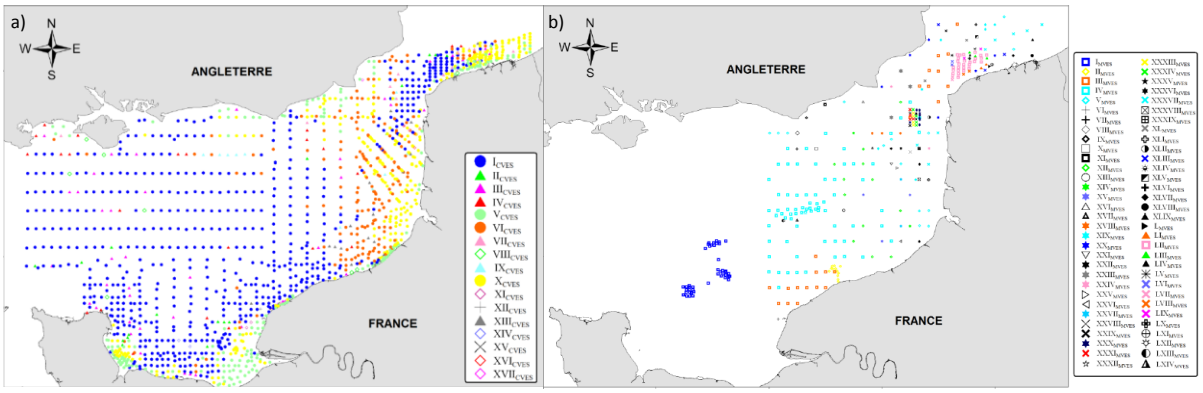


Figure I.7 : Assemblages macrobenthiques discriminés pour la période historique (a) et la période actuelle (b) (Foveau 2009)

Puis après une synthèse des protocoles d'échantillonnages et de traitements des échantillons entre les deux périodes, Foveau (2009) conclut qu'une comparaison satisfaisante entre les deux périodes semble irréalisable à moins de diminuer le nombre de biais ou au moins d'atténuer certains de leurs effets :

- *Les mailles de tamis entre les deux périodes étaient différentes :* Le tamisage historique s'était fait sur un tamis de 2 mm de vide de maille, l'échantillonnage actuel avait impliqué deux fractions, 1 & 2 mm, cependant seule la fraction 2 mm a été prise en compte ; en revanche, le tri a été fait à bord lors des campagnes historiques exploratoires alors qu'il a été fait en laboratoire pour MABEMONO. Ces deux techniques diffèrent notamment dans la récupération des espèces de petites tailles et aussi dans l'estimation de l'abondance des espèces. Cependant, elles n'altèrent pas fondamentalement la récolte des espèces de grandes tailles et n'affectent pas non plus considérablement les analyses comparatives si elles sont faites sur des taxa de grande taille et en présence/absence ;
- *Le nombre de stations et leur position géographique sont différents entre les deux périodes :* une grille artificielle de 288 nœuds espacés de 5' a été créée. A chaque nœud sont affectées les données issues des stations correspondant au plus proche voisin. Cette grille comporte le même nombre de nœuds pour les deux périodes avec des positions identiques et elles sont réparties équitablement sur la zone d'étude ;

- *Les déterminations ont été faites par des personnes différentes :* résolu par l'agrégation de certains taxa ou leur suppression en fonction de la difficulté à les identifier.

A la suite de ses résultats, Foveau (2009) propose deux hypothèses :

Hypothèse 1 : Il y a eu une évolution spatiale des assemblages mais pas d'évolution temporelle. L'impossibilité d'identifier des assemblages communs rend impossible la vérification de cette hypothèse.

Hypothèse 2 : Il n'y a pas eu d'évolution spatiale mais une évolution temporelle des assemblages. Pour vérifier cette hypothèse, il faudrait considérer que les assemblages ont gardé les mêmes limites géographiques et comparer les structures faunistiques à l'intérieur de ces limites aux deux périodes.

Il semblerait que les espèces caractéristiques et principales ne sont pas strictement les mêmes entre les deux périodes, cependant ces dernières sont inféodés aux mêmes types de substrat, les assemblages sont homologues ; il semble qu'il n'y ait pas eu d'évolution temporelle majeure. Cependant, Foveau (2009) minimise cette conclusion en rappelant que les espèces rares n'ont pas été prises en compte dans cette comparaison et qu'en général ce sont chez cette catégorie que les prémices des changements des écosystèmes sont observables. Mais à moins d'une augmentation de leur récurrence ou de l'effort d'échantillonnage, il s'avère très difficile de les prendre en compte.

Enfin, il semblerait que malgré les difficultés de comparaisons dues aux biais méthodologiques, certains assemblages soient pérennes dans le temps tant du point de vue faunistique que du point de vue géographique : (i) Les sables moyens dunaires, assimilés à la communauté des sables fins à moyens propres à *Ophelia borealis*, (ii) Les cailloutis, assimilés à la communauté des cailloutis à épibiose sessile, (iii) Graviers plus ou moins ensablés et (iv) Les sables grossiers, assemblage de transition entre (i) et (iii).

I.2.3.2.2/Les communautés des sédiments grossiers

La première analyse des sédiments grossiers ne portait que sur l'épifaune sessile de la communauté à cailloutis de la zone du détroit du Pas-de-Calais. Il semblerait qu'en quelques décennies, il y ait eu une étendue des distributions vers l'est et une augmentation des richesses spécifiques. Les modifications sédimentaires et faunistiques observées peuvent s'expliquer grâce à plusieurs facteurs : une méthodologie différente, un changement dans la production primaire ou bien un changement dans la sédimentologie en raison entre autre de mouvements de dunes.

L'analyse a porté ensuite sur l'ensemble de la macrofaune benthique des sédiments grossiers de la zone d'étude à l'est du méridien de Greenwich (qui comporte cailloutis et graviers ensablés), Foveau (2009) a distingué quelques assemblages différents au sein de chaque unité biosédimentaire :

Les cailloutis : il y a trois assemblages distincts, la zone du détroit du Pas-de-Calais, celle du Pays de Caux et un assemblage commun aux deux.

Les graviers ensablés : Deux assemblages ont pu être discriminés, la paléovallée de la Somme et la paléovallée médiane.

Trois hypothèses sont émises pour expliquer ces différences au sein d'une même communauté :

Hypothèse 1 : les assemblages discriminés sont faunistiquement différents en raison de conditions hydrosédimentaires différentes. Cette hypothèse peut sembler probable pour les assemblages de cailloutis (différences de profondeurs, de tensions de cisaillement…) mais pas pour les assemblages de graviers. Cette hypothèse ne peut pas être validée pour l'ensemble des sédiments grossiers.

Hypothèse 2 : Les assemblages discriminés sont faunistiquement différents en réponse au gradient biogéographique lié aux conditions thermiques (Cabioch *et al.* 1976).

Hypothèse 3 : Les assemblages discriminés ne sont pas faunistiquement différents et leur discrimination serait en partie due aux biais déjà décrits (engin, période, méthode d'échantillonnage…)

En conclusion, Foveau (2009) précise qu'il n'y a sans doute pas de réponse unique pour l'ensemble des unités bio-sédimentaires des sédiments grossiers. Au contraire, les réponses sont probablement différentes d'une espèce à l'autre. Deux exemples sont ensuite développés pour illustrer cette hypothèse :

Le cirripède *Balanus crenatus* est une espèce boréale qui atteint sa limite sud à proximité des côtes française de la Manche. Pour cette espèce l'hypothèse 2 serait probable. Le décapode *Liocarcinus holsatus* est une espèce pouvant avoir des migrations. Elle fréquente les estuaires au printemps et migre dans les eaux plus profondes du large durant en hiver. Pour elle il est possible que ce soit l'hypothèse 3 qui s'impose.

Chaque espèce mériterait une étude particulière ce qui se révèle infaisable à cause du très grand nombre d'espèces dénombrées dans cette étude.

I.2.3.3/La diversité biologique

Après un bref rappel sur les définitions et les échelles des notions de biodiversité et de richesse spécifique (RS), Foveau (2009) l'a estimée à partir de tous les taxa présents dans le bassin oriental de la Manche et en sud de la mer du Nord (nombre d'espèces total et indicateurs de biodiversité, figure I.8a et b). Il semble que l'organisation de la richesse spécifique au sein des communautés benthiques suive le patron suivant : Les sables moyens ont la plus faible RS, suivi par les sables grossiers et enfin les graviers ensablés et cailloutis ont la RS la plus élevée. Les sédiments les plus grossiers abritent un certain nombre de microhabitats qui pourraient expliquer cette RS importante selon l'auteur.

Dans la zone d'étude, 875 taxa ont pu être identifiés (tableau I.I). L'utilisation de différents estimateurs de la RS indique que cette valeur est cependant encore sous-estimée. L'utilisation de l'indice de diversité de Shannon, confirme le patron d'organisation principale révélée par la RS, il semblerait également y avoir une corrélation positive avec la profondeur.

Tableau I.I : Richesse spécifique et pourcentage des principaux groupes zoologiques de Manche orientale et de sud mer du Nord (Foveau 2009)

Phylum	**Annelida**	**Arthropoda**	**Mollusca**	**Bryozoa**	**Cnidaria**	**Porifera**	**Echinodermata**	**Chordata**	**Autres**
RS	251	234	159	72	55	31	23	15	30
%	28,69	26,74	18,17	8,63	6,29	3,54	2,63	1,71	3,43

Cependant les données initiales servant pour toutes ces estimations de diversité correspondent à divers échantillons prélevés à différentes périodes de l'année. L'indice de Shannon ne semble varier que 7% entre des données de juin et septembre (augmentant ou diminuant indifféremment).

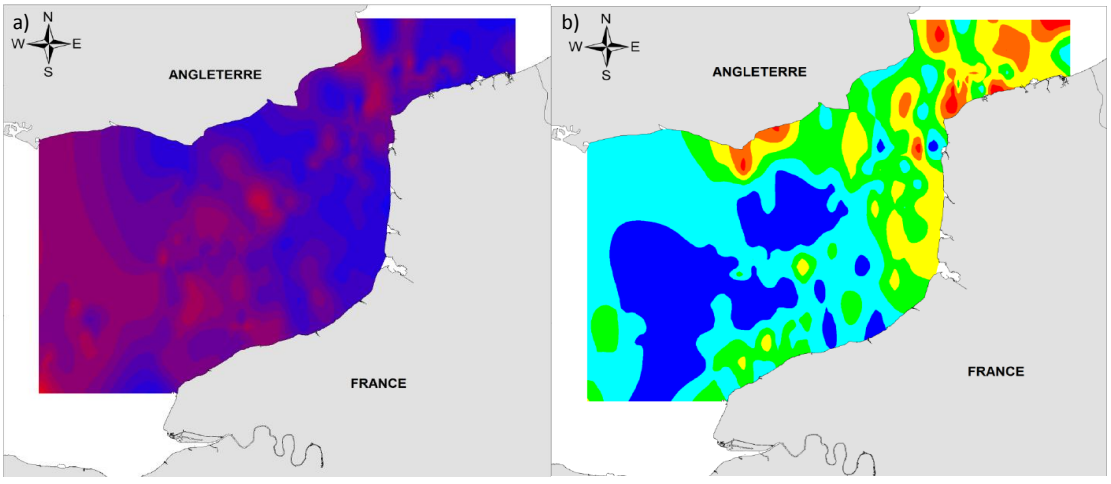


Figure I.8 : a) Richesse spécifique et b) Indice de Shannon en Manche orientale et sud mer du Nord (Foveau 2009).

Ces estimations de la diversité ont ensuite été pondérées par l'estimation d'indice d'équitabilité. L'équitabilité qui exprime la répartition des espèces au sein des différents taxa (plus la valeur est faible, plus il y a dominance de quelques espèces). La zone d'étude présente une équitabilité moyenne élevée (ce qui indique que les individus sont bien répartis au sein des différentes espèces), à l'exception de la zone du détroit du Pas-de-Calais.

Les échantillonnages menés aux deux périodes (historique et actuelle) ont permis de lister 792 taxa (hors épifaune sessile) qui se répartissent en trois catégories :

- 45% sont présents aux deux périodes ;
- 15% ne sont présents qu'historiquement ;
- 45% ne sont présents qu'actuellement.

Parmi les taxa trouvés qu'à une seule période, 75% sont considérés comme rares (présents dans moins de 31 stations historiques et 16 stations actuelles), en ce qui concerne les 25% Foveau (2009) invoque pour certaines espèces des problèmes éventuels d'identification (car les taxas concernés *Ampharete* spp, *Chaetozone* spp, *Scalibregma* spp, *Pholoe* spp sont connus pour présenter des difficultés de détermination) et la présence de nombreuses espèces de petites tailles.

En discussion de cette partie, l'auteur compare les valeurs de l'indice de Shannon trouvées dans la bibliographie concernant d'autres zones de Manche et sa zone d'étude. La Manche orientale semble avoir parmi les valeurs les plus élevées de Manche (maximum de 6 bits). Deux points se distinguent de son étude, la RS est fortement liée aux types sédimentaires et à l'assemblage considéré et il n'y a pas de phénomène de dominance décelable dans la zone d'étude car elle présente des indices de Shannon et d'équitabilité tout deux élevés.

La plupart des taxa avec une grosse variation dans leur distribution sont les espèces rares, avec en conséquence des probabilités de récoltes faibles.

Ces espèces peuvent avoir des distributions en patch, c'est-à-dire un domaine de distribution très étroit qu'un échantillonnage même précis ne pourrait décrire correctement. De plus, les plus grandes différences de distribution observées sont également associées aux espèces pour lesquelles il existe des problèmes d'identification, une solution pourrait venir de l'analyse génétique des espèces qui posent problème.

Dans la dernière partie de la discussion, l'auteur propose deux limitations afin de diminuer les contraintes de la réalisation d'un tel inventaire :

- Emploi de la suffisance taxonomique en phase de détermination ;
- Utilisation d'estimateur de la richesse spécifique absolue.

Des études ont cependant montré que même avec un effort d'échantillonnage maximal, la richesse spécifique absolue reste souvent sous-estimée. Il ne faut cependant pas le négliger, la représentativité de la stratégie d'échantillonnage est un problème majeur. Une mauvaise stratégie pourrait exclure les espèces rares de l'inventaire. C'est une des raisons pour lesquelles l'épifaune sessile a été prise en compte dans ce premier travail. Elle représente 25% de la RS mais est souvent négligée dans d'autres études sur le benthos en raison de sa difficulté d'identification. Cependant, l'épifaune est un élément majeur dans la définition des niveaux 5 et 6 de la classification d'habitat EUNIS et d'un point de vue écologique, la présence de l'épifaune sessile multiplie la disponibilité de microhabitats disponibles pour d'autres espèces. Cette dernière notion justifie qu'en plus de l'estimation de RS il est nécessaire d'identifier le rôle et le degré d'intervention des espèces dans la résilience ou résistance des écosystèmes benthiques par le biais de méthodes comme l'analyse de traits biologiques, l'estimation des relations et des flux trophiques et l'étude de l'effet des espèces ingénieures.

I.2.3.4/La notion d'habitat

Après un bref rappel théorique sur les notions d'habitat, les habitats potentiels de 22 espèces benthiques de Manche caractéristiques ou principales des assemblages (Tableau I.2) identifiées précédemment ont été modélisés et représentés. Les modèles ont utilisé quatre variables : profondeur, écart thermique, type de couverture sédimentaire et tension de cisaillement. Chaque espèce a été représentée par une fiche individuelle (voir exemple sur *Abra alba*, encart 1) à la manière de la représentation des espèces dans les atlas CHARM. Pour chacune la fiche comporte une photo, une indication taxonomique, des indications sur la morphologie, la biologie, le régime alimentaire, les habitats et trois cartes, la distribution réelle, les habitats potentiels et une estimation de l'erreur sur les habitats potentiels.

Tableau I.2 : Liste des 22 espèces de la zone d'étude dont l'habitat a été modélisé (Foveau 2009)

Phylum	Espèce
Mollusca	*Abra alba*
Mollusca	*Paphia rhomboides*
Echinodermata	*Asterias rubens*
Echinodermata	*Echinocardium cordatum*
Echinodermata	*Echinocyamus pusillus*
Echinodermata	*Ophiothrix fragilis*
Echinodermata	*Psammechinus miliaris*
Cephalocordata	*Branchiostoma lanceolatum*
Arthropoda	*Bathyporeia elegans*
Arthropoda	*Corophium sextonae*
Arthropoda	*Galathea intermedia*
Arthropoda	*Gastrosaccus spinifer*
Arthropoda	*Pisidia longicornis*
Annelida	*Nephtys cirrosa*
Annelida	*Nephtys hombergii*
Annelida	*Ophelia borealis*
Annelida	*Owenia fusiformis*
Annelida	*Pectinaria (Lagis) koreni*
Annelida	*Pisione remota*
Annelida	*Pomatoceros spp*
Annelida	*Polygordius lacteus*
Annelida	*Spiophanes bombyx*

Les modèles d'habitat présentés ont été faits selon la technique de régression quantile (RQ). La distribution de l'abondance est mise en regard des différentes variables ce qui permet d'identifier les facteurs limitants.

Le principal facteur limitant s'avère être la couverture sédimentaire, puis suit la tension de cisaillement qui opère principalement sur l'installation des larves, la sensibilité des espèces à la stabilité du sédiment ou le groupe trophique. La profondeur vient ensuite liée selon l'auteur à la production microphytobenthique et enfin la température.

Cet outil montre l'habitat maximal disponible pour l'espèce concernée, la comparaison entre les habitats potentiels et les distributions observées sont peu différentes à l'exception des espèces de sables fins dont la répartition est moins étendue que leur habitat ne semble le permettre. Il faut noter cependant que même si un habitat est considéré comme favorable, l'espèce peut ne pas être présente, les variables liées aux recrutements, à la migration, à la compétition, aux perturbations physico-chimiques et à la matière organique ne sont en effet pas prises en compte.

Foveau (2009) termine en précisant que c'est un outil qui peut être très utile à la mise en place de plan de gestion que ce soit en tant que base sur laquelle débuter une réflexion ou en tant que signal d'alerte en cas d'éventuelles perturbations.

I.2.3.5/Conclusion et perspectives

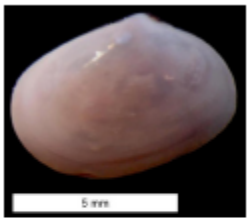
La dernière partie de la thèse de Foveau (2009) est un bilan associé aux perspectives à l'issue de son travail de thèse. Ainsi, il a été fait un nouvel état des lieux des assemblages macrobenthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord au début des années 2000.

La première partie concerne la dynamique sédimentaire qui semble avoir peu évoluée sauf au niveau de structure comme les bancs de sable ou les estuaires, l'auteur considère le bassin comme un système ouvert sur le bassin occidental et la mer du Nord.

Encart n°1 : Exemple d'une « fiche espèce » (Foveau 2009)

Abra alba (Wood, 1802)

Syndesmie blanche



Embranchement : Mollusca
Classe : Bivalvia
Ordre : Veneroida
Famille : Semelidae

Description - Petit bivalve à coquille blanche, ovale, fine et brillante (voire même légèrement transparente). Le périostracum, en général de couleur rouille, et la coquille peuvent se colorer en noir quand l'animal vit dans des sédiments réduits. Cette espèce vivant dans les sédiments envasés atteint une taille de 15 à 18 mm (maxi 25 mm).
Biologie - Espèce pouvant être trouvée en très grande abondance (jusqu'à 9 000 ind.m-²). Mais les abondances fluctuent fortement entre les années (forte mortalité des juvéniles pendant les premiers mois après le recrutement ou mortalité des adultes). Croissance maximale au printemps (0.1 mm/j). Sexes séparés. Adultes matures entre juin et septembre. Deux périodes de ponte distinctes en été et en automne. Recrutement maximal en été. Larve planctonique pendant un mois.
Groupe trophique - Déposivore de surface
Habitat benthique - Espèce vivant dans les sables fins plus ou moins envasés.
Répartition géographique - Distribution large en Manche. Se retrouve de la Norvège à la Méditerranée et l'Afrique de l'ouest.

Au cours de cette étude, *Abra alba* a essentiellement été rencontrée le long des côtes anglaises dans des sédiments sablo-vaseux et quelques fois dans des sédiments hétérogènes (Figure 108).

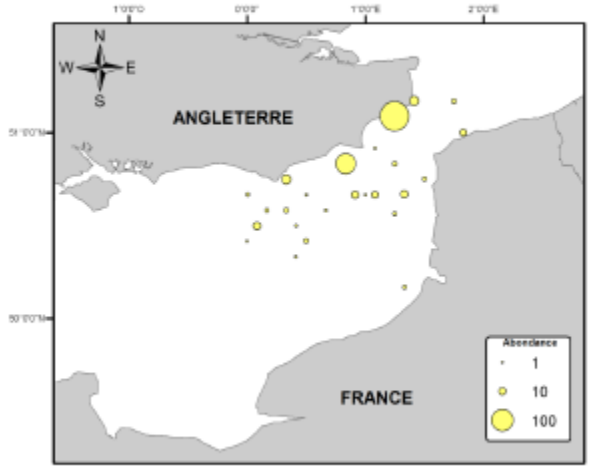


Figure 108 : Répartition de l'abondance d'*Abra alba* dans le bassin oriental de la Manche.

Cette distribution spatiale se retrouve dans le modèle d'habitat potentiel (Figure 109), qui est plus optimiste et indique que les zones de bancs sableux pourraient être favorables à cette espèce (en se basant sur de faibles tensions de cisaillement, une faible profondeur et des sédiments hétérogènes ou de sables moyens). Il est à noter que ce modèle sous-estime l'occupation qu'*Abra alba* peut avoir au sud de la mer du Nord : ceci est certainement dû au fait que peu de prélèvements contenant cette espèce en quantité suffisante ont été prélevés dans cette zone. Par contre, il l'a signale en baie de Seine, là où des sédiments favorables à *Abra alba* peuvent être trouvés. Il faut ajouter à ces constatations que l'erreur du modèle pour *Abra alba* est faible.

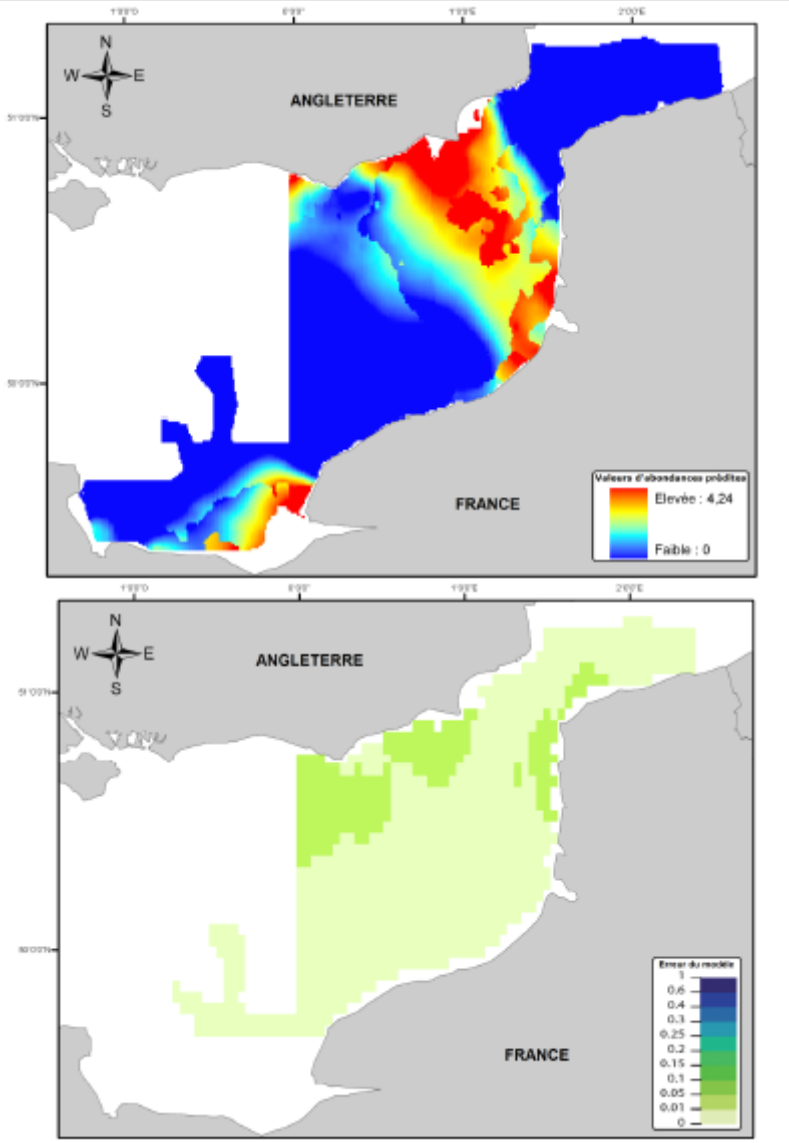


Figure 109 : Modèle d'habitat potentiel d'*Abra alba* et carte d'erreur du modèle.

La deuxième partie concerne les assemblages macrobenthiques, il y en a sept principaux au début des années 2000 dans la zone d'étude. De grosses difficultés apparaissent lorsqu'il est question de comparer les données historiques et les données actuelles. L'auteur précise que pour avoir une comparaison satisfaisante il aurait fallu échantillonner chaque station avec la drague Rallier du Baty et la benne Hamon, la drague pour pouvoir comparer avec les données historiques et la benne pour ne pas perdre l'information quantitative qui était un des objectifs du programme. De

plus, elle ajoute qu'il faudra étudier *in situ* le mode de fonctionnement de la drague pour statuer sur son caractère qualitatif ou semi-quantitatif donc reproductible. Quatre assemblages semblent pérennes dans le temps (sables moyens dunaires, cailloutis, graviers plus ou moins ensablés et sables grossiers)

La troisième partie traite de la diversité dans la zone d'étude. La Manche orientale présente une richesse spécifique importante et un indice de Shannon élevé cependant les estimateurs montrent que cette diversité est encore sous-estimée.

Enfin la dernière partie porte sur l'étude des habitats potentiels, il s'avère que la plupart des 22 espèces choisies pour cet exercice exploitent correctement leurs habitats.

Pour terminer sur le bilan, Foveau (2009) rappelle que 75% des espèces présentes sont des taxas de l'épifaune vagile et de l'endofaune et 25% de l'épifaune sessile. Suivant que l'on prend en compte l'une ou l'autre de ces catégories les assemblages seront différents. Il faut aussi noter qu'il existe un gradient d'appauvrissement spécifique d'est en ouest.

En termes d'ouverture de son travail, Foveau (2009) précise que ces données seront intégrées à la phase III de CHARM. La Manche occidentale va être également revisitée dans le cadre du programme Defi Manche où un nombre limité d'espèces (50) structurantes sera étudié, couplé avec des données halieutiques, sédimentologiques et hydrologiques. Ces travaux pourraient également servir à une démarche de définition et de planification spatiale de zones de conservation.

Foveau (2009) termine son manuscrit en précisant que ce type de travaux est relativement peu répandu à l'échelle des mers européennes, mais en général plus ciblé sur des zones qui subissent une forte pression anthropique. Les effets de la pêche par exemple sont une préoccupation majeure des mers comme la Manche et qu'à l'issue du DEFIMANCHE, lorsque les données intégreront l'ensemble de la Manche il sera possible de vérifier si l'impact de la pêche dans cette mer est décelable.

I.3/Des études descriptives aux études fonctionnelles

Les besoins et les actions humaines ont altéré et continueront d'altérer la biodiversité et les écosystèmes à une échelle globale (Vitousek *et al.* 1997). Les prédictions de l'évolution de la biodiversité de tout type d'écosystème, marin, terrestre ou aquatique (Sala *et al.* 2000) ont évoqué des inquiétudes quant aux conséquences de la perte de biodiversité sur les processus, et plus largement le fonctionnement, écosystèmiques qui pourraient à leur tour affecter les biens et services fournis par les écosystèmes et *in fine* affecter la survie et le bien-être humain (Diaz *et al.* 2006).

Les études « descriptives », sur lesquelles sont principalement basées les considérations précédentes reposent sur une association entre des descripteurs taxonomiques et d'abondance. Si ces études sont très utiles pour étudier les notions de biodiversité et d'organisation des peuplements, elles se révèlent souvent inappropriées lorsque les objectifs sont de comprendre le lien entre la biodiversité et les propriétés des écosystèmes. Hooper *et al.* (2005) ont remarqué que le niveau d'importance d'une espèce n'est pas forcément bien reflété par son abondance relative, les différentes espèces affichent des importances variables au sein des écosystèmes notamment sur les flux d'énergie ou de matière. Cette notion d'espèce clé de voute a été développée par Paine (1966) sur une communauté côtière en Californie, la suppression du prédateur supérieur sur une partie de la communauté (l'étoile de mer *Pisaster ochraceus*) menait à un « effondrement » de la communauté qui passait de 15 à 8 espèces. Ainsi une espèce clé de voute est une espèce dont l'effet sur les écosystèmes est important voire disproportionné par rapport à son abondance (Power *et al.* 1996). Une espèce peut donc être rare et avoir un impact très fort sur le fonctionnement global de l'écosystème. Or comme l'a montré le travail de Foveau (2009) il est souvent très difficile de pouvoir prendre en compte cette particularité dans les analyses descriptives. Si les écologues veulent estimer correctement les risques encourus et évaluer les conséquences à long terme de l'érosion de la biodiversité, les liens qui existent entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes doit être mieux compris, que ce soit dans les domaines terrestre, aquatique ou marin.

I.3.1/Le fonctionnement des écosystèmes

I.3.1.1/Historique

Originellement, la relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes n'avait pas été envisagée, Aristote par exemple considérait toutes les entités naturelles comme faites de cinq éléments (terre, feu, eau, vent et un cinquième qu'il nommait l'éther) (Egerton 2001). Cette vision du monde resta prépondérante pendant près de 2000 ans jusqu'à ce que la révolution scientifique du XVIIe siècle et l'intégration de connaissances issues de sciences telles que la botanique, la zoologie, la microbiologie, la géologie, pour n'en nommer que quelques unes, ne mettent à mal cette conception. Par la suite, l'idée centrale sur laquelle se basait les premières générations d'écologues s'articulait autour des patrons d'abondance et de distribution des espèces qui étaient expliqués par l'expression des composants biotiques et abiotiques d'un écosystème (Pearson & Rosenberg 1978). La biosphère fut ainsi reconnue comme un vaste mais complexe système dynamique fait de 10 à 100 millions d'espèces partageant environ 3,5 milliards d'années d'histoire commune et qui de nos jours, occupe virtuellement les $5{,}10 \times 10^{14}$ m² que compte la surface terrestre et aquatique de la Terre (Naeem *et al.* 2002). Cependant, l'intégration des notions

de biodiversité dans l'étude des processus écosystémiques est assez récente (Mooney 2002). Ce n'est qu'au début des années 1990 que les écologues ont modifié leur vision initiale pour examiner en détail comment les propriétés intrinsèques des écosystèmes pouvaient être régulées par le biota (Schulze & Mooney 1993). Cette arrivée tardive de recherche de liens entre biodiversité et fonctionnement dans les sciences écologiques viendrait, d'après (Loreau 2000, Loreau *et al.* 2001), du fait que l'écologie ait été historiquement divisée en deux disciplines : (i) l' écologie des communautés qui se concentre sur les effets de facteurs extrinsèques (climat, site) qui influencent la biodiversité et comment les facteurs intrinsèques affectent sa dynamique et (ii) l'écologie des écosystèmes qui s'est focalisée sur les taux, les dynamiques, les stabilités des flux d'énergie et de matière au sein des écosystèmes en prenant les espèces dominantes comme contrôleurs biotiques des processus une dichotomie artificielle qui persiste encore de nos jours (McGill *et al.* 2006).

I.3.1.2/Définitions

Pour correctement identifier les liens qu'il y a entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème, il est nécessaire d'établir une définition claire de ces deux termes. La notion de biodiversité a déjà été développée dans le travail de Foveau (2009) (et rappelé dans l'encart 2). Mais qu'entend-on par « fonctionnement des écosystèmes ». La définition la plus couramment admise de nos jours est celle donnée par Christensen *et al.* (1996), le terme « fonctionnement des écosystèmes » est une notion large qui inclut une variété de phénomènes dont trois sont prépondérants : les propriétés, les biens et les services d'un écosystème. (i) Les propriétés (souvent considérées seules comme intégrant l'ensemble du fonctionnement) incluent à la fois les stocks de matière comme le carbone ou la matière organique et les taux des processus comme les flux de matière et d'énergie entre les compartiments. (ii) Les biens sont les propriétés bénéficiant d'une valeur de marché, incluant la nourriture, les matériaux de construction, les médicaments… (iii) Les services sont les propriétés qui indirectement ou directement bénéficient aux humains, le maintien des cycles hydrologiques, la régulation du climat, la composition atmosphérique…

Parce que ce maintien des processus biogéochimiques qui régulent la biosphère est la résultante des fonctionnements collectifs des écosystèmes, les conséquences écologiques d'une baisse de diversité potentielle ont très fortement gagné en intérêt (Loreau *et al.* 2001).

Encart n°2 : La diversité biologique (tiré de Foveau (2009))

La biodiversité est définie comme la diversité de toutes les formes du vivant (Wilson 1985). Longtemps appréhendé du seul point de vue du dénombrement des espèces, ce concept ne peut cependant être réduit à ce seul critère qui n'est pas suffisant pour décrire la structure d'un assemblage dans une région donnée (Gray 2000). A la richesse spécifique, S, présente dans les échantillons et donc dépendante de la taille de ces derniers, il faut ajouter d'autres estimateurs de la diversité tels que l'équitabilité (répartition des individus au sein des espèces, ou la rareté. En 1972, Whittaker (Whittaker 1972) avance que la diversité peut se mesurer à plusieurs échelles : localement (diversité α) ou régionalement (diversité γ). Une troisième diversité (β) est indépendante de l'échelle d'observation, elle est définie comme le turn-over de la diversité le long d'un gradient environnemental. La diversité α est calculée à partir d'échantillons réputés représentatifs d'une station et donc à partir de surface ou de volume pouvant être différents (Indice de Shannon-Wiener, Simpson…). La diversité γ est en revanche beaucoup plus dépendante de l'effort d'échantillonnage car elle est établie à partir de stations dont il faut vérifier *a posteriori* qu'elles sont représentatives de la zone étudiée (Courbe Aire-Espèce, estimateur Chao…).

I.3.1.3/Relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes

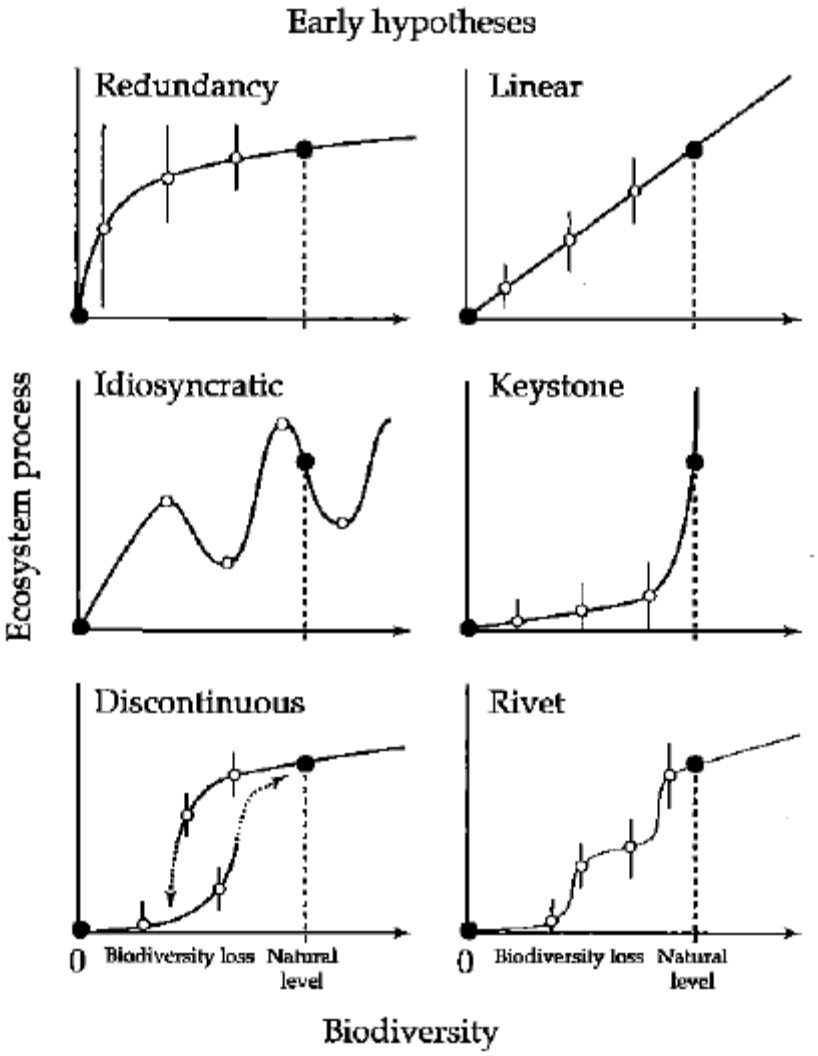
Les premières hypothèses du type de relations existant entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes ont été apportées par Vitousek & Hooper (1993) et développées par Schläpfer & Schmid (1999). L'idée centrale est relativement simple, deux dimensions et deux points : en axe des abscisses la biodiversité et en ordonnées les processus écosystémiques dont les propriétés sont portées par les attributs fonctionnels des espèces composant l'écosystème (Hooper *et al.* 2005). Deux notions importantes se dégagent de cette idée quelle que soit l'hypothèse considérée, d'une part quand il n'y a pas de biodiversité, il n'y a pas de processus écosystémique, d'autre part le niveau naturel de biodiversité observé pour un écosystème donné correspond à une forte quantité de processus différents (Naeem *et al.* 2002). En revanche, le problème est de connaître le chemin qui a été emprunté entre le point 0 et le point de biodiversité naturelle pour lequel près de 50 hypothèses ont été formulées (Schläpfer & Schmid 1999), quelques exemples de ces relations sont exposées en figure I.9. Mais synthétiquement trois classes d'hypothèses ont été identifiées (Naeem *et al.* 2002) :

Les espèces sont redondantes : la courbe de la relation entre biodiversité et processus écosystémique présente une grande partie insensible à la variation de la biodiversité, cela implique que la perte d'une espèce peut être remplacée par une autre, ou que l'addition d'une espèce n'apporte rien de plus.

Les espèces sont singulières : la courbe présente une forme dont les pentes ont une prédominance positive ou négative, en d'autres termes les espèces contribuent au fonctionnement de l'écosystème de manière unique, leur perte ou addition provoque des changements de fonctionnement détectables. Les espèces « clés de voute » sont des espèces singulières.

L'impact des espèces dépend du contexte et en conséquence sont idiosyncratiques ou imprédictibles : la courbe peut afficher une variété de pentes différentes sur des portions différentes. Dans ces derniers cas, la perte ou l'addition d'espèces dépend des conditions dans lesquelles leur extinction ou apparition se produit.

Figure I.9 : Différentes théories des relations entre biodiversité et processus écosystémique (Loreau *et al.* 2002)



I.3.1.4/Effets de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes

Les considérations selon lesquelles l'une ou l'autre des hypothèses exposées plus haut prévaut sont le sujet d'un intense débat au sein de la communauté scientifique (Mooney 2002). Cependant, une revue publiée en 2005 Hooper *et al.* (2005) établissait des considérations faisant consensus au regard des connaissances acquises. Les auteurs y ont présenté cinq conclusions majeures :

1/Les caractéristiques fonctionnelles des espèces influencent les propriétés de l'écosystème. Ces caractéristiques peuvent agir de manières très diverses, espèces clés, espèces ingénieures, interactions entre espèces (compétition, prédation, facilitation, mutualisme).

2/Les perturbations des communautés biologiques d'un écosystème au travers des invasions ou des extinctions causées par les activités humaines (apparition ou disparition d'une ou plusieurs espèces) ont déjà causé l'altération des biens et services d'un écosystème dans de nombreux cas. De plus, un grand nombre de ces changements s'avère difficile, très onéreux, voire impossible à inverser ou « réparer » par le biais de solutions technologiques.

3/Les effets des changements ou des pertes dans la composition spécifique et les mécanismes par lesquels ces effets se manifestent, peuvent changer suivant les propriétés de l'écosystème, le type et la manière dont la communauté biologique change.

4/Certaines propriétés sont initialement insensibles à la perte d'espèces et ce pour plusieurs raisons : (i) Plusieurs espèces peuvent réaliser des fonctions similaires, (ii) Certaines espèces contribuent relativement peu au fonctionnement global et (iii) Les propriétés peuvent être contrôlées principalement par des facteurs abiotiques.

5/A mesure que l'extension spatio-temporelle d'un écosystème augmente, plus d'espèces sont nécessaires pour assurer un fonctionnement stable de ce dernier.

On le voit, l'essentiel du débat ne porte donc pas sur le fait que la biodiversité affecte les propriétés des écosystèmes ou non mais plutôt sur les désaccords portant sur l'importance des « substitutions fonctionnelles » et de la diminution de la richesse spécifique dans les modifications du fonctionnement des écosystèmes (Loreau *et al.* 2001).

Il y a des interactions mutuelles entre évolution de la biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et facteurs abiotiques. Intégrer l'ensemble de ces interactions dans une seule et même représentation à la fois théoriquement et expérimentalement et quel que soit le type ou le processus

écosystèmique est un défi majeur qui pourrait aider à réaliser une vraie synthèse entre écologie des communautés et écologie des écosystèmes (Loreau *et al.* 2001)

I.3.2/Contribution de l'écologie marine à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes

I.3.2.1/Rôle de l'écologie marine dans la compréhension du lien biodiversité-fonctionnement écosystémique

La très grande majorité des études ayant permis des avancées dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes en lien avec la biodiversité a été réalisée par des expérimentations menées largement en domaine terrestre (Lavorel *et al.* 1998, Loreau 2000, Loreau *et al.* 2001, Lavorel & Garnier 2002, Loreau *et al.* 2002, Naeem *et al.* 2002, Hooper *et al.* 2005, Naeem *et al.* 2009). Les recherches en écologie aquatique que ce soit en eau douce ou en domaine marin sont peu nombreuses en terme de compréhension des conséquences de l'érosion de la biodiversité (Gessner *et al.* 2004). Il serait pourtant intéressant d'étudier si les résultats des travaux sur les liens biodiversité et processus écosystémiques obtenus jusqu'à maintenant en terrestre, sont également applicables dans les deux autres grands domaines écologiques (Covich *et al.* 2004). Il n'y a que peu d'études qui ont examiné l'effet de la perte d'espèces sur les processus écosystémiques en milieu aquatique continental et encore moins en environnement marin (Emmerson & Huxham 2002). Déjà un certain nombre de publications ont formalisé le type de lien qui pouvait exister entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème marin (Snelgrove *et al.* 1997, Snelgrove 1998, 1999, Duarte 2000). Certaines études participent d'ailleurs activement à l'identification et à la mesure de ces liens (Stachowicz *et al.* 1999, Duffy *et al.* 2001). Cependant, la grande majorité des travaux en rapport avec le fonctionnement des écosystèmes marins semblent s'être développés sans vraiment s'intéresser ni participer au débat « biodiversité-fonctionnement des écosystèmes » très vivace en écologie terrestre, en d'autres termes les écologues marins ne chercheraient pas à établir de lien entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Emmerson & Huxham (2002) émettent l'hypothèse que ce décalage viendrait du fait qu'historiquement les spécialistes du milieu marin ont travaillé soit sur les effets de certaines espèces clés sur certains processus écosystémiques (Hily 1991, Migné & Davoult 1995, 1997a, 1997b, Davoult *et al.* 1998a, Migné & Davoult 1998) soit se sont concentrés sur un processus particulier et ont calculé des flux, des cycles de certains éléments (sels nutritifs, carbones etc…) (DeMaster 1981, Hoch 1998, Migné & Davoult 1998, Thouzeau *et al.* 2007). (Emmerson & Huxham 2002) soutient qu'il serait pourtant très pertinent que ce champ d'étude soit plus profondément traité en écologie marine et ce pour trois raisons: (i) Les conséquences des activités humaines comme la modification d'habitat les espèces invasives concernent de manière égale les deux domaines, (ii) il y a déjà une bibliographie très abondante sur

divers processus ecosystémiques qu'il serait bon de réétudier dans un contexte de liens biodiversité-processus écosystémique, (iii) certaines relations biodiversité-processus écosystémique se révèlent plus facile à étudier en milieu marin que terrestre notamment en ce qui concerne l'étude de l'impact de la réduction « artificielle » d'espèces souvent accompagné de la destruction des habitats en écologie terrestre, il apparait peu évident de discriminer les effets de la réduction de biodiversité par rapport à ceux de la destruction d'habitat. En revanche, les écosystèmes pélagiques marins peuvent apporter des informations quant à la suppression d'une espèce à grande échelle sans pour autant provoquer la destruction de l'habitat, c'est le cas pour un certain nombre d'études halieuthiques (iv) Les meilleurs exemples d'effets des espèces clés de voutes et les cascades trophiques sont trouvés en milieu aquatique (Paine 1966, Strong 1992). A cela, il a été récemment montré qu'en termes de changement dans les processus, les milieux marins présentent une réaction plus rapide que les milieux terrestres (Beaugrand *et al.* 2009). Enfin, il se trouve que 70% de la terre sont couverts par les océans dont les fonds se révèlent donc comme être l'habitat le plus étendu sur Terre (Snelgrove *et al.* 1997) et (Costanza *et al.* 1997) ont estimé que les océans comptaient pour environ 2/3 de la valeur globale des services rendus par l'ensemble des écosystèmes.

I.3.2.2/Pourquoi étudier le fonctionnement des écosystèmes benthiques ?

De la même manière que les premières associations d'espèces ont été définies en phytosociologie et en biocénotique marine (Frontier & Pichod-Viale 1998), la végétation terrestre et le macrobenthos marin se prêtent particulièrement aux études des relations biodiversité-fonctionnement. Au sein des écosystèmes aquatiques en effet, le compartiment benthique a une place importante de part sa forte diversité et d'autre part à cause de son implication globale dans le stockage et le cycle de matière, nutriments et d'énergie (Snelgrove 1998, Covich *et al.* 1999, Snelgrove 1999, Covich *et al.* 2004). De par sa longévité et sa sédentarité (Dauvin 1993, Frontier & Pichod-Viale 1998) et sa localisation à l'interface eau-sédiment, il intègrera à la fois les perturbations dans les processus de la colonne d'eau et du sédiment (Bilyard 1987), ceci est d'autant plus vrai qu'une grande proportion (60 à 70 % en Manche) des espèces benthiques présente un cycle bentho-pélagique, c'est-à-dire que leur larve va faire partie du plancton temporaire ou méroplancton (Cf. Chapitre V).

Le benthos de la même manière que les habitats terrestres présente une surface soumise à l'action d'un fluide (air pour l'un, eau pour l'autre) ; la différence entre les deux domaines intervient dans la manière dont le fluide agit sur les habitats (Covich *et al.* 2004). La dynamique des habitats benthiques diffèrent des habitats terrestres dans la mesure où elle est largement modulée par le fluide dominant, qui induira une tension de cisaillement à l'interface eau-sédiment, déterminera la

taille des particules sédimentaires et donc le type de substrat, la distribution des ressources en d'autres termes la structure des communautés benthiques incluant la diversité spécifique (Austen *et al.* 2002). Comme nous l'avons vu en première partie les organismes benthiques seront présents des sédiments les plus grossiers (roche, cailloutis) jusqu'aux plus fins (sables, vases). Les sédiments et la matière organique subissent également une redistribution complexe régulière ou non qui en conséquence présentera une distribution homogène ou une organisation en « patch » (Covich *et al.* 2004). Ce mélange et cette redistribution pourront être exacerbés par les effets biologiques opérés par les activités microbiennes ou bien par les comportements trophiques ou de mobilité de l'endofaune (Dauwe *et al.* 1998, Pearson 2001, Solan *et al.* 2004). Un dernier facteur, spécifique à l'eau par rapport à l'air, important est la prépondérance, la force et l'échelle du couplage inter-habitat marin ainsi que son importance sur la structure des communautés benthiques et les processus qui s'y déroulent. En effet, les transferts de nutriments, de matière organique ou les dispersions larvaires peuvent se faire de manière verticale (couplage bentho-pélagique) ou horizontale entre différentes aires géographiques au travers des courants et des sédentarisations (Austen *et al.* 2002, Covich *et al.* 2004). Au sein des écosystèmes marins, il a été mis en évidence que des changements dans la communauté zooplanctonique en mer du Nord modifient la structure trophique et peuvent induire une nouvelle dynamique écosystémique (Kirby & Beaugrand 2009). Une étude récente montre que ce type de changement peut à terme affecter la dynamique du compartiment benthique, notamment au travers des larves pélagiques des espèces (Lindley *et al.* Submitted).

Ces différentes considérations expriment le rôle central que joue le compartiment benthique au sein des écosystèmes marins et révèlent l'intérêt que peut avoir l'étude de son fonctionnement notamment dans le cadre de l'effet de l'érosion globale de la biodiversité.

I.3.2.3/Les aspects du fonctionnement du benthos

Il y a trois groupes biologiques majeurs qui composent le compartiment benthique un groupe « microbien » au sens large incluant protozoaire, fungi et bactérie, la méiofaune et un groupe macrofaune (les descriptions et les relations trophiques sont discutées plus en détail au chapitre II). Le groupe microbien est fortement impliqué dans la dégradation de la matière organique et dans la diagénèse précoce qui aura pour conséquence le relarguage d'éléments nutritifs dissous dans le système. En revanche, les processus opérés par la méiofaune sont mal connus, même si ses activités trophiques ont été documentées (voir Chapitre II) ; sa position environnementale « interstitielle » lui confère des activités bioturbatrices limitées. Les processus gouvernés par la macrofaune sont les

mieux connus, ils sont essentiellement issus de la mobilité et de l'activité trophique des espèces (Pearson 2001).

L'activité trophique est un attribut critique dans la description de l'impact du benthos sur le fonctionnement de l'écosystème dans la mesure où il est impliqué dans beaucoup de processus écosystèmiques (figure I.10) importants dont les principaux sont développés ci-dessous (Snelgrove *et al.* 1997) :

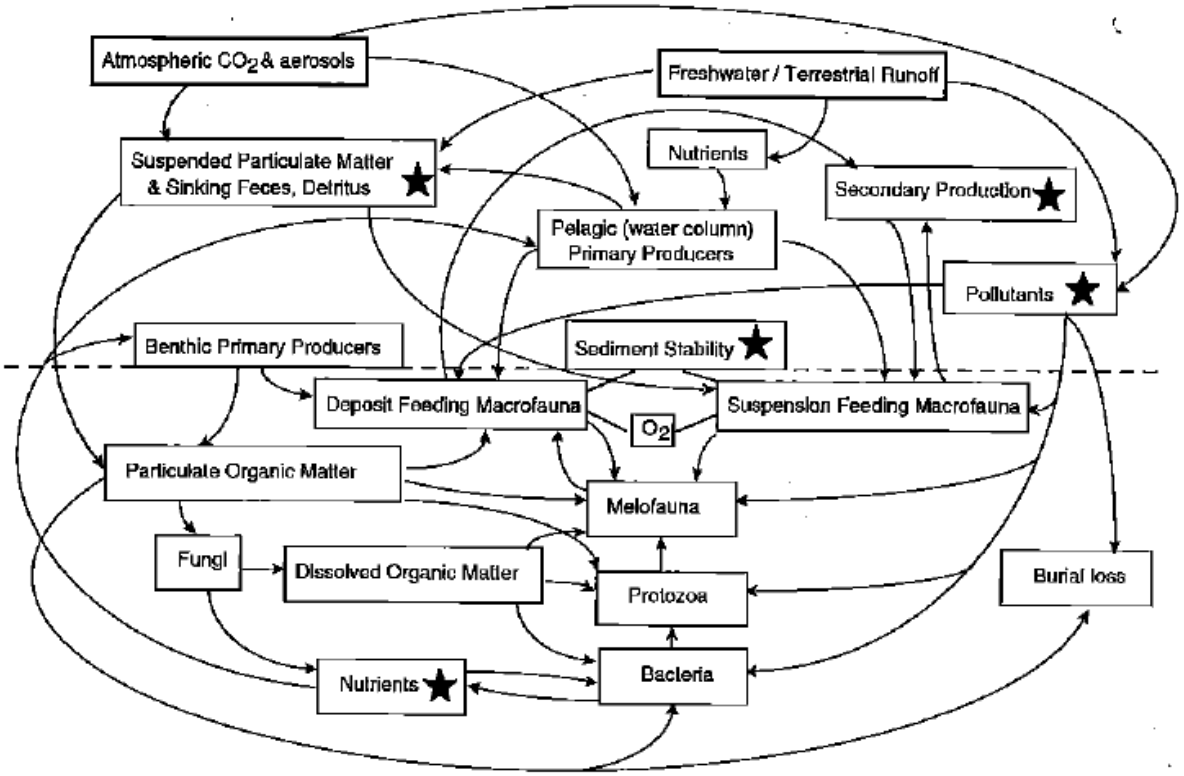


Figure I.10 : Simplification des relations écologiques au sein des organismes benthiques dans les océans. Les flèches indiquent un transfert d'énergie ou de matière, les lignes sans flèches montre un lien sans transfert de matière/énergie, la ligne en pointillé indique l'interface eau-sédiment et les étoiles indiquent les processus écosystèmiques dans lesquels les organismes benthiques jouent un rôle majeur (Snelgrove *et al.* 1997).

- Processus dans la colonne d'eau et transport trophique

Les éléments nutritifs contenus dans la colonne d'eau en sont soit retirés directement par les suspensivores, soit se déposent sur le sédiment et sont utilisés par les déposivores ou deviennent une partie du pool de matière organique particulaire (Snelgrove *et al.* 1997). En rade de Brest, par exemple, (Chauvaud *et al.* 2000) ont montré que les organismes benthiques semblaient contrôler le taux d'exportation de silice biogène (et donc leur disponibilité pour les organismes phytoplanctoniques) vers la colonne d'eau et donc sur l'ensemble de la rade vers l'océan ouvert.

La matière organique particulaire peut être utilisée par la méiofaune ou la macrofaune une nouvelle fois mais surtout par le groupe microbien. Une partie sera transformée en matière dissoute

et relarguée dans la colonne d'eau cumulée avec l'excrétion de la méio- et macrofaune (Snelgrove *et al.* 1997).

- Impacts sur les cycles globaux des principaux éléments

Ces cycles sont très liés aux nombreuses transformations chimiques liées à l'alimentation des organismes (voir le paragraphe précédent). Il y a également d'autres interactions biogéochimiques complexes au sein du sédiment. En effet, la bioturbation des organismes benthiques est une fonction qui affecte la perméabilité du sédiment et sa porosité, déstabilise les gradients chimiques de l'eau interstitielle, enfouit la matière organique et donc influence fortement les taux de reminéralisation et le relargage des nutriments (Lohrer *et al.* 2004). La méiofaune et la macrofaune semblent n'avoir qu'une implication modeste dans le cycle du carbone (Giblin *et al.* 1995, Alongi 1997). Dans le cycle de l'azote, en revanche, la macrofaune revêt un rôle fondamental. La présence de gros organismes bioturbateurs comme l'oursin des sables *Echinocardium cordatum* peut, lorsque la turbidité de l'eau empêche la photosynthèse benthique, continuer à fournir une forme utilisable d'azote inorganique et ainsi se substituer à une fonction normalement liée à la colonne d'eau (Lohrer *et al.* 2004).

- Métabolisme des polluants : enfouissement et transport

Les océans ont une capacité d'absorption des polluants en les diluant ou les métabolisant sous des formes non toxiques ; les organismes benthiques jouent, à nouveau, un rôle clé dans cette fonction (Snelgrove *et al.* 1997). Les relations entre pollution organique et benthos ont été mises en évidence depuis les premières études de répartition des peuplements benthiques autour d'émissaires urbains dans les années 1965-1966 (Bellan *et al.* 1980). A la fin des années 1970, Pearson & Rosenberg (1978) ont synthétisé les connaissances de la relation benthos-matière organique et mis en évidence un schéma général de dynamique successionnelle, spatiale et temporelle au travers d'une figure devenue célèbre en écologique benthique : le diagramme S.A.B. (Richesse spécifique, Abondance, Biomasse : figure I.11). Ces études ont été reprises par Glémarec & Hily (1981) qui ont mis en évidence que ces patrons de dynamique de perturbation et de restructuration sont peu différents les uns des autres, quelle que soit la perturbation Glémarec & Hily (1981). Ceci a permis à ces auteurs de mettre en évidence cinq phases dans l'évolution des peuplements benthiques face à un gradient d'enrichissement en matière organique croissant (voir encart) et permettre la mise en place de « groupes écologiques » de 1 à 5 suivant la position de l'espèce dans la dynamique successionnelle dépendant de leur sensibilité ou leur tolérance plus ou moins importante à l'accroissement de matière organique dans les sédiments. Les espèces sensibles disparaissent les premières, les espèces tolérantes résistent à des accroissements de la matière organique, mais dès lors qu'il y a un excès important de matière organique, subsistent seulement

quelques espèces opportunistes. Dès l'anoxie, la macrofaune disparaît (Hily & Glémarec 1990). Ce principe a été repris pour le développement de nombreux indices biotiques basés sur la composition spécifique du compartiment macrobenthique en place (Borja *et al.* 2000, Simboura & Zenetos 2002, Dauvin & Ruellet 2007) (les groupes écologiques relatifs à chaque espèce sont disponibles à l'adresse http://ambi.azti.es) très utile pour caractériser l'état écologique d'une zone et donc la gestion durable des zones côtières (Grall & Glémarec 1997, Bakalem *et al.* 2009, Dauvin *et al.* 2009).

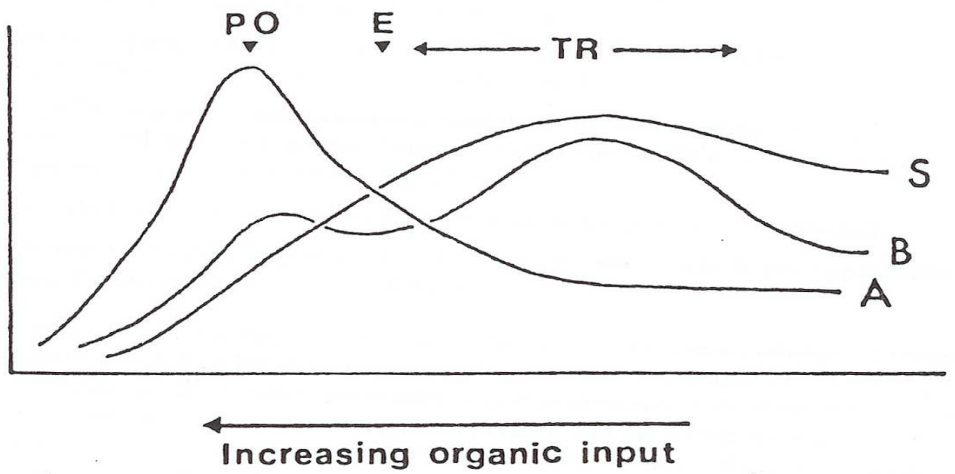


Figure I.11 : Diagramme S.A.B représentant la richesse spécifique (S), la biomasse (B) et l'abondance (A) le long d'un gradient d'enrichissement en matière organique. E : point d'écotone, PO : Pic d'opportuniste, TR : Zone de transition (Pearson & Rosenberg 1978).

Les pollutions des zones côtières ne se présentent pas que sous la forme d'un enrichissement en matière organique, les métaux lourds peuvent également s'accumuler dans les sédiments meubles. Les effets sur le benthos sont variables suivant les espèces et les types de métaux (Long *et al.* 2001, Lu & Wu 2003, Stronkhorst *et al.* 2003, Trannum *et al.* 2004, Dauvin 2008) ainsi le cuivre semble plus négatif dans les processus de recolonisation que le cadmium par exemple (Trannum *et al.* 2004). Quoi qu'il en soit la macrofaune est capable d'absorber un certain nombre de polluants réduisant ainsi les concentrations de ces derniers dans la colonne d'eau ou les sédiments mais pouvant potentiellement les transférer plus haut dans la chaîne trophique (Snelgrove *et al.* 1997).

- Impacts sur la stabilité des sédiments

Depuis Peterson (1913), la description des communautés macrobenthiques est reliée au type le substrat. Par la suite, l'importance du lien entre une espèce benthique et son sédiment a été mise en évidence (Gray 1974). La dureté du sédiment ou sa perméabilité conditionne la capacité des espèces à s'oxygéner et se mouvoir au sein du sédiment et donc à éviter les perturbations. Il a notamment été montré qu'un diamètre de grains moyens inférieur à 0,2 mm représentait une barrière pour de nombreuses espèces (Wieser 1959, Hughes *et al.* 1972) des particules trop fines pouvant par

exemple obstruer les branchies des organismes. La bioturbation peut se présenter sous différentes formes (Dauwe *et al.* 1998, Pearson 2001) cependant elle aura toujours un rôle qui déstabilisera les couches sédimentaires. A l'inverse, la présence de tubes, par extension les espèces tubicoles (Ampeliscidae, Chaetopteridae, Oweniidae, Terebellidae… ; voir annexe XI) et la présence d'espèces rampantes, souvent productrices de mucus (Gasteropode) auront un rôle de maintien des particules entre elles et donc de stabilisation du sédiment (Dade & Nowell 1991). La stabilité d'un substrat sera donc le résultat d'un équilibre entre les espèces qui de par leur comportement le stabiliseront ou le destabiliseront ce qui à terme influence l'érosion sédimentaire d'une zone.

- Impact sur les hauts niveaux trophiques

Un certain nombre d'espèces benthiques sont d'importance commerciale (*Homarus gammarus*, *Pecten maximus*, *Cancer pagurus…*). D'autres, serviront de nourriture de base pour les juvéniles et adultes de certaines espèces de poissons démersaux (Dauvin 1988) (poissons plats, bars…). Le comportement précis des organismes benthiques au sein de la chaîne trophique est encore mal connu et un des objectifs du présent travail.

Aucun des processus décrit n'est spécifique qu'à l'un ou l'autre des composants du compartiment benthique. Chacun des groupes est en relation étroite avec l'autre au travers de liaisons trophiques, symbiotiques ou parasitique. Les services écosystémiques apportés par l'un des composants sont différents et pas forcément redondants (Snelgrove *et al.* 1997), le groupe bactérien ne peut compenser une perte importante de macrobenthos par exemple.

Encart n°3 : Dynamique successionnelle après une perturbation organique

La structure du diagramme S.A.B (Pearson & Rosenberg 1978) fut reprise et étudiée par de nombreux auteurs. Certains ont constaté que les dynamiques successionnelles de perturbation et de restructuration sont peu différentes les unes des autres (Glémarec & Hily 1981). Il a pu être ainsi reconnu cinq phases principales après une perturbation (Glémarec & Hily 1981, Hily & Glémarec 1990), A : phase de latence, B : prolifération des opportunistes, C : richesse spécifique et abondance maximales, D : monopolisation monospécifique et E : phase écotonale de transition vers des peuplements normaux. En parallèle, cinq groupes écologiques ont également été définis selon leur tolérance à l'excès de matière organique :

-groupe 1 : espèces sensibles qui sont les premières à disparaître et les dernières à se réinstaller (crustacés péracarides, amphipodes notamment)

-groupe 2 : espèces indifférentes, présentes toujours en faible abondance, sans variation saisonnière (polychètes carnivores Glyceridae ou Nephtyidae)

-groupe 3 : espèces tolérantes disparaissant dans un premier temps et réapparaissant ensuite en grand nombre sur un spectre écologique plus étendu qu'en conditions normales (polychètes Spionidae ou bivalve type *Abra alba*)

-groupe 4 : espèces opportunistes du second ordre (polychètes Cirratulidae)

-groupe 5 : espèces opportunistes du premier ordre (polychètes Capitellidae et oligochètes) qui prolifèrent même en conditions anoxiques

I.3.2.4/Les méthodes d'étude du fonctionnement de l'écosystème benthique

Il y a essentiellement trois types de méthodes d'étude suivant l'échelle d'observation : (i) la mesure des flux : approche locale, (ii) l'analyse des traits fonctionnels et modélisation trophique : approche régionale et (iii) programmes multidisciplinaires : approche globale

La méthode de mesure des flux essaie d'estimer un bilan à l'échelle d'une communauté ou d'un peuplement. Initialement, les premiers auteurs ne mesuraient que la production des peuplements (Warwick & Price 1975, Warwick *et al.* 1978, Warwick 1980, Warwick & George 1980, Dauvin 1984b, George & Warwick 1985, Vranken & Heip 1986, Vranken *et al.* 1986), pour ensuite couvrir d'autres processus biologiques (respiration, excrétion…) et également estimer des bilans de certains éléments principaux (carbone, azote…).

En Manche orientale, la méthode de mesure des flux a été initiée par Davoult (1988) sur la production du peuplement de cailloutis à épibiose sessile et *Ophiothrix fragilis*. Ces études ont ensuite porté sur la production carbonée et azotée (Davoult *et al.* 1998a, Migné & Davoult 1998, Migné *et al.* 1998) ou sur les processus biologiques (Migné & Davoult 1995, 1997c, 1997a, 1997b). Dans le cadre de CHARM III une thèse est en cours (Tous Rius, en cours) dont l'un des objectifs est de faire une approche fonctionnelle expérimentale par le biais notamment d'estimation des flux métaboliques au sein de deux communautés de Manche orientale : les cailloutis à *Ophiothrix fragilis* et les sables fins envasé à *Abra alba*.

La compréhension de la manière dont les changements dans la richesse et la composition spécifique influence les propriétés écosystémiques nécessite une compréhension des traits biologiques impliqués. Par définition, les traits fonctionnels sont ceux qui influencent les propriétés écosystémiques ou les réponses des espèces aux conditions environnementales (Hooper *et al.* 2005). Un groupe fonctionnel est un groupement d'espèces qui ont un effet similaire sur un processus

écosystémique spécifique (Pearson 2001). L'analyse des traits biologiques a été appliquée tout d'abord à la végétation terrestre (Lavorel *et al.* 1998, Lavorel & Garnier 2002, Garnier *et al.* 2006) puis au macrobenthos d'eau douce (Charvet *et al.* 1998, Charvet *et al.* 2000, Dolédec *et al.* 2006) et enfin depuis le début des années 2000 au macrobenthos marin (Usseglio-Polatera *et al.* 2000, Bremner *et al.* 2003a, Bremner *et al.* 2003b, Marchini *et al.* 2008). La difficulté de cette approche sur le macrobenthos comparé à la végétation terrestre réside surtout dans l'accessibilité du matériel biologique. Les traits terrestres sont déterminés par des mesures et comptages systématiques des éléments pris en compte (taille de la feuille, composition chimique…) alors que le macrobenthos marin nécessite, pour la grande majorité des traits, des observations/expérimentations en laboratoire (durée de vie larvaire, mode de développemnt) ce qui implique que les espèces soient assez résistantes pour être gardées en vie en aquarium. De plus, suivant les expérimentateurs, la zone géographique où les espèces prélevées, le type d'espèce considéré, les informations peuvent être discordantes selon les sources (Cf. Chapitre V).

Les modèles de réseau trophique benthique permettent d'évaluer l'importance des groupes fonctionnels benthiques au sein du réseau trophique. Ils permettent l'évaluation du rôle et l'importance de chaque compartiment dans son écosystème. La description et l'utilité des modèles de réseaux trophiques benthiques fait l'objet d'une partie de chapitre à part entière (Cf. chapitre II).

Les projets multidisciplinaires sont nécessaires à l'intégration correcte et pertinente de toutes les connaissances disponibles sur un écosystème. Il en existe différents types, les différentes phases de CHARM en font notamment partie. Dans la mesure où ils ont pour but une meilleure gestion des ressources biologiques. Il en existe cependant beaucoup d'autres dont deux que je vais présenter ici : ELOISE et ERSEM.

ELOISE (http://www.eloisegroup.org) est un acronyme pour European Land Ocean Interaction Studies, le but principal était d'étudier précisément les interactions entre les domaines marins et terrestres et comment ces interactions sont influencées par les activités humaines. ELOISE est la plus grande initiative en recherche côtière, elle est composée d'un ensemble de projets répartis en quatre thèmes majeurs, la dynamique des habitats, la dynamique des nutriments, le changement climatique et les contaminants. Huit habitats ont été définis dont un seulement n'impliquait pas le benthos (open sea pelagic), la dynamique est étudiée à la fois à l'intérieur des habitats et entre les habitats. Le but est d'aboutir à une meilleure compréhension des cycles biogéochimiques et des effets de l'eutrophisation sur la biodiversité. Le deuxième thème, basé sur les nutriments a trois objectifs : lier les différents flux de nutriments aux activités et processus terrestre, atmosphérique et aquatique (apports d'eau douce), comprendre les processus qui

gouvernent les nutriments en estuaire et en zone côtière et enfin comprendre les effets des apports de nutriments sur les réseaux trophiques côtiers et estuariens. De la même manière que le thème précédent, ce troisième thème relatif au changement climatique à quatre objectifs : construire des outils de gestion en relation avec le changement climatique, identifier les manifestations des changements, évaluer les impacts de l'Homme, et mesurer les liens et conséquences indirectes du changement. Le thème relatif aux contaminants est essentiellement basé sur les métaux lourds et leurs cycles globaux entre l'atmosphère, le milieu terrestre et le milieu marin.

ERSEM, acronyme pour European Regional Seas Ecosystem Model est un projet en deux parties ERSEM et ERSEM II, visant à présenter une approche modélisatrice de tous les composants abiotiques et biotiques et ainsi fournir un outil de gestion. Il est conçu comme un outil générique de modélisation applicable à toute mer régionale, tempérée, peu profonde. L'approche d'ERSEM combine des chercheurs de beaucoup de spécialités différentes, physiciens, chimistes, biologistes et écologues. Le modèle simule dynamiquement les cycles biogéochimiques du carbone, de l'azote, du phosphore et de la silice dans les réseaux trophiques pélagiques et benthiques. Le compartiment benthique y est présenté comme un sous-modèle incluant la bioturbation. Il est lié à la dynamique des nutriments et présente une structure du réseau trophique benthique dans lequel apparaissent quatre compartiments macrobenthiques, un compartiment méiobenthique, un compartiment bactéries aérobies et un dernier bactérie anaérobie. La relation avec le compartiment pélagique est étudiée ainsi que le recyclage des détritus mais également l'impact de la bioturbation sur le transport vertical de la matière particulaire. ERSEM et ERSEM II ont fait l'objet de deux éditions spéciales du Netherlands Journal of Sea Research (vol 33) d'une part et du Journal of Sea Research (vol 38) d'autre part.

A la suite de la brève description de ces deux approches écosystémiques, on constate que d'une part deux des trois thèmes d'ELOISE sont fortement centrés sur le compartiment benthique et d'autre part que dans ERSEM le benthos fait l'objet d'un sous-modèle à part entière. Ceci traduit le caractère central de cette fraction de la biosphère dans les processus ecosystémiques globaux et l'importance de comprendre ces processus et les facteurs qui peuvent les influencer et en particulier ceux évoqués qui pourraient entraîner la diminution de la biodiversité.

I.3.2.5/Bilan et objectifs

Dans cette partie décrivant les différents aspects de l'étude fonctionnelle du benthos nous avons vu qu'en terme de compréhension du lien entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, les écologues marins et donc les benthologues sont très en retard comparés aux progrès réalisés en milieu terrestre depuis une vingtaine d'années. Cependant, beaucoup de

mécanismes sont connus sur le fonctionnement du benthos. Il existe en effet une importante documentation sur l'aspect fonctionnel stricte du benthos et beaucoup de connaissances ont été acquises sur les espèces clés de voute, les espèces ingénieures ainsi que les principaux processus dans lesquels l'ensemble du benthos est impliqué.

Snelgrove *et al.* (1997), dans une des quelques revues liant l'impact de la biodiversité marine et les processus écosystémiques avaient émis les trois perspectives suivantes :

- 1/Evaluer la composition qualitative et quantitative des espèces benthiques des habitats les plus représentatifs ;
- 2/Avoir des données quantitatives sur la manière dont le benthos impacte sur les processus fondamentaux (processus de la colonne d'eau, cycles des nutriments, métabolismes des polluants, stabilité sédimentaire, production secondaire);
- 3/Déterminer si la redondance existe dans l'écosystème benthique et dans quelle mesure.

Alors que les objectifs de Foveau (2009) s'inscrivait dans un aspect descriptif concernant plus les perspectives 1, les objectifs du présent travail s'inscrivent dans les perspectives 2 et 3. Avec une focalisation sur les relations trophiques au sein de l'écosystème benthique.

La problématique de cette étude est de comprendre si la Manche orientale est une seule et même unité benthique ou bien si elle peut être considérée comme une juxtaposition de différentes unités fonctionnelles ayant une certaine indépendance les unes par rapport aux autres.

Ce problème sera étudié selon deux aspects :

- La modélisation des réseaux trophiques

Cette approche permet de mieux comprendre et de quantifier les relations trophiques bentho-benthiques mais également d'avoir une vision plus large de son rôle au sein de l'écosystème global. En effet, la prise en compte de ses proies et de ses prédateurs permet de replacer le compartiment benthique dans un contexte holistique.

- L'analyse des traits biologiques

Le problème majeur de l'approche par modélisation de réseau trophique est que le fonctionnement n'est abordé qu'au travers des relations trophiques. Pour replacer le benthos dans un contexte de fonctionnement global au sein de la zone d'étude et éventuellement mettre en évidence une certaine redondance, il a été pris en compte des traits relatifs à l'histoire de vie, au comportement et à la morphologie.

Chapitre II : Acquisition et traitements des données

II.1/Obtention des données macrobenthiques

La zone d'étude s'étend sur le bassin oriental de la Manche et le sud de la mer du Nord, plus précisément tous les prélèvements se sont effectués entre les latitudes 49°30'000 N et 51°18'000 N et entre les longitudes 0°00'000W et 2°30'010 E (figure II.1). Six campagnes ont été nécessaires pour la totalité des échantillonnages qu'il est possible de diviser en deux principales parties : une grille régulière et des zones particulières de plus forte densité d'échantillonnage (par exemple, Haut-Fond des Ridens, Modioles).

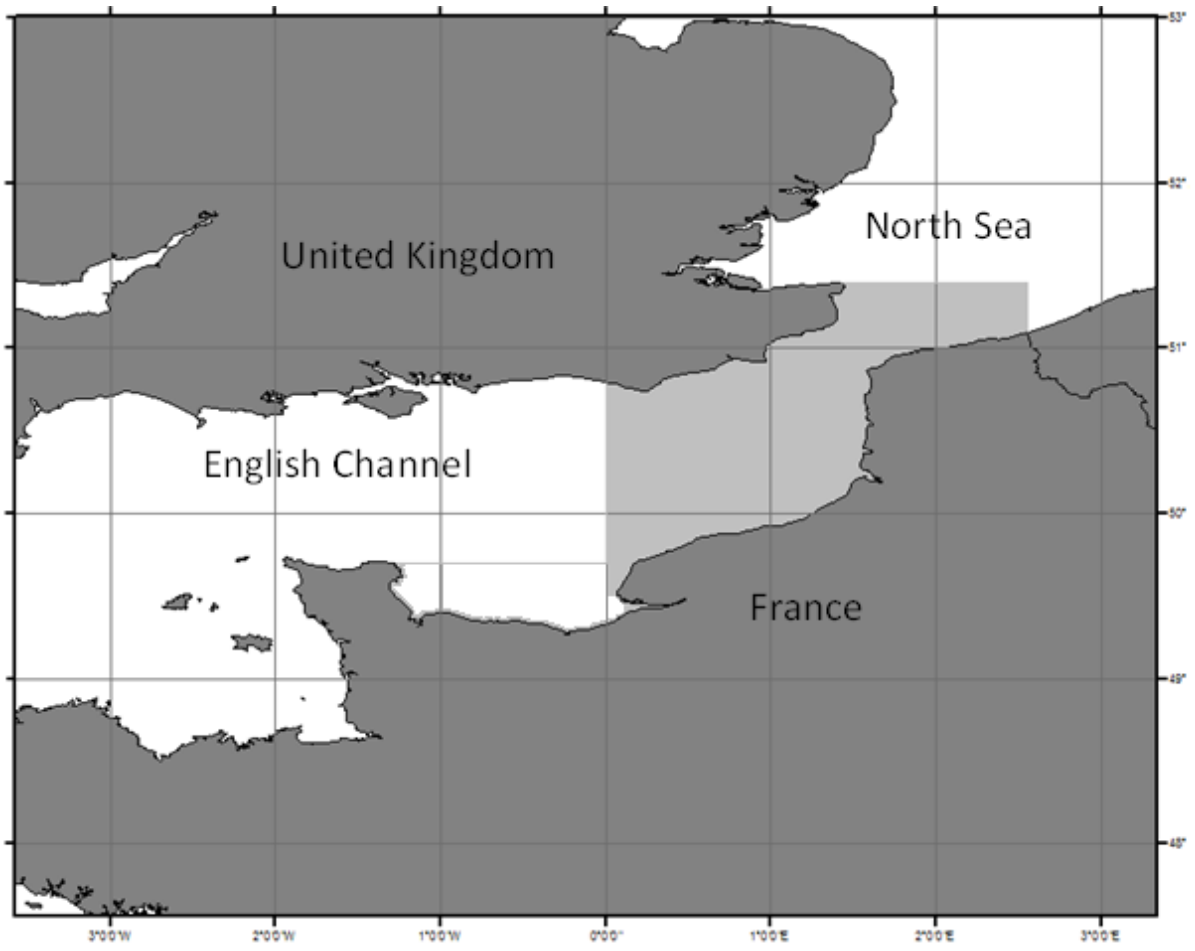


Figure II.1 : Carte de la zone d'étude.

II.1.1/Campagnes d'échantillonnages à grille régulière

Les campagnes d'échantillonnages se sont intégrées dans le programme MABEMONO (MAcroBEnthos de Manche Orientale et du sud de la mer du Nord) qui a été initié en 2006 dans le but de faire un nouvel état des lieux des communautés macrobenthiques, une trentaine d'années après le premier échantillonnage de la zone par Louis Cabioch et ses collaborateurs. Ce travail fait partie intégrante du programme INTERREG CHARM (Channel Habitat Atlas for marine Resource Management). L'échantillonnage a essentiellement été réalisé à bord du N/O « Côtes de la

Manche », il s'est réparti sur 12 missions pour un total de 37 jours de mer (entre le 10/02/06 date du début de la première mission et le 29/08/07 date de fin de la dernière mission).

Figure II.2 : N/O Côtes de la Manche

L'échantillonnage en grille régulière comportait une station tous les 5' en latitude et en longitude, ce qui a formé un quadrillage sur l'ensemble de la zone (Figure II.2). Les zones particulières à plus forte densité d'échantillonnage ont été évaluées au cas par cas en essayant pour chaque structure d'avoir le meilleur résumé possible de son peuplement macrobenthique. Sur les 316 stations prévues à l'origine, une seule n'a pu être échantillonnée en raison d'une profondeur trop faible.

En plus de refaire un état des lieux des communautés benthiques sur la zone, un des objectifs principaux du programme était d'avoir la première base de données quantitatives la plus exhaustive possible de la zone d'étude, c'est-à-dire avoir un nombre d'individus et une quantité de biomasse par unité de surface. Les prélèvements quantitatifs se font au moyen de d'engins de prélèvements appelés « bennes ». Les bennes sont descendues verticalement à partir d'un navire en position stationnaire et capturent les organismes de l'épifaune sédentaire ou d'une mobilité limitée et l'endofaune jusqu'à une profondeur dépendant de la benne elle-même et du type sédimentaire (Eleftheriou & Moore 2005). Il y a eu de nombreuses controverses par le passé sur la profondeur à laquelle les organismes creusent dans les fonds meubles (Thorson 1957, Holme 1964). Aujourd'hui, il est généralement admis que la majorité des espèces vit entre la surface et 10 cm de profondeur (Eleftheriou & Moore 2005). Parmi les nombreuses bennes qui ont été décrites (voir Eleftheriou & Moore (2005) pour une liste), la benne Hamon (figure II.3a) a été choisie pour effectuer les prélèvements quantitatifs. Suivant les auteurs cette dernière prélève entre 0,25 et 0,29 m² (Dauvin 1979, Eleftheriou & Moore 2005). Bien qu'elle s'avère être un engin de prélèvement très imposant (2 m de haut pour 350 kg) elle se révèle être relativement « facile » à manipuler (Dauvin 1979). Ses dimensions lui confèrent deux avantages majeurs :

- Elle est capable de travailler sur des sédiments grossiers : graviers et même certaines zones à cailloutis ;
- Elle est capable d'échantillonner au moins jusqu'aux (voire au-delà des) 10 cm préconisés, ceci dépendant du type de sédiment prélevé.

Un dernier élément a motivé ce choix, elle a été largement utilisée en Manche et ainsi cela pouvait faciliter les comparaisons des résultats et éventuellement l'agrégation d'autres bases de données (Ghertsos *et al.* 2000, Ghertsos *et al.* 2001, Ghertsos 2002, Desroy *et al.* 2003, Dauvin & Ruellet 2008). Elle se révèle cependant peu efficace pour estimer l'abondance de la petite faune vagile comme les amphipodes (Dauvin 1979).

La benne Hamon a donc été préférentiellement utilisée à chaque station. Trois réplicats ont été systématiquement réalisés : deux pour l'analyse de la macrofaune et un pour l'analyse granulométrique. Deux prélèvements macrofaune prélèvent environ un demi mètre carré ce qui représente une surface suffisante pour caractériser la station en terme de richesse spécifique, d'abondance ou de biomasse (Thiébaut *et al.* 1997). Elle a ainsi été utilisée sur 239 des 315 stations échantillonnées.

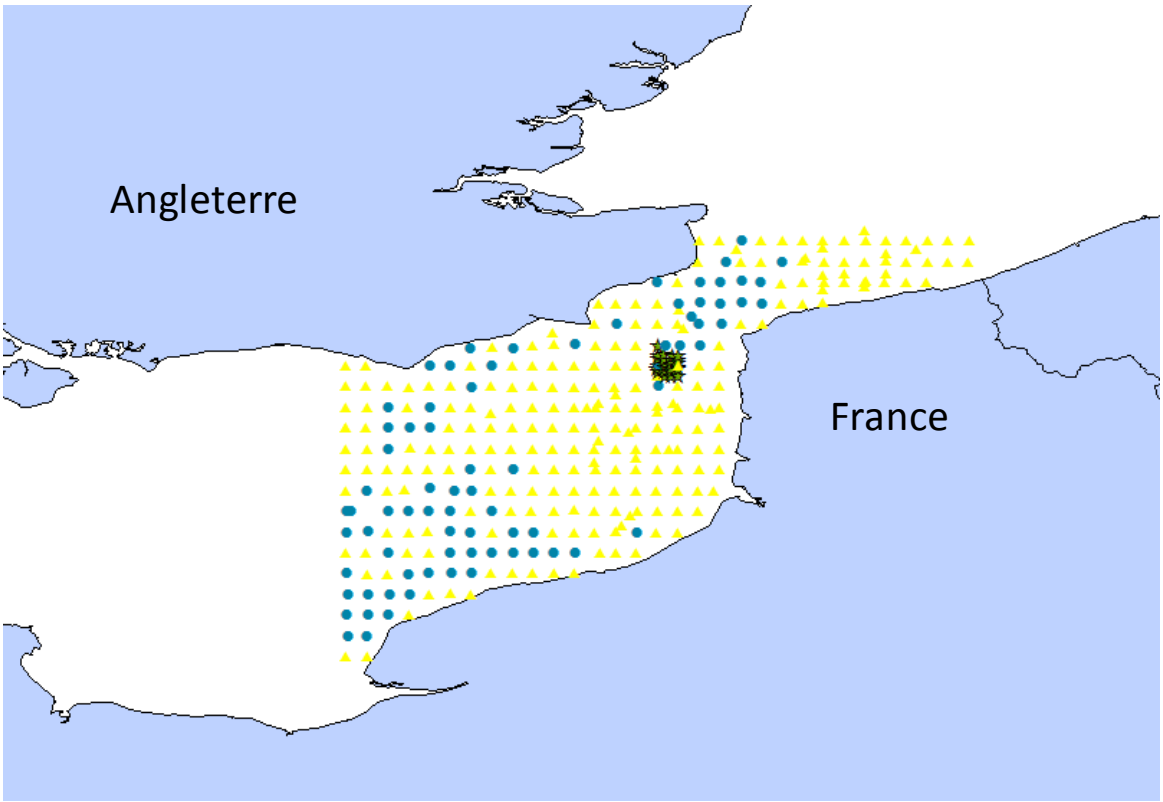


Figure II.3 : Position des 315 stations échantillonnées. △ Benne Hamon, ● Drague Rallier du Baty, ★ Benne Van Veen

Pour certaines zones de plus fortes densités d'échantillonnages comme le Haut-Fond des Ridens (Garcia 2006), un autre engin quantitatif a été également utilisé : la benne Van Veen (figure II.3b) (Van Veen 1933), ses longs bras lui confèrent une certaine stabilité au moment de se poser sur le fond mais d'un autre côté si la benne se « pose » mal ces derniers peuvent gêner sa fermeture (Eleftheriou & Moore 2005). Elle prélève 0,1 m² par réplicat et s'avère être une des bennes les plus utilisées dans les sédiments meubles (Eleftheriou & Moore 2005). Elle a également été utilisée une station sur quatre environ (soit 79 stations) pour permettre l'intercalibration future avec le North Sea Benthos Project. Mise à part la zone du Haut-Fond des Ridens, les prélèvements à la benne Van Veen n'ont pas été pris en compte dans cette étude.

Sur certaines stations, cependant, le fonctionnement de la benne Hamon s'avérait impossible en général à cause de sédiments trop grossiers. Dans ce cas et après plusieurs essais, un autre engin était mis en œuvre : la drague Rallier du Baty (figure II.3c). Elle a été employée sur 76 des 315 stations et est considérée comme un engin qualitatif dans la mesure où elle est trainée sur le fond sur une surface difficilement évaluable. Son fonctionnement dépendant fortement de la nature du fond échantillonné. La drague a été à chaque station trainée de 5 à 10 min. Le volume standard retenu par (Cabioch 1968, Cabioch & Glaçon 1975, Cabioch *et al.* 1976, Cabioch & Glaçon 1977, Cabioch *et al.* 1978) pour les sédiments de la zone est d'environ 30 L. Ce volume a également été retenu pour MABEMONO et plusieurs traits de drague furent parfois nécessaires pour l'atteindre ; nous pouvons par conséquent considérer cet échantillonnage semi-quantitatif dans la mesure où le même volume de sédiment est considéré.

Quel que soit, l'engin de prélèvement, chaque réplicat était placé sur une table de tri à double maille de tamis circulaire emboitée l'une dans l'autre : une fraction 2 mm et 1 mm. Chaque fraction tamisée a été fixée au formol neutralisé à 3% minimum puis conservée jusqu'au laboratoire. En plus de cela, les informations relatives à chaque station ont été consignées dans des fiches de mer : coordonnées du point de prélèvement pour les bennes ou du filage et virage pour la drague, température et salinité de subsurface, profondeur brute, observations diverses. Une photo a été prise sur un des réplicats des sédiments non rincés destinés à l'analyse faunistique.

Figure II.4 : Engins d'échantillonnages utilisés pendant la campagne MABEMONO a) benne Hamon, b) benne Van Veen et c) drague Rallier du Baty

II.1.2/Campagnes d'échantillonnages des zones particulières

Ces campagnes ont été réalisées en parallèle de la « grille régulière », elles correspondent à des zones « remarquables » plus restreintes sur lesquelles un « zoom » a été réalisé.

Le haut-fond des Ridens de Boulogne sur mer :

Cette étude a été l'objet de mon Master 2 Recherche (Garcia 2006), suite à des rapports récurrents de modifications de la sédimentologie des fonds de cette zone, une étude portant exclusivement sur les Ridens a été mise en place. Un quadrillage de 24 points entre les latitudes 50°42'500 N et 50°47'500 N et de longitude 1°25'000 E et 1°20'00 E. L'échantillonnage a été effectué au cours de deux missions, la première (05/02/06) a permis le prélèvement de 16 stations et la deuxième (30/04/06) 8 stations. Le protocole était identique à celui de l'ensemble du programme MABEMONO (double fraction, feuille de mer…) excepté que la benne Van Veen fut utilisée préférentiellement et non la benne Hamon, ce qui impliqua six réplicats pour chaque station : un pour la granulométrie et cinq pour la macrofaune (pour atteindre les 0,5 m² préconisés). Cependant, sur huit des 24 stations, il a fallu utiliser la drague Rallier du Baty.

MODIOLES

Cette campagne a été initiée dans le cadre de la phase I du projet INTERREG CHARM entre le 30/03/04 et le 16/06/04, cette étude a donc été préalable aux campagnes précédemment décrites. Quarante six stations ont été échantillonnées dans une zone à fonds grossiers au large de Calais entre les latitudes 50°57'000 N et 51°05'000 N et les longitudes 1°37'000 E et 1°57'000 E à bord du N/O Sepia II (Alizier 2005, Foveau 2008). La grille de prélèvement a été basée sur celle définie par Cabioch & Glaçon (1975, Cabioch *et al.* (1978) lors des campagnes RCP « Benthos de la Manche ». Due à la structure grossière dominante des fonds sur la zone, l'utilisation d'engins quantitatifs s'avérait difficile. La drague Rallier du Baty a donc été utilisée pour tous les prélèvements, le

protocole a été identique à celui décrit plus haut excepté qu'une seule maille de tamis de 2 mm a été retenue .

II.1.3/Travail en laboratoire

II.1.3.1/Granulométrie

Les échantillons pour l'analyse granulométrique sont placés en chambre froide s'ils ne peuvent être traités rapidement. Le protocole granulométrique commence par plusieurs rinçages successifs de l'échantillon à l'eau douce pour éliminer le sel au maximum. Celui-ci s'il n'est pas retiré forme des croûtes en séchant qui pourraient biaiser les résultats granulométriques. Le sédiment rincé est mis à sécher à l'étuve à 110°C pendant 48 h. Dans les échantillons où la quantité de pélites est importante, le sédiment a d'abord été tamisé sur un tamis de vide de maille 50 µm. La fraction ainsi obtenue a été traitée normalement et la partie contenant la fraction fine a été séchée après décantation puis pesée pour évaluer la quantité de particules fines. Les pélites, à la manière du sel, forment en séchant une croûte qui si elle n'est pas retirée de l'échantillon biaiserait également les résultats granulométriques.

Une fois rincés, débarrassés de leurs pélites (si besoin est) et séchés, les échantillons sont passés dans une succession de 21 tamis AFNOR allant de 5 mm à 50 µm de vide de maille selon une progression géométrique de raison $\sqrt[10]{10}$ (tableau II.1). En pratique, le tamisage des échantillons est mécanique et s'effectue à l'aide d'une tamiseuse (figure II.5) et les 21 tamis sont organisés selon trois séries. Les durées de tamisage pour chaque série ont été définies comme suit :

- 10 minutes pour la série allant de 5 mm à 800 µm de vide de maille ;
- 20 minutes pour la série allant de 630 à 200 µm de vide de maille ;
- 20 minutes pour la série allant de 160 à 50 µm de vide de maille.

Ensuite chaque refus de tamis a été pesé avec une balance de précision à 0,01 g près. Le poids de l'éventuelle fraction pélitique (>50 µm) retirée au début du traitement de l'échantillon est alors rajouté à la fraction >50µm de la dernière série de tamis. Chaque fraction est exprimée en pourcentage du poids total de l'échantillon.

Tableau I.1 : Série de tamis utilisée pour la granulométrie, basée selon la classification de Larsonneur (1971)

Classe	Maille (µm)
Galets et coquilles	50 000 20 000
Graviers	5 000
Granules	2 000
Sables grossiers	1 600 1 250 1 000
Sables moyens	800 630 500
Sables fins	400 315 250 200
Sablons	160 125 100
Sablons fins	80 63 50
Argiles-pélites	0

Figure II.5 : Tamiseuse avec une série huit tamis

II.1.3.2/Macrofaune

Parmi les 315 stations échantillonnées toutes n'ont pas pu être triées et déterminées dans le temps imparti pour mon travail de thèse et celui de Foveau (2009). Un sous-échantillonnage basé sur les analyses granulométriques et les couvertures respectives de chaque type sédimentaire identifié a alors été sélectionné, c'est-à-dire 195 stations. De plus il a été convenu de ne déterminer que la fraction de 2 mm afin d'éviter le biais dû aux recrutements, les échantillonnages ayant été faits à différentes époques de l'année. Seuls les adultes étaient ainsi pris en compte, même si cette fraction biaise les estimations de richesse spécifique et d'abondance ; cependant il a été estimé que la fraction 2 mm apporte 95% de la biomasse totale du prélèvement (Ghertsos 2002). Le traitement des échantillons macrofaunes s'est fait en trois étapes, les organismes sont tout d'abord retirés du sédiment (tri) et identifiés jusqu'au niveau taxonomique le plus précis, l'espèce dans la mesure du possible (détermination). Dans le même temps, le nombre d'espèce par station et le nombre d'individus par espèce sont comptabilisés. La dernière étape (Biomasse) est la mesure du poids par espèce et par station.

Tri

En laboratoire, le formol a été retiré par rinçage sous hotte aspirante sur une colonne de trois tamis de mailles décroissantes afin de séparer les fractions grossières des fractions fines et faciliter le travail de tri. Un tri « à l'œil nu » avec éventuellement l'aide d'une loupe a été réalisé pour chaque refus de tamis avec la méthode « agitation-flottaison » et a permis l'extraction des organismes macrobenthiques du sédiment. Une première répartition taxonomique grossière s'est faite à ce niveau de traitement des échantillons. Les graviers et cailloutis couverts d'épifaune sessile inséparable ont été conservés dans l'éthanol à 70% en vue d'être directement identifié sur son support minéral. Un colorant organique, le rose bengale, a été utilisé ponctuellement lorsque les stations avec un fort volume de sédiment semblaient présenter une abondance importante.

Détermination

Cette étape a été réalisée à l'aide d'une loupe binoculaire et d'un microscope pour l'observation de certains détails indispensables à une détermination précise et fiable. En cas d'incertitude quant à l'identification au niveau de l'espèce un rang taxonomique supérieur a été utilisé (le genre le plus souvent, la famille plus rarement mais également à un niveau supérieur pour les phyla dont même les genres ou les familles sont souvent difficiles à déterminer comme les Nemertina ou les Turbellaria).

Pour chaque prélèvement, le nombre d'espèces d'endofaune, d'épifaune vagile et d'épifaune sessile « dénombrable » et le nombre d'individus par espèce ont été comptabilisés. Dans le comptage d'abondance, seules les têtes des individus ont été comptées lorsque ces derniers étaient en plusieurs morceaux.

L'épifaune sessile « non-dénombrable » a également été déterminée dans le cadre d'un travail précédent, voire Foveau (2009) pour les détails relatifs à cette étape. L'épifaune sessile non-dénombrable n'a pas été prise en compte dans cette étude.

Biomasse

Il existe généralement trois techniques de mesure de biomasse régulièrement utilisées en écologie benthique : le poids humide, le poids sec ou le poids sec libre de cendre (van der Meer *et al.* 2005). Chacune d'entre-elles présente des avantages et des inconvénients (voir encart). Ici, il a été choisi la méthode du Poids Sec Libre de Cendre (PSLC) qui a pour principal avantage d'atténuer les effets les variations entre les individus d'une même espèce dus aux contenus stomacaux (van der Meer *et al.* 2005) et comme principal inconvénient de détruire chaque spécimen irrémédiablement empêchant toute contre-vérification taxonomique ou utilisation d'isotope.

La méthodologie de la procédure s'est basée sur celle préconisée par le Benthos Ecology Working Group de l'ICES et reprise dans la norme ISO/FDIS 16 665 (ISO 2005). Après comptage, les individus de chaque espèce sont placés dans de l'aluminium et séchés à l'étuve à 75-80°C suivant la taille des individus entre 24 et 48h jusqu'à l'obtention d'un poids constant. A la fin du séchage, la première pesée est effectuée à l'aide d'une balance de précision 0,01 mg et donne le poids sec (PS). Les échantillons sont ensuite passés au four à 500°C pendant 6 h afin de permettre la calcination de la matière organique sans altérer la matière minérale et biaiser le poids. La deuxième pesée à la suite de la crémation donne le poids de cendre (PC), la différence entre ces deux valeurs donne le poids libre de cendre :

$$PS - PC = PSLC\ (en\ mg)$$

Les méthodes modélisatrices estiment les flux en gC, le passage de gPSLC en gC se fait par méthode empirique suivant les sources 1gC=0,42 ou 0,518 gPSCL (Brey 2001).

Encart n°4 : Les mesures de biomasse

Trois mesures de biomasse sont régulièrement utilisées dans les études benthiques : le poids humide ou wet mass (PH, WM), le poids sec ou dry mass (PS, DM) et le poids sec libre de cendre ou

Ash-free dry mass (PSLC, AFDM). Pour les organismes à coquille, le poids de cette dernière est souvent séparé du reste de l'animal. Il y a différentes manières d'estimer ces différents types de masse et malheureusement pas encore de procédure standardisée :

Le poids humide est le poids d'un spécimen, vivant ou mort, qui n'a pas été séché. Il y a trois principaux problèmes avec cette méthode. Tout d'abord, le poids de l'eau à l'intérieur de l'animal peut être considérable (estomac, branchie, dans la coquille…), ensuite l'estomac peut contenir du matériel organique ou inorganique qui ne sont pas des composants de l'organisme lui-même et pour finir le poids des structures inorganiques faisant partie de l'animal est également pris en compte (coquille, squelette, épines…)

Le poids sec : lorsque les organismes sont séchés à une température inférieure à 100°C pendant environ 24-48h, le poids de l'eau va être retiré. Cependant le problème du poids des contenus stomacaux et des parties dures de l'organisme n'est pas résolu.

Pour déterminer le poids sec libre de cendre, il faut brûler les organismes à des températures autour de 550-580°C pendant au moins deux heures. Le poids des cendres est soustrait du poids sec pour obtenir le poids sec libre de cendre, cette dernière méthode règle le problème du poids des parties dures de l'organisme. En revanche, le PSLC contient le matériel présent dans l'estomac mais cependant il a été constaté que les valeurs de PSLC étaient moins variables d'un individu à l'autre d'une même espèce que le PH ou le PS. Cette dernière méthode présente un inconvénient de taille, cependant, la destruction de l'organisme après la crémation.

II.1.4/Agrégation d'autres bases de données et bilan

II.1.4.1/Les campagnes Copale-Authie

Les résultats acquis lors de ces deux campagnes (Warembourg 2000, Desroy *et al.* 2003) ont été intégrés aux bases de données MABEMONO, Ridens et MODIOLES. La première campagne a eu lieu en mars 1998 (Authie) et comporte 148 stations échantillonnées à la benne Hamon entre la pointe d'Ailly et le cap d'Alprech. La deuxième campagne a eu lieu en mars 2000 (Copale) et comprend 74 stations entre Boulogne-sur-mer et la frontière belge. Pour les deux campagnes confondues, les stations ont été prélevées entre les latitudes 49°55'000 N et 51°07'214 N et entre les longitudes 1°00'000 E et 2°31'408 E. Le protocole d'échantillonnage de ces deux campagnes est sensiblement semblable à la campagne MABEMONO. Les données de ces campagnes sont toutes quantitatives et tamisées sur du 2 mm.

II.1.4.2/La campagne Benthoseine 1999

Les résultats d'une campagne d'échantillonnage en baie de Seine pendant un travail de thèse (Ghertsos 2002) ont été également agrégés. En mai 1999, 46 stations ont été échantillonnées à la benne Hamon entre les latitudes 49°20'000 et 49°41'000 et les longitudes 1°11'000 W et 0°05'000 E et tamisées sur 2 mm.

II.1.4.3/Bilan

Sur les 315 stations initiales, 195 ont été triées et déterminées (135 stations benne Hamon, 16 stations benne Van Veen et 44 stations Drague Rallier du Baty). Avec 315 stations MABEMONO/Ridens, 46 stations MODIOLES, 222 stations Copale-Authie et 46 Stations Baie de Seine, il y avait potentiellement 629 stations utilisables sur la zone. Avec la réduction du nombre de stations traitées on aboutit à un total de 509 stations tout engin d'échantillonnage confondu (figure II.6). Or pour réaliser un modèle de réseau trophique dont les principes seront présentés dans la suite de ce chapitre, des données de biomasse quantitative en g/m² sont indispensables. Il a donc fallu enlever les 90 stations échantillonnées à la drague Rallier du Baty. Il y a au final 419 stations échantillonnées (figure II.6) quantitativement sur une zone allant de la baie de Seine à la partie sud de la mer du nord.

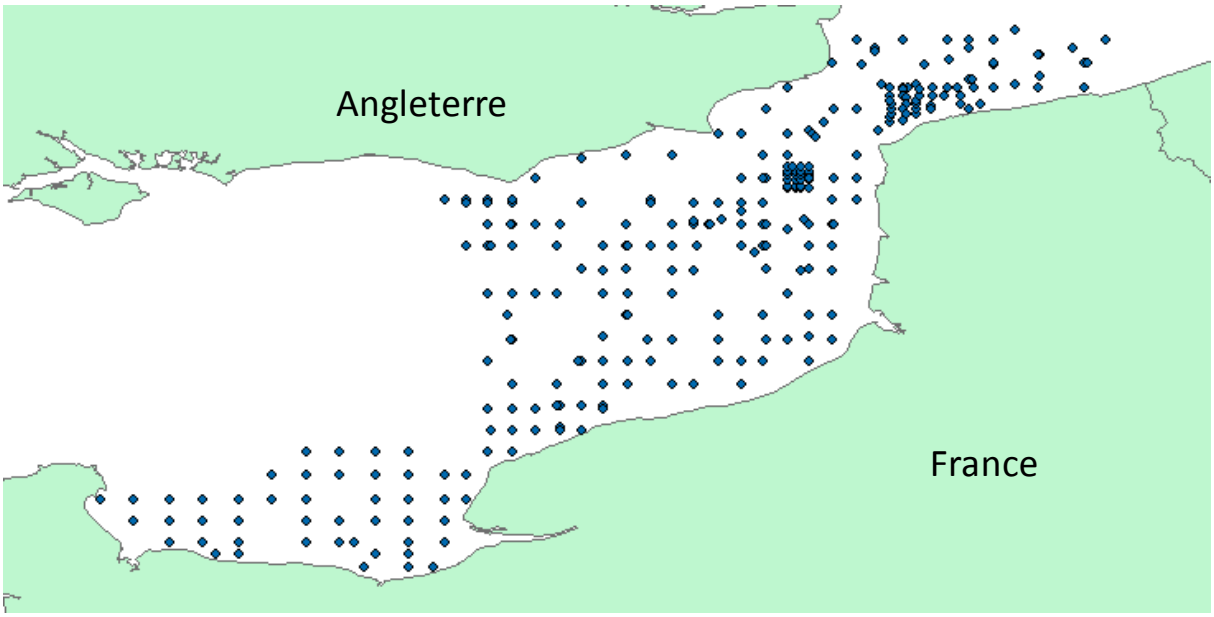
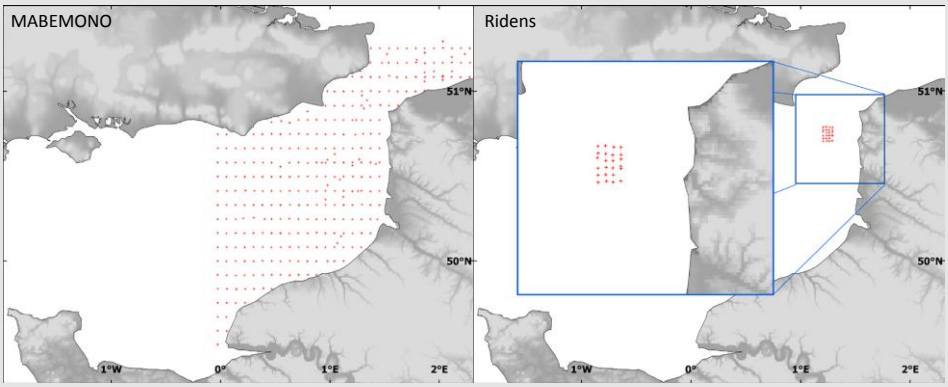


Figure II.6 : Positions des stations disponibles tout engin d'échantillonnages et toute base de données confondus.

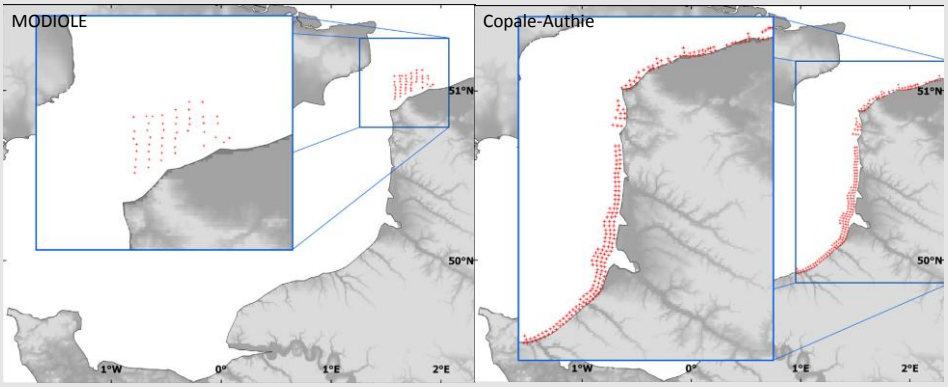
Encart n°5 : Base de données disponibles

MABEMONO/Ridens : 315 stations échantillonnées dont 195 déterminées.

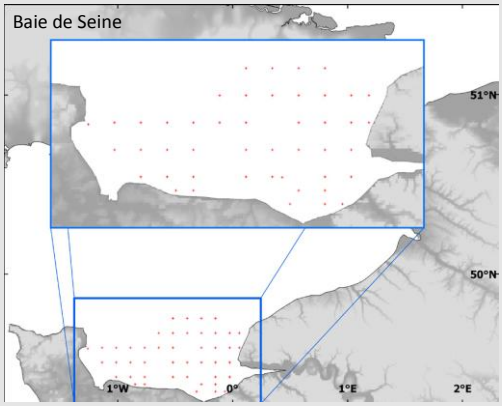


MODIOLES : 46 Stations échantillonnées à la drague Rallier du Baty

Copale-Authie : Campagne Authie, 148 stations échantillonnées à la benne Hamon entre la pointe d'Ailly et le cap d'Alprech. Campagne Copale, 74 stations entre Boulogne-sur-mer et la frontière belge.



BENTHOSEINE : 46 stations échantillonnées à la benne Hamon en baie de Seine



II.2/Description des modèles de réseau trophique

II.2.1/Principe et intérêt de la modélisation en environnement

II.2.1.1/Considérations générales

Un modèle, d'une manière générale, est une représentation simplifiée d'un phénomène, d'un processus ou d'un système infiniment plus complexe. Plus spécifiquement un modèle environnemental va être relatif à une composante environnementale au sens large (climat, processus hydrologique, cycles biogéochimiques…) (Barnsley 2007).

L'approche modélisatrice présente trois principaux intérêts :

- Améliorer la connaissance ou réduire l'incertitude du phénomène modélisé ;
- Apporter un outil permettant l'évaluation de l'état du phénomène à d'autres endroits ou à d'autres périodes temporelles c'est-à-dire faciliter la prédiction ;
- Appréhender l'évolution du système en simulant un événement affectant ce dernier.

Quel que soit le domaine environnemental dans lequel l'utilisation d'un modèle sera pertinente, les processus aboutissant à sa réalisation se feront selon le même schéma en six étapes (Figure II.7) (Barnsley 2007).

Grossièrement, il s'agit dans une première étape de bien identifier le problème et de définir en quoi la réalisation d'un modèle pourra donner des éléments de réponse à la problématique posée (1). La deuxième étape consiste à réaliser un diagramme dit « fonctionnel » dans lequel apparaissent les principaux concepts et processus qui devront être modélisés (2). Ensuite, il faut formuler et exposer la liste des hypothèses sur laquelle la modélisation des concepts et processus sera basée (3). La quatrième étape n'est rien d'autre que la mise en équation des deux étapes précédentes (4). L'avant-dernière étape est la programmation qui permettra aux formules mathématiques d'être informatisées pour que le modèle puisse être appliqué (5). Enfin, la dernière étape sera l'évaluation et l'analyse des résultats du modèle (6) qui peuvent également servir à la révision de son modèle conceptuel.

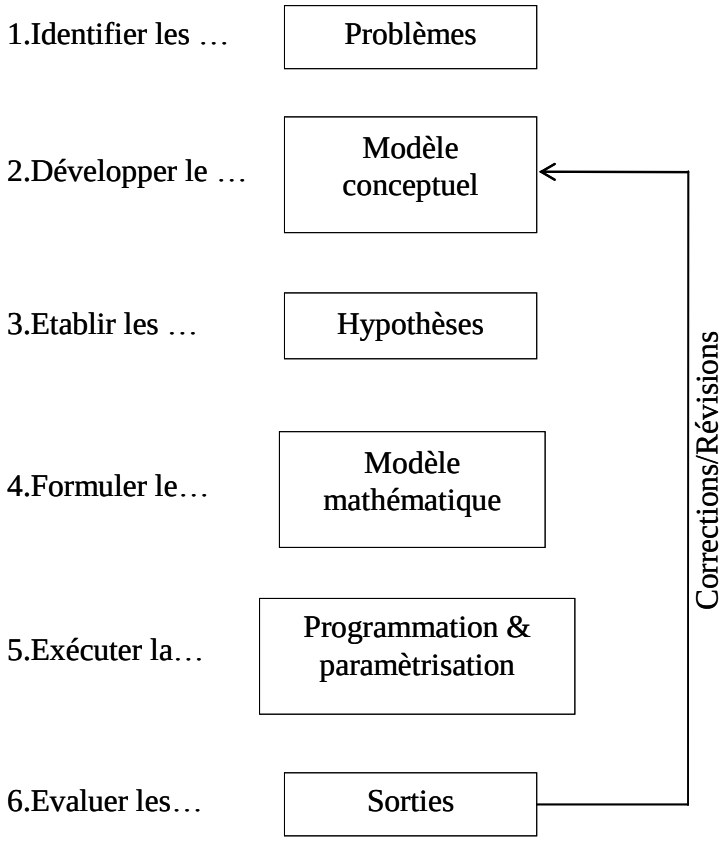


Figure II.7 : Processus de réalisation d'un modèle environnemental selon Barnsley (2007)

II.2.1.2/Modélisation des réseaux trophiques

De même, qu'il y avait trois principales utilités à l'approche modélisatrice en environnement, l'utilité de la modélisation spécifique d'un réseau trophique peut être résumée selon quatre points (Gros 1999, Christensen *et al.* 2000):

- Quantifier les flux de matière et d'énergie au sein de l'écosystème ;
- Evaluer le rôle des différents compartiments ;
- Evaluer la réponse de la chaîne trophique aux changements ;
- Faciliter la législation relative à l'environnement.

Il existe deux grands types de modèle de réseau trophique : ceux dit « à l'état stable », dont le principe sera décrit en détail par la suite, permettent d'apporter des éléments de réponse principalement aux deux premiers points exposés et ceux dit « dynamiques », prenant en compte la dynamique temporelle, ces derniers ne seront pas utilisés dans cette étude (voir Chardy *et al.* (1991) pour une comparaison entre les deux types de modélisation).

« Un réseau trophique est une carte qui décrit quel type d'organismes d'une communauté se nourrit de quel autre type » (Pimm *et al.* 1991). Cette notion de flux de matière et d'énergie entre les différentes espèces au sein d'une communauté est l'une des plus importantes en termes d'interactions écologiques (Brey 2001). Ainsi, mieux comprendre ces transferts entre les éléments qui composent un écosystème est un des défis principaux auquel les écologues doivent faire face.

Dans la pratique, toute modélisation de réseau trophique commence par l'établissement d'un diagramme fonctionnel ou conceptualisation. Il s'agit d'une simplification de l'écosystème qui est divisé en différents « compartiments » (aussi appelés « boîtes » ou « unités ») reliés entre eux par des flux trophiques. La quantification de ces derniers est l'un des objectifs principaux de l'utilisation d'un modèle trophique « à l'état stable ». La plus simple des compartimentations est celle réalisée au niveau spécifique (une espèce=un compartiment). Cependant la connaissance de toutes les composantes d'un écosystème naturel en termes d'espèces ou de taux physiologiques est impossible, ainsi la plupart du temps plusieurs espèces sont réunies en groupe « composite » sur des bases de critère de population (Brey 2001), taxonomique (Gaston 1996) ou fonctionnelle (Cohen & Briand 1984) (taille, cycle de vie, groupe trophique…) ou bien par association entre plusieurs de ces critères. Le plus souvent ce sont les guildes trophiques qui sont privilégiées dans le choix des critères de regroupement. Plusieurs espèces possédant des sources de nourriture et des prédateurs identiques dans la résolution de l'étude seront réunies ensemble et appelées « espèces trophiques » (Pimm *et al.* 1991). Les valeurs des paramètres physiologiques qui leur sont attribuées reposent sur la moyenne des paramètres physiologiques des espèces qui les composent. Les différents compartiments identifiés sont ensuite connectés entre eux par des liens trophiques qui sont réalisés quand un membre d'une espèce trophique consomme la biomasse d'un membre d'une autre ou de la même (cannibalisme) espèce trophique (Martinez *et al.* 1999). L'ensemble est une reconstitution simplifiée de l'écosystème concerné. Dans cet ensemble, les « prédateurs supérieurs » n'ont que des proies et pas de prédateurs, les « espèces intermédiaires » ont des proies et des prédateurs et les « espèces de base » n'ont pas de proies et que des prédateurs (Cohen & Briand 1984). Le résultat est un diagramme fonctionnel dont la résolution est souvent dépendante de la connaissance qu'ont les scientifiques de l'écosystème mais dépendante également des objectifs de l'étude (figure II.8).

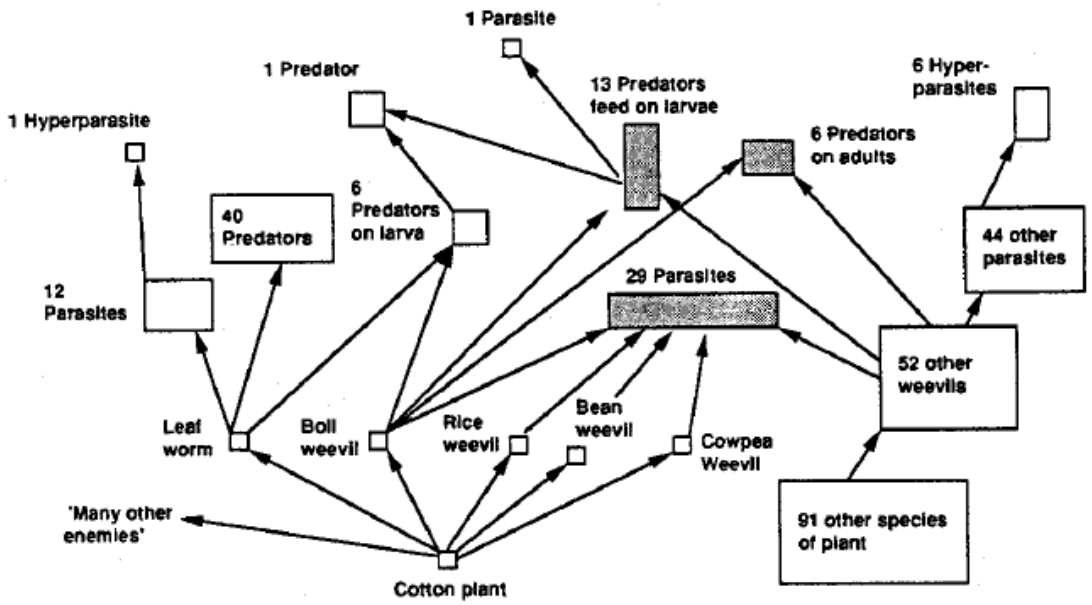
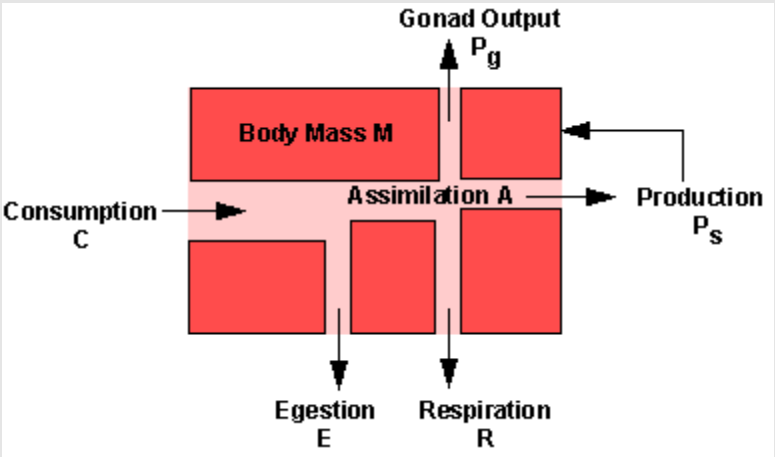


Figure II.8 : Diagramme fonctionnel du réseau trophique associé aux plants de coton, considéré comme l'un des premiers réseaux trophiques jamais conceptualisé (Pierce *et al.* 1912)

Encart n° 6 : Description des termes utilisés pour définir les flux de matière et d'énergie au sein d'une population naturelle (tiré de Brey (2001))

Unité écologique simple



Consommation (C ou Q) : prise de nourriture totale par unité de temps (=ingestion)

Assimilation (A) : part de C utilisée pour des fonctions physiologiques

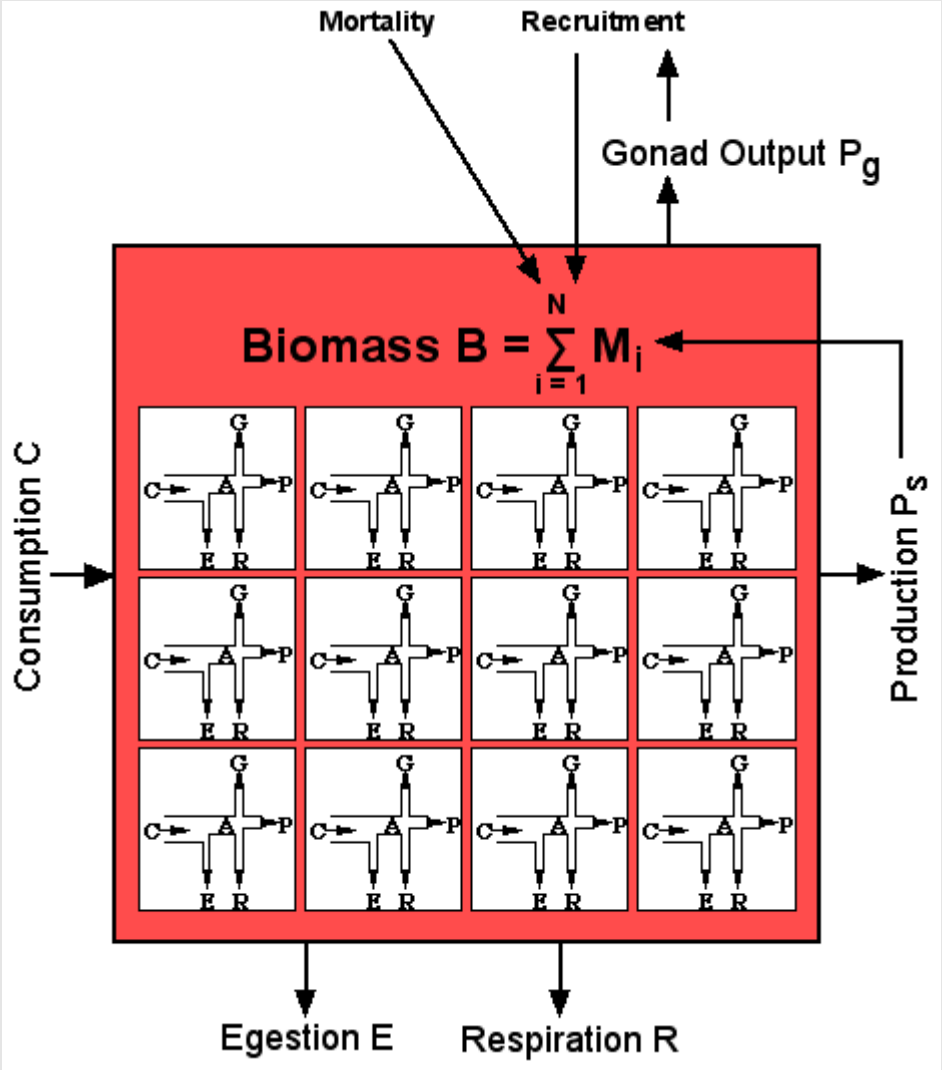
Production (Ps) : part de A utilisée pour former des nouveaux tissus au travers de la croissance (= production somatique)

Production de gamètes (gonad output, Pg) : part de A investie dans les tissus reproducteurs (production germinale)

Respiration (R) : part de A convertie en chaleur, directement ou par action mécanique

Egestion (E) : part de C ne pouvant pas être utilisée par l'organisme (faeces)

A l'échelle d'une unité biologique (population) composée de plusieurs sous-unités (individus)



Abondance (N ou A) : nombre d'individus par unité d'espace

Poids individuel (ou masse individuelle, M) : poids ou masse d'un individu

Biomasse (B) : la biomasse totale par unité d'espace ($\sum Ms$)

Recrutement : addition de nouveaux individus à une population

Mortalité : perte des individus d'une population

II.2.1.3/Les modèles de réseau trophique en écosystème marin

Depuis le début des années 1980, l'apparition et le développement d'outils permettant la réalisation des modèles de réseau trophique à l'équilibre, en particulier l'analyse inverse introduite par Vézina & Platt (1988) et le modèle ECOPATH (Polovina 1984, Christensen & Pauly 1992) ont permis à des non-spécialistes de la modélisation d'accéder au domaine du réseau trophique. Il en a résulté une multiplication des modèles de réseau trophique en domaine marin dans la bibliographie et ce, sur différents types d'écosystème aquatique (eau douce ou marin) et terrestre.

La plupart des applications de ces outils dans le domaine marin a concerné uniquement ou principalement l'écosystème pélagique. En effet, même lorsque le but était d'évaluer le fonctionnement global d'un système les organismes de la colonne d'eau bénéficiaient d'un plus grand nombre de connaissances et par conséquent d'une plus grande précision. De même, un grand nombre de ces modèles ont été appliqué à des échelles spatiales très larges, souvent à l'échelle d'une mer intérieure comme la Baltique (Harvey *et al.* 2003), la mer du Nord (Mackinson & Daskalov 2007), la Manche (Vézina & Platt 1988, Araujo *et al.* 2008), la mer Celtique (Vézina & Platt 1988, Lees & Mackinson 2007), le nord-ouest de la Méditerranée (Coll *et al.* 2006) ou bien encore à l'échelle d'un océan (Cox *et al.* 2002).

Beaucoup de modèles génériques benthiques ont été développés dans le but de mieux comprendre la dynamique du benthos et ses relations avec le système pélagique et ce dans différents écosystèmes côtiers (en mer de Wadden (Baretta & Ruardij 1988), en mer du Nord (Fransz *et al.* 1991b) ou dans le Kattegat (Pearson & Rosenberg 1992)). Dans les eaux françaises, en Manche notamment Chardy (1987, Chardy & Dauvin (1992, Améziane *et al.* (1996) ont réalisé des « trophodynamic point model » qui sont proches des modèles dit « à l'état stable » mais comportent des variables forçantes externes, souvent différentes sources de carbone, pour évaluer les demandes des organismes benthiques. Les modèles à l'état stable strict, c'est à dire sans intervention de variables extérieures sont moins nombreux et leur nombre se réduit d'autant plus lorsqu'il s'agit de modèle à l'état stable centré sur le compartiment benthique. Celui-ci étant souvent négligé lorsqu'il s'agit de modèles globaux (estimation de biomasse à partir des données d'abondance, nombre de compartiments trop réduits…). De manière générale, le benthos a largement été sous-estimé en termes de flux de carbone pouvant être ignoré ou considéré comme composante marginale de l'écosystème restreint à un compartiment détritique avec un taux de reminéralisation (Chardy *et al.* 1991), apparaissant souvent avec une très faible résolution sous forme de « boîte noire ». Dans les eaux côtières françaises, quelques auteurs se sont attachés à remédier à ce constat de fait, quelques modèles à l'état stable centrés sur le compartiment benthique ont été réalisés afin de mieux détailler

le rôle de ce compartiment au sein de l'ensemble de l'écosystème. Ainsi sur la façade Atlantique au moins cinq études concernent la modélisation à l'état stable du réseau trophique benthique : le bassin d'Arcachon (Blanchet 2004), la baie de Marenne-Oléron (Leguerrier *et al.* 2003, Leguerrier *et al.* 2004), l'anse de l'Aiguillon (Degré *et al.* 2006) ou la Grande Vasière du plateau continental nord Gascogne (Le Loc'h 2004), sur la façade Manche, mer du Nord seulement un seul modèle de ce type a été développé en Baie de Saint-Brieuc (Chardy *et al.* 1993b). Quel que soit le type de modèle considéré, ce faible nombre d'études benthiques tient de la difficulté à obtenir des données relatives aux invertébrés benthiques permettant la modélisation, c'est-à-dire des données de biomasse quantitative (en gramme par m²) précises et donc fiables. En effet, seuls les prélèvements ayant été effectués à l'aide d'engin quantitatif de type benne Van Veen, Smith McIntyre ou Hamon par exemple sont utilisables, les échantillons récoltés à la drague Rallier du Baty et donc toutes les données concernant les sédiments les plus grossiers ne sont malheureusement pas exploitables dans ce type de modélisation. De ce fait, les zones de sédiments fins comme les baies ou les estuaires sont plus adaptées à cet exercice.

II.2.1.4/L'apport de l'outil modélisation appliqué au réseau trophique benthique de Manche orientale

La présente étude vient à la suite d'une première qui avait pour but la redescription de la structure des communautés benthiques de la Manche orientale environ 30 ans après la campagne RCP Manche de Cabioch et ses collaborateurs (Foveau 2009). L'un des buts de ce programme était d'avoir la vision la plus précise possible de l'aspect quantitatif du compartiment benthique en Manche orientale (Cf. Chapitre II.1), les essais systématiques et répétés de prélèvements à la benne Hamon avant l'utilisation de la drague Rallier du Baty ont permis d'échantillonner quantitativement des sédiments habituellement très difficiles d'accès même avec ce type d'engin (sables grossiers, graviers et même des cailloutis). L'effort d'échantillonnage quantitatif auquel ont été ajoutées deux autres bases de données également quantitatives (Cf. Chapitre II.1) a permis d'avoir une bonne vision du stock de matière (en mg de PSLC par m²) que constituaient les invertébrés benthiques en Manche orientale et sud mer du Nord.

La Manche a la particularité de présenter un hydrodynamisme très variable suivant l'aire géographique considérée (Cf. Chapitre I), ceci induit une organisation des communautés benthiques complexe et diverse (des vases jusqu'aux cailloutis). La disponibilité de valeurs de biomasse quantitatives sur toute la zone d'étude autorise d'une part, la réalisation d'un modèle général à grande échelle spatiale précis du réseau trophique benthique mais également d'autre part, d'expérimenter d'autres échelles spatiales plus réduites. Ainsi, les comparaisons des résultats à des

échelles d'observations variables permettront d'apporter des éléments de réponses quant à la pertinence de considérer le bassin oriental de la Manche et le sud de la mer du Nord comme unique en terme de fonctionnement trophique global ou bien si, au contraire, il est constitué de plusieurs unités écologiques réduites spatialement et juxtaposées ayant des fonctionnements trophiques différents les unes des autres.

II.2.2/Présentation des modèles de réseaux trophiques utilisés

Les deux modèles présentés après sont dit « à l'équilibre ». Ils représentent une situation moyenne des biomasses et des flux à une échelle de temps donné (en général une année) et d'une aire géographique. Les variations des biomasses et des flux au cours du temps ne sont pas prises en compte ; la biomasse de tous les compartiments est donc constante. Le principe « l'équilibre » se place en opposition avec les modèles « dynamiques » dont le but est de simuler la réponse de la biomasse des compartiments benthiques en fonction des stimulations environnementales (Chardy *et al.* 1991).

II.2.2.1/Le modèle inverse

Principe et définition

Le principe d'évaluer les flux trophiques au sein d'un réseau trophique par analyse inverse a été initialement introduit par Vézina & Platt (1988) pour le réseau trophique pélagique de la Manche et de la mer Celtique. En effet, l'estimation directe de la plupart des flux entre différents compartiments d'un réseau trophique est très difficile voire impossible à obtenir. Il semble donc plus approprié d'utiliser le principe d'équilibre des flux qui implique que les entrées soient égales à la somme des sorties pour en déduire l'estimation des flux au sein du réseau. Il s'agit là d'un problème inverse : les valeurs des paramètres sont obtenues à partir des observations et mesures des variables d'état et d'un modèle théorique (à la différence d'un problème « direct » où à partir des valeurs de paramètres et d'un modèle théorique on obtient des informations sur les variables d'état) (Tarantola & Valette 1982, Chardy *et al.* 1991). Ce genre de problème inverse peut être rencontré dans tous les champs de recherche où la quantité d'observations expérimentales est bien plus faible que le nombre de paramètres nécessaires pour décrire le système (océanographie physique, géophysique, géosciences en général…). Pour résoudre un problème inverse, Tarantola & Valette (1982) ont défini trois conditions fondamentales :

- Avoir des informations (les plus précises possibles) sur les quantités mesurées ;
- Avoir également des informations (en général il s'agit d'une échelle de valeur avec une limite inférieure et supérieure) à propos des valeurs des paramètres inconnus ;

- Avoir des informations sur les relations théoriques qui lient les données et les inconnues.

Les réseaux trophiques sont des systèmes « sous-déterminés » dont le nombre de paramètres inconnus est supérieur au nombre d'équations ceci devant conduire à une infinité de solutions. Les techniques inverses sont typiquement utilisées pour résoudre ces systèmes sous-déterminés. Les valeurs connues mesurées sont les biomasses de chaque compartiment défini et les inconnues sont les paramètres physiologiques (taux d'ingestion, d'égestion, de respiration, de production). Dans la mesure où il est essentiel, pour la résolution du problème, d'avoir des informations sur les valeurs des inconnues, un intervalle de valeurs possibles a été défini. Pour chacun des paramètres une moyenne a été calculée, basée sur des résultats expérimentaux trouvés dans la bibliographie et/ou par le biais de relations empiriques comportant cependant une forte incertitude (souvent en relation avec la productivité ou P/B) (Chardy *et al.* 1991, Chardy *et al.* 1993a). Pendant la phase de résolution le modèle va permettre à cette valeur moyenne de fluctuer entre les bornes inférieures et supérieures de l'intervalle de confiance à la moyenne (intervalle correspondant à une vraisemblance écologique). L'objectif est de trouver une solution respectant au mieux les observations et les vraisemblances biologiques. Les liens théoriques qui connectent les variables d'états (biomasses) aux paramètres (physiologie) sont les relations trophiques. Pour un prédateur donné il y aura deux éléments à prendre en compte (i) les sources de nourriture qu'il est susceptible de consommer et (ii) les préférences respectives envers les différentes sources possibles. La méthode inverse ne permet cependant que d'estimer une seule inconnue par équation, ce qui permet cependant, par itérations successives, d'obtenir le réseau trophique dans son intégralité.

Par convention, les flux trophiques entre deux compartiments sont notés Fij (où $"i"$ est le compartiment donneur (proie) et $"j"$ le compartiment receveur. Les flux sont exprimés en gC.m^{-2}.an^{-1} et les biomasses en gC.m^{-2}.

Il s'agit donc d'un modèle à l'équilibre, une représentation annuelle des flux et biomasses $\left(\frac{dX}{dt}\right) = 0$ (où X est la biomasse).

L'hypothèse de l'état stable est exprimée avec l'équation générale :

$$\frac{dXi}{dt} = \sum Fji - \sum Fip = 0$$

Où :

$\sum Fji$, est la somme des flux provenant du compartiment $"j"$ vers $"i"$, c'est-à-dire la somme des entrées de $"i"$, uniquement représentée par la consommation.

$\sum Fip$, est la somme des flux provenant de "i" vers les autres compartiments "p", la prédation, l'égestion, la mortalité hors prédation, mais également vers l'extérieur du système par la respiration, c'est-à-dire la somme des sorties de "i".

A l'échelle d'un compartiment, l'état stable se traduit par un équilibre des processus :

$$Ingestion - (Fécès + Mortalité\ par\ prédation + Mortalité\ hors\ prédation + Respiration) = 0$$

Ceci mis en équation donne :

$$\frac{dXi}{dt} = \underbrace{\sum_{j=1}^{m} (Ii.Xi.Cji.(1-Ei))}_{1} \underbrace{- (Mi + Ri)Xi}_{2} \underbrace{- \sum_{p=1}^{n} (Ip.Xp.Cip)}_{3} = 0$$

Où :

$j = 1 \ldots m$, sont les "m" proies disponibles pour "i" ;

$p = 1 \ldots n$, sont les "n" prédateurs de "i" ;

Ii, est le taux annuel d'ingestion du compartiment "i", exprimé en gC.(gC de "i")$^{-1}$.an^{-1};

Xi, est la biomasse du compartiment "i", exprimé en gC.m^{-2};

Cji, est la préférence trophique du compartiment "i", pour la ressource "j", sans unité, la somme de toutes les préférences trophiques de "i" doit être égale à 1;

Ei, est le taux annuel d'égestion du compartiment "i", exprimé en gC.(gC de "i")$^{-1}$.an^{-1};

Mi, est le taux annuel de mortalité hors prédation du compartiment "i" exprimé en gC.(gC de "i")$^{-1}$.an^{-1} ;

Ri, est le taux annuel de respiration du compartiment "i" exprimé en gC.(gC de "i")$^{-1}$.an^{-1} ;

Il existe un dernier paramètre à déterminer, même s'il n'intervient pas directement dans les équations définies plus haut, il sert à estimer un certain nombre d'autres valeurs physiologiques, la production (ou P) :

Pi, est la production annuelle du compartiment "i", exprimée en gC.m^{-2}.an^{-1} ;

La première partie de l'équation représente ce que le compartiment "i"a ingesté (somme des entrées) auquel est retranchée la fraction non assimilée (E). La deuxième partie représente la matière perdue par les phénomènes de mortalité hors-prédation et de respiration. Enfin la dernière partie représente la prédation sur le compartiment "i", c'est-à-dire la somme des consommations du compartiment "i" par l'ensemble des compartiments prédateurs, consommateurs de "i".

Estimation des valeurs initiales des paramètres nécessaires au modèle inverse

La biomasse Xi : c'est la quantité moyenne de matière pour chaque compartiment à l'échelle annuelle. Les biomasses ont été mesurées pour chaque espèce en gramme Poids Sec Libre de Cendre par m² et converti en gramme de carbone par m². C'est le seul paramètre non soumis à une incertitude, il sera donc fixé dans ce modèle.

La production Pi : part de l'énergie assimilée dédiée à la formation de matière au travers de la croissance (il s'agit de la production somatique, la production de gonades est négligée) Cette valeur est obtenue à partir des valeurs de productivité ou P/B (Production/Biomasse). La Production annuelle est le produit de la valeur de biomasse moyenne annuelle par la valeur de P/B. Pour chaque compartiment, les P/B ont été estimés à partir de valeurs trouvées dans la bibliographie.

La respiration Ri : part de l'énergie assimilée convertie en chaleur. La valeur initiale du taux de respiration annuelle est obtenue à partir de la valeur de production annuelle au moyen d'une relation empirique développée par Schwinghamer *et al.* (1986) :

$$\log_{10} Ra = 0{,}367 + 0{,}993 \log_{10} Pa$$

Avec :

Ra, respiration annuelle moyenne, en Kcal.m^{-2}.an^{-1} ;

Pa, production annuelle moyenne, en Kcal.m^{-2}.an^{-1} ;

Les valeurs de production, initialement exprimées en gC, ont été transformées en Kcal au moyen de la relation suivante :

$1gC = 11{,}4Kcal$ (Platt & Irving 1973)

L'ingestion Ii : cette valeur représente la quantité de matière brute totale ingérée par compartiment (elle peut également être nommée consommation (C) ou (Q). Elle est déduite des valeurs des autres paramètres à l'aide de l'équation :

$$Ii = (Pi + Ri) + (Ii \times Ei)$$

Donc :

$$Ii = \frac{(Pi + Ri)}{(1 - Ei)}$$

L'égestion Ei : l'égestion est le pourcentage de matière ingérée (Ii) ne pouvant être utilisé donc non assimilé par l'organisme. Il peut également exprimer le degré de sélectivité d'un compartiment, plus la valeur d'égestion sera élevée plus le compartiment sera considéré comme peu sélectif (comme les déposivores non-sélectif). Les valeurs de ce paramètre ont été définies au travers des capacités d'assimilation de différentes espèces trouvées dans la littérature dans la mesure où :

Efficacité d'assimilation = 1- taux d'égestion (Ei)

Les préférences trophiques Cij : les préférences trophiques des différents compartiments ont été recherchées dans la bibliographie, au travers des contenus stomacaux ou bien d'études basées sur les isotopes stables. Pour un compartiment $"i"$ donné la somme de l'ensemble de ses préférences trophiques doit être égale à 1.

La mortalité hors prédation Mi : c'est la proportion de la production annuelle du compartiment $"i"$ qui n'est pas transférée dans les compartiments des échelons trophiques supérieurs. C'est un taux représentant la mortalité qui est causée par les maladies ou des conditions environnementales difficiles. C'est un taux assez difficile à exprimer, les même taux que ceux proposés par Blanchet (2004) ont été repris dans ce travail, c'est-à-dire environ 20% de la production pour la plupart des compartiments et 40% pour les bactéries.

Technique d'inversion

Le principe est de résoudre un système « sous-déterminé » qui respecte la conservation de la masse et satisfait au mieux les contraintes biologiques qui ont été imposées au travers des intervalles de confiance à la moyenne. Pour ce premier modèle, la méthode inverse utilisée est l'inversion totale de Tarantola & Valette (1982) :

Ils retiennent la solution qui minimise la fonction :

$$S^2 = \sum_i \frac{(b_i - B_i)^2}{\sigma_i^2} + \sum_y \frac{(p_{ij} - P_{ij})}{\sigma_{ij}^2}$$

b_i et B_i étant, les biomasses mesurées et ajustées et p_{ij} et P_{ij} les valeurs respectives des paramètres mesurés et ajustés. La détermination des bornes représentant l'incertitude des valeurs initiales de paramètre est donnée par σ_i^2 et σ_{ij}^2, calculée ou fixées *a priori*. L'incertitude a priori inhérente aux valeurs de paramètre trouvé dans la bibliographie, dont la distribution statistique est inconnue, est donc traduite par une valeur de variance affectée à chaque paramètre. La valeur initiale et la variance qui lui est affectée représentent donc la contrainte imposée à chaque paramètre inconnu. Les paramètres les mieux connus à faible variance seront dominants et permettront l'estimation des paramètres les plus mal connus à forte variance.

Le programme de cette méthode a été réalisé par Pierre Chardy sous Matlab.

II.2.2.2/Le modèle ECOPATH

Principe et définition

Le modèle ECOPATH est, de manière générale, semblable au modèle inverse de Vézina (1989) présenté plus haut car il se base aussi sur l'équilibre des flux. Il s'agit d'un logiciel de modélisation de réseau trophique qui a été développé par Christensen & Pauly (1992) puis Christensen *et al.* (2000). Le principe d'ECOPATH est basé sur les travaux de Polovina (1984) qui portait sur l'estimation de biomasses de différents éléments d'un écosystème aquatique combinés aux principes d'écologie théorique développés par Ulanowicz (1986) notamment sur l'analyse des flux entre les différents composants d'un écosystème. Il est composé de trois éléments (i) Ecopath, qui est une image statique, à l'équilibre, du système, (ii) Ecosim, une simulation temporelle dynamique et (iii) Ecospace, une simulation spatio-temporelle originellement destinée à l'étude d'aires naturelles protégées. Les possibilités de simulations temporelles ainsi que certains paramètres comme l'« accumulation de biomasse » font que même si à l'origine Ecopath a été conçu comme un modèle à l'état stable, il n'est maintenant plus considéré comme tel, il fonctionne cependant toujours selon l'équilibre des masses.

L'équation générale d'Ecopath est basée sur la production de chaque compartiment qui va être répartie en différents éléments. Ainsi pour chaque compartiment:

Production = captures + mortalité par prédation + accumulation de biomasse + migration nette + autre mortalité.

La production étant la production somatique, les captures sont les pêcheries et la mortalité par prédation est la consommation du compartiment proie par le ou les compartiment(s) prédateur(s). L'accumulation de biomasse est la croissance du compartiment sur l'échelle temporelle considérée et la migration nette est la différence entre l'exportation et l'importation de la matière hors de ou dans la zone géographique considérée et les autres mortalités sont toutes les mortalités possibles non causées par un prédateur (exemple : sénescence, maladie, choc mécanique…).

Plus formellement pour un compartiment i,

$$Pi = Yi + Bi \times M2i + Ei + BAi + Pi \times (1 - EEi)$$

Où

Pi est le taux de production totale du compartiment i,

Yi est le taux de capture par pêche du compartiment i,

$M2i$ est le taux de prédation totale du compartiment i,

Bi est la biomasse du compartiment i,

Ei est la migration nette (émigration-immigration) du compartiment i,

BAi est le taux d'accumulation de biomasse du compartiment i,

$Pi \times (1 - EEi)$ est le taux des « autres mortalités » du compartiment i,

L'équation ci-dessus peut être reformulée ainsi :

$$Bi \times \left(\frac{P}{B}\right) i - \sum_{j=1}^{n} Bj \times \left(\frac{Q}{B}\right) j \times DCji - \left(\frac{P}{B}\right) i \times Bi \times (1 - EEi) - Yi - Ei - BAi = 0$$

$$Bi \times \left(\frac{P}{B}\right) i \times EEi - \sum_{j=1}^{n} Bj \times \left(\frac{Q}{B}\right) i \times DCji - Yi - Ei - BAi = 0$$

Où

$\left(\frac{P}{B}\right) i$ est le ratio Production/Biomasse du compartiment i,

$\left(\frac{Q}{B}\right) i$ est le ratio Consommation/Biomasse du compartiment i,

$DCji$ est la fraction de la proie i qu'il y a en moyenne dans le régime alimentaire du prédateur j.

Pour un réseau trophique avec n compartiments, il y aura n équations linéaires :

$$B1 \times \left(\frac{P}{B}\right)1 \times EE1 - B1 \times \left(\frac{Q}{B}\right)1 \times DC11 - B2 \times \left(\frac{Q}{B}\right)2 \times DC21 \ldots - Bn \times \left(\frac{Q}{B}\right)n \times DCn1 - Y1 - E1 - BA1 = 0$$

$$B2 \times \left(\frac{P}{B}\right)2 \times EE2 - B1 \times \left(\frac{Q}{B}\right)1 \times DC12 - B2 \times \left(\frac{Q}{B}\right)2 \times DC22 \ldots - Bn \times \left(\frac{Q}{B}\right)n \times DCn2 - Y2 - E2 - BA2 = 0$$

…

$$Bn \times \left(\frac{P}{B}\right)n \times EEn - B1 \times \left(\frac{Q}{B}\right)1 \times DC1n - B2 \times \left(\frac{Q}{B}\right)2 \times DC2n \ldots - Bn \times \left(\frac{Q}{B}\right)n \times DCnn - Yn - En - BAn = 0$$

Le programme fait en sorte que la somme des entrées et des sorties au sein du système soit à l'équilibre au travers de son équation principale (production = captures + migration nette + accumulation de biomasse + autres mortalités). Cependant ce ne sont pas les seuls flux à considérer. En effet, une fois que les paramètres manquants ont été estimés de sorte que l'équilibre des masses entre les groupes soit respecté, il faut également que l'équilibre se fasse au sein de chaque compartiment au travers d'une deuxième équation « compartiment-centré » où d'autres paramètres physiologiques interviennent :

Consommation = production + respiration + nourriture non-utilisée

Le paramètre production est connu (la Biomasse et le ratio Production/Biomasse sont des paramètres d'entrée), la consommation également et la nourriture non-utilisée par compartiment est estimée à partir de l'équilibre des flux au sein de l'ensemble du système et à partir de ces derniers, la Respiration va pouvoir être évaluée.

Estimation des valeurs initiales des paramètres nécessaires au modèle Ecopath

Les développeurs d'Ecopath l'ont conçu avec la volonté que l'utilisateur puisse avoir une représentation simple mais robuste de réseau trophique avec un nombre limité de variables d'entrée (Christensen *et al.* 2000). Ainsi, Ecopath établit autant d'équations exposées ci-dessus, que de compartiments biologiques définis dans le système et il va résoudre le système d'équation n'acceptant qu'une seule inconnue par équation parmi les quatre paramètres principaux d'entrée

suivants : (i) la biomasse (B) ; (ii) la productivité (P/B) ; (iii) la Consommation/Biomasse (C/B) et (iv) l'efficacité écotrophique (EE) dont les détails sont exposés après.

Biomasse (B) : Il s'agit de la biomasse moyenne par unité d'espace dans le « site habitat » où le groupe est présent, elle est supposée constante sur la période considérée. Comme pour le modèle inverse, les biomasses ont été mesurées pour chaque espèce en gramme Poids Sec Libre de Cendre par m² et convertie en gramme de carbone par m² et moyennée par groupe trophique.

Production/Biomasse (ou Productivité ; P/B) : la productivité annuelle moyenne de chaque compartiment de macrofaune benthique a été calculée selon le modèle empirique de Brey (2001). Les P/B des autres compartiments ont été déterminés à partir des données de la bibliographie (Cf. Chapitre IV).

Consommation (C) : C'est l'utilisation de la nourriture par un compartiment sur la durée du modèle (1 an). Elle est mesurée selon un flux de biomasse par unité de surface et de temps (gC/m²/an). Les valeurs de consommations relatives aux compartiments de poissons sont disponibles sur le site Fishbase. Pour chaque compartiment de poisson, le taux de consommation est la moyenne de chaque espèce d'un compartiment pondérée par la biomasse (Consommation/Biomasse ou C/B). Pour les autres compartiments (principalement les invertébrés), il a été entré un autre paramètre relatif à la consommation : la Production/ Consommation (P/C). Cette valeur peut être traduite par l'efficacité de convertir la nourriture brute, elle est donc sans dimensions. L'intervalle de 0,05 et 0,3 comme valeur pour ce paramètre est généralement admis en d'autres termes cela signifie que la consommation est de 3 à 10 fois supérieure à la production (Christensen *et al.* 2000). Cependant comme exception notable il est possible de citer certains prédateurs supérieurs, les mammifères marins par exemple (P/C de baleines = 0,002 (Lees & Mackinson 2007)), comme pouvant avoir des valeurs de P/C plus faibles et à l'opposé, certaines larves de poissons/d'invertébrés ou les bactéries peuvent atteindre des valeurs plus fortes. Les données de P/C de ce modèle ont été tirées de la bibliographie. Le P/C est nécessaire lorsqu'aucune valeur n'est rentrée au C/B, puisque :

$$\frac{Q}{B} = (\frac{P}{B})/(\frac{P}{Q})$$

L'Efficacité Ecotrophique (EE) : c'est la fraction de la production d'un compartiment qui va être utilisée dans l'ensemble du système : consommée par les prédateurs, utilisée pour l'accumulation de biomasse, la migration ou les captures. C'est une fraction donc les valeurs s'échelonnent de 0 à 1 (1 signifiant que la totalité de la production d'un compartiment est utilisée : forte pression de prédation/pêche). C'est le paramètre le plus difficile à mesurer de manière directe,

il existe donc peu de mesures directes de ce paramètre et généralement il va être considéré comme inconnu et estimé par le programme. La part de production non-incluse dans l'EE est définie comme « autre mortalité ».

Si toutes ces valeurs sont connues, le programme va estimer certains paramètres supplémentaires, comme l'accumulation de biomasse ou la migration nette, toujours sur le principe d'équilibre des masses. Cependant, si un des quatre paramètres principaux est inconnu (ce qui est souvent le cas), l'estimation de ce dernier par le programme va nécessiter la précision, pour chaque groupe, des valeurs : des taux de captures (pêcheries), des taux de migrations nettes (les mouvements d'espèces hors ou vers de la zone d'étude), des taux d'accumulation de biomasse, des taux d'assimilation et la matrice de préférences trophiques. Il faut préciser que l'un ou l'autre de ces paramètres peut être égal à zéro, ce principe est très souvent simplifié dans la mesure où la matrice de préférences trophiques est le plus important de ces paramètres.

Les captures : les valeurs de captures par pêche sont égales à la somme des débarquements et des rejets de pêche. Les débarquements et les rejets sont exprimés comme un flux (en gC/m²/an).

La migration nette : C'est l'immigration (c'est-à-dire, la migration à l'intérieur de la zone d'étude) moins l'émigration (c'est-à-dire, la migration hors de la zone). Les deux valeurs sont exprimées comme un flux (en gC/m²/an). Cela veut dire que le taux de migration nette peut être négatif si il y a plus d'entrées dans la zone d'étude que de sorties.

L'accumulation de biomasse : ces valeurs représentent la différence des valeurs de biomasse entre le début d'une année t et le début de l'année t+1. Si la valeur est positive, la biomasse s'est accumulée si au contraire elle a diminué il y a eu une perte de matière sur la zone. La valeur par défaut est zéro, pas d'évolution de la biomasse sur l'année. La valeur s'exprime comme un flux (en gC/m²/an).

L'assimilation (ou la non-assimilation) : il s'agit de la fraction de nourriture qui n'est pas assimilée. Si aucune valeur n'est disponible, une valeur par défaut de 0.2 est proposée, calculée pour un groupe de poissons carnivores par Winberg (1956). Cela veut dire que seulement 80% de la consommation est supposée utile physiologiquement et les 20% restant seront éliminés sous forme d'urine ou de fèces et rejoindront le compartiment détritus. Ce paramètre est sans dimensions.

La matrice de préférence trophique : l'ensemble de paramètre le plus important de ces « paramètres secondaires ». Il s'agit, pour chaque compartiment prédateur ayant plusieurs types de proies différentes, d'établir une préférence trophique pour chaque proie. Chaque ressource va être

une fraction du régime alimentaire total du prédateur. La somme de toutes les préférences trophiques pour un prédateur donné doit être égale à 1.

Indices dérivés de la modélisation Ecopath

Il existe un certain nombre d'indices développés en écologie théorique qui permettent d'analyser les flux de matière et d'énergie et de caractériser les modèles à l'équilibre. Ecopath permet d'en calculer un certain nombre sous forme d'analyse de routine. Ils sont essentiellement divisés en deux catégories.

Les paramètres basiques :

L'efficacité nette : il s'agit du taux net de conversion de la ressource, il est calculé selon le ratio de la Production divisé par la partie assimilée de la nourriture.

Le niveau trophique : chaque compartiment va se voir attribuer un niveau trophique selon les ressources qu'il utilise. Ecopath utilise un système de niveau trophique fractionné, c'est-à-dire qu'un compartiment se nourrissant à 40% sur un niveau trophique 1 et à 60% sur un niveau trophique 2 va être d'un niveau trophique de [1+(0,4x1+0,6X2)]=2,6.

L'indice d'omnivorie : il s'agit de la variance des niveaux trophiques des groupes de proies d'un même consommateur. Plus l'indice d'omnivorie se rapproche de 0, plus le consommateur est spécialisé.

Il existe également un certain nombre d'indices dérivés des calculs d'assimilations ou des ratios impliquant la mortalité et la respiration.

Les paramètres du réseau

Total System Throughput (T) : cette valeur est la somme de tous les flux d'un système. Ces flux peuvent se distinguer en quatre catégories : Consommation Totale ; Exportation Totale ; Respiration Totale ; Flux Totaux vers les détritus. Ce paramètre renseigne sur « la taille du système entier en terme de flux » (Ulanowicz 1986).

Production/Respiration (P/R) : il s'agit du ratio entre la production primaire totale et la respiration totale du système. Il s'agit d'un ratio important dans la caractérisation de la maturité d'un écosystème (Odum 1971). Si P/R est supérieur à 1, le système est considéré comme immature, s'il est inférieur, il peut être perturbé par une pollution organique. Le système est considéré comme mature si le ratio est proche de 1. Les ratios Production Totale/Biomasse Totale ainsi que Biomasse Totale/Throughput sont également considérés comme des indices de la maturité du système.

Production nette (PN) : c'est la différence entre la production primaire totale et la respiration totale, pour un système sans importation cette valeur ne peut être négative.

L'indice de connectance (IC) : c'est le ratio du nombre de liens réalisés sur le nombre liens possibles entre les différents compartiments du modèle. Il s'agit d'un ratio renseignant sur le taux de connectivité des différents éléments du réseau trophique.

L'indice d'omnivorie (IO) : Alternative à l'IC, l'IO d'un système est la moyenne pondérée des différents IO de chaque compartiment, il s'agit d'une mesure de la manière dont les interactions trophiques sont distribuées entre les niveaux trophiques.

Superposition des niches : cet indice permet d'évaluer la proximité des « niches » des différents compartiments du système. Ici le terme « niche » est selon le sens de nœud dans le réseau trophique (proies/prédateurs). Ainsi, plus l'indice sera proche de 1 plus deux composantes seront proches (c'est-à-dire, proies similaires en proportion similaire ou bien même type de prédateur ou bien encore les deux).

Mesure de capacité (C) et d'ascendance (A) : L'indice de Capacité (C) représente le potentiel maximum de développement du système et l'indice d'Ascendance (A) représente le degré de développement réel du système (il sera donc compris entre 0 et C). Pour finir, le ratio A/C est en pourcentage le degré de maturité atteint par le système

Il existe enfin un grand nombre d'indices permettant de mesurer l'efficacité du système entier ou le passage d'un niveau trophique (Cf Chapitre IV) à un autre (par exemple : Indice de cyclique de Finn ou bien l'indice cyclique de prédation). Une routine a également été prévue afin de décrire les nombreux chemins trophiques existant au sein du système.

II.2.3/Comparaison des fonctionnements généraux du modèle inverse et d'Ecopath

La nécessité de synthèse et de l'amélioration de nos connaissances sur le réseau trophique a entraîné l'émergence de nombreuses techniques pour décrire les flux de matière et d'énergie au sein d'un système notamment les modèles trophiques. Parmi les modèles représentatifs qui ont été développés, la méthode inverse de Vézina (1989) et le modèle Ecopath apparaissent comme les approches modélisatrices d'étude et d'analyse des réseaux trophiques les plus utilisées dans le domaine marin (Pasquaud *et al.* 2007). Les techniques utilisées par ces deux approches ont été détaillées dans les paragraphes précédents. Nous allons tenter ici d'exposer une brève comparaison de leur mode de fonctionnement ainsi que de justifier ce qui a motivé l'utilisation de ces deux types de modèle.

II.2.3.1/Similitudes

Ces deux techniques de modélisation sont toutes deux des approches modélisatrices basées sur le principe d'équilibre de masses. Il s'agit d'outils de synthèse servant notamment à faire un « état de l'art » d'un domaine écologique précis. Quelle représentation a-t-on du fonctionnement de ce dernier ? Quelles sont les informations dont nous disposons jusqu'à maintenant ? Sur quels manques les travaux futurs devront-ils se concentrer ?

A la différence des modèles dynamiques, ce type de modèle statique apporte une image fixe, moyenne, pour une échelle de temps établie (en général une année), des relations qui existent entre les différents composants de l'écosystème étudié. Ainsi, tous les deux nécessitent l'élaboration d'un diagramme de synthèse basé sur les connaissances *a priori* des principaux éléments du système et des relations proies/prédations qu'ils entretiennent. Le modèle inverse est à l'état stable c'est-à-dire qu'il n'y a pas d'évolution de la biomasse dans le temps. Dans Ecopath, en revanche il existe certains paramètres, tels que l'accumulation de biomasse, qui autorisent une variation de la biomasse dans le temps, en conséquence il n'est pas à proprement parlé à « l'état stable ». Cependant si le modèle est paramétré de telle sorte que l'accumulation de biomasse soit égale à 0 Ecopath devient *de facto* une certaine forme de modèle à l'état stable également.

Les deux types de modèle fonctionnent sur un système d'équations qui nécessite un certain nombre de paramètres de base apportant des informations sur les entrées des compartiments (ce qu'ils consomment) et sur les sorties (la manière dont ils sont « utilisés » par le système). La biomasse, la production, la consommation et les préférences trophiques sont les paramètres communs aux deux techniques.

II.2.3.2/Différences

Bien entendu, ces techniques présentent également un certain nombre de différences dans leur hypothèse de base, de fonctionnement ou de mise en place. Ces différences existent à deux niveaux :

*Equations

En supposant l'état stable donc une accumulation de biomasse nulle, pas de migration ni de capture par pêche, l'équation principale d'Ecopath peut se résumer comme suit :

$$Bi \times \left(\frac{P}{B}\right) i \times EEi - \sum_{j=1}^{n} Bj \times \left(\frac{Q}{B}\right) i \times DCji = 0$$

C'est-à-dire que la production de i va être égale à la somme des Prédations sur i.

En revanche la méthode inverse impose un bilan complet des entrées et des sorties pour chaque compartiment comme pour le système étudié :

$$\frac{dXi}{dt} = \sum_{j=1}^{m} \left(Ii.Xi.Cji.(1-Ei)\right) - (Mi+Ri)Xi - \sum_{p=1}^{n} (Ip.Xp.Cip) = 0$$

C'est-à-dire que l'ingestion sera égale à la somme de la mortalité par prédation, de la mortalité hors prédation, de l'égestion et de la respiration.

Ces différences entre équations principales ont une influence considérable sur les paramètres nécessaires au fonctionnement du modèle. En effet, il y a besoin de plus de données initiales pour faire fonctionner le modèle inverse qu'Ecopath. Respectivement sept paramètres initiaux sont nécessaires au minimum (la biomasse, les préférences trophiques, les taux annuels d'ingestion, d'égestion, de mortalité hors prédation, de respiration, de production) pour Ecopath contre quatre (biomasse, taux annuels de Production, les préférences trophiques et taux de consommations) pour le modèle inverse.

*Méthode

Ecopath effectue une résolution simultanée d'un système d'équations. Il y a autant d'équations que de compartiments dans le système. Il admet autant d'inconnues qu'il y a d'équations. En d'autres termes il ne peut y avoir qu'une seule inconnue par équation. La résolution aboutit à une solution unique (Chardy, com. Pers.).

Le modèle inverse en revanche est sous-déterminé, il y a considérablement plus d'inconnues que d'équations ce qui conduit à une infinité de solutions potentielles. Cela implique deux considérations fondamentales pour résoudre ce système :

- réduire le domaine des solutions possibles par des contraintes, au travers de l'intervalle de confiance/vraisemblance plus ou moins large suivant le degré de certitude vis-à-vis du paramètre concerné
- dégager une solution unique au sens des moindres carrés, la plus petite somme des carrés des flux.

II.2.3.3/Limites de ce type d'approches

La principale limite commune à ces deux modèles va de paire avec sa principale hypothèse, l'équilibre des masses, ce principe ne permet qu'une représentation statique des liens trophiques entre compartiments. De plus, même si Ecopath nécessitent moins de paramètres initiaux que le modèle inverse pour fonctionner, tous deux demeurent demandeurs en données. Ces données indispensables sont souvent très difficiles à réunir et nécessite un travail de recherche bibliographique assez considérable. L'aspect « statique » mis à part, les principales limites de ce type de modèle s'avèrent être la définition et l'estimation des paramètres d'entrées. En effet, même la biomasse moyenne annuelle qui est souvent une des valeurs les mieux connues dans la réalisation d'un modèle, présente un biais. En effet, le regroupement en compartiment ayant le même rôle trophique implique une forte variation potentielle de biomasse moyennée, les espèces pouvant être de natures très différentes. A une autre extrémité, le paramètre « préférence trophique » où la connaissance de la composition quantitative du régime alimentaire de chaque compartiment, est un des plus mal connus et des plus incertains des paramètres nécessaires à l'équilibrage du modèle (Kavanagh *et al.* 2004). Les données expérimentales ou d'observations de terrain relatant les proportions respectives dans lesquelles une espèce ou un compartiment se nourrit de toutes ses proies potentielles sont rares et difficiles à obtenir surtout dans le cas d'écosystèmes côtiers peu profonds où les sources de nourritures sont très variables et peuvent être différentes au cours de l'année.

II.2.3.4/Choix des modèles utilisés

Le choix de modèle à l'équilibre a été motivé par la stratégie d'échantillonnage. En effet, même si les différentes campagnes en mer ont été réparties tout au long de l'année (de février à novembre), deux stations n'ont jamais été échantillonnées plusieurs fois. L'objectif n'était pas d'avoir une série temporelle benthique en Manche mais un état des lieux quantitatif de l'ensemble du compartiment macrobenthique. Un modèle de réseau trophique avec une dynamique temporelle était donc d'emblée irréalisable dans l'état actuel de nos données. Le choix s'est donc porté *de facto* sur les modèles à l'équilibre. Comme précisé plus haut le modèle inverse et Ecopath ont été beaucoup utilisés ce qui comporte deux avantages, d'une part, leur fiabilité respective a été testée à de nombreuses reprises, d'autre part, l'application de ces modèles sur des écosystèmes très différents peut permettre des comparaisons de fonctionnement, d'« efficacité » ou de « rendement » différentiels. Ces nombreuses utilisations ont également eu pour conséquence de nombreuses descriptions des méthodes de fonctionnement et une mise en disponibilité plus évidente que d'autres modèles de réseau trophique existant. Ainsi, même si des compétences en programmation sont nécessaires, les bases des algorithmes fondamentaux pour la méthode inverse de Vézina (1989) sont disponibles sur internet : (SLATEC library : http://www.netlib.org ;

http://oceanz.tamu.edu/~ecomodel/Software/invmodel/invmodel.html). Il en est de même pour le modèle Ecopath qui bénéficie de toute une organisation : site web, plusieurs versions du logiciel, mode d'emploi, présentation, forum… (www.ecopath.org). L'utilisation potentiellement rapide de ces modèles par le biais de programmes ou de logiciels a été un des éléments fondamentaux dans le choix de ces derniers. Il fallait également que les données nécessaires à leur fonctionnement respectif ne soient pas trop nombreuses. La réalisation de deux modèles, ayant eu besoin d'un nombre de données important et très différent selon les approches, aurait été très difficile à réaliser dans le temps imparti pour la réalisation d'une thèse.

Enfin, il était également nécessaire qu'il y ait certaines similitudes (équilibre, paramètres…) dans la mesure où les sorties de modèle devaient pouvoir être comparables. Cependant, pour ne pas « juste » avoir réalisé deux fois le même travail, des différences notables entre les deux approches étaient également fondamentales.

II.3/Stratégie de modélisation

L'objectif d'identifier d'éventuelles différences dans les fonctionnements trophiques des communautés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la Mer du Nord nécessitait de choisir *a priori* des facteurs selon lesquels les échelles d'observation seraient définies. En d'autres termes, il a fallu définir des échelles spatiales auxquelles appliquer et comparer les modèles de réseau trophique.

Comme précédemment exposé, la caractéristique des sédiments et principalement la taille des particules qui les constitue est d'une importance considérable dans l'organisation des communautés benthiques (Gray 1974). Dès les premières études sur les communautés benthiques, les principaux plans d'organisation biocénotique ont été basés sur cette caractéristique (Dauvin 1997a), cela a abouti à la définition d'unité biosédimentaire comprenant la caractéristique sédimentaire dominante et un peuplement caractéristique associé à cette dernière (Cabioch 1968, Chassé & Glémarec 1976). Ainsi, le compartiment benthique est caractérisé par une succession de communautés différentes, organisées selon un gradient sédimentaire de tailles de particules décroissantes. Les fonds forment ainsi un ensemble où l'enrichissement progressif en particules fines va modifier un fond grossier de blocs et cailloutis en graviers puis sables grossiers, sables fins et enfin vase. En Manche, les modifications entraînant ces successions sédimentaires et les types de communautés associés sont relativement brutales et ne forment pas un continuum homogène. (Cabioch & Glaçon 1975, Cabioch *et al.* 1976, Cabioch & Glaçon 1977) ont identifié cinq peuplements principaux caractéristiques de la baie de Seine au sud de la Mer du Nord (Cf Chapitre I).

Choisir un critère géographique et un critère sédimentaire pour définir nos échelles d'observations et de comparaisons a semblé être une piste intéressante à explorer pour l'évaluation fonctionnelle de la zone d'étude.

II.3.1/Subdivision *a priori* de la zone d'étude

La zone d'étude a été séparée en division selon un facteur géographique et sédimentaire.

* Facteur géographique (figure II.9)

Trois unités géographiques se distinguent assez intuitivement de l'observation de la géométrie des côtes de la zone d'étude, du sud au nord : la baie de Seine (BS), la Manche orientale (MO) et la partie sud de la mer du Nord (MN).

La baie de Seine (BS) : Division comportant 45 stations, située entre les latitudes 49,33 N et 49,75 N et les longitudes 1,25 W et 0,08 E. Il s'agit d'un secteur largement ouvert sur la Manche centrale juste après le resserrement imposé par la presqu'île du Cotentin. Schématiquement, la forme de cette baie est un quadrilatère dont trois côtés seraient les côtes du Cotentin, du Calvados et du pays de Caux et le quatrième une ligne allant du Cap d'Antifer à la pointe de Barfleur. La baie de Seine a une profondeur maximale de 45 m et est surtout caractérisée dans sa partie orientale par une dessalure et des apports continentaux de la Seine (Avoine & Crevel 1986). La sédimentologie est caractérisée par des structures grossières dans les parties de la baie les plus exposées puis des graviers jusqu'à des formations sableuses pouvant comporter une fraction pélitique notable dans la partie orientale de la baie à proximité de l'estuaire (Larsonneur 1971). Cette zone est soumise fortement à l'influence anthropique indirectement au travers des apports de la Seine et directement par les grandes constructions portuaires, les dragages et la pêche (voir le travail de thèse de Ghertsos (2002).

La Manche orientale (MO) : division de 269 stations, comprise entre les latitudes 49,91 N et 50,99 N et les longitudes 0 et 1,59 E. Cette zone est la plus étendue des trois, elle est caractérisée par une forme d'entonnoir qui a pour effet d'accélérer considérablement les courants de marée dans le centre de la zone. La sédimentologie est caractérisée par un affinement des particules du large vers les côtes ; les principaux types biosédimentaires des cailloutis aux sables-vaseux y sont représentés. La zone est soumise à l'influence de plusieurs fleuves au débit plus ou moins intense dont les trois principaux sont la Somme, l'Authie et la Canche. Il peut exister durant l'été des masses d'eau stratifiées dans les zones à plus faible courant de marée. Globalement on peut distinguer une zone d'eaux côtières (ou « fleuve côtier ») d'une zone d'eaux extérieures (« axes centraux »)

(Brylinsky *et al.* 1991) quelles que soit la nature et la variabilité de l'interface, ce système frontal est susceptible d'intervenir dans le fonctionnement des écosystèmes benthiques.

La baie sud de la Mer du Nord (MN) : division comprenant 88 stations et s'étendant des latitudes 50,87 N à 51,29 N et des longitudes 1,41 E à 2,52 E. Il s'agit de la zone la plus au nord et la plus ouverte, elle s'étend du cap Gris-Nez à la frontière belge. C'est une zone d'accalmie où après le passage du détroit les côtes s'élargissent considérablement pour former la mer du Nord. Les courants y sont donc moins intenses et permettent la sédimentation de particules fines. Cette zone est dominée par les sédiments fins, sables fins ou sable vaseux, les sédiments grossiers sont également présents mais dans une zone restreinte au niveau de la sortie du détroit. L'ensemble de la zone est soumise à l'influence du détroit Escaut-Rhin-Meuse. Le sud de la mer du Nord est très fortement anthropisé essentiellement dû à la présence de deux grands ports industriels à Calais et Dunkerque.

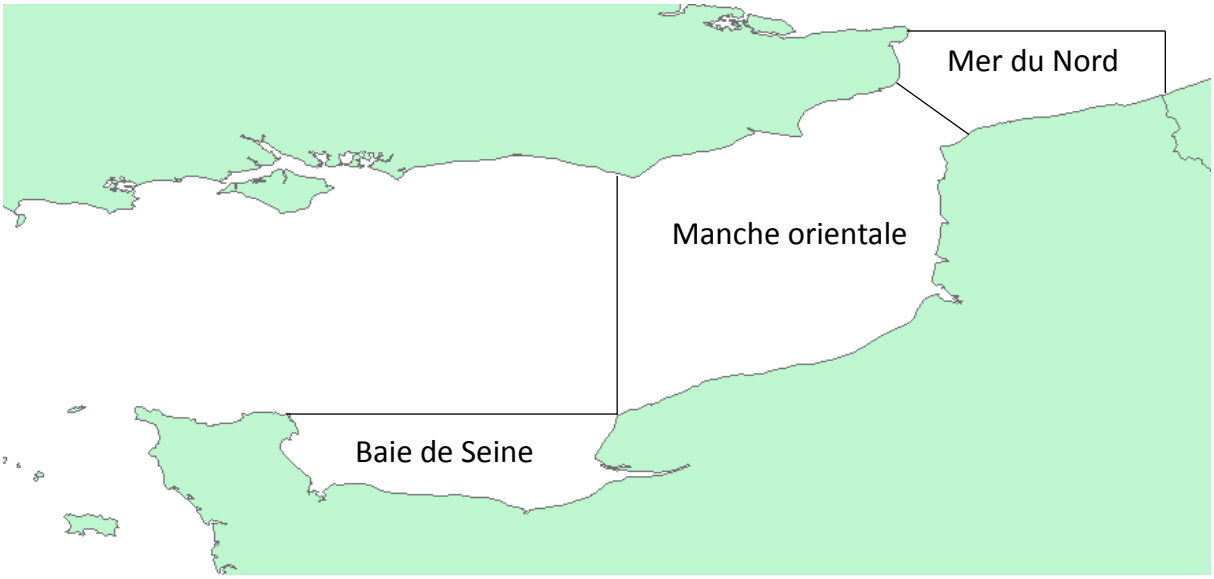


Figure II.9 : Division de la zone d'étude selon un critère géographique

* Facteur sédimentaire (figure II.10)

La couverture granulométrique de la zone d'étude a été établie et analysée dans une précédente étude (Foveau 2009). Les sédiments ont été classés selon la classification de Folk (1954) dont les critères de ségrégation sont basés sur trois éléments : les graviers, les sables et les vases (voir encart n°4 et tableau II.2).

Tableau II.2 : Répartition des stations pour les différentes bases de données disponibles au sein des classes granulométriques de Folk. MAB : MABEMONO, CA : Copale-Authie, BdS : BENTHOSEINE, MOD : MODIOLE.

Classe Granulométrique de Folk	Abréviations	MAB	CA	BdS	MOD
Graviers	G	28	--	--	7
Graviers sableux	sG	131	16	19	10
Graviers sablo-vaseux	msG	5	2	2	--
Graviers vaseux	mG	--	--	--	--
Sable graveleux	gS	89	11	13	4
Sable vaseux graveleux	gmS	2	24	3	--
Sable légèrement graveleux	(g)S	34	45	--	--
Vases graveleuses	gM	--	--	--	--
Sable vaseux légèrement graveleux	(g)mS	3	2	6	
Sable	S	45	88	--	--
Sable vaseux	mS	2	2	--	--
Vases sableuses légèrement graveleuses	(g)sM	--	--	2	--
Vases légèrement graveleuse	(g)M	--	--	--	--
Vases sableuses	sM	--	--	--	--
Vases	M	--	--	--	--
Total	--	339	190	45	21

Folk (1954) a déterminé 15 catégories sédimentaires différentes dont cinq ne se retrouvent pas dans la zone d'étude à partir des résultats sédimentologiques. La division en unité sédimentaire s'est donc basée sur 10 catégories. Ces dernières ont été groupées en trois unités majeures qui étaient soumises à deux obligations, d'une part elles devaient dans une certaine mesure être homogènes vis-à-vis des catégories Folk qu'elles regroupaient et d'autre part, il était aussi nécessaire d'avoir une certaine égalité en nombre de stations qu'elles contenaient. Les 10 catégories ont ainsi été réunies en « Graviers et Cailloutis » (G&C), « Sables Grossiers » (Sg) et « Sables Fins » (Sf).

Les Graviers et Cailloutis (G&C): division contenant 99 stations. C'est l'unité la plus grossière de la zone d'étude, elle regroupe toutes les catégories à dominante graveleuse : les graviers (G), les graviers sableux (sG), les graviers sablo-vaseux plus une dernière catégorie qui n'existe pas pour Folk (1954) qui serait la sous-division supérieure de la catégorie gravier : les cailloutis. Une adaptation de sa classification pour la Manche, Foveau (2009) a considéré que la fraction cailloutis était constituée de sédiment dont la fraction supérieure à 20 mm compte pour plus de 50% du sédiment. Il s'agit normalement de la division sédimentaire la mieux représentée sur toute la zone d'étude et à l'échelle de la Manche également (Cabioch *et al.* 1976), cependant c'est également la division la plus difficile à échantillonner quantitativement elle contient donc moins de stations utilisables dans un modèle que les deux autres divisions Sg et Sf. Cette unité est majoritairement située au centre de la zone, là où les courants sont les plus forts et ne permettent qu'une sédimentation grossière. Cette zone est dominée par l'épifaune mobile, comme les crustacés décapodes (*Galathea intermedia* et *Pisidia longicornis*), les gastéropodes (*Buccinum undatum*) ou les échinodermes (*Psammechinus miliaris et Ophiothrix fragilis*) mais également de l'épifaune sessile comme le cirripède (*Balanus crenatus*) ou le polychète (*Pomatoceros triqueter*).

Les sables grossiers (Sg) : Avec 149 stations, il s'agit de la division sédimentaire intermédiaire de notre étude. Elle correspond à un enrichissement en particules fines de la division précédente. Elle réunit les catégories à dominante sableuse mais ayant encore une part significative de particules grossières : les sables graveleux (gS), les sables vaseux-graveleux (gmS) et les sables légèrement graveleux (g)S. A l'échelle de la Manche dans son ensemble, cette division se révèle moins étendue que G&C. Elle comporte encore la présence dans ses fractions les plus grossières d'espèces semblables à celles de la précédente de G&C mais son enrichissement en particules fines permet également l'apparition des organismes à mode de vie fouisseur : l'endofaune. Ainsi on pourra rencontrer le cephalocordé *Branchiostoma lanceolatum*, l'échinoderme *Echinocyamus pusillus*, les bivalves *Spisula solida* et des espèces du genre *Nucula.*

Les sables fins (Sf): avec 155 stations, il s'agit de la division sédimentaire la plus fine composée des catégories à dominante sableuse également mais comportant cette fois-ci une large part de particules fines (deux stations ont même une dominante vaseuse) : les sables (S), les sables vaseux légèrement graveleux ((g)mS), les sables vaseux (mS) et enfin les vases sableuses légèrement graveleuses ((g)sM).C'est l'unité la moins étendue en superficie mais dont le nombre de stations est le plus élevé, elle est souvent localisée en patch sans continuité entre eux. Elle est à la fois caractérisée par des stations de sable fins propres des bancs sableux de Manche mais également des sites présentant un sédiment sablo-vaseux situé le long de la zone côtière dans les baies et les estuaires présents dans la zone. La très grande majorité des organismes de l'épifaune vagile ou sessile a disparu et l'endofaune domine. Les organismes fouisseurs de sables fins comme les polychètes *Ophelia borealis* ou *Spio decoratus* et l'échinoderme *Echinocardium cordatum* sont associés aux espèces caractéristiques des sables fins plus ou moins envasés représentés principalement pas les bivalves *Abra alba*, *Tellina fabula* et *Ensis directus* et les polychètes *Lanice conchilega* et *Pectinaria koreni*.

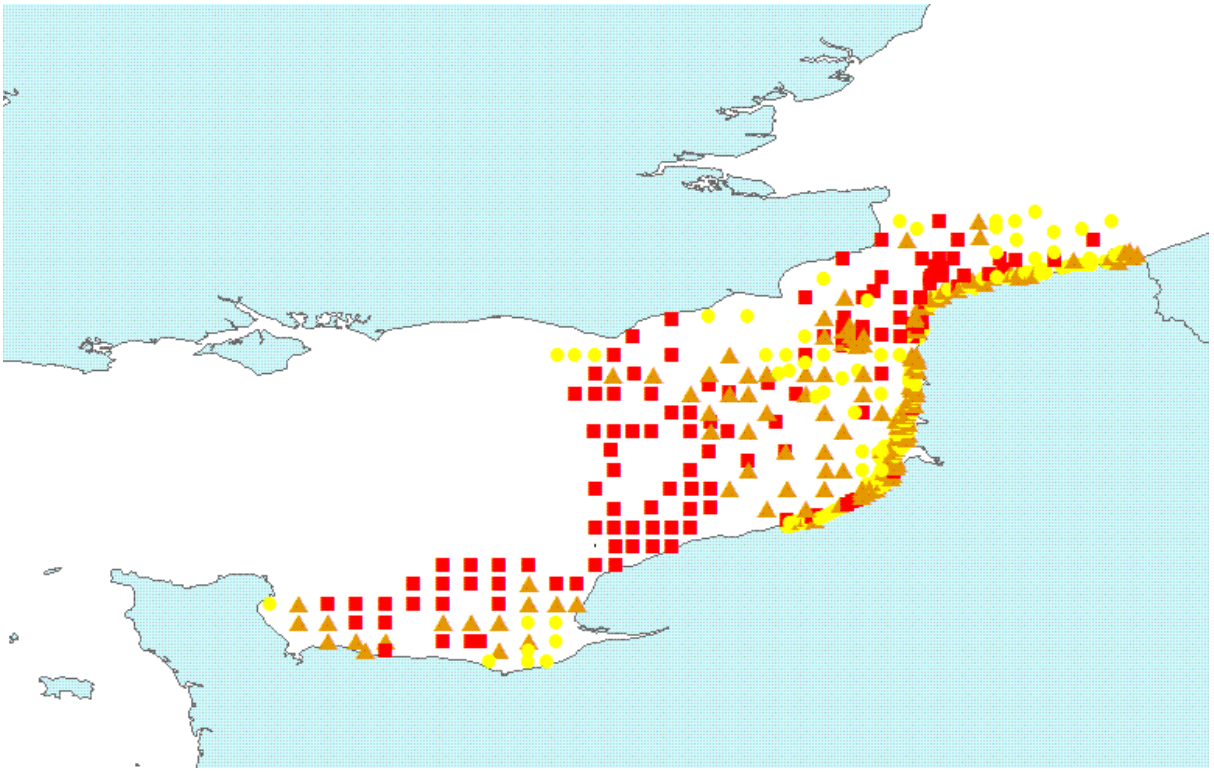


Figure II.10 : Division de la zone d'étude selon un critère sédimentaire. ■ Graviers & Cailloutis, ▲ Sables grossiers, ○ Sables fins

*Les sous-divisions

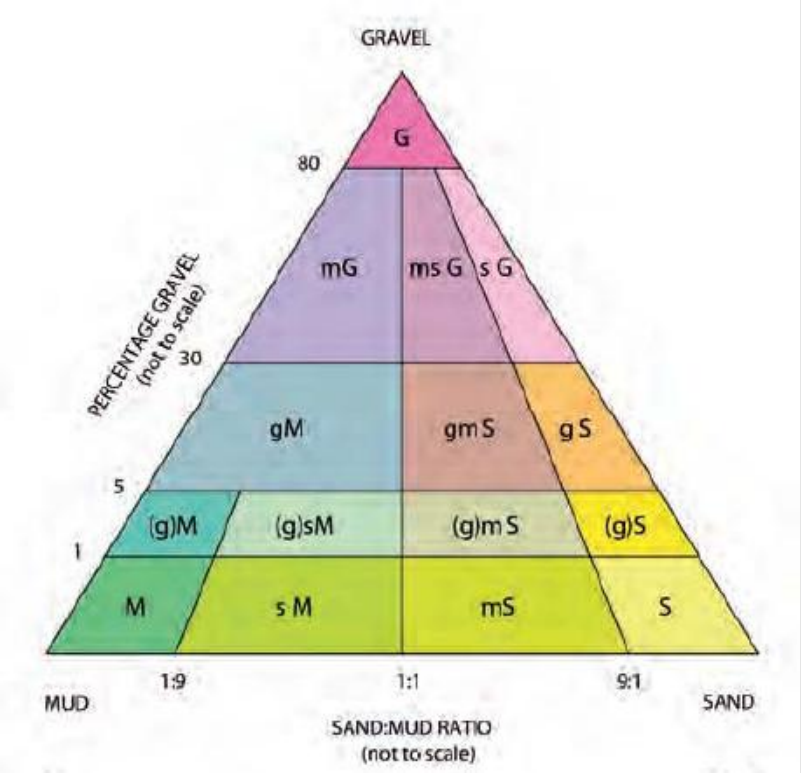
Pour finir nous avons également combiné ces deux facteurs principaux pour former des sous divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord. Ainsi, chacune des trois divisions géographiques a été divisée selon le facteur sédimentaire également. Nous avons donc obtenu neuf sous divisions (trois sédiments pour les trois zones géographiques). Les répartitions des stations de chacune de ces sous-divisions sont présentées au tableau II.3.

Tableau II.3 : Répartition des stations au sein des divisions et sous-divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord définies.

Division	Abréviations	Nombre de stations
Baie de Seine	BS	46
Manche Orientale	MO	269
Mer du Nord	MN	88
Gravier & Cailloutis	G&C	99
Sables grossiers	Sg	149
Sables fins	Sf	155
Sous divisions		
Graviers & Cailloutis de la baie de Seine	BS G&C	22
Sables grossiers de la baie de Seine	BS Sg	16
Sables fins de la baie de Seine	BS Sf	8
Graviers & Cailloutis de la Manche Orientale	MO G&C	67
Sables grossiers de la Manche Orientale	MO Sg	106
Sables fins de la Manche Orientale	MO Sf	96
Graviers & Cailloutis de la mer du Nord	MN G&C	10
Sables grossiers de la mer du Nord	MN Sg	27
Sables fins de la mer du Nord	MN Sf	51

Encart n°7 : La classification de Folk

Le travail sur la granulométrie a été principalement fait dans le cadre du travail de Foveau (2009). La classification selon Folk concerne la couverture superficielle du sédiment. Il s'agit d'une des plus utilisée en écologie benthique, elle dérive de celle proposée par Folk (1954). Les sédiments y sont regroupés en trois types : vase, sable et gravier. Cette distinction est faite sur la base des valeurs de diamètre de grains qui sépare la vase et le sable (63 µm) et entre le sable le gravier (2 mm). La proportion des grains de chacune des trois catégories est utilisée pour décrire le sédiment à l'aide d'un diagramme appelé « triangle de Folk ». Les noms sont attribués en fonction du croisement d'un tableau à double entrée dont la première correspond aux graviers (sept catégories) et la deuxième correspond au rapport sable / vase (quatre catégories). Au total la classification de Folk comporte 15 catégories sédimentaires.



Triangle de Folk : G : graviers, sG : graviers ensablés, gS : sables graveleux, (g)S : sables légèrement graveleux, S : sables, msG : graviers sablo-vaseux, gmS : sables gravelo-vaseux, (g)mS : sables vaseux légèrement graveleux, mS : sables vaseux, mG : graviers vaseux, gM : vase graveleuse, (g)sM : vase sableuse légèrement graveleuse , sM : vase sableuse, (g)M : vase légèrement graveleuse, M :vase.

Correspondance entre la taille des grains et les trois types sédimentaires de Folk

Classes	Diamètres des grains
Graviers	256
	64
	16
	4
	2
Sables	1,41
	1
	0,71
	0,5
	0,35
	0,25
	0,17
	0,125
	0,088
	0,063
Vase	

II.4/Relations trophiques au sein de la communauté benthique

L'étape la plus importante dans la modélisation d'un réseau trophique est ce qui a été défini au chapitre II.2.1 comme la conceptualisation. Afin de n'identifier qu'un nombre limité d'interactions significatives, il va falloir construire un diagramme qui réduit la complexité du biosystème étudié (Gros 1999). Il s'agit d'essayer d'établir un diagramme le plus réaliste possible de la chaîne trophique en fonction des connaissances et des données disponibles sur l'écosystème. Pour ce faire, il convient tout d'abord d'identifier les principaux éléments impliqués dans le processus et en une deuxième étape de définir les relations qui existent entre eux.

II.4.1/Composants du compartiment benthique

Le terme « benthique » qualifie tous les éléments qui se situent sur le fond où à proximité immédiate de celui-ci. En s'appuyant sur cette définition il va être possible de définir des sous-catégories du compartiment benthique.

*Détritus

En premier lieu, il convient de séparer le vivant du non-vivant : le « complexe détritique » est défini comme la matière organique utilisable par les organismes benthiques. Il s'avère être une composante particulière du benthos dans la mesure où il se définit comme un compartiment de stockage temporaire de la matière organique. Il va pouvoir recevoir de la matière organique provenant du compartiment benthique lui-même (biodépôts, cadavres ou débris organiques divers) ou de l'extérieur au travers de la sédimentation du matériel particulaire pélagique (cellules phytoplanctoniques, pelotes fécales…). Dans la mesure où ce complexe est un élément transitoire il ne s'agit pas au sens strict d'une unité fonctionnelle et n'a donc aucune fonction physiologique.

*Bactéries

Au sein du benthos « vivant », un compartiment bactérien procaryote a été considéré comme le premier maillon de la chaîne alimentaire. L'ensemble des bactéries hétérotrophes aérobies benthiques, qu'elles soient libres ou attachées aux particules est considéré sous cette terminologie. Il s'agit très souvent du compartiment le moins bien connu du réseau trophique avec des estimations de paramètres physiologiques pouvant être extrêmement variables d'une étude à l'autre. A côté de ce compartiment bactérien, cohabitent également des organismes eucaryotes du règne végétal et animal.

*Phytobenthos

Le règne végétal benthique est de manière générale considéré en deux sous-catégories : les microalgues ou microphytobenthos et les macroalgues. Les macroalgues sont, en très grande majorité, situées en zone intertidale ou en proche subtidale, elles sont caractéristiques des substrats durs et donc non représentées sur les trois divisions sédimentaires étudiées. Le microphytobenthos à l'image du compartiment bactérien est peu connu et comporte de nombreuses incertitudes quand il est représenté dans la schématisation.

*Zoobenthos

Enfin, le règne animal benthique est la catégorie la mieux connue. Les auteurs précédents ont établi des catégories d'organismes zoobenthiques basées sur la taille des mailles de tamis. Ainsi, le microbenthos passe au travers d'un tamis de maille 40 µm, le méiobenthos regroupe les individus passant un tamis de 1 mm mais étant retenu par celui de 40 µm, le macrobenthos est retenu par le tamis de 1 mm, une dernière catégorie a également été définie le mégabenthos désignant tous les organismes retenus par un tamis de maille 10 mm (Dauvin 1997b). Il existe une controverse continuelle au sein des benthologues quant aux valeurs de chaque limite entre une désignation et une autre. Ainsi, la taille du tamis inférieur « définissant » le macrobenthos a varié selon les auteurs de 0,5 mm à 2 mm, elle s'avère plus vraisemblablement être le reflet des objectifs de recherche fixés et du type de milieu étudié et être un compromis entre l'effort à produire (tri et détermination) et la qualité et les précisions de l'information recherchée (Dauvin 1997a).

*Poissons

Il y a en général une distinction entre ce qui est couramment appelé le benthos, qui correspond aux invertébrés benthiques et les poissons benthiques. Ces derniers sont plus volontairement appelé organismes necto-benthiques lorsqu'ils vivent en permanence très proche du

fond ou démersaux lorsqu'ils vivent près du fond sans pour autant y rester de façon permanente. Les poissons benthiques littoraux sont le plus souvent représentés par des espèces solitaires vivant sur des fonds meubles (sole, plie...) ou durs (congre, vieille...). Les poissons démersaux peuvent vivre dans la colonne d'eau et ne venir à proximité du fond que pour se nourrir par exemple (bar, merlu…).

II.4.2/Comportements alimentaires observés au sein du compartiment benthique

Les premiers maillons :

La ressource initiale de nourriture nécessaire au fonctionnement du système va être assurée soit par le compartiment détritique qui va recevoir de la matière organique d'origine diverse (cadavres, débris), soit de la production primaire pélagique (sédimentation des cellules phytoplanctoniques) ou bien encore de la production primaire benthique. Toutes ces sources de nourriture vont être indifféremment consommées par le compartiment bactérien.

Le méiobenthos :

Parmi les organismes composant le méiobenthos, beaucoup se retrouvent également dans le macrobenthos (Polychètes, Nemertes, Isopodes) et d'autres groupes ne sont présents que dans cette catégorie (Rotifères, Kinorhynques) (Renaud-Mornant *et al.* 1982). Les premières études de comportement trophique ont initialement conclu que la méiofaune était majoritairement déposivore se nourrissant de bactéries ou de diatomées. Cependant des études en laboratoire ont montré une très grande variété de modes et de sources de nourriture (Rieman & Schrage 1978, Hicks & Grahame 1979, Romeyn *et al.* 1983, Watzin 1983). Le meiobenthos marin est largement dominé par deux catégories taxonomiques : les copépodes harpacticoides et les Nématodes, ces deniers dominent régulièrement dans presque tous les milieux aquatiques représentant plus de 50 % de la meiofaune totale (Coull 1988). Selon Hicks & Coull (1983), la nourriture des Copépodes harpacticoides est constituée de trois éléments : des diatomées, des bactéries et des détritus organiques. Mais ces mêmes auteurs suggèrent également une grande flexibilité trophique selon les ressources disponibles dans le milieu. En ce qui concerne les Nématodes, Wieser (1953, 1964) avait déjà appréhendé la diversité des ressources trophiques de ce groupes d'animaux en basant une classification sur leur morphologie buccale, il y distingue :

Un groupe 1A : mangeur sélectif de dépôts caractérisés par une capsule buccale de petite taille qui semblerait se nourrir de certaines espèces de bactéries ;

Un groupe 2A : suceur d'épistrates qui broute les épiphytes se développant à la surface des grains de sable ;

Un groupe 1B : avaleur non-sélectif de dépôts qui ingère en masse les particules sédimentées ;

Un groupe 2B : prédateur et omnivore qui capturent les proies vivantes, dépècent des cadavres ou ingèrent de grosses particules, la capsule buccale est armée de larges dents.

Il a également été observé que certaines espèces pouvaient « élever » des proies essentiellement bactériennes grâce à la production de mucus (Rieman & Schrage 1978).

Parmi les autres taxa meiobenthiques dont les groupes trophiques sont connus, les oligochètes se nourriraient principalement de bactéries ou de diatomées. Certains hydrozoaires et annélides seraient prédateurs capturant activement Nématodes et Copépodes (Renaud-Mornant *et al.* 1982), chez certains turbellariés également des activités de prédation ont été observées (Watzin 1983).

*Le macrobenthos

Un historique des études sur l'écologie trophique des organismes macrobenthiques est donné par Pearson (2001). Ainsi une des études les plus anciennes a été faite par Blegvad (1914) qui a divisé le benthos selon la source de nourriture : détritivore, carnivore et herbivore. Les organismes ont été ensuite classés suivant l'organe utilisé pour se nourrir : six catégories avaient été définies selon qu'ils capturent les détritus sans l'utilisation d'un organe préhensile ou masticateur robuste : (i) pseudopodes, (ii) cils pour la filtration (Lamellibranches, Ascidies, Cephalocordés), (iii) tentacules (certains polychaetes, holothuries), (iv) proboscis (certains polychètes, Siponcles, Echiuriens), (v) pieds ambulacraires (certains échinodermes) et (vi) tentacules armées de nématocystes (Actiniidae, Hydroidae). Ou bien avec un organe préhensile ou masticateur robuste : les utilisateurs de (i) radula (mollusque), (ii) trompe musculeuse avec dents ou machoires (certains polychètes, Priapuliens), (iii) soies chitineuses avec un estomac masticateur (Crustacés) et (iv) mâchoires avec des dents calcaires (Echinoidea). Cette classification reste encore de nos jours une des plus détaillée du comportement alimentaire des invertébrés benthiques (Pearson 2001). Cependant Hunt (1925), Yonge (1928) ont rapidement critiqué cette classification. Ils doutaient de l'utilité du critère « organe préhensile ou masticateur robuste » comme division initiale de la classification, Hunt (1925) a également émis la critique que cette classification ne serait pas applicable à tous les environnements benthiques. Ce dernier ne différenciait que quatre groupes : les carnivores, les suspensivores et les déposivores qui étaient divisés en sélectif et non-sélectif. Yonge (1928) a lui, en revanche, choisi de diviser les organismes en microphage (ingestion de petites particules) et macrophage (ingestion de grosses particules) et les organismes suçant les fluides de tissus mous. A la suite de cela, cinq groupes trophiques étaient généralement admis au sein du benthos : herbivore, carnivore, omnivore, suspensivore et détritivore. Beaucoup d'auteurs cependant ont divisé le groupe détritivore selon la

strate sédimentaire que les organismes occupaient : déposivore de surface ou de subsurface (Pearson 1970, Pearson 1971). Le groupe des suspensivores a également été divisé suivant la position des organismes dans le sédiment au-dessous ou à l'interface (suspensivore benthique) ou au-dessus de l'interface (suspensivore subrabenthique). En fait, chaque groupe peut être détaillé en sous-groupe de beaucoup de manières différentes. Ces divisions sont limitées par les connaissances trophiques à propos du maillon concerné. L'une des dernières classifications en terme de comportement trophique a été faite sur les polychètes (Fauchald & Jumars 1979) dans laquelle les auteurs ont considéré : la taille et l'origine des particules, la manière d'attraper la nourriture et la mobilité des espèces.

*Les poissons :

Selon Jobling (1995), les poissons peuvent être groupés en quatre catégories trophiques assez similaires finalement à celles décrites précédemment pour le macrobenthos :

- Carnivores, avec cinq sous-catégories : (i) Piscivore, se nourrissant de poissons, (ii) Benthivore, se nourrissant d'organismes vivants sur ou dans le fond, (iii) Zooplanctivore, se nourrissant de zooplancton, (iv) Brouteur d'épifaune et (v) parasite ;
- Omnivores, se nourrissant à la fois de végétaux ou d'animaux ;
- Herbivores, se nourrissant de végétaux au sens large (macro- ou micro-algues, plantes marines) ;
- Détritivores, se nourrissant de détritus, de bactéries ou de fungi.

En plus de cette variation de comportement trophique au sein des individus adultes, l'alimentation va également être variable tout au long du cycle de vie (Quéro & Vayne 1997). Chez beaucoup de poissons osseux, la larve se nourrit de plancton (copépodes au stade larvaire puis adulte), le juvénile d'invertébrés benthiques ou suprabenthiques et l'adulte d'invertébrés plus gros ou de poissons. De nombreuse études évaluant la part du benthos dans les régimes alimentaires des poissons (Sorbe 1981, Du Buit 1982, 1984, Dauvin 1988) ont montré l'importance du benthos dans l'alimentation des espèces étudiées. Qu'ils s'agissent des poissons benthiques, certains juvéniles d'espèces comme le gobie ou la petite sole consomment préférentiellement des organismes méiobenthiques (Renaud-Mornant *et al.* 1982), mais aussi ceux au mode de vie plus demersal, en baie de Morlaix (Dauvin 1988) a montré que certains poissons se nourrissent quasi-exclusivement d'invertébrés benthiques. Les crustacés décapodes représentent les proies préférentielles de *Scyliorhinus canicula*, les crustacés de petite taille comme les amphipodes semblent être les proies

préférentielles de certaines espèces de raies *Raja* spp., d'autres peuvent avoir un régime mixte entre poissons et invertébrés benthiques comme *Merlangius merlangus*.

Ces considérations prises en compte nous détaillerons les choix que nous avons faits pour les deux modèles de réseau trophique effectués (Cf. Chapitre III et IV).

II.4.3/Agrégation en groupe fonctionnel dans les modèles de réseau trophique

Les relations trophiques au sein du compartiment benthique apparaissent très complexes et finalement assez mal connues au moins pour les préférences trophiques. Les auteurs qui ont modélisé un écosystème impliquant en partie ou totalement le compartiment benthique ont eu des choix à faire quant à la manière d'agréger les différents composants de l'écosystème benthique.

A notre connaissance, il n'existe jusqu'à maintenant aucun modèle qui ait détaillé le compartiment méiofaune en différents compartiments basés sur le comportement trophique des espèces qui le composent.

En ce qui concerne la macrofaune benthique, la bibliographie présente principalement deux stratégies d'agrégation : une stratégie basée sur des éléments taxonomiques uniquement (Leguerrier *et al.* 2004, Coll *et al.* 2006, Degré *et al.* 2006) ou d'un mixte entre les groupes taxonomiques et leur situation physique par rapport à l'interface eau-sédiment (Lees & Mackinson 2007, Mackinson & Daskalov 2007) et une stratégie basée sur les groupes trophiques (Chardy 1987, Chardy & Dauvin 1992, Chardy *et al.* 1993b, Améziane *et al.* 1996, Blanchet 2004, Le Loc'h 2004).

Il est clair que l'agrégation selon des groupes taxonomiques est relativement facile et rapide dans la mesure où dès la fin de l'étape d'identification les groupes peuvent être constitués. Cependant, la limite de ce genre d'agrégation est évidente, il n'y a pas forcément homogénéité fonctionnelle, trophique dans notre cas, dans un groupe taxonomique et c'est d'autant plus vrai que les agrégations sur critère taxonomique sont souvent très larges, la Classe ou bien même le Phylum (e.g., Polychaeta, Arthropoda, Mollusca…). Même si certains regroupements montrent une forte homogénéité dans leur fonctionnement trophique (95 % des bivalves présents dans notre base de donnée est capable de suspensivorie), un phylum comme les Arthropodes, présente au moins huit groupes trophiques différents, c'est également le cas pour un groupe comme les Polychètes.

Le critère mixte taxonomie/position environnementale a pour avantage de compartimenter au moins une partie des espèces benthiques ayant un fonctionnement trophique semblable, (Mackinson & Daskalov 2007) par exemple a défini des compartiments « Gros Crabes », « Crevettes », « Epifaune sessile » relativement homogènes en terme de comportement trophique, à

côté de groupes comme « macrobenthos de l'épifaune », « Macrobenthos de l'endofaune » et « petite endofaune » qui, eux, le sont beaucoup moins. Une autre limite de cette approche peut être mise en évidence également, il peut y avoir confusion dans les appellations en effet les « Crevettes » font, par définition, également partie de « macrobenthos de l'épifaune » de plus, quelle limite y a-t-il entre « macrobenthos de l'endofaune » et « petite endofaune » ? Le diagramme présenté en figure II.11 affiche un critère d'agrégation essentiellement taxonomique.

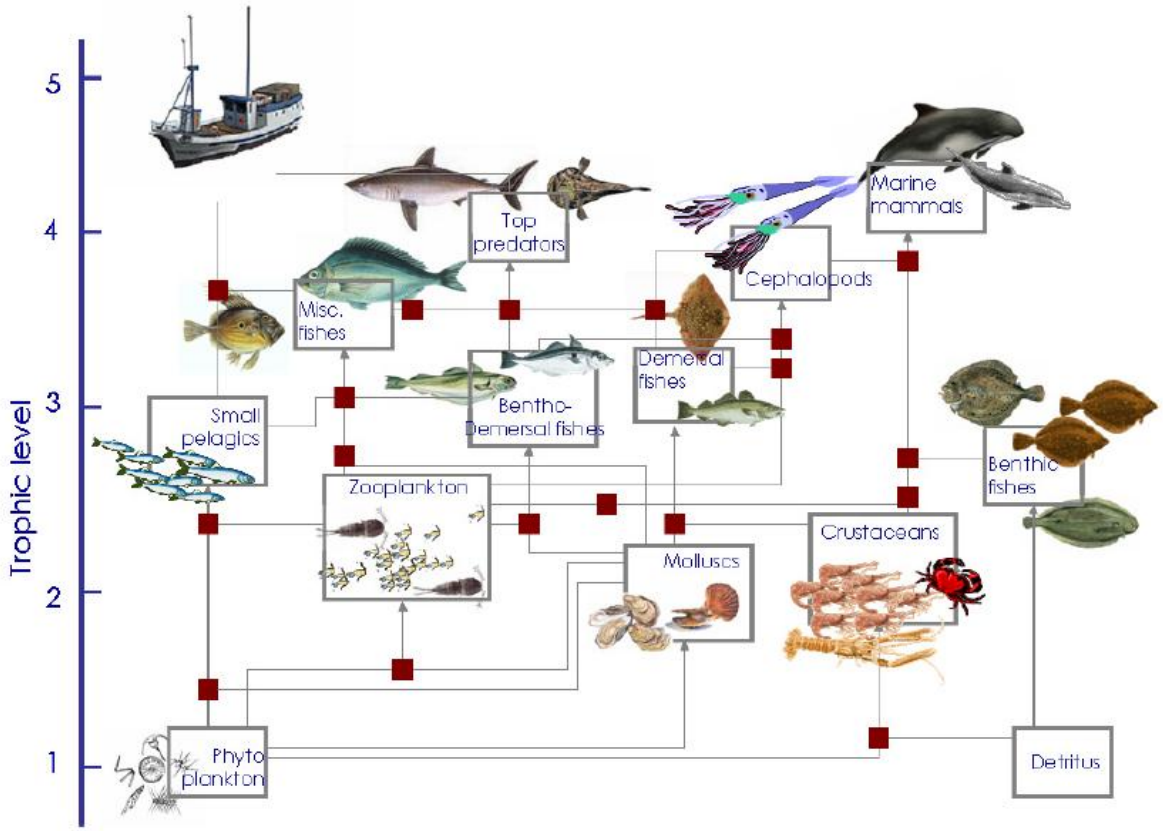


Figure II.11 : Exemple de diagramme avec un critère d'agrégation essentiellement taxonomique (Villanueva *et al.* 2009)

Enfin, le critère par groupe trophique semble un des mieux adaptés à la modélisation d'un réseau trophique (Sugihara *et al.* 1997), une grosse majorité des auteurs travaillant sur le réseau trophique benthique a utilisé ce critère d'agrégation. Ce dernier a aussi pu être associé à des positions environnementales par exemple « suspensivore benthique» et « suspensivore suprabenthique » (Rybarczyk & Elkaim 2003, Le Loc'h 2004) ou à des critères taxonomiques également (Leguerrier *et al.* 2003, Leguerrier *et al.* 2004). En ce qui concerne nos modèles nous avons privilégié ce critère d'agrégation à l'associant, pour le second modèle, à des critères de positions environnementales également (Cf. Chapitre IV). Cependant, toutes les difficultés ne sont pas surmontées par cette simple méthode d'agrégation, même si, de fait, les espèces seront relativement homogènes au sein d'une association basée sur des critères de comportements

trophiques, il existe encore des espèces de la macrofaune dont les groupes trophiques sont totalement inconnus, il en existe d'autres pouvant exprimer un comportement trophique variable en fonction des conditions de l'environnement ou de leur situation géographique. Le diagramme présenté en figure II.12 affiche un critère d'agrégation trophique.

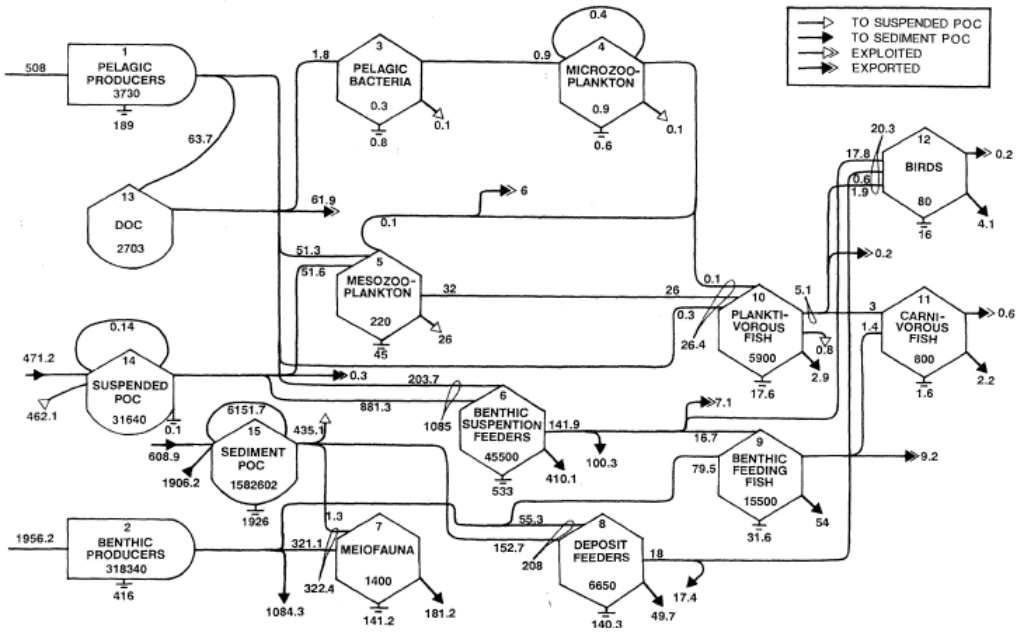


Figure II.12 : Exemple de diagramme sur critère d'agrégation trophique (Baird *et al.* 1991)

Chapitre III : Modélisation du fonctionnement du réseau trophique bentho-démersal du bassin oriental de la Manche et de la partie sud de la mer du Nord partie 1 : le modèle en méthode d'inversion

La première étape de cette étude est une évaluation préliminaire du mode de fonctionnement trophique général du compartiment benthique du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord. Tout d'abord, un modèle conceptuel simple mais suffisant pour faire figurer les principaux composants du macrobenthos a été conceptualisé puis un modèle de réseau trophique inverse a été exécuté sur toutes les divisions et sous-divisions *a priori* de la zone d'étude.

La première partie de ce chapitre comporte la mise en place du modèle conceptuel et la présentation des valeurs de paramètres utilisés pour chaque modélisation. Enfin, en dernière partie les résultats et discussion sont présentés sous forme d'une publication acceptée à *Marine Ecology : an Evolutionary Perspective* dans le cadre du compte-rendu de la 44e Conférence de l'EMBS (European Marine Biology Symposium) qui s'est tenu à Liverpool en septembre 2009.

III.1/Conceptualisation du fonctionnement trophique

La première étape est d'établir un plan de l'organisation trophique en fonction des connaissances théoriques des relations qui existent entre les différents compartiments mais également en fonction des données disponibles et des informations recueillies sur ces différents compartiments comme il a déjà été expliqué en II.2.1. Les groupes fonctionnels ont été basés sur les comportements trophiques (préférentiel ou dominant) des différentes espèces pour la macrofaune, de caractéristiques de taille individuelle pour les bactéries benthiques et la méiofaune et enfin de critères taxonomiques pour le compartiment des poissons. La structure générale du modèle est une version modifiée de celle proposée par Chardy *et al.* (1993b) pour la baie de Saint-Brieuc et reprise par Blanchet (2004) pour le bassin d'Arcachon (Figure III.1).

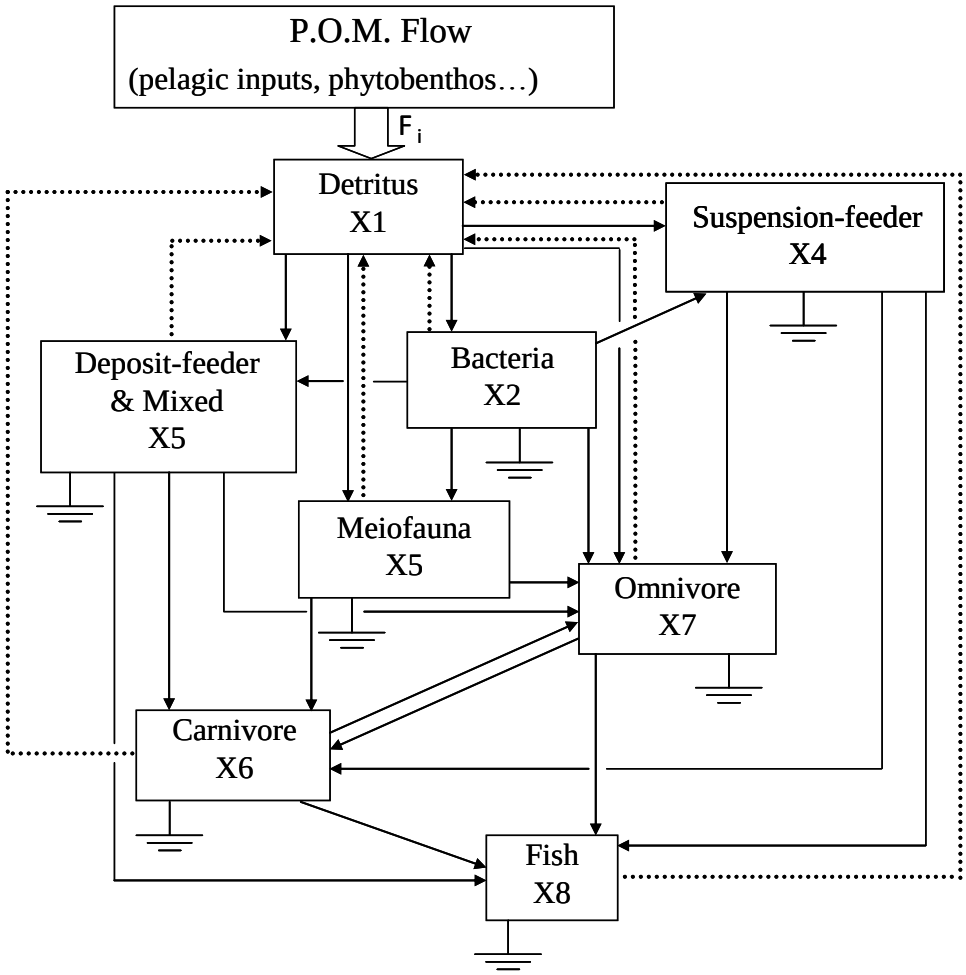


Figure III.1: Diagramme fonctionnel de l'écosystème benthique du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord.

Flux trophiques;

Faeces + mortalité hors prédation;

Respiration.

III.1.1/Bases du réseau trophique

Le réseau trophique commence par un flux qui est nommé « flux entrant » ou *F01*, il représente la quantité de matière organique nécessaire au fonctionnement du système benthique. Il s'agit de la sédimentation nette d'éléments pélagiques (phytoplancton, fécès) et de la production nette microphytobenthique utilisée par le benthos. L'ensemble de cette matière organique va pénétrer dans le système au travers du compartiment détritique qui apparaît comme un réservoir passif recevant donc les flux de l'extérieur du système mais aussi de l'intérieur même du réseau par le recyclage du carbone organique au travers des égestats et des cadavres issus de chaque compartiment. Les détritus constituent une source trophique de laquelle le compartiment bactérien tire l'intégralité de sa source d'énergie. Libres ou liées au sédiment, seules les bactéries aérobies sont prises en compte et même dans ce cas, ce compartiment reste extrêmement mal connu, dans un contexte d'étude de réseau trophique cependant, abandonner complètement un compartiment par

manque de données serait plus handicapant que de faire des estimations même grossières de celui-ci (Christensen & Pauly 1992). Il existe cependant quelques données disponibles dans la bibliographie à partir desquelles il a été possible d'estimer certains paramètres physiologiques. Les détritus et les bactéries sont une source de nourriture pour la plupart des organismes de la méiofaune comme nous l'avons vu précédemment. Ce groupe, même s'il est défini sur des critères de taille de tamis présente cependant un ensemble écologiquement cohérent (Higgins & Thiel 1988). La méiofaune présente un spectre de taille bien défini, la séparant de la macrofaune et de la méiofaune temporaire (Warwick 1984). Par ailleurs, Warwick (1984) a défini d'autres caractéristiques qui, en généralisant, permettent de séparer le méiobenthos du macrobenthos. La méiofaune ne constitue, en revanche, pas un groupe homogène en terme de comportement trophique, en effet, comme il a été vu au II.4.2, tous les taxa du compartiment ne se nourrissent pas que de bactéries, détritus ou microphytobenthos, certains sont carnivores d'autres pouvant être cannibales. La méiofaune apparaît comme un « small food web » étroitement lié au complexe détritique (Tenore & Rice 1980). De la même manière que pour les bactéries, les paramètres physiologiques relatifs à ce compartiment ont été estimés selon les données issues de la bibliographie. En conséquence de la précision limitée de ces données, la boucle d'autoprédation, représentant la prédation des taxa carnivores de la méiofaune sur elle-même ne sera pas représentée.

III.1.2/Macrofaune et poissons

Parmi les quatre groupes trophiques distingués au sein du macrobenthos, deux se nourrissent en majorité sur les compartiments détritique et bactérien. Les déposivores rassemblent l'ensemble des organismes dont le régime alimentaire consiste principalement à consommer les détritus déposés sur le fond et les bactéries qui y sont attachées. Pour ce premier modèle, les déposivores de surface et de subsurface (sélectif et non sélectif) n'ont pas été distingués. De plus, il existe des organismes à comportement mixte, c'est-à-dire montrant une alternance entre suspensivorie et déposivorie suivant les conditions environnementales. Ce genre de comportement a pu notamment être observé chez les bivalves *Abra alba* (Rosenberg 1993) et *Macoma balthica* (Hummel 1985) mais également chez certains polychaete Spionidae (Dauer 1983). Les mixtes ont été associés aux déposivores pour former les « déposivores et mixtes ». Les suspensivores strictes quant à eux, ne prélèvent leur nourriture que directement dans la colonne d'eau à l'interface eau-sédiment. Ils se nourrissent de cellules phytoplanctoniques sédimentées, microphytobenthiques remises en suspension mais également de détritus et de bactéries. Les proportions de l'une ou l'autre de ces sources varient en fonction de l'espèce considérée, du stade de développement et de la disponibilité de ces sources (Kang *et al.* 1999, Sauriau & Kang 2000). Ces deux premiers compartiments représentent les consommateurs primaires du macrobenthos. La suite de la chaîne

trophique est constituée de carnivores et d'omnivores. Le compartiment des carnivores est composé d'espèces prédatrices donc ne se nourrissant que sur de la matière vivante ou très fraîche. Il va donc se nourrir sur les autres compartiments du macrobenthos (suspensivore, déposivore et mixte et omnivore) mais également sur le compartiment méiobenthique. Les omnivores regroupent les espèces à comportement trophique opportuniste. Ils tirent leur ressource trophique à partir de sources diverses à la fois sur des proies vivantes, sur des cadavres, détritus, bactéries… Dans ma représentation, ils se nourrissent à partir de tous les compartiments excepté celui des poissons. Pour finir, le dernier compartiment « poisson » apparaît comme le compartiment « prédateur supérieur » de ce réseau, il ne se nourrit que sur les compartiments macrobenthiques. Une partie importante de ce travail a donc tout d'abord été un travail bibliographique pour permettre l'affiliation d'un de ces compartiments trophiques à chaque espèce trouvée dans la zone d'étude (Cf. chapitre V et Annexe XI)

III.2/Estimation des paramètres nécessaires par compartiment

III.2.1/Rappel sur les paramètres

Les différents paramètres nécessaires pour l'exécution du modèle inverse sont rappelés dans le tableau III.1 :

Tableau III.1 : Rappel des paramètres utilisés par le modèle

Paramètres	Dénomination	Unité
P/B_i	Productivité du compartiment « i »	An-1
I_i	Taux d'ingestion annuelle de « i »	gC.(gC de « i »)-1.an-1
R_i	Taux de respiration annuelle de « i »	gC.(gC de « i »)-1.an-1
M_i	Taux de mortalité hors prédation de « i »	gC.(gC de « i »)-1.an-1
E_i	Taux d'égestion de « i »	Sans unité
C_{ji}	Préférence trophique de la proie « j » pour « i »	Sans unité

III.2.2/Détermination des valeurs initiales des paramètres

Bactéries

La biomasse et les paramètres associés pour le compartiment bactérien n'ont pas été estimés dans le cadre de cette étude. Il a fallu se reporter aux données disponibles dans la bibliographie. Les données relatives aux différents paramètres physiologiques bactériens peuvent être très variables lorsqu'il s'agit de paramètres « communs » (Biomasse ; P/B) ou peu renseignés (Ingestion ; Mortalité hors prédation). La valeur de biomasse bactérienne a été prise de Améziane *et al.* (1996) pour les sables grossiers de la baie de Morlaix (bassin occidental de la Manche) qui elle-même avait repris cette valeur de Chardy (1987) pour le Golfe Normanno-Breton. Les valeurs de

productivité proposées par les différents auteurs et les précédents modèles incluant un compartiment de bactéries benthiques sont extrêmement variables. Essentiellement car seulement 1 à 10% de la quantité totale de bactéries du sédiment correspond à la fraction active, decelable, du compartiment (Schwinghamer *et al.* 1986) ; ces estimations ont été confirmées par Luna *et al.* (2002) dans les sédiments côtiers de l'Adriatique. Même si cette fraction est responsable de la quasi-intégralité de la production bactérienne (72-100%) (LeBaron *et al.* 2001) la fraction active fluctue dans le temps et peut être stimulée par des apports nutritifs (Luna *et al.* 2002). De ce fait, il semble très difficile d'évaluer correctement les paramètres physiologiques bactériens ce qui implique une grande étendue des valeurs dans la bibliographie. Beaucoup de valeurs de productivité publiées se situent entre 40 et 300 (e.g., 41-51 (Leguerrier *et al.* 2003, Leguerrier *et al.* 2004) ; 163 (Améziane *et al.* 1996) ; 212 (Schwinghamer *et al.* 1986, Blanchet 2004)) mais certaines valeurs plus extrêmes ont été trouvées, McIntyre (1978) a ainsi estimé une valeur de P/B de 9469. La moyenne de ces valeurs (~2000) a été proposée comme valeur initiale de productivité bactérienne. Les valeurs de respiration ont été basées sur la relation allométrique proposée par Schwinghamer *et al.* (1986) à partir des valeurs de biomasse (Cf. Chapitre II.2.2). La valeur d'ingestion bactérienne avait initialement été reprise de Blanchet (2004) (I=530) mais il a fallu doubler cette valeur (I=1000) pour que le modèle puisse s'équilibrer. Pour finir un taux de mortalité hors prédation de 0.3 a été choisi (Tableau III.2).

Tableau III.2 : Valeurs initiales des paramètres du compartiment bactérien

Bactéries	Valeurs initiales
X_2	0,17
P/B_2	2000
I_2	1000
R_2	0,08
M_2	0,3

Méiofaune

Similairement au compartiment bactérien, les biomasses et paramètres associés n'ont pas été estimées à partir des données issues de mon étude. Sur la zone étudiée, seule la partie sud de la mer du Nord est très bien documentée en terme d'organisation meiobenthique (e.g., (Heip *et al.* 1983, Heip *et al.* 1990, Heip *et al.* 1992, Heip & Craeymeersch 1995, Vanaverbeke *et al.* 2002)), la Manche, ne comportant que quelques études (e.g., Dauvin (1989)), est beaucoup moins bien connue. Il existe une source bibliographique plus complète en terme de paramètres physiologiques par rapport au compartiment bactérien (Heip *et al.* 1982, Herman & Heip 1983, 1985). Pour son modèle général de mer du Nord (Mackinson & Daskalov 2007), après une analyse des principales revues contenant des informations sur les biomasses de méiofaune, a trouvé une moyenne générale de 0,083 gC/m², cette dernière valeur a également été choisie pour mon modèle. L'utilisation d'une

valeur de P/B pour l'ensemble a été discutée à plusieurs reprises (Heip *et al.* 1982, Vranken & Heip 1986, Vranken *et al.* 1986). Les valeurs de productivité relevées dans la bibliographie sont assez variables de ~9 an^{-1} (Gerlach 1971, Warwick & Price 1979) à 35 an^{-1} (Heip *et al.* 1990). (Chardy *et al.* 1993b) a proposé une valeur de 15 an^{-1}, c'est un ordre de grandeur qui semble faire consensus parmi les valeurs relevées dans la bibliographie (Koop & Griffith 1982, Schwinghamer *et al.* 1986, Heip *et al.* 1990). Cependant, si l'autoprédation est prise en compte au sein du méiobenthos, elle aura pour effet de diminuer le P/B du compartiment. Nous avons finalement opté pour le choix de la valeur la plus basse de la bibliographie -9- pour prendre en compte ce phénomène. Un taux d'égestion de 0,6 a été retenu comme valeur initiale et un taux d'ingestion de 6,15 a été ainsi calculé. Les liens étroits liant la méiofaune au complexe détritique m'ont amené à considérer une préférence trophique de 0,8 pour les détritus et 0,2 pour les bactéries, toutes les valeurs sont présentées dans le tableau III.3.

Tableau III.3 : Valeurs initiales des paramètres du compartiment méiofaune

Méiofaune	Valeurs initiales
X_5	0,083
P/B_5	9
I_5	15
R_5	1,713
M_5	0,2
E_5	0,6
C_{15}	0,8
C_{25}	0,2

Déposivores et mixtes

Quelle que soit la division considérée, le groupe des déposivores et mixtes montre une relative stabilité dans le groupe d'espèces contribuant le plus à la biomasse du compartiment (Tableau III.4a). Les déposivores et mixtes sont dominés par deux espèces de poids individuels très important. En effet, l'oursin des sables *Echinocardium cordatum* et le bivalve *Arcopagia crassa* contribuent majoritairement à la biomasse dans quasiment toutes les divisons de la zone d'étude. A quelques exceptions près cependant, notamment en Baie de Seine où le bivalve *Abra alba* co-domine avec *Echinocardium cordatum*. Dans la division « Graviers et Cailloutis » également, où *Echinocardium cordatum* perd de sa contribution au profit du bivalve *Arcopagia crassa* (43,8%) et du polychète *Cirriformia tentaculata* (14,7%), la situation s'inverse dans la division « sables fins » où cette fois c'est au tour d'*Arcopagia crassa* de perdre son importance au profit d'une dominance sans partage de l'oursin (70%). Globalement, à l'exception de l'échelle globale et des Graviers et Cailloutis, entre 9 et 13 espèces suffisent pour former 90 % de la biomasse du compartiment. De plus, beaucoup de ces espèces sont communes aux différentes divisions. La biomasse moyenne de ce

Tableau III.4a : Biomasses moyennes, taux de respiration et cortèges spécifiques principaux des déposivores et mixtes dans chaque division de la zone d'étude

a)Total	%B	%B cumulée	Baie de Seine (BS)	%B	%B cumulée	Manche orientale (MO)	%B	%B cumulée
Echinocardium cordatum	43,68	43,68	*Abra alba*	25,33	25,33	*Echinocardium cordatum*	44,39	44,39
Arcopagia crassa	20,20	63,88	*Echinocardium cordatum*	20,16	45,49	*Arcopagia crassa*	28,57	72,96
Cirriformia tentaculata	5,09	68,97	*Arcopagia crassa*	12,92	58,41	*Amphitrite johnstoni*	3,55	76,51
Amphitrite johnstoni	4,21	73,18	*Echiurus echiurus*	6,08	64,49	*Corbula gibba*	2,24	78,75
Tellina fabula	2,14	75,32	*Owenia fusiformis*	5,29	69,78	*Tellina fabula*	2,23	80,98
Tellina tenuis	2,02	77,35	*Upogebia deltaura*	4,36	74,14	*Tellina tenuis*	1,75	82,73
Chaetopterus variopedatus	1,48	78,82	*Callianassa subterranea*	4,33	78,48	*Callianassa subterranea*	1,64	84,38
Corbula gibba	1,43	80,25	*Chaetopterus variopedatus*	2,68	81,15	*Chaetopterus variopedatus*	1,55	85,93
Callianassa tyrrhena	1,21	81,46	*Magelona mirabilis*	2,23	83,38	*Callianassa tyrrhena*	1,19	87,12
Echiurus echiurus	1,12	82,58	*Acrocnida brachiata*	2,07	85,45	*Golfingia (Golfingia) elongata*	0,95	88,07
Golfingia (Golfingia) elongata	1,02	83,60	*Lanice conchilega*	1,88	87,33	*Macoma balthica*	0,94	89,01
Upogebia deltaura	0,94	84,54	*Nucula hanleyi*	1,83	89,16	*Upogebia deltaura*	0,85	89,86
Macoma balthica	0,93	85,47	*Magelona filiformis*	1,15	90,31	*Echinocardium cordatum*	0,73	90,59
Echinocardium cordatum	0,86	86,34	*Corbula gibba*	1,13	91,44	*Golfingia (Golfingia) margaritacea*	0,55	91,13
Callianassa subterranea	0,71	87,05	*Petaloproctus terricolus*	0,90	92,34	*Arenicola marina*	0,54	91,67
Magelona mirabilis	0,66	87,71	*Golfingia vulgaris*	0,85	93,20	*Magelona mirabilis*	0,47	92,14
Golfingia (Golfingia) margaritacea	0,65	88,35	*Pista cristata*	0,79	93,99	*Owenia fusiformis*	0,46	92,61
Arenicola marina	0,60	88,95	*Tellina (Moerella) donacina*	0,62	94,61	*Doto dunnei*	0,43	93,04
Owenia fusiformis	0,56	89,52	*Leptosynapta inhaerens*	0,61	95,22	*Notomastus latericeus*	0,41	93,45
Thelepus setosus	0,53	90,05	*Chaetozone gibber*	0,57	95,79	*Thelepus setosus*	0,30	93,75
Biomasse pondérée	**0.04**		**Biomasse pondérée**	**0,04**		**Biomasse pondérée**	**0,051**	
Respiration	**0,089**		**Respiration**	**0,089**		**Respiration**	**0,113**	

Tableau III.4a : Biomasses moyennes, taux de respiration et cortèges spécifiques principaux des déposivores et mixtes dans chaque division de la zone d'étude (suite)

Mer du Nord (MN)	**%B**	**%B cumulée**	**Graviers et Cailloutis (G&C)**	**%B**	**%B cumulée**	**Sables grossiers (Sg)**	**%B**	**%B cumulée**
Arcopagia crassa	62,18	62,18	*Arcopagia crassa*	43,89	43,89	*Echinocardium cordatum*	27,39	27,39
Echinocardium cordatum	7,74	69,92	*Cirriformia tentaculata*	14,73	58,62	*Arcopagia crassa*	24,78	52,17
Cirriformia tentaculata	6,87	76,78	*Chaetopterus variopedatus*	5,22	63,84	*Amphitrite johnstoni*	16,44	68,60
Thelepus setosus	4,17	80,95	*Golfingia (Golfingia) elongata*	3,22	67,06	*Cirriformia tentaculata*	5,00	73,60
Chaetopterus variopedatus	3,59	84,55	*Upogebia deltaura*	3,19	70,25	*Tellina fabula*	4,06	77,66
Polygordius lacteus	1,94	86,49	*Echinocardium cordatum*	2,30	72,55	*Callianassa tyrrhena*	2,81	80,47
Magelona mirabilis	1,39	87,88	*Callianassa tyrrhena*	2,25	74,80	*Tellina tenuis*	2,69	83,16
Upogebia deltaura	1,18	89,05	*Euclymene lumbricoides*	2,10	76,90	*Echinocardium cordatum*	1,68	84,84
Golfingia (Golfingia) elongata	1,12	90,17	*Golfingia (Golfingia) margaritacea*	1,87	78,77	*Echiurus echiurus*	1,58	86,42
Euclymene lumbricoides	0,98	91,15	*Thelepus setosus*	1,78	80,56	*Callianassa subterranea*	1,53	87,95
Notomastus latericeus	0,79	91,94	*Amphiura (Ophiopeltis) securigera*	1,44	82,00	*Chaetopterus variopedatus*	1,00	88,95
Arenicola marina	0,69	92,63	*Notomastus latericeus*	1,36	83,36	*Macoma balthica*	0,79	89,74
Petaloproctus terricolus	0,68	93,31	*Callianassa subterranea*	1,05	84,41	*Arenicola marina*	0,56	90,29
Tellina tenuis	0,63	93,94	*Polygordius lacteus*	0,82	85,24	*Doto dunnei*	0,50	90,80
Callianassa tyrrhena	0,52	94,47	*Nucula nitidosa*	0,81	86,05	*Upogebia deltaura*	0,50	91,30
Abra alba	0,49	94,96	*Abra alba*	0,72	86,77	*Nucula hanleyi*	0,48	91,77
Callianassa subterranea	0,49	95,45	*Thelepus cincinnatus*	0,64	87,41	*Notomastus latericeus*	0,43	92,21
Lanice conchilega	0,37	95,82	*Lanice conchilega*	0,62	88,03	*Thelepus setosus*	0,43	92,64
Gibbula tumida	0,34	96,17	*Acanthochitona crinita*	0,61	88,65	*Petaloproctus terricolus*	0,36	93,01
Tellina (Moerella) donacina	0,31	96,47	*Petaloproctus terricolus*	0,52	89,17	*Nicomache lumbricalis*	0,35	93,35
Biomasse pondérée	**0,086**		**Biomasse pondérée**	**0,018**		**Biomasse pondérée**	**0,054**	
Respiration	**0,190**		**Respiration**	**0,040**		**Respiration**	**0,120**	

Tableau III.4a : Biomasses moyennes, taux de respiration et cortèges spécifiques principaux des déposivores et mixtes dans chaque division de la zone d'étude (suite et fin).

Sables fins (Sf)	%B	%B cumulée
Echinocardium cordatum	70,33	70,33
Cirriformia tentaculata	6,79	77,12
Corbula gibba	3,67	80,79
Tellina fabula	1,91	82,70
Owenia fusiformis	1,54	84,24
Tellina tenuis	1,42	85,66
Macoma balthica	1,35	87,01
Callianassa subterranea	1,32	88,33
Magelona mirabilis	1,22	89,56
Echiurus echiurus	1,17	90,72
Acrocnida brachiata	0,97	91,69
Upogebia deltaura	0,94	92,64
Abra alba	0,85	93,49
Arenicola marina	0,83	94,31
Notomastus latericeus	0,55	94,86
Lanice conchilega	0,53	95,39
Nucula hanleyi	0,36	95,75
Ampharete baltica	0,35	96,11
Nucula nitidosa	0,33	96,44
Urothoe brevicornis	0,29	96,73
Biomasse pondérée	**0,08**	
Respiration	**0,17**	

Tableau III.4b : Valeurs de paramètres initiaux du compartiment déposivores et mixtes

b)Déposivore et mixte	Valeurs initiales
X_3	Variable
P/B_3	0,95
I_3	35
R_3	Variable
M_3	0,2
E_3	0,7
C_{13}	0,7
C_{23}	0,3

compartiment sur l'ensemble de la zone est relativement faible 0,04gC/m². Cependant elle présente des valeurs très variables selon la division considérée avec un minimum de 0,018 gC/m² dans les Graviers et Cailloutis et un maximum de 0,086 gC/m² en mer du Nord. La valeur de P/B a été calculée en fonction des données de la bibliographie et de la composition faunistique majoritaire et est présentée dans le tableau III.4b (Cf. aussi Chapitre II.2.4).

Malgré les quelques changements ponctuels déjà évoqués, la composition spécifique du compartiment est relativement stable d'une division à l'autre. *Echinocardium cordatum* est considéré comme un déposivore non sélectif alors qu'*Arcopagia crassa* et *Abra alba* ont un régime mixte (déposivore et suspensivore). Les déposivores se nourrissent de matière organique détritique essentiellement, une partie de cette matière est difficilement assimilable. L'efficacité d'absorption, et donc réciproquement le taux d'égestion, est fonction de la nature de la source trophique ingérée. Il est donc clair que la sélectivité de l'organisme joue un rôle très important. Par exemple, Byren *et al.* (2002) ont montré qu'il pouvait y avoir une différence d'un facteur 3 dans l'assimilation de deux amphipodes un déposivore sélectif (*Pontoporeia femorata*) et un non-sélectif (*Pontoporeia affinis*). De manière générale, l'efficacité d'absorption de matériel peu labile (et donc des déposivores non-sélectifs) semble être inférieure à 10% comme cela a été montré pour le bivalve *Abra ovata* Charles, 1996 #827}. Cette valeur est assez proche de celle proposée par Cammen (1980) pour le polychaete *Nereis succinea*. A partir de ces données, j'ai admis une valeur d'égestion de 0,9 an^{-1} pour le compartiment des déposivores et mixtes (Tableau III.4b). A partir des valeurs de P/B et d'égestion la valeur du taux d'ingestion a été calculée. Nous avons évalué la préférence trophique des déposivores et mixtes à 0,7 pour les détritus et 0,3 pour les bactéries (Tableau III.4b).

Suspensivores

Les suspensivores sont quasiment intégralement dominés par les bivalves dont la taille et la biomasse individuelle peuvent être très importantes et ce quelle que soit la division considérée (Tableau III.5a). Deux espèces, le couteau américain *Ensis directus* et le cardidae *Laevicardium crassum* co-dominent quasiment toutes les divisions (>40% systématiquement et même 70% dans les sables grossiers) à l'exception majeure de la baie de Seine où les groupes les plus contributifs sont le bivalve *Venerupis senegalensis* et l'échinoderme *Ophiothrix fragilis* (seule espèces n'appartenant pas au mollusque ayant une forte contribution au sein du compartiment avec le polychaete *Sabellaria spinulosa* en mer du Nord : 4,57%). Il faut également noter qu'à titre d'exception qu'en mer du Nord et sur les sables fins *Laevicardium crassum* voit son importance diminuer au profit des bivalves *Lutraria angustior* (mer du Nord) ou *Spisula solida* (sables fins). A l'opposé, sur les graviers et cailloutis, c'est le couteau qui va perdre sa dominance au profit de l'amande de mer *Glycymeris*

Tableau III.5a : Biomasses moyennes, taux de respiration et cortèges spécifiques principaux des suspensivores dans chaque division de la zone d'étude

a)Total	%B	%B cumulée	Baie de Seine (BS)	%B	%B cumulée	Manche orientale (MO)	%B	%B cumulée
Ensis directus	30,22	30,22	*Venerupis senegalensis*	33,18	33,18	*Ensis directus*	32,71	32,71
Laevicardium crassum	12,99	43,21	*Ophiothrix fragilis*	13,57	46,76	*Laevicardium crassum*	15,75	48,47
Lutraria	5,94	49,15	*Mya arenaria*	11,57	58,32	*Lutraria*	9,37	57,84
Glycymeris glycymeris	5,54	54,69	*Aequipecten opercularis*	7,15	65,47	*Glycymeris glycymeris*	5,24	63,08
Acanthocardia (Rudicardium) tuberculata	4,55	59,24	*Lutraria lutraria*	6,49	71,97	*Spisula solida*	3,96	67,04
Spisula solida	4,27	63,51	*Laevicardium crassum*	6,46	78,42	*Acanthocardia (Rudicardium) tuberculata*	3,59	70,63
Ophiothrix fragilis	2,92	66,43	*Lutraria angustior*	4,22	82,64	*Ensis arcuatus*	2,63	73,26
Solecurtus scopula	2,77	69,20	*Paphia rhomboides*	3,37	86,00	*Ophiothrix fragilis*	2,37	75,64
Mytilus edulis	2,74	71,94	*Thyone fusus*	2,67	88,67	*Aequipecten opercularis*	2,27	77,91
Aequipecten opercularis	2,57	74,52	*Glycymeris glycymeris*	2,07	90,74	*Solecurtus scopula*	2,18	80,09
Laevicardium crassum	2,46	76,97	*Ensis arcuatus*	1,88	92,62	*Paphia rhomboides*	2,17	82,26
Mya arenaria	2,43	79,40	*Dosinia lupinus*	1,66	94,28	*Mytilus edulis*	2,16	84,42
Paphia rhomboides	2,20	81,60	*Crepidula fornicata*	1,65	95,92	*Laevicardium crassum*	1,94	86,36
Ensis arcuatus	2,13	83,73	*Spisula solida*	1,39	97,32	*Mya arenaria*	1,92	88,28
Donax vittatus	1,73	85,46	*Pomatoceros triqueter*	0,73	98,05	*Solen marginatus*	1,87	90,15
Crepidula fornicata	1,62	87,09	*Phaxas pellucidus*	0,51	98,56	*Crepidula fornicata*	1,82	91,97
Solen marginatus	1,58	88,67	*Dosinia exoleta*	0,33	98,89	*Donax vittatus*	1,57	93,54
Venerupis senegalensis	1,43	90,10	*Spisula subtruncata*	0,23	99,12	*Ensis ensis*	1,02	94,56
Lutraria lutraria	1,36	91,46	*Timoclea ovata*	0,22	99,34	*Venerupis senegalensis*	0,91	95,47
Lutraria angustior	1,32	92,79	*Spisula elliptica*	0,22	99,56	*Chlamys varia*	0,78	96,25
Biomasse pondérée	**0,404**		**Biomasse pondérée**	**0,23**		**Biomasse pondérée**	**0,585**	
Respiration	**0,746**		**Respiration**	**0,426**		**Respiration**	**1,077**	

Tableau III,5a : Biomasses moyennes, taux de respiration et cortèges spécifiques principaux des suspensivores dans chaque division de la zone d'étude (suite)

Mer du Nord (MN)	%B	%B cumulée	Graviers et Cailloutis (G&C)	%B	%B cumulée	Sables grossiers (Sg)	%B	%B cumulée
Ensis directus	32,91	32,91	*Laevicardium crassum*	14,65	14,65	*Ensis directus*	47,24	47,24
Lutraria angustior	27,93	60,84	*Glycymeris glycymeris*	13,83	28,47	*Laevicardium crassum*	22,85	70,09
Ensis arcuatus	15,30	76,14	*Lutraria*	11,81	40,28	*Spisula solida*	3,48	73,57
Venerupis senegalensis	4,65	80,79	*Mytilus edulis*	9,10	49,39	*Solecurtus scopula*	3,25	76,82
Sabellaria spinulosa	4,57	85,36	*Ophiothrix fragilis*	7,26	56,64	*Glycymeris glycymeris*	2,88	79,69
Paphia rhomboides	4,25	89,61	*Paphia rhomboides*	6,05	62,70	*Ensis arcuatus*	2,57	82,27
Spisula solida	2,23	91,84	*Aequipecten opercularis*	5,30	68,00	*Mya arenaria*	2,32	84,59
Spisula subtruncata	2,06	93,90	*Mya arenaria*	4,82	72,82	*Aequipecten opercularis*	2,00	86,59
Crepidula fornicata	1,20	95,09	*Crepidula fornicata*	4,76	77,58	*Ophiothrix fragilis*	1,81	88,40
Ophiothrix fragilis	1,14	96,23	*Laevicardium crassum*	4,11	81,69	*Solen marginatus*	1,67	90,06
Donax vittatus	1,12	97,35	*Lutraria angustior*	3,10	84,79	*Thyone fusus*	1,42	91,48
Pomatoceros lamarcki	0,55	97,91	*Venerupis senegalensis*	2,29	87,08	*Ophiothrix fragilis*	1,19	92,67
Pomatoceros triqueter	0,50	98,41	*Ensis arcuatus*	2,24	89,32	*Crepidula fornicata*	1,18	93,85
Modiolus modiolus	0,35	98,76	*Solecurtus scopula*	2,15	91,48	*Venerupis saxatilis*	0,87	94,72
Diplodonta rotundata	0,32	99,07	*Chlamys varia*	1,97	93,44	*Mytilus edulis*	0,86	95,59
Striarca lactea	0,23	99,31	*Ensis directus*	1,44	94,88	*Donax vittatus*	0,81	96,40
Pododesmus patelliformis	0,22	99,53	*Ophiothrix fragilis*	0,85	95,73	*Venerupis senegalensis*	0,79	97,19
Thracia villosiuscula	0,08	99,61	*Polycarpa gracilis*	0,74	96,47	*Mactra stultorum*	0,74	97,93
Tellimya ferruginosa	0,07	99,68	*Dosinia exoleta*	0,59	97,05	*Paphia rhomboides*	0,63	98,56
Musculus discors	0,06	99,74	*Ensis spp*	0,53	97,58	*Dosinia lupinus*	0,33	98,89
Biomasse pondérée	**0,154**		**Biomasse pondérée**	**0,248**		**Biomasse pondérée**	**0,626**	
Respiration	**0,286**		**Respiration**	**0,459**		**Respiration**	**1,152**	

Tableau III.5a : Biomasses moyennes, taux de respiration et cortèges spécifiques principaux des suspensivores dans chaque division de la zone d'étude (suite et fin).

Sables fins (Sf)	%B	%B cumulée
Ensis directus	32,37	32,37
Spisula solida	12,25	44,62
Acanthocardia (Rudicardium) tuberculata	10,74	55,36
Venerupis senegalensis	6,13	61,49
Mya arenaria	5,73	67,22
Donax vittatus	5,31	72,53
Ensis arcuatus	5,29	77,82
Lutraria angustior	5,03	82,86
Spisula elliptica	3,43	86,29
Lutraria lutraria	3,22	89,50
Ensis ensis	3,04	92,55
Solen marginatus	2,96	95,51
Ensis spp	1,15	96,66
Ophiothrix fragilis	0,76	97,43
Tellimya ferruginosa	0,52	97,94
Phaxas pellucidus	0,46	98,41
Thyone fusus	0,45	98,86
Spisula subtruncata	0,21	99,07
Crepidula fornicata	0,20	99,27
Timoclea ovata	0,16	99,43
Biomasse pondérée	**0,526**	
Respiration	**0,969**	

Tableau III.5b : Valeurs de paramètres initiaux du compartiment suspensivore

b) Suspensivores	Valeurs initiales
X_4	Variable
P/B_4	0,8
I_4	5
R_4	Variable
M_4	0,2
E_4	0,4
C_{14}	0,6
C_{24}	0,4

glycymeris. De la même manière que pour le compartiment précédent, la contribution d'une dizaine d'espèces suffit pour représenter 90% de la biomasse (tableau III.5a). Le compartiment possède une biomasse moyenne assez élevée sur l'ensemble de la zone (0,404 gC/m²), au sein des divisions il existe deux catégories : la Manche orientale (0,585 gC/m²), les sables grossiers (0,626 gC/m²) et les sables fins (0,526 gC/m²) ont une biomasse moyenne élevée alors que pour la baie de Seine (0,23 gC/m²), la mer du Nord (0,154 gC/m²) et les graviers et cailloutis (0,248 gC/m²) présentent des valeurs plus faibles. Pour illustrer le caractère plus labile des ressources utilisées par les suspensivores nous avons choisi une préférence trophique de 0,4 pour les bactéries et 0,6 pour les détritus. La valeur de P/B a été calculée en fonction des données de la bibliographie (Cf. aussi Chapitre II.2.4) et de la composition faunistiques majoritaire (Tableau III.5b)

L'efficacité d'assimilation des suspensivores dépend de la nature et de la quantité des particules ingérées (Navarro *et al.* 1992, Bayne *et al.* 1993). Bayne *et al.* (1993) ont trouvé une assimilation de l'ordre de 0,5 quelles que soient la quantité et la qualité du seston chez *Mytilus edulis* et Iglesias *et al.* (1992) ont déterminé une assimilation du même ordre de grandeur chez *Cerastoderma edule*. La palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* semble avoir une capacité d'absorption entre 0,5 et 0,6 (Sorokin & Giovanardi 1995). Nous avons choisi une valeur initiale de 0,4 pour le taux d'égestion (correspondant à un taux d'assimilation de 0,6). Les valeurs initiales d'ingestion calculée à partir de ces valeurs étant très faibles pour ce compartiment (~2), nous avons choisi de prendre la valeur de 5 proche de celle trouvée par Blanchet (2004) pour les suspensivores subtidaux du bassin d'Arcachon (Tableau III.5b).

Carnivores

Dix taxa dominent le groupe des carnivores, huit espèces dont deux echinodermes (*Psammechinus miliaris* et *Asterias rubens*) et sept polychètes (*Nephtys caeca*, *N. assimilis*, *N. hombergi*, *Marphysa sanguinea*, *Pelogenia arenosa*, *Sthenelais boa* et *Lumbrineris fragilis*) et le phylum Nemertina (Tableau III.6a). Pour chaque division, les cinq taxas contribuant le plus aux carnivores sont systématiquement parmi ces dix taxa dominants. Les deux espèces d'échinodermes dominent sur la moyenne de l'ensemble de la zone (53%), dans la division Manche orientale (56%) et dans les graviers et cailloutis (56%). Les deux espèces les plus contributives sont des polychètes en baie de Seine (75%) et sur les sables grossiers (35%). Pour finir, il y a co-dominance Nemertina et *Asterias rubens* (71%) en mer du Nord et Nemertina et *Nephtys hombergi* dans les sables fins (37%). En moyenne, il y a 0,03 gC/m² sur toute notre zone, ce même ordre de grandeur peut être trouvé en division Manche orientale (0,035 gC/m²) en division graviers et cailloutis (0,034 gC/m²) et en division sable fin (0,036 gC/m²). Avec 0,105 g, la baie de Seine domine en terme de biomasse de carnivore, la

Tableau III.6a : Biomasses moyennes, taux de respiration et cortèges spécifiques principaux des carnivores dans chaque division de la zone d'étude

a)Total	%B	%B cumulée	Baie de Seine (BS)	%B	%B cumulée	Manche orientale (MO)	%B	%B cumulée
Psammechinus miliaris	28,30	28,30	*Nephtys caeca*	59,74	59,74	*Asterias rubens*	29,83	29,83
Asterias rubens	24,91	53,21	*Sthenelais boa*	16,00	75,74	*Psammechinus miliaris*	26,66	56,49
Nephtys caeca	7,04	60,26	*Nephtys assimilis*	7,31	83,06	*Marphysa sanguinea*	7,80	64,29
Marphysa sanguinea	4,09	64,35	*Marphysa sanguinea*	5,65	88,71	*Nephtys caeca*	5,54	69,83
Pelogenia arenosa	3,95	68,30	*Lumbrineris fragilis*	2,31	91,02	*Pelogenia arenosa*	3,72	73,55
Nephtys hombergii	2,75	71,05	*Asterias rubens*	1,99	93,01	*Nephtys assimilis*	2,51	76,06
Nephtys assimilis	2,75	73,79	*Gattyana cirrhosa*	1,58	94,59	*Lumbrineris latreilli*	2,33	78,40
Nemertina spp	2,62	76,41	*Sigalion mathildae*	1,33	95,92	*Sigalion mathildae*	2,07	80,47
Lumbrineris latreilli	2,48	78,89	*Nephtys cirrosa*	0,99	96,91	*Nephtys hombergii*	2,04	82,50
Fimbriosthenelais minor	2,06	80,95	*Nephtys hombergii*	0,62	97,53	*Fimbriosthenelais minor*	1,94	84,44
Sigalion mathildae	1,98	82,93	*Aphroditidae spp*	0,53	98,06	*Psammechinus miliaris*	1,60	86,05
Psammechinus miliaris	1,83	84,76	*Marphysa bellii*	0,49	98,55	*Lumbrineris fragilis*	1,45	87,50
Lumbrineris fragilis	1,45	86,21	*Glycinde nordmanni*	0,44	98,99	*Nephtys longosetosa*	1,35	88,85
Nephtys longosetosa	1,32	87,53	*Nemertina spp*	0,24	99,22	*Gattyana cirrhosa*	1,06	89,91
Gattyana cirrhosa	1,07	88,60	*Lumbrineris latreilli*	0,19	99,41	*Sthenelais boa*	0,85	90,75
Sthenelais boa	1,02	89,62	*Pholoe inornata*	0,10	99,51	*Nephtys cirrosa*	0,61	91,37
Sthenelais boa	0,90	90,52	*Antalis vulgaris*	0,10	99,61	*Cerebratulus marginatus*	0,61	91,98
Cerebratulus marginatus	0,65	91,16	*Lumbrineris gracilis*	0,09	99,70	*Tubulanus annulatus*	0,42	92,40
Nephtys cirrosa	0,60	91,76	*Phyllodoce (Anaitides) lineata*	0,09	99,78	*Sthenelais limicola*	0,39	92,79
Tubulanus annulatus	0,45	92,21	*Glycera lapidum*	0,07	99,86	*Eunice pennata*	0,38	93,16
Biomasse pondérée	**0,03**		**Biomasse pondérée**	**0,105**		**Biomasse pondérée**	**0,035**	
Respiration	**0,046**		**Respiration**	**0,159**		**Respiration**	**0,053**	

Tableau III.6a : Biomasses moyennes, taux de respiration et cortèges spécifiques principaux des carnivores dans chaque division de la zone d'étude (suite)

Mer du Nord (MN)	%B	%B cumulée	Graviers et Cailloutis (G&C)	%B	%B cumulée	Sables grossiers (Sg)	%B	%B cumulée
Asterias rubens	39,89	39,89	*Asterias rubens*	30,08	30,08	*Marphysa sanguinea*	21,92	21,92
Nemertina	30,86	70,75	*Psammechinus miliaris*	26,71	56,79	*Nephtys caeca*	13,96	35,89
Nephtys caeca	6,32	77,07	*Nephtys caeca*	22,79	79,57	*Pelogenia arenosa*	7,43	43,32
Nephtys hombergii	6,10	83,18	*Pelogenia arenosa*	4,22	83,79	*Nephtys assimilis*	7,17	50,49
Psammechinus miliaris	3,61	86,79	*Fimbriosthenelais minor*	1,94	85,73	*Lumbrineris latreilli*	5,98	56,47
Nephtys assimilis	2,54	89,32	*Psammechinus miliaris*	1,93	87,66	*Nephtys hombergii*	5,19	61,65
Gattyana cirrhosa	1,95	91,28	*Lumbrineris fragilis*	1,19	88,85	*Sigalion mathildae*	4,09	65,74
Sthenelais boa	1,45	92,72	*Gattyana cirrhosa*	1,10	89,95	*Lumbrineris fragilis*	3,99	69,73
Nephtys longosetosa	1,16	93,88	*Sthenelais boa*	0,85	90,79	*Nephtys longosetosa*	3,67	73,40
Lumbrineris fragilis	0,96	94,84	*Nephtys assimilis*	0,82	91,62	*Psammechinus miliaris*	3,52	76,92
Lumbrineris latreilli	0,81	95,66	*Marphysa sanguinea*	0,73	92,34	*Gattyana cirrhosa*	2,41	79,33
Nephtys cirrosa	0,59	96,24	*Nephtys hombergii*	0,67	93,01	*Sthenelais boa*	2,37	81,70
Sigalion mathildae	0,56	96,81	*Cerebratulus marginatus*	0,61	93,62	*Nephtys cirrosa*	1,62	83,32
Marphysa sanguinea	0,41	97,22	*Tubulanus annulatus*	0,51	94,13	*Asterias rubens*	1,24	84,56
Lepidonotus squamatus	0,31	97,53	*Sthenelais boa*	0,46	94,58	*Tubulanus annulatus*	1,21	85,77
Cerebratulus	0,26	97,80	*Eumida spp*	0,46	95,04	*Lumbrineris latreilli*	1,05	86,83
Leucia nivea	0,23	98,02	*Eunice pennata*	0,38	95,42	*Nemertina spp*	0,89	87,72
Tubulanus polymorphus	0,19	98,22	*Cerebratulus*	0,27	95,69	*Scoletoma tetraura*	0,83	88,55
Glycera lapidum	0,19	98,40	*Nephtys caeca*	0,26	95,95	*Glycinde nordmanni*	0,75	89,30
Harmothoe spp	0,17	98,57	*Eunice pennata*	0,24	96,19	*Aphroditidae spp*	0,72	90,02
Biomasse pondérée	**0,076**		**Biomasse pondérée**	**0,034**		**Biomasse pondérée**	**0,018**	
Respiration	**0,115**		**Respiration**	**0,052**		**Respiration**	**0,028**	

Tableau III.6a : Biomasses moyennes, taux de respiration et cortèges spécifiques principaux des carnivores dans chaque division de la zone d'étude (suite et fin).

Tableau III.6b : Valeurs de paramètres initiaux du compartiment carnivores

Sables fins (Sf)	%B	%B cumulée
Nemertina spp	508,26	26,31
Nephtys hombergii	199,96	10,35
Sthenelais boa	176,35	9,13
Lumbrineris fragilis	161,15	8,34
Nephtys assimilis	158,98	8,23
Nephtys caeca	144,13	7,46
Sigalion mathildae	132,80	6,87
Asterias rubens	132,79	6,87
Nephtys longosetosa	53,74	2,78
Cerebratulus spp	47,00	2,43
Nephtys cirrosa	33,77	1,75
Sthenelais limicola	23,67	1,23
Eumida spp	18,84	0,98
Glycinde nordmanni	18,34	0,95
Marphysa bellii	17,66	0,91
Kefersteinia cirrata	12,52	0,65
Phyllodoce (Anaitides) mucosa	11,82	0,61
Eumida punctifera	8,82	0,46
Antalis vulgaris	6,16	0,32
Eteone foliosa	5,61	0,29
Biomasse pondérée	**0,036**	
Respiration	**0,055**	

b) Carnivores	Valeurs initiales
X_6	Variable
P/B_6	0,65
I_6	2
R_6	Variable
M_6	0,1
E_6	0,2
C_{36}	0,25
C_{46}	0,25
C_{56}	0,35
C_{76}	0.15

mer du Nord montre une valeur intermédiaire (0,076) et la valeur la plus faible est trouvée en division des sables grossiers (0,018 gC/m²). De la même manière que les deux compartiments précédents, la valeur de P/B a été calculée en fonction des données de la bibliographie (Cf. aussi Chapitre II.2.4) et de la composition faunistique majoritaire et est présentée dans le tableau III.6a.

Dans la mesure où les carnivores constituent le compartiment se nourrissant de matière vivante ou très fraîche, il a la ressource la plus labile. Le taux d'égestion est donc supposé très faible, nous avons choisi 0,2 pour ce compartiment. L'ingestion calculée était, de la même manière que précédemment, systématiquement trop faible pour équilibrer le modèle, j'ai finalement choisi la valeur de 2, intermédiaire entre la nôtre et celle de Blanchet (2004) (Tableau III.6b). J'ai considéré que la source de nourriture principale des carnivores se composaient de méiofaune, que la consommation de suspensivores et de déposivores et mixtes devait être similaire et que la consommation sur les omnivores était un peu plus anecdotique (Tableau III.6.b).

Omnivores

Les omnivores constituent un groupe composé essentiellement de décapodes natantia (*Crangon crangon*, *Alpheus macrocheles*…) ou reptentia (*Carcinus maenas*, *Galathea intermedia*…) et de gastéropodes (*Buccinum undatum*, *Nassarius reticulatus*…) et un peu plus en minorité en terme de nombre d'espèces d'échinodermes (*Ophiura ophiura*, *O. albida*, *Psammechinus miliaris*…). La présence de l'oursin *Psammechinus miliaris* dans le groupe des carnivores et des omnivores peut sembler surprenante. Cependant, dans la bibliographie cet oursin est considéré à la fois comme prédateur (Pearson 1971) et omnivore (Le Pape *et al.* 2007) ; ERMS 2010). Il n'était pas possible de trancher pour l'un ou l'autre groupe, nous avons donc choisi de le faire apparaître dans les deux compartiments. Ce principe sera approfondi pour déterminer les paramètres initiaux des compartiments intervenant dans le second modèle (Cf. Chapitre IV). De la même manière que pour le groupe des carnivores pour l'ensemble de la zone et chaque subdivision, les dominances de cinq espèces les plus contributives à la biomasse des omnivores s'organisent autour d'une dizaine d'espèces (Tableau III.7a). Plus précisément quatre espèces de décapodes (*Necora puber*, *Atelecyclus rotundatus*, *Diogenes pugilator* et *Pagurus bernhardus*), deux espèces de gastéropodes (*Buccinum undatum* et *Nassarius reticulatus*), trois espèces d'échinodermes (*Psammechinus miliaris*, *Ophiura ophiura* et *O. albida*) et deux espèces d'anthozoaires (*Urticina felina* et *Sagartia troglodytes*). L'oursin *Psammechinus miliaris* et le gastéropode *Buccinum undatum* co-dominent sur l'ensemble de la zone (34%), en Manche orientale (40%) et dans la division des graviers et cailloutis (42%). Le gastéropode co-domine avec le décapode *Necora puber* en baie de Seine (62%) et avec l'anémone *Urticina felina*. Les divisions mer du Nord et sables fins montrent une

Tableau III.7a : Biomasses moyennes, taux de respiration et cortèges spécifiques principaux des omnivores dans chaque division de la zone d'étude

a)Total	%B	%B cumulée	Baie de Seine (BS)	%B	%B cumulée	Manche orientale (MO)	%B	%B cumulée
Psammechinus miliaris	21,21	21,21	*Buccinum undatum*	36,64	36,64	*Psammechinus miliaris*	22,80	22,80
Buccinum undatum	13,41	34,62	*Necora puber*	32,93	69,57	*Buccinum undatum*	16,74	39,54
Necora puber	9,15	43,76	*Ophiura ophiura*	6,20	75,77	*Sagartia troglodytes*	8,19	47,73
Sagartia troglodytes	6,41	50,17	*Atelecyclus rotundatus*	4,00	79,76	*Nassarius reticulatus*	7,88	55,61
Nassarius reticulatus	6,34	56,52	*Ophiura spp*	3,69	83,46	*Atelecyclus rotundatus*	4,60	60,21
Urticina felina	5,62	62,13	*Sagartia troglodytes*	2,72	86,18	*Urticina felina*	4,22	64,43
Diogenes pugilator	4,16	66,29	*Nassarius reticulatus*	2,72	88,89	*Diogenes pugilator*	4,09	68,52
Atelecyclus rotundatus	3,99	70,28	*Liocarcinus depurator*	2,15	91,04	*Nassarius reticulatus*	3,76	72,28
Nassarius reticulatus	3,50	73,78	*Corystes cassivelaunus*	1,53	92,57	*Cereus pedunculatus*	3,28	75,56
Cereus pedunculatus	3,05	76,83	*Ebalia tuberosa*	1,13	93,71	*Ophiura ophiura*	3,21	78,77
Ophiura ophiura	2,84	79,66	*Thia scutellata*	1,11	94,82	*Liocarcinus holsatus*	3,09	81,86
Liocarcinus holsatus	2,10	81,76	*Pagurus bernhardus*	1,03	95,85	*Psammechinus miliaris*	1,37	83,23
Psammechinus miliaris	1,37	83,14	*Cerianthus lloydi*	0,71	96,56	*Thia scutellata*	1,13	84,36
Ophiura spp	0,90	84,04	*Liocarcinus pusillus*	0,62	97,18	*Pagurus bernhardus*	0,79	85,16
Thia scutellata	0,89	84,92	*Glycera gigantea*	0,46	97,64	*Epizoanthus couchii*	0,79	85,94
Epizoanthus couchii	0,72	85,64	*Processa spp*	0,40	98,04	*Cerianthus lloydi*	0,78	86,73
Epitonium clathrus	0,71	86,35	*Processa parva*	0,40	98,44	*Epitonium clathrus*	0,77	87,49
Pagurus cuanensis	0,64	86,99	*Ophiura albida*	0,33	98,76	*Pagurus cuanensis*	0,69	88,18
Pagurus bernhardus	0,61	87,60	*Eunereis longissima*	0,31	99,07	*Alpheus macrocheles*	0,55	88,73
Liocarcinus depurator	0,60	88,20	*Conilera cylindracea*	0,18	99,26	*Trivia monacha*	0,52	89,25
Biomasse pondérée	**0,04**		**Biomasse pondérée**	**0,05**		**Biomasse pondérée**	**0,04**	
Respiration	**0,066**		**Respiration**	**0,082**		**Respiration**	**0,066**	

Tableau III.7a : Biomasses moyennes, taux de respiration et cortèges spécifiques principaux des omnivores dans chaque division de la zone d'étude (suite)

Mer du Nord (MN)	%B	%B cumulée	Graviers et Cailloutis (G&C)	%B	%B cumulée	Sables grossiers (Sg)	%B	%B cumulée
Sagartia troglodytes	30,85	30,85	*Psammechinus miliaris*	26,59	26,59	*Buccinum undatum*	22,11	22,11
Urticina felina	25,07	55,93	*Buccinum undatum*	15,47	42,06	*Urticina felina*	10,53	32,64
Ophiura ophiura	12,07	68,00	*Necora puber*	11,47	53,53	*Nassarius reticulatus*	10,46	43,10
Diogenes pugilator	10,31	78,31	*Sagartia troglodytes*	10,39	63,92	*Sagartia troglodytes*	7,73	50,83
Psammechinus miliaris	4,52	82,83	*Urticina felina*	6,89	70,81	*Liocarcinus holsatus*	6,51	57,34
Nassarius reticulatus	4,05	86,88	*Atelecyclus rotundatus*	5,22	76,04	*Diogenes pugilator*	5,99	63,34
Liocarcinus holsatus	1,64	88,52	*Nassarius reticulatus*	2,67	78,71	*Nassarius reticulatus*	5,47	68,81
Anthozoa spp	1,63	90,16	*Psammechinus miliaris*	1,92	80,63	*Ophiura ophiura*	5,29	74,10
Cerianthus lloydi	1,35	91,50	*Ophiura ophiura*	1,88	82,52	*Cereus pedunculatus*	4,77	78,87
Pisidia longicornis	1,13	92,64	*Liocarcinus depurator*	1,42	83,94	*Atelecyclus rotundatus*	3,55	82,42
Atylus swammerdami	0,96	93,60	*Ophiura spp*	1,11	85,05	*Psammechinus miliaris*	1,71	84,13
Corystes cassivelaunus	0,86	94,46	*Epizoanthus couchii*	1,02	86,06	*Ophiura spp*	1,58	85,71
Thia scutellata	0,76	95,22	*Epitonium clathrus*	0,89	86,96	*Thia scutellata*	1,51	87,22
Processa canaliculata	0,68	95,90	*Pagurus cuanensis*	0,80	87,76	*Liocarcinus depurator*	0,89	88,10
Glycera convoluta	0,53	96,43	*Liocarcinus holsatus*	0,68	88,44	*Pagurus bernhardus*	0,79	88,90
Glycera celtica	0,38	96,81	*Alpheus macrocheles*	0,64	89,07	*Trivia monacha*	0,76	89,66
Glycera oxycephala	0,31	97,12	*Cerianthus lloydi*	0,64	89,71	*Corystes cassivelaunus*	0,67	90,32
Ebalia tuberosa	0,31	97,43	*Macropodia tenuirostris*	0,58	90,29	*Liocarcinus marmoreus*	0,67	90,99
Pagurus bernhardus	0,30	97,73	*Eunereis longissima*	0,57	90,85	*Pagurus bernhardus*	0,59	91,58
Eunereis longissima	0,27	98,00	*Macropodia rostrata*	0,54	91,39	*Ebalia tuberosa*	0,56	92,14
Biomasse pondérée	**0,063**		**Biomasse pondérée**	**0,036**		**Biomasse pondérée**	**0,04**	
Respiration	**0,103**		**Respiration**	**0,059**		**Respiration**	**0,066**	

Tableau III.7a : Biomasses moyennes, taux de respiration et cortèges spécifiques principaux des omnivores dans chaque division de la zone d'étude (suite et fin).
Tableau III.7b : Valeurs de paramètres initiaux du compartiment omnivore.

Sables fins (Sf)	%B	%B cumulée
Nassarius reticulatus	25,86	25,86
Diogenes pugilator	16,85	42,71
Sagartia troglodytes	15,03	57,74
Ophiura ophiura	11,97	69,71
Pagurus bernhardus	6,90	76,61
Thia scutellata	3,97	80,58
Liocarcinus holsatus	3,79	84,37
Trivia monacha	1,94	86,31
Liocarcinus marmoreus	1,70	88,01
Liocarcinus depurator	1,42	89,43
Processa canaliculata	1,34	90,78
Euspira catena	1,30	92,07
Pinnotheres pisum	1,25	93,32
Atylus swammerdami	0,95	94,27
Glycera convoluta	0,69	94,97
Eunereis longissima	0,69	95,66
Euspira pulchella	0,65	96,30
Glycera alba	0,56	96,86
Glycera gigantea	0,36	97,22
Glycera oxycephala	0,31	97,54
Biomasse pondérée	**0,036**	
Respiration	**0,059**	

b) Omnivores	Valeurs initiales
X_7	Variable
P/B_7	0,7
I_7	2
R_7	Variable
M_7	0,1
E_7	0,25
C_{17}	0,1
C_{27}	0,1
C_{37}	0,2
C_{47}	0,2
C_{57}	0,2
C_{67}	0,2

configuration particulière où *Sagartia troglodytes* et *Urticina felina* dominent (56%) et *Nassarius reticulatus* et *Diogenes pugilator* (43%) respectivement. La biomasse moyenne sur l'ensemble de la zone et sur beaucoup de divisions est relativement stable (0,036 à 0,04 gC/m²). La baie de Seine et la mer du Nord présentent des valeurs un peu plus élevées avec 0,05 et 0,063 gC/m² (Tableau III.7a). Dans la mesure où les omnivores sont partiellement des prédateurs leurs paramètres physiologiques sont proches de ceux des carnivores. La présence dans ce groupe d'organismes de grande taille implique une productivité relativement faible, cependant le groupe présente également des espèces plus opportunistes, donc ayant un P/B plus élevé que le compartiment des carnivores (Tableau III.7b).

Les omnivores, par définition, se nourrissent en partie de la même source que les carnivores et en partie de source plus réfractaire. Un taux d'égestion de 0,25 a été choisi en conséquence et nous avons gardé le même taux d'ingestion que les carnivores (Tableau III.7b). Les omnivores se nourrissent à partir de tous les compartiments excepté celui des poissons. Nous avons considéré que le compartiment comportait une préférence trophique similaire pour les détritus et les bactéries d'une part et pour les organismes du meiobenthos et macrobenthos d'autres part (Tableau III.7b).

Poissons

Les paramètres du compartiment de poissons ne sont pas issus de mon étude. La présence de ce compartiment vient de la volonté de « boucler » le réseau en faisant intervenir un groupe de prédateurs supérieurs hors invertebrés benthiques. Sur la base des données de Mackinson & Daskalov (2007), la valeur moyenne de biomasse et de productivité à partir de la moyenne des biomasses de poissons plats (plies, soles, flétan, limande…) 0,24 gC/m² trouvée était trop élevée, la valeur initiale a donc été ramenée à 0,15 gC/m² (Tableau III.8). J'ai choisi des paramètres d'égestion et d'ingestion proches de ceux des compartiments précédents (Tableau III.8). Nous avons supposé une prédation plus importante sur les suspensivores et déposivores et mixtes due à leur sédentarité, suivi par les omnivores qui même mobiles restent assez visibles de par leur grande taille puis les carnivores et enfin la méiofaune (Tableau III.8).

Tableau III.8 : Valeurs initiales des paramètres du compartiment poissons

Poissons	Valeurs initiales
X_8	0,15
P/B_8	0,3
I_8	3
R_8	0,105
M_8	0,1
E_8	0,3
C_{38}	0,35
C_{48}	0,35
C_{58}	0 ,05

C_{68}	0,1
C_{78}	0,25

Les comparaisons entre les modèles appliqués à différentes échelles d'observation se sont faites sur la base de ces valeurs initiales. Les données disponibles ne permettaient pas la modification des paramètres des compartiments bactérien, méiofaune et poisson suivant les échelles d'observations. Seuls les compartiments macrobenthiques, pour lesquels nous avions des données, voyaient leur paramètre biomasse se modifier suivant les divisions.

III.2.3/Répartition des groupes trophiques au sein de la zone d'étude

La figure III.2a montre que quelle que soit la division considérée ce sont les biomasses des suspensivores qui dominent les autres groupes. En effet, les suspensivores sont essentiellement composés d'espèces de mollusques bivalves à large biomasse individuelle. Chez les autres groupes en revanche il n'y a pas de tendance évidente. Ils présentent des contributions variables suivant la zone considérée. Par exemple, les déposivores et mixtes sont dominants après les suspensivores en mer du Nord, intermédiaires en baie de Seine et en minorité sur les graviers et cailloutis.

En termes de nombre d'espèces par groupe trophique en revanche, le patron est extrêmement stable quelle que soit la division considérée (III.2b). Il y a une nette dominance de la richesse spécifique des déposivores et mixtes, ce qui implique un grand nombre d'espèces avec une faible biomasse individuelle. Après viennent les compartiments des carnivores et des omnivores qui ont environ les mêmes nombres d'espèces sauf l'ensemble de la zone et sur la division Graviers et Cailloutis où les omnivores dominent légèrement. Pour finir le groupe des suspensivores comportent le moins d'espèces, excepté en baie de Seine où ils sont plus importants que les carnivores.

Au niveau des contributions relatives de chaque division, la figure III.3a montre que la Manche orientale est la division qui contribue le plus à la biomasse de chaque groupe (Figure III.3a) que ce soit pour tout groupe confondu (67%) ou pour chaque groupe trophique. Elle présente notamment 80% de la biomasse de suspensivores. Puis vient ensuite la division mer du Nord (20% de la biomasse totale) et enfin baie de Seine (13%). Ce patron est respecté pour tous les groupes excepté les suspensivores dont la biomasse est plus importante en baie de Seine (13%) qu'en mer du Nord (7%). En ce qui concerne les « divisions sédiments » les dominances ne sont pas aussi claires (Figure III.3a). Les sables grossiers apportent la plus grande contribution à la biomasse totale (48%), puis les graviers et cailloutis (28%) et enfin les sables fins (24%). Il n'y a que les suspensivores qui suivent la même variation avec les mêmes ordres de grandeur. La majeure partie de la biomasse des déposivores est de la même manière apportée par les sables grossiers cependant ce sont ensuite les sables fins qui apportent le plus de contribution et les graviers grossiers pour finir. Les variations

dans les contributions de chaque division-sédiment sont semblables pour le groupe des carnivores et celui des omnivores, ils sont en revanche radicalement différents des précédents groupes. En effet, la plus forte contribution est apportée par les graviers et cailloutis 58% et 47% pour les carnivores et les omnivores respectivement. Puis la contribution diminue à mesure que les sédiments s'affinent.

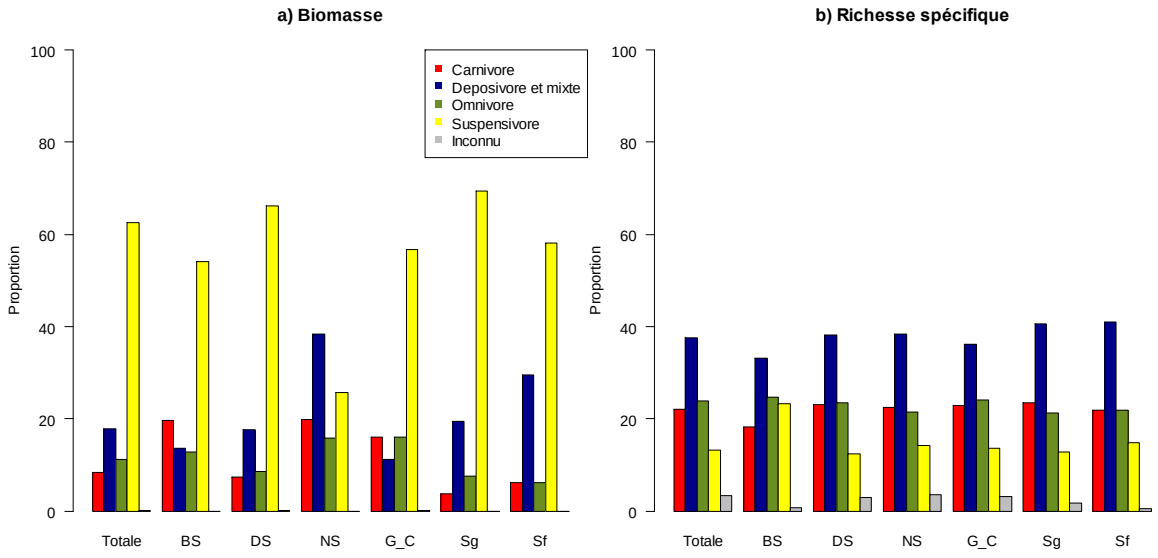


Figure III.2 : Contribution relative de chaque groupe trophique à a) la biomasse totale et b) à la richesse spécifique totale. Totale : Ensemble de la zone d'étude ; BS : Baie de Seine ; MO : Manche orientale ; NS : mer du Nord ; C_G : Graviers et Cailloutis ; Sg : Sables grossiers ; Sf : Sables fins

La contribution de toutes les divisions est illustrée en figure III.3b. Il est remarquable de constater que chaque division contribue de manière similaire pour chaque groupe trophique et ce qu'il s'agisse des sédiments ou de sites. De la même manière que pour la biomasse, c'est la Manche orientale qui contribue le plus à la richesse spécifique globale, puis la mer du Nord et enfin la baie de Seine. Il y a une co-dominance des contributions des graviers et cailloutis et des sables grossiers (~40% quel que soit le groupe) et la division sables fins contribue à hauteur de 20% environ.

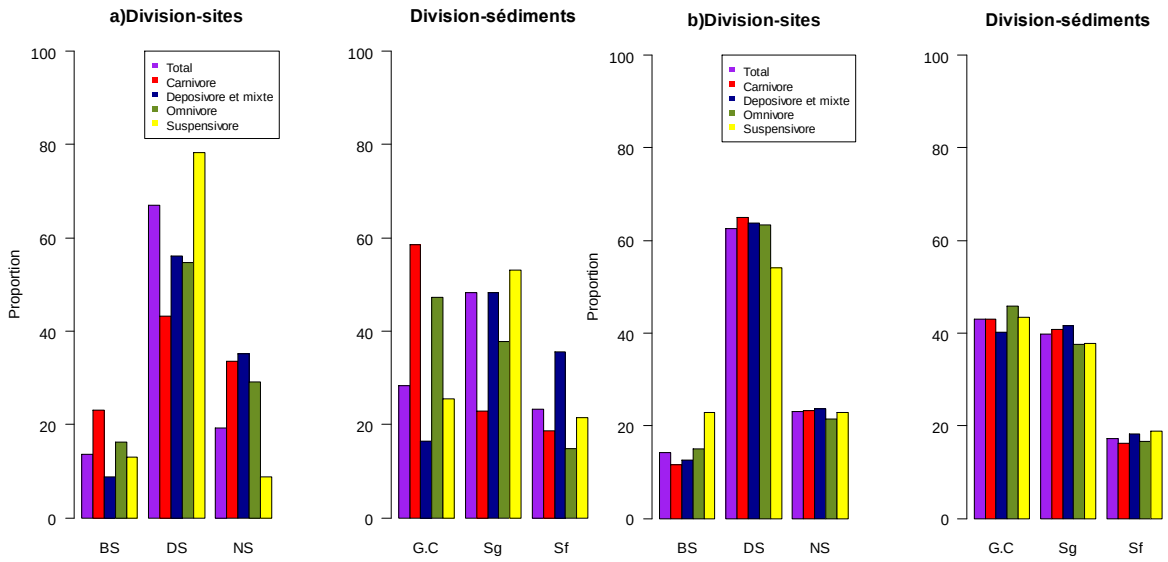


Figure III.3 : Contribution relative de chaque division-site et chaque division-sédiment à a) la biomasse totale et b) la richesse spécifique.

III.2.4/Résultats et discussion des modèles inverses équilibrés

La seconde partie de ce chapitre III relative aux résultats des modèles équilibrés pour chacune des divisions et sous-divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord et la discussion de ces résultats sont présentés au travers d'une publication qui a été soumise et acceptée à Marine Ecology : an evolutionary perspective, dans un numéro spécial consacré au compte rendu de la 44ème conférence European Marine Biology Symposium (EMBS) qui s'est tenu à Liverpool en septembre 2009.

Assessment of Benthic Ecosystem Functioning Through Trophic Web Modelling: The Example of the Eastern Basin of the English Channel and the Southern Bight of the North Sea

C. Garcia[1,2,3]*, P. Chardy[4], J.-M. Dewarumez[1,2,3] and J.-C. Dauvin[1,2,3]

[1]Université de Lille Nord de France, 59000 Lille, France

[2]Université Lille1, LOG, 28 avenue Foch, F-62930 Wimereux, France

[3]CNRS, UMR8187, F-62930 Wimereux, France

[4]Station Marine d'Arcachon, Université de Bordeaux1, UMR 5805 EPOC-OASU, 2 rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France

*Corresponding author

E-mail address : clement.garcia@univ-lille1.fr

Abstract

Benthic organisms appear to be accurate proxies for assessing coastal ecosystem structures and changes due to climatic and anthropogenic stresses. Functional studies of benthic systems are relatively recent, mainly because of the difficulties in obtaining the basic parameters for each benthic compartment (i.e., detritus, bacteria, meiofauna and macrofauna). Our study focuses on the eastern basin of the English Channel and the Southern Bight of the North Sea. Trophic web modelling was used to assess the functioning of the three main benthic community assemblages. In order to test and assess the relative importance of factors assumed to influence trophic structure (geographical environment and sedimentary particle size distribution), the study area was subdivided into divisions defined *a priori* according to the two main structural factors of community distribution; geographic distribution and sedimentary patterns. Then, a steady state trophic model utilising the inverse method was applied to a diagram composed of eight compartments, including detritus, bacteria, meiofauna, macrobenthos and fish. For each compartment, six physiological parameters were assessed, based on our own data, empirical relationships and literature data. This method allowed estimation of the flux of matter and energy within and between the units of the benthic system and assessment of the amount of trophic energy stored in these units (available mostly to fish). Our results showed that suspension-feeders control most of the matter transfer through the macrobenthic food web, except in the fine sand community where deposit-feeders play a dominant role. The results also showed that, whatever the geographic area, trophic structure is strongly linked

to the sedimentary conditions. Since benthic communities are connected through hydrodynamics, a model of the entire eastern basin of the English Channel would appear to be acceptable. However, the main sediment types must be taken into account when establishing relationships between the functional units.

Keywords: Trophic web/soft-bottom communities/functional unit/English Channel/North Sea

Introduction

Ecosystem functioning has recently become one of the main fields of interest in marine ecology (see Hooper *et al.*, 2005 for a review). According to Christensen *et al.* (1996), ecosystem functioning includes three main phenomena: ecosystem properties (i.e., the different functional compartments of an ecosystem and the rates of the processes that link the compartments together), ecosystem goods (i.e., the direct market values that an ecosystem can have) and ecosystem services (i.e., the direct or indirect benefits that ecosystems provide to humans). In marine benthic communities, ecosystem functioning has been primarily assessed with qualitative methods that identify the taxonomic composition or assemblage of the community. Although such methods highlight environmental stress (Bilyard 1987) (e.g., resistance to anthropogenic disturbances (Pearson & Rosenberg 1978), it is quite difficult to obtain information about functioning of the ecosystem from these methods (Warwick *et al.* 2002). In order to better investigate the roles of benthic invertebrates and the relationships between them, new tools such as trophic web modelling have been developed. They appear to be essential to synthesizing data, developing theories, discriminating between alternative competing explanations of how ecosystems function, and predicting the effect of human activities on the environment (Underwood 1990; Underwood 1996). Among the different trophic web models already developed, steady-state/dynamic-process models provide the most explicit representation of trophic interaction (Whipple *et al.* 2000), particularly the steady-state inverse model (Vézina & Platt 1988; Vézina 1989).

The benthic communities in the eastern English Channel have been widely studied, but mainly using qualitative methods (Dauvin 1997a). Few studies have dealt with the trophic web issues in this area, and those that have only examined two estuaries, the ones running into the Bay of Somme (Rybarczyk *et al.* 2003) and the Bay of Seine (Rybarczyk & Elkaim 2003). The inverse model simulation technique has been applied to estimate the carbon flows among the benthic ecosystem; this was done using the quantitative dataset for a large spatial area in the eastern basin of the English Channel.

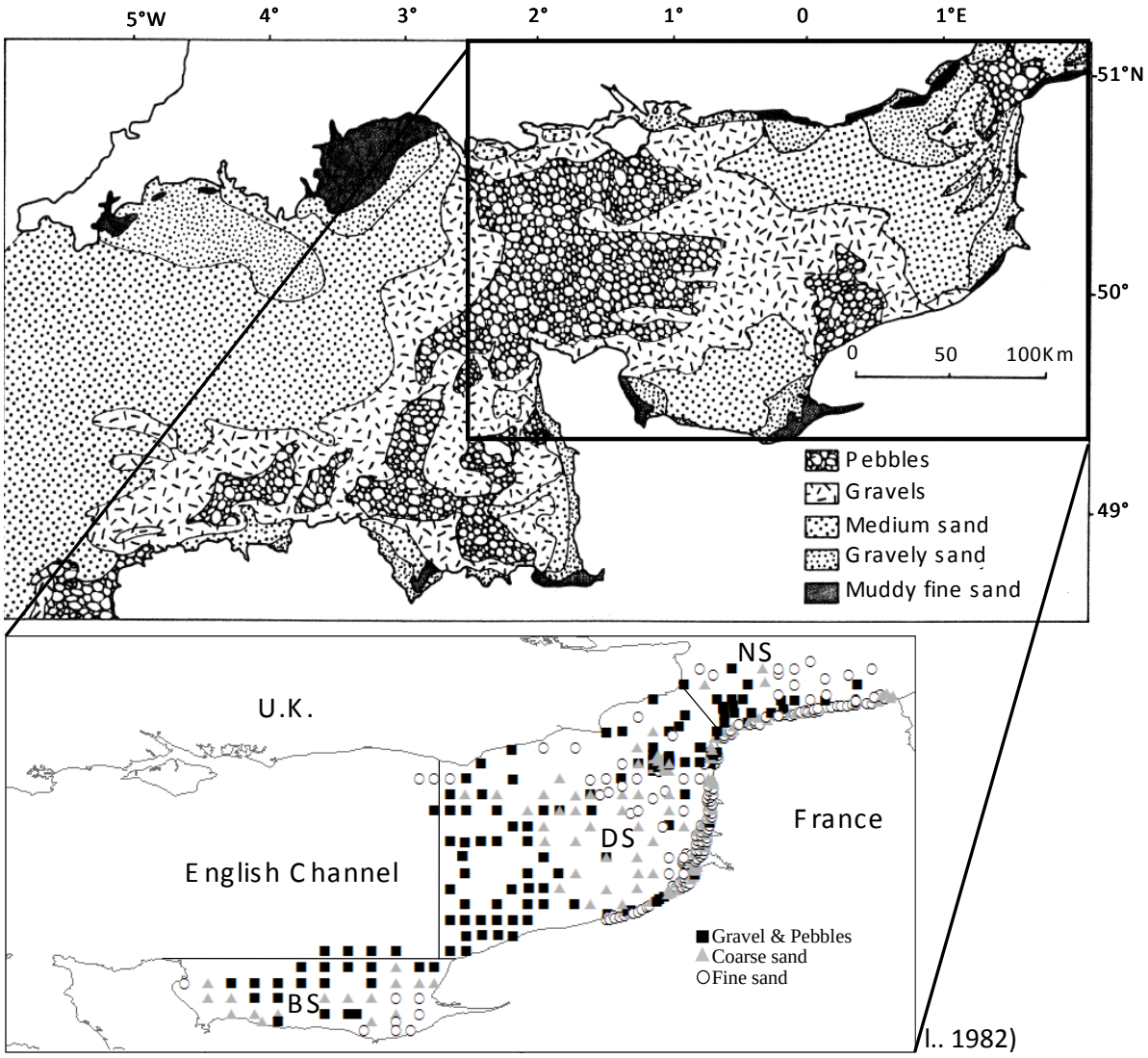
The main objective of our study was to test whether the trophic structure of benthic communities, through the relationships among benthic invertebrates, depends mainly on geography or on sediment type. Both of these factors are considered to have a strong correlation with the hydrodynamic pattern, itself influencing the organization of the benthic communities in our study site (Dauvin 1997a).

Material & Methods

Study site

The area studied is the eastern basin of the English Channel and the southern part of the North Sea, called the Southern Bight. This epicontinental sea is a shallow water zone (maximum 50 m) and is subjected to a variety of forces. The tidal range in this area is high, reaching about 9 m on the French coast of the Bay of Somme (Salomon & Breton 1991). The tidal current velocities are highly variable depending on the geographic position; they are usually stronger near the French coast than near the English coast (Salomon & Breton 1991). The water generally moves from the English Channel to the North Sea; however, a long period of strong easterly winds can reverse this trend (Salomon & Breton 1991). This pattern is also modified by the coastal geography and the presence of three estuaries (e.g., the Seine estuary, the Somme estuary and the Scheldt-Rhine-Meuse estuary complex). The hydrodynamics in the area creates particular structures, such as gyres, that retain the water masses in a restricted zone near the Bay of Seine or the Isle of Wright, for example.

The particle size of the sediment is strongly correlated with the hydrodynamics described above. In fact, there is a sedimentary gradient (Fig III.4), ranging from the coarse sediment in the middle of the Dover Strait to the fine sediment located in the area's bays and estuaries that follows the decreasing levels of hydrodynamics (Larsonneur *et al.* 1982). This differential sedimentation leads to a bio-sedimentary gradient from pebbles and gravel to fine sand in the places where five main communities have been previously identified (Cabioch & Glaçon 1975; Cabioch & Glaçon 1977; Cabioch *et al.* 1978): (i) the pebble and gravel community with sessile epifauna and *Ophiothrix fragilis* (Echinodermata), (ii) the coarse sand community with *Branchiostoma lanceolatum* (Cephalochordata), (iii) the fine-to-medium clean sand community with *Ophelia borealis* (Polychaeta), (iv) the muddy fine sand community with *Abra alba* (Mollusca) and (v) the “muddy heterogeneous” community with a mix of species from the pebble and gravel community, the coarse sand community and the muddy fine sand community.



l.. 1982)

Figure III. 4: Representation of the six geographic and sediment divisions of the eastern part of the English Channel and the southern bight of the North Sea.
NS=North Sea
DS=Dover strait
BS=Bay of Seine

Sampling strategy

The macrofaunal material was collected between 2006 and 2008 in an area ranging from the eastern basin of the English Channel and the southern bight of the North Sea (from 0° longitude to the Franco-Belgian border). The main objective was to update the benthic invertebrate data set 30 years after the first complete benthic sampling in the English Channel during the *RCP Manche* survey (Cabioch & Glaçon 1975; Cabioch & Glaçon 1977; Cabioch *et al.* 1978). The secondary objective was to supply the first quantitative description of the benthic communities in this entire area in order to assess the trophic structure of the benthic communities by modelling the carbon mass transfers.

Quantitative samples were taken with a 0.25 m² Hamon grab (two samples for the macrobenthic fauna and one sample for sediment). All samples were washed through a 2 mm mesh

sieve and preserved in formalin. The samples were then sorted, and the organisms were identified at the species taxonomic level when feasible. Biomass was determined with the Ash-Free-Dry-Mass method in order to reduce the variation within and between species due to gut content (van der Meer *et al.* 2005).

In order to extend and to improve the spatial resolution of the study site, two other quantitative databases were also included in this study. The first one covers the entire Bay of Seine (see Ghertsos, 2002 and Dauvin & Ruellet, 2008 for details). The second one covers the French coast from the Pointe d'Ailly to the Belgium border (see Desroy *et al.*, 2003 for details). Thus, a total of 403 quantitatively-sampled sites from the Bay of Seine to the Southern Bight were available for trophic web analysis (Fig III.4). All macrofaunal/sediment material was gathered using the same basic method and was washed on a 2 mm mesh sieve.

Modelling Strategy

Many trophic web models have been applied in very large spatial areas (e.g., the North Sea. (Mackinson & Daskalov 2007), the Irish Sea (Lees & Mackinson 2007) or the Baltic Sea (Harvey *et al.* 2003)). To test whether or not such a large-scale model would be appropriate for the eastern basin of the English Channel, we examined the trophic structure at different spatial scales. To accomplish this, an *a priori* division of the area was made based on the two main factors assumed to influence the benthic communities and their organization, taking into account that the sediment factor is influenced by hydrodynamics, which in turn is influenced by the geographic factor. The area was split into three geographic divisions (i.e., Bay of Seine, Dover Strait and North Sea) and into three main sediment divisions (i.e., Gravel & Pebbles, Coarse sand and Fine sand) (Fig III.4), which are the dominant sediment types in the study site. Simulations were then run for the three geographic divisions and the three sediment divisions, and the outputs from these simulations were then compared. Simulations were also run for each sediment type inside the three geographic divisions. Thus, there were three sub-divisions for each division, except for the Bay of Seine geographic division, which doesn't have any Fine sand communities. There were a total of 8 sub-divisions in the study area.

Model formulation and principles

The trophic web structure was assessed using a trophic inverse model originally introduced by Vézina & Platt (1988) for the pelagic food web of the English Channel and the Celtic Sea, which since then has been used by a number of authors in various marine ecosystems (Chardy *et al.* 1993; Niquil *et al.* 2001; Leguerrier *et al.* 2003). This model is composed of eight biotic and abiotic

compartments and is used to estimate the carbon flows of the secondary benthic production (Chardy & Dauvin 1992). Direct estimation of most of the flows in such a food web model is not available or is very difficult to obtain. It thus seems more appropriate to use the flow balance principle since the inputs are equal to the sum of the outputs and the rate of the biomass standing stock is under steady state conditions (Vézina & Platt 1988).

This kind of inverse problem that can be encountered in all research fields where the number of observations is less than the parameters that need to be known in order to describe the system (Vézina & Platt 1988). To solve this kind of inverse problem, Tarantola & Valette (1982) have proposed three fundamental conditions:

- Having a given state of information about the values of the observed parameters.
- Having information about the unknown parameters. (We assume that an *a priori* decision is made about the unknown parameters values associated with an interval of confidence.)
- Having the necessary information about the theoretical relationships between known data and unknown parameters.

In trophic web studies, the known data are estimations of the biomass standing stock in each benthic compartment (i.e., the biomass values of each compartment); the unknown parameters are the physiological parameters (e.g., the ingestion rate, the egestion rate). These parameter values are taken from data reported in the literature and/or from empirical relationships. From these data, a mean value is calculated for each parameter, and the model allows this value move between an upper bound and a lower bound, which are determined by the mean's interval of confidence. The relationships linking these bounds are mainly the trophic preferences. All This method yields the annual average of the carbon flows connecting the different functional compartments.

The functional diagram (Fig 2) of the benthic compartment needs to be simple enough to fit the different benthic communities but also accurate enough to express the knowledge about the benthic compartments in the eastern basin of the English Channel and the southern bight of the North Sea. We define the functional compartments based on the available knowledge about the trophic compartment and on the size of the benthic organism (this criteria is mainly used to divide the benthic organisms up between macrofauna and meiofauna compartments). This is a steady-state model, an annual average representation of biomasses and flows. Temporal variations of biomasses are not considered$\left(\frac{dX}{dt}\right) = 0$. The steady-state hypothesis is expressed by the general equation:

$$\frac{dXi}{dt} = \sum Fji - \sum Fip = 0$$

Where:

$\sum Fji$, sum of the flows going from "j "to "i" (sum of the inputs, consumption of"i";$\sum Fji$, sum of the flows going from "i" to the other compartments (sum of outputs, predatory mortality, non-predatory mortality and egestion) and to the general outputs of the system (respiration).

At the scale of compartments, the steady-state is expressed by the balance of the processes:

$$\frac{dXi}{dt} = \sum_{j=1}^{m} \left(Ii.Xi.Cji.(1 - Ei)\right) - (Mi + Ri)Xi - \sum_{p=1}^{n} (Ip.Xp.Cip) = 0$$

Where:

j=1 …m, are the m number of prey available for "i"; $p = 1 \ldots n$, are n number of predators of "i"; Ii, is annual ingestion rate of "i"; Xi, is the biomass of the compartment "i"; Cji, is the feeding preference of the compartment "i" for the resource "j"; Ei, is the annual egestion rate of "i"; Mi, is the annual non-predatory mortality rate of "i"; Ri is the annual respiration rate of "i";

The annual production/biomass (P/B) ratios for all seven compartments, from which the physiological parameters were derived, were found in the literature, coming from either existing trophic web models (Améziane *et al.* 1996; Leguerrier *et al.* 2003; Mackinson & Daskalov 2007) or from field studies (Warwick *et al.* 1978; Warwick 1980; Warwick & George 1980; Vranken & Heip 1986; Vranken *et al.* 1986). Since only the largest benthic organisms (2 mm sieve) were considered in this study, the juveniles were ignored for the biomass estimation. Since all the species were adult organisms, we decided to take the smallest P/B found for each compartment. The respiration rate was derived from the allometric equation developed by Schwinghamer *et al.* (1986): $\log_{10} Ra = 0.367 + 0.993 \log_{10} Pa$, where Ra is the annual respiration rate (in kCal.an^{-1}) and Pa is the annual production rate (in kCal.an^{-1}). The egestion parameter was determined from value found in the literature. Ingestion rates were deduced from P/B values, assuming that Egestion and Respiration are known. The biomasses of the four macrobenthic compartments—deposit-feeder & mixed, suspension-feeder, carnivore and omnivore—were taken from this study's measurements. The bacteria biomass was considered to be similar to those that Améziane *et al.* (1996) estimated in the Bay of Morlaix in the western English Channel, and the meiofauna and fish biomasses were considered to be similar to those in the North Sea (Mackinson & Daskalov 2007). These three compartments (bacteria, meiofauna and fish) kept the same biomass in each of the models applied for each division and sub-division of our study site.

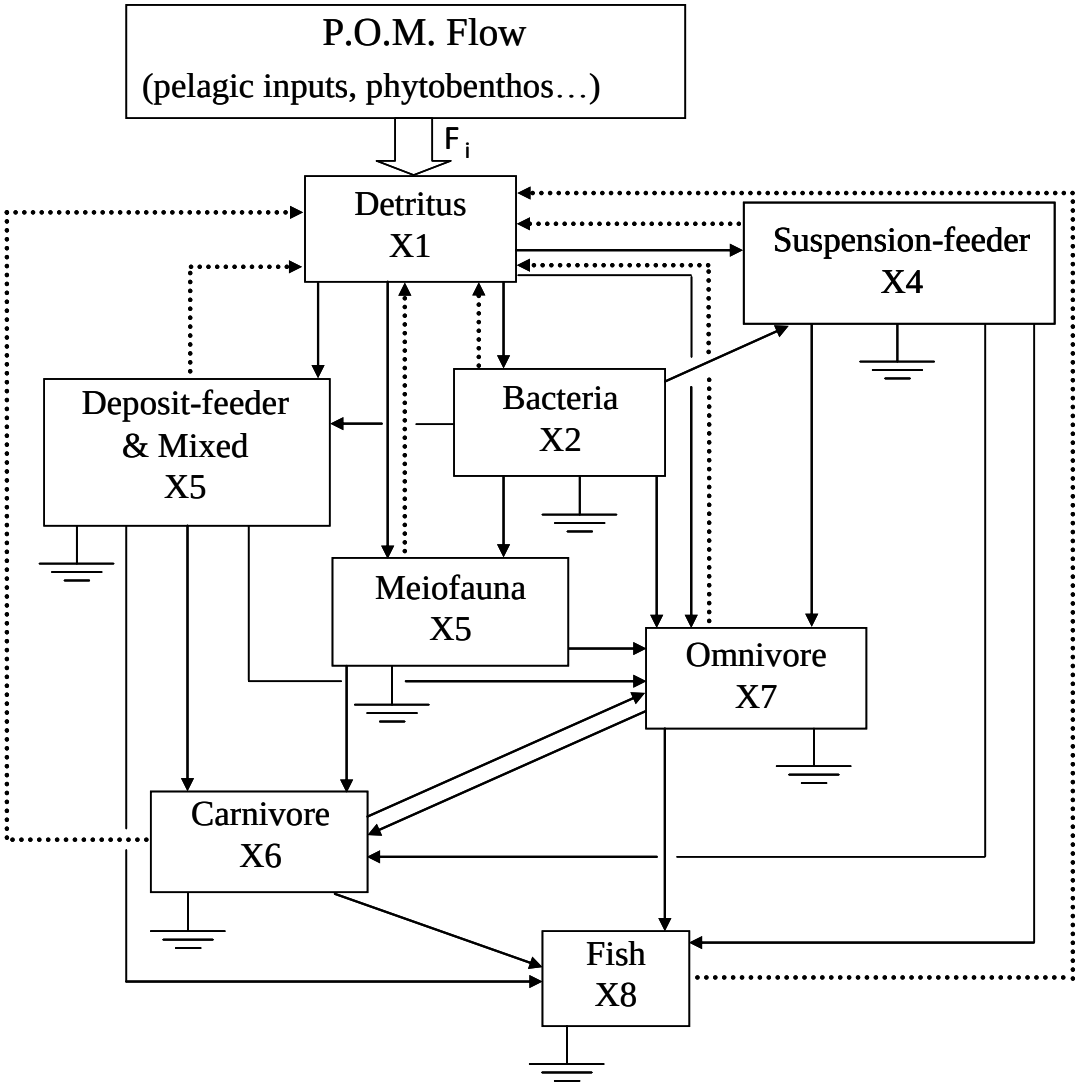


Figure III.5: Functional diagram of the benthic ecosystem in the eastern part of the English Channel and the southern Bight of the North Sea.

Trophic fluxes;

Faeces + non-predatory mortality;

Respiration.

The physiological parameters are presented in Table III.9. The P/B of each compartment was found in the literature. For bacteria, we chose a value of 3700, which is an intermediate value between the value of 9470 proposed by Mackinson & Daskalov (2007) and the value of 167 proposed by Améziane *et al.* (1996). The P/B of 0.95 for the deposit-feeders and 0.8 for the suspension-feeders are the mean of the P/B for all the deposit-feeder species and the P/B of bivalves as calculated by several authors (Warwick & Price 1975; Warwick *et al.* 1978; Warwick 1980; Warwick & George 1980; George & Warwick 1985) working in highly different environments. The deposit-feeder value agrees with the P/B of the compartment "Small infauna (polychaetes)" proposed by Mackinson & Daskalov (2007). The lowest meiofauna P/B value proposed in the literature by Gerlach (1971) — 9 — was

Table III.9: Main characteristics of the functional compartments of the different divisions and sub-divisions in the eastern part of the English Channel and the southern Bight of the North Sea and values of biotic rates used in the simulations.B= annual mean biomass in g.C.m^{-2}.y^{-1}P/B= turn-over rate in y^{-1};I= ingestion in y^{-1};R=respiration in y^{-1};M=non predatory mortality in y^{-};E=egestion.NS=North Sea;DS=Dover Strait;BS=Bay of Seine;GP=Gravel & Pebbles sediment;Cs=Coarse sand sediment;Fs=Fine sand sediment;Tot=Total area.B= benthic Bacteria;DF&M=Deposit-Feeder and Mixed;S= Suspension-Feeder;Me=Meiofauna;C=Carnivore;O=Omnivore;F=Fish.

		B	P/B	I	R	M	E		B	P/B	I	R	M	E		B	P/B	I	R	M	E
NS	B	0.17	3700	1100	0.073	0.24	--	DS	0.17	3700	1100	0.08	0.24	--	BS	0.17	3700	1100	0.08	0.24	--
	DF&M	0.086	0.95	34.7	0.19	0.2	0.7		0.051	0.95	34.5	0.113	0.2	0.73		0.04	0.95	36	0.089	0.2	0.65
	S	0.154	0.89	3	0.298	0.2	0.5		0.585	0.9	4	1.2	0.2	0.5		0.23	0.84	5	0.440	0.2	0.47
	Me	0.083	9	20.4	1.300	0.2	0.45		0.083	9	18.4	1.2	0.2	0.45		0.083	9	18	1.05	0.2	0.5
	C	0.076	0.63	4.5	0.115	0.1	0.15		0.035	0.65	4	0.053	0.1	0.15		0.105	0.65	1.9	0.159	0.1	0.2
	O	0.063	0.7	4	0.103	0.1	0.16		0.04	0.7	3.1	0.066	0.1	0.15		0.05	0.7	4	0.082	0.1	0.17
	F	0.15	0.3	7	0.105	0.1	0.1		0.15	0.3	7	0.105	0.1	0.1		0.15	0.3	7	0.105	0.1	0.09
GP	B	0.17	3700	1100	0.075	0.25	--	Cs	0.17	3700	1000	0.073	0.23	--	Fs	0.17	3700	1300	0.072	0.25	--
	DF&M	0.018	0.95	50	0.04	0.2	0.6		0.054	0.95	33	0.120	0.2	0.72		0.08	0.95	44	0.177	0.2	0.81
	S	0.248	0.8	5	0.480	0.2	0.5		0.626	0.8	5	1.45	0.2	0.53		0.526	0.9	4	1.071	0.2	0.5
	Me	0.083	9	20.4	1.15	0.2	0.4		0.083	8	10.4	1	0.2	0.45		0.083	8	10.4	1.713	02	0.45
	C	0.034	0.64	3	0.052	0.1	0.15		0.018	0.65	3	0.028	0.1	0.18		0.036	0.64	3	1.3	0.1	0.17
	O	0.036	0.7	2.6	0.059	0.1	0.14		0.04	0.7	3	0.066	0.1	0.18		0.036	0.7	2.5	0.055	0.1	0.18
	F	0.15	0.3	6	0.105	0.1	0.09		0.15	0.3	6	0.105	0.1	0.3		0.15	0.3	0.105	0.1	0.1	0.1
NSGP	B	0.17	3800	1000	0.08	0.25	--	NSCs	0.17	4000	1100	0.075	0.25	--	NSFs	0.17	3600	1100	0.08	0.26	--
	DF&M	0.104	0.95	35	0.230	0.2	0.85		0.05	0.95	35.2	0.111	0.2	0.7		0.045	0.95	37	0.1	0.2	0.65
	S	0.028	0.78	7	0.053	0.2	0.2		0.46	0.9	4.1	0.9	0.2	0.5		0.154	0.8	6	0.286	0.2	0.4
	Me	0.083	8	15	1.150	0.2	0.47		0.083	8	19.4	1.2	0.2	0.45		0.083	8	17.5	1.5	0.2	0.4
	C	0.047	0.65	2	0.072	0.1	0.18		0.046	0.65	4.5	0.07	0.1	0.19		0.211	0.65	1.5	0.318	0.1	0.2
	O	0.06	0.7	2	0.098	0.1	0.18		0.046	0.7	6.8	0.075	0.1	0.19		0.062	0.7	5.1	0.102	0.1	0.17
	F	0.15	0.3	3	0.105	0.1	0.07		0.15	0.3	7.8	0.105	0.1	0.15		0.15	0.3	7.8	0.105	0.1	0.16
DSGP	B	0.17	4000	1100	0.08	0.3	--	DSCs	0.17	3700	1100	0.075	0.25	--	DSFs	0.17	3800	1100	0.075	0.25	--
	DF&M	0.029	0.95	40	0.065	0.2	0.58		0.053	0.95	34.6	0.118	0.2	0.7		0.132	0.95	33.7	0.291	0.2	0.9
	S	0.327	0.83	5	0.604	0.2	0.52		0.868	0.92	4.3	1.813	0.2	0.4		0.719	0.9	4	1.550	0.2	0.9
	Me	0.083	9	17.4	1.713	0.2	0.43		0.083	8	20.4	1.2	0.2	0.45		0.083	9	19.4	1.2	0.2	0.47
	C	0.033	0.65	4	0.05	0.1	0.15		0.028	0.635	5.5	0.042	0.1	0.19		0.022	0.65	7	0.034	0.1	0.15
	O	0.032	0.7	3.5	0.053	0.1	0.16		0.05	0.68	4.4	0.082	0.1	0.19		0.056	0.7	3.7	0.092	0.1	0.15
	F	0.15	0.3	5	0.105	0.1	0.12		0.15	0.3	8	0.105	0.1	0.16		0.15	0.3	7.5	0.105	0.1	0.1
BSGP	B	0.17	3700	1100	0.07	0.25	--	BSCs	0.17	3700	1100	0.07	0.25	--	Tot	0.17	3700	1100	0.065	0.3	--
	DF&M	0.014	0.95	50	0.031	0.2	0.5		0.033	0.95	37	0.074	0.2	0.7		0.41	0.97	34	0.910	0.2	0.92
	S	0.162	0.8	5.7	0.301	0.2	0.35		0.178	0.82	6	0.330	0.2	0.4		4.04	0.7	7.4	6.25	0.2	0.39
	Me	0.083	9	20	1.100	0.2	0.44		0.083	9	20.4	1.1	0.2	0.6		0.083	9	20	1.1	0.2	0.4
	C	0.013	0.65	9	0.02	0.1	0.16		0.098	0.65	2.4	0.149	0.1	0.2		0.32	0.69	1.6	0.501	0.1	0.21
	O	0.041	0.7	6	0.067	0.1	0.16		0.076	0.7	4.5	0.124	0.1	0.2		0.4	0.74	1.8	0.670	0.1	0.21
	F	0.15	0.3	7	0.105	0.1	0.1		0.15	0.3	7	0.105	0.1	0.3		0.15	0.3	7	0.105	0.1	0.24

chosen to illustrate the auto-predation phenomenon that occurs in this group. The carnivore P/B value, 0.65, was the calculated mean of the polychaete predator P/B value given by George & Warwick (1985) for a hard-bottom community. The omnivore compartment has a value close to carnivores: 0.7. This value was also chosen based on the mean omnivores values calculated from the values given by George & Warwick (1985) (between 0.2 and 0.4) and the values used by Mackinson & Daskalov (2007) (0.55 for the "crab" compartment and 3 for the "shrimp" compartment).

In order to assess and to compare the functioning of each sector of the eastern basin of the English Channel and the southern bight of the North Sea, every simulation were based on the same parameter initial mean values for Ingestion, Egestion, P/B, non-predatory mortality and initial matter input. However for each simulation, the model was allowed to select each parameter's value within its mean's interval of confidence. On the contrary, a single value of Biomass and Respiration was fixed for each simulation (i.e., no mean's interval of confidence and different values for each simulation). The simulation outputs for each divisions and subdivisions were the average annual carbon flows per square meter that link all functional compartments.

Compartment Status

We subdivided the benthic ecosystem into eight compartments defined by feeding mode and size. The diagram's general structure (Fig III.5) uses the main components previously proposed by Chardy *et al.* (1993),to which we added the omnivore and the demersal fish compartments. Omnivores have been separated from carnivores because, as scavengers that recycle organic matter, they have a different function in the ecosystem. The fish compartment was added in order to "close" the benthic trophic web.

- Fi. The initial flow. This is the necessary amount of organic matter for the whole ecosystem functioning. It translates the net sedimentation of pelagic detritus (dead phytoplankton cells, faeces) that can be used by benthic organisms.
- X1. Detritus. This is an inactive compartment. It appears to be a crossroad from which the carbon is passed to higher levels, receiving matter from outside the system (Fi) as well as from inside the trophic web itself (i.e., egestion, non-predation mortality).
- X2. Bacteria. Benthic bacteria are associated to particles of detritus.
- X3. Deposit-feeders and Mixed. This group includes strict deposit-feeders that feed only or almost only on detritus at the sediment layer but also organisms that are able to feed either as

deposit-feeders or as suspension feeders. No distinction has been made between subsurface and surface deposit-feeder, since they all feed on detritus and bacteria.

- X4. Suspension-feeders. This group is mainly composed of filter-feeding bivalves that feed in the water-sediment interface. They feed more on fresh matter than the deposit-feeder group. This trophic preference was integrated by including a preference for benthic bacteria and a lesser egestion.

- X5. Meiofauna. Nematode is often the most abundant organism in the permanent meiofauna (Boaden 2005). Most of the meiofaunal organisms feed on detritus and bacteria, but some of them are also carnivores, including cannibalism.

- X6. Carnivores. This group is formed of predators and carnivores. They only feed on living or almost living organisms; motile nemertean and polychaete predators are the most representative organisms.

- X7. Omnivores. This group consists of species that have an opportunistic feeding mode. These species will always prefer to feed on fresh material, but they can also feed as scavengers on dead bodies and detritus. This group is mainly composed of decapods and some gastropods.

- X8. Fish. The only vertebrate compartment of this trophic web, this group is composed of carnivore demersal fish that feed on every macrobenthic compartment in the model.

Results

The sum of the average biomass values of benthic invertebrates in the whole study area is 5.253gC.m^{-2}, composed mostly of suspension-feeders (77%), then deposit-feeders & mixed (8%), with omnivores and carnivores having similar proportions (7.5% and 6%, respectively) and meiofauna having the smallest proportion (1.5%).

In order to assess the trophic structure of each division and sub-division of our study area, the first step was to identify the preferred trophic pathway (i.e., the main compartments through which most of the carbon will transit). The fish compartment (X8) is always the most important predator in each of the macrobenthic compartments. To obtain a more accurate picture of the carbon flow through the macrobenthic compartments, we didn't take the fish compartment into account when determining the trophic pathways; fish were only considered as the top predators, which came into play following one of the two last macrobenthic compartments (i.e., carnivore and omnivore).

The preferred trophic pathway for the whole study area begins in the detritus compartment. Most of the carbon in this first compartment is absorbed by the bacteria in the second compartment (87.1% of the uptake); the suspension-feeders feed mainly on bacteria (72.4%). The main predators of suspension-feeder compartment are the fish (59.4%); however, the main benthic invertebrates predators are the omnivores (21.8%). Thus, the total area was considered to have a "suspension-feeder/omnivore" trophic pathway (Fig III.6a).

Comparison of the divisions

The sum of the average biomass values of benthic invertebrates from each trophic compartment in the different divisions of our study area reached values of 0.462Cg.m^{-2}, 0.794Cg.m^{-2} and 0.508gC.m^{-2} for the three geographical divisions (i.e., North Sea, the Dover Strait and the Bay of Seine, respectively) and 0.419gC.m^{-2}, 0.917 gC.m^{-2} and 0.761gC.m^{-2} for the three main sediment divisions (i.e., Gravel and Pebbles, Coarse sand and Fine sand, respectively).

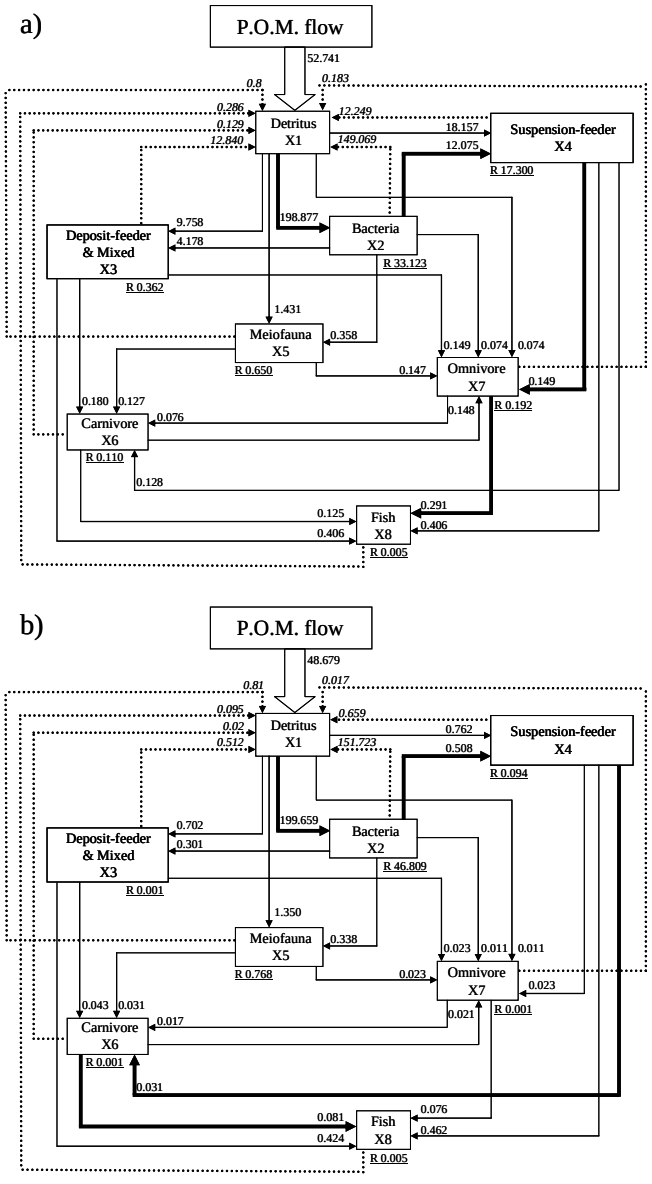
In the geographic divisions, suspension-feeders were always dominant in terms of biomass proportions, from 33.3% in the North Sea to 73.7% in the Dover strait. This pattern was also observed in the sediment divisions where the biomass proportions of the suspension-feeders were always between 59.2% in the Gravel & Pebbles and 69.1% in the Fine sand. The highest biomass proportion for the deposit-feeders & mixed was found in the North Sea geographic division, with 18.6%, and in the Fine sand sediment division, with 10.9%. Carnivores and omnivores have quite similar proportions in the Dover Strait (4.4% and 5%, respectively) and in the North Sea (16.5% and 13.6%, respectively), but the carnivores clearly dominate (20.6%) the omnivores (9.8%) in the Bay of Seine. However, all the sediment divisions have quite similar proportions for these two compartments (8.1% for the carnivores and 8.6% for the omnivores in the Gravel & Pebbles, 1.9% and 4.4% in the Coarse sand and 4.7% and 4.7% in the Fine sand).

Like the trophic pathway for the whole study area, the Bay of Seine had a "suspension-feeder/omnivore" pathway. However, the Dover Strait and the North Sea sites had a different type of trophic pathway, with both of them having a "suspension-feeder/carnivore" pathway.

Each of the sediment divisions had a different type of trophic pathway (Table III.10a). The Gravel & Pebbles division has the same "suspension-feeder/carnivore" trophic pathway as the whole study area, the Dover Strait and the North Sea, denoted in this paper as TP1. The Coarse sand division has the same "suspension-feeder/omnivore" (Fig III.6b) trophic pathway as the Bay of Seine, denoted TP2. Finally, the Fine sand division has the most different pathway, mainly because the principal primary consumers switch from being suspension-feeders to being deposit-feeders &

mixed. This switch gives this division a “deposit-feeder & mixed/carnivore” (Fig 3c) trophic pathway, denoted TP3.

Figure III.6: Results from the simulation of annual carbon flows (gC.m-2.y-1)
Representation of the trophic pathway in the total area, an example of the TP1
Representation of the trophic pathway in the Coarse sand division, an example of the TP2
Representation of the trophic pathway in the Fine sand division an example of the TP3
Trophic fluxes ;
Faeces + non-predatory mortality
Main pathway in the carbon transfer between a prey comparment and all of its predator compartments
R Respiration



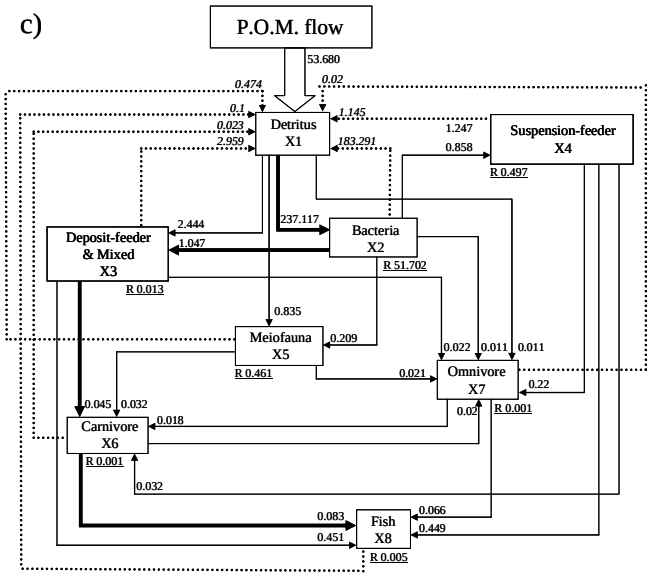


Table III.10: a) Compartments concerned for each of the three preferential trophic pathways identified.
b) Preferential trophic pathway of each divisions and sub-divisions of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea.

a) **N°**	**Preferential Trophic Pathway**
TP1	Detritus-Bacteria-Suspension-feeder-Omnivore-Fish
TP2	Detritus-Bacteria-Suspension-feeder-Carnivore-Fish
TP3	Detritus-Bacteria-Deposit-feeder & Mixed-Carnivore-Fish

b) **Sediment\Site**	**Bay of Seine**	**Dover Strait**	**North Sea**	**Whole**
Gravel & Pebbles	TP1	TP2	TP3	TP2
Coarse sand	TP1	TP1	TP1	TP1
Fine sand	--	TP3	TP3	TP3
Whole	TP1	TP2	TP2	TP1

Comparison of the sub-divisions

This pattern of suspension-feeder biomass dominance was observed in almost all the sub-divisions, except in the Gravel & Pebbles sub-division of the North Sea where deposit-feeders & mixed dominate with 32.2%. The deposit-feeder & mixed biomass in one sediment type for one geographic area has a value similar in the same sediment type for the other two areas, 13.2% (Bay of Seine), 13% (Dover Strait) and 13.9% (North Sea) in Fine sand, 7.1% (Bay of Seine), 4.9% (Dover Strait) and 7.3% (North Sea) in Coarse sand. The exception is for the Gravel & Pebbles, where the deposit-feeder & mixed biomass in North Sea is much higher (32.2%) than in the Dover Strait and the Bay of Seine (5.2% and 4.5%, respectively). The carnivore and omnivore compartments, however, don't seem to follow a particular pattern, except for the three North Sea sub-divisions, where the biomass proportions in both compartments is systematically higher than in the other five sub-divisions.

The dominant trophic pathway for all eight sub-divisions is one of the three previously identified trophic pathways for the divisions. The trophic pathway identified for the geographic sub-divisions of the Gravel & Pebbles sediment type changes from one area to another: in the Bay of Seine, the trophic pathway is TP2, which is the same pathway as the whole Bay of Seine; in the Dover

Strait, the trophic pathway is TP1, which is the same pathway as the whole Dover Strait; and in the North Sea, the trophic pathway is TP3, which is the same pathway as the whole Fine sand (Table III.10b).

The trophic pathways in the geographic sub-divisions of Coarse sand sediment and Fine sand sediment are much more stable. The geographic sub-divisions of the Coarse sand follow the TP2 pathway, whatever the geographic site considered; in other words, the trophic pathway is the same for the entire Coarse sand division. Similarly, the trophic pathways in all the geographic sub-divisions of the Fine sand sediment are also the same—TP3—which is also the trophic pathway for the entire Fine sand division (Table III.10b).

Discussion

Food web studies and trophic network analysis provide powerful tools for identifying the global functional properties of benthic communities (Chardy *et al.* 1993). New techniques for describing and quantifying the flows of organic matter between compartments have been developed at the same time as numerical methods such as trophic models. One of these numerical methods for flow network assessment in trophic web is the trophic inverse model used in this study. This model is based on an underlying inverse method (Chardy 1987), which states that the sum of inputs is equal to the sum of outputs (Vézina & Platt 1988).

Since this model's arrival in the late 1980 (Vézina & Platt 1988; Vézina 1989; Chardy *et al.* 1993), this trophic inverse model has been widely used in many different environments and biotic compartments: the French coast of Brittany in the western English Channel (Chardy 1987; Chardy & Dauvin 1992; Chardy *et al.* 1993; Améziane *et al.* 1996), the intertidal mudflat on the French Atlantic coast (Leguerrier *et al.* 2003; Leguerrier *et al.* 2004), Arcachon Bay (Blanchet 2004), the Baltic Sea (Harvey *et al.* 2003), the coast of Norway (Salvanes *et al.* 1992), the Mediterranean (Coll *et al.* 2006), lagoons on the coast of the Pacific Ocean (Niquil *et al.* 2001) and the coast of the USA (Eldridge & Jackson 1993; Breed *et al.* 2004).

Inverse methods (i.e., ones in which the values of the unknown parameters are deduced from a set of observations and a system model (Tarantola & Valette 1982) seem to be totally appropriate for food web research since researchers in this field face the fundamental limitation that the number of independent observations of physiological rates that can be made is far less than the number of parameters needed to describe the whole system (Vézina & Platt 1988). The main limitation of these methods is that they all assume that the system is mass-balanced, which permits only a static representation of the food web for a particular temporal scale (Pasquaud *et al.* 2007). In this study, we chose an annual representation of the food web, mainly because field surveys were

conducted over two and a half years in different seasons, making it impossible to take the effect of recruitment into account.

The ecological credibility of such inverse methods depends on the functional unit, which need to be homogeneous in terms of the trophic types, physiological rates, and life cycles of its component parts (Chardy *et al.* 1993). Whatever the precision level reached, determining the boundaries of the functional unit is based on varied criteria, which are always somewhat arbitrary (Warwick & Radford 1989). An alternative approach would be to base the models on the individual criteria, which would lead to an increase in the number of unknown parameters. It is thus necessary to accept that the food web must be aggregated in functional units, which are inevitably heterogeneous (Chardy *et al.* 1993).

Further field studies are necessary to investigate whether or not a compartment can be described more accurately. For example, the deposit-feeders & mixed compartment seems to be the most active in the Fine sand community; sub-dividing this compartment into subsurface deposit-feeder, surface deposit-feeder *sensus stricto* and half deposit–feeder/half suspension–feeder would provide more information on the trophic structure. There is also a need for more information about the meiofauna compartment, which is the least well-known compartment in benthic trophic web studies. However, even if more detailed and numerous compartments would increase the accuracy of our knowledge about the trophic system, the difficulties of finding physiological parameters would remain and would even be increased with the increase in the numbers of the compartments.

The benthic community structure is the result of the complex integration of many different factors, including abiotic, biotic and anthropogenic factors (Dauvin 1993; Dauvin 1997b). Among these factors, hydrodynamics seems to be the most important factor in the organization of the benthic invertebrates in a megatidal sea, such as the English Channel. Thanks to a large tidal range, the hydrographical influence of large rivers and the morphology of the eastern English Channel coast, the hydrodynamics in the Channel vary greatly and have a complex pattern (Salomon & Breton 1991). These hydrodynamics lead to differential particle-size sedimentation, with a gradient ranging from pebbles and gravel to fine sand (Larsonneur *et al.* 1982).

Depending on the sediment type, different benthic species are able to settle and to undergo a successful metamorphosis (Gray 1974). Previous authors have identified five main bio-sedimentary structures that have been studied since the late 1970s (see Dauvin, 1997a). For this study, we chose three sediment divisions: coarse sediment – Gravel & Pebbles; intermediate sediment – Coarse sand; and fine sediment – Fine sand. These sediment divisions were associated to three geographic divisions: Bay of Seine, Dover Strait and North Sea (Fig III.4). This first quantitative approach at such a

large spatial scale as the eastern English Channel allowed us to compare the trophic structure in the various sediment and geographic divisions through trophic web modelling.

However, inverse methods are based on the parsimony principle (Vézina & Platt 1988). Thus, many flows can be underestimated or overestimated (Leguerrier *et al.* 2003). We used similar input parameters to be sure to have an identical estimation error, so that comparisons of the divisions and sub-divisions would remain possible. Using the preferred trophic pathway that was identified for each division (Table III.10a), we found only slight differences among geographic divisions: the trophic pathways in the Dover Strait and the North Sea were similar and were themselves similar to the preferred pathway for whole area (TP1) (Table III.10b); only the Bay of Seine were found to be different (TP2).

In the sediment divisions, however, we found the trophic pathways to be very different from each other (Table III.10b). For example, in Gravel & Pebbles and Coarse sand sediment divisions, the suspension-feeders were dominant. Of the ten suspension-feeder species that contribute most to the biomass, five species were observed in both of the communities. The presence of these five species could be seen as enhancing the efficiency of the suspension-feeder compartment in terms of trophic web matter transfer. In the higher levels of the trophic web of these both divisions, the switch from carnivore in the Gravel & Pebbles sediment division to omnivore in the Coarse sand sediment is more difficult to explain. This could be because the omnivores in Coarse sand have a more regular biomass distribution among the ten species that contribute most to the biomass (Table III.11).

The trophic pathway also switches from suspension-feeder dominance to deposit-feeder & mixed dominance between Coarse sand division and Fine sand division, despite the fact that both these divisions have quite similar species. This switch can be explained by the increase in biomass of one deposit-feeder species, the sea urchin *Echinocardium cordatum*, associated with the decrease in biomass of the dominant suspension-feeder species, *Ensis directus*, which has its biomass value divided by 4 in the Fine sand sediment division. Finally, the switch between carnivore dominance in the Fine sand division and the omnivore dominance in the Coarse sand division seems to be mostly due to the absence or significant decrease of the omnivores Mollusca *Buccinum undatum* and *Nassarius reticulatus* and Cnidaria *Urticina felina*, which contribute most to the biomass of the Coarse sand sediment division.

In his trophic model of the benthic trophic web in the Arcachon Bay, Blanchet (2004) found the same deposit-feeder dominance in a similar fine sediment type, but with a big difference in the average deposit-feeder biomass (0.08gC.m^{-2} in our study compared to 0.52 gC.m^{-2} in Arcachon Bay),

Table III.11:Ten main contributive species to the mean biomass of sediment divisions for each trophic compartment. B=mean annual biomass of the species in $g.m^{-2}.y^{-1}$ (Ash Free Dry Weight) GP=Gravel & Pebbles;Cs=Coarse sand; Fs=Fine sand

	Deposit-feeder&Mixed	B	Suspension-feeder	B	Carnivore	B	Omnivore	B
GP	*Arcopagia crassa*	3.725	*Laevicardium crassum*	6.316	*Psammechinus miliaris*	0.145	*Buccinum undatum*	1.881
	Cirriformia tentaculata	1.250	*Glycymeris glycymeris*	5.963	*Cerebratulus spp.*	0.136	*Necora puber*	1.394
	Chaetopterus variopedatus	0.443	*Lutraria spp.*	5.093	*Pelogenia arenosa*	0.077	*Sagartia troglodytes*	1.263
	Golfingia (Golfingia) elongata	0.273	*Mytilus edulis*	3.926	*Asterias rubens*	0.059	*Urticina felina*	0.837
	Upogebia deltaura	0.271	*Ophiothrix fragilis*	3.129	*Glycinde nordmanni*	0.045	*Atelecyclus rotundatus*	0.635
	Echinocardium cordatum	0.195	*Paphia rhomboides*	2.611	*Tubulanus polymorphus*	0.011	*Nassarius reticulatus*	0.325
	Callianassa tyrrhena	0.191	*Aequipecten opercularis*	2.286	*Lepidonotus squamatus*	0.008	*Ophiura ophiura*	0.229
	Euclymene lumbricoides	0.179	*Mya arenaria*	2.080	*Notophyllum foliosum*	0.007	*Liocarcinus depurator*	0.173
	Golfingia (Golfingia) margaritacea	0.159	*Crepidula fornicata*	2.052	*Harmothoe impar*	0.006	*Ophiura spp.*	0.135
Cs	*Echinocardium cordatum*	6.848	*Ensis directus*	42.358	*Marphysa sanguinea*	1.037	*Buccinum undatum*	2.153
	Arcopagia crassa	6.197	*Laevicardium crassum*	20.484	*Nephtys caeca*	0.660	*Urticina felina*	1.025
	Amphitrite johnstoni	4.110	*Spisula solida*	3.116	*Pelogenia arenosa*	0.352	*Nassarius reticulatus*	1.019
	Cirriformia tentaculata	1.250	*Solecurtus scopula*	2.912	*Nephtys assimilis*	0.339	*Sagartia troglodytes*	0.753
	Tellina fabula	1.014	*Glycymeris glycymeris*	2.580	*Lumbrineris latreilli*	0.283	*Liocarcinus holsatus*	0.634
	Callianassa tyrrhena	0.703	*Ensis arcuatus*	2.306	*Nephtys hombergii*	0.245	*Diogenes pugilator*	0.584
	Tellina tenuis	0.673	*Mya arenaria*	2.080	*Sigalion mathildae*	0.193	*Nassarius reticulatus*	0.533
	Callianassa tyrrhena	0.703	*Aequipecten opercularis*	1.793	*Lumbrineris fragilis*	0.188	*Ophiura ophiura*	0.515
	Echiurus echiurus	0.395	*Ophiothrix fragilis*	1.622	*Nephtys longosetosa*	0.174	*Cereus pedunculatus*	0.464
	Callianassa subterranea	0.382	*Solen marginatus*	1.493	*Gattyana cirrhosa*	0.114	*Atelecyclus rotundatus*	0.346
Fs	*Echinocardium cordatum*	12.955	*Ensis directus*	11.750	*Nemertina*	1.017	*Nassarius reticulatus*	0.986
	Cirriformia tentaculata	1.250	*Spisula solida*	4.446	*Nephtys hombergii*	0.400	*Diogenes pugilator*	0.642
	Corbula gibba	0.675	*Acanthocardia (Rudicardium) tuberculata*	3.897	*Sthenelais boa*	0.353	*Sagartia troglodytes*	0.573
	Tellina fabula	0.352	*Venerupis senegalensis*	2.225	*Lumbrineris fragilis*	0.322	*Ophiura ophiura*	0.456
	Owenia fusiformis	0.284	*Mya arenaria*	2.080	*Nephtys assimilis*	0.318	*Pagurus bernhardus*	0.263
	Tellina tenuis	0.262	*Donax vittatus*	1.927	*Nephtys caeca*	0.288	*Thia scutellata*	0.151
	Macoma balthica	0.248	*Ensis arcuatus*	1.921	*Sigalion mathildae*	0.266	*Liocarcinus holsatus*	0.145
	Callianassa subterranea	0.244	*Lutraria angustior*	1.827	*Nephtys longosetosa*	0.107	*Trivia monacha*	0.074
	Acrocnida brachiata	0.179	*Spisula elliptica*	1.245	*Cerebratulus spp.*	0.094	*Liocarcinus marmoreus*	0.065
	Upogebia deltaura	0.174	*Lutraria lutraria*	1.168	*Nephtys cirrosa*	0.068	*Liocarcinus depurator*	0.054

probably due to the presence of the seagrass *Zostera noltii*. Unfortunately, further comparisons of our results with the results from adjacent marine areas are quite difficult to perform. The models of Mackinson & Daskalov (2007) for the North Sea and Lees & Mackinson (2007) for the Irish Sea mainly deal with fisheries management. In addition, these authors do not investigate the trophic structure at the benthic compartment level and the functional compartments chosen are very different. In the Marennes-Olérons, Leguerrier *et al.* (2003) sought to highlight the differences between the carbon flows of cultivated oysters and those of non-cultivated benthos. Finally, the models made for the western English Channel (Chardy & Dauvin 1992; Améziane *et al.* 1996) were mainly used to investigate the benthic-pelagic relationship, and they also use different compartments.

Comparison among sub-divisions tends to show that the importance of geographic factor is low. In fact, for the geographic Coarse sand and the Fine sand sub-divisions, no matter what geographic location is considered, the trophic structure always follows the trophic pathway of the sediment type to which it belongs (Table 2b). However, no clear pattern has appeared for the Gravel & Pebbles sediment. This lack of a clear pattern can be explained by the sampling method: all the sites were sampled with the quantitative Hamon grab sampling gear, but this gear reaches its functional limits in coarse sediment, especially in stony bottoms. Thus, it appears that the Gravel & Pebbles sediment was under-sampled. In addition, among the three sediments, Gravel & Pebbles sediment appears to be the least accurate in terms of representing benthic organization and functioning. This could also explain the lack of a clear pattern observed in Gravel & Pebbles sediment.

According to Vézina & Platt (1988), the inverse methods provide a strong foundation for an effective comparative analysis of food web dynamics. This study allowed us to determine that the sediment division, thus the bio-sedimentary division, is the most important factor controlling benthic ecosystem functioning. This study showed that, as far as the benthic compartment is concerned, a large-scale spatial model seems to be acceptable for our study area, since all the benthic communities are influenced by hydrodynamics. Nonetheless, since benthic trophic functioning is variable and strongly dependant on the sediment type, this model would have to take into account at least the three main sediment types (i.e., Gravel & Pebbles, Coarse sand and Fine sand).

Limitations and Perspectives

A model is a conceptual representation of a particular ecosystem, which has the primary advantage of gathering and summarizing the current knowledge of ecosystem functioning (Barnsley 2007). This study shows that inverse models are extremely useful for investigating the trophic

structure of benthic ecosystems. Our trophic inverse model allowed us to determine the specific conditions under which the detritic compartment is utilised and identify which flows are the most important for overall functioning of the system. The comparisons of the different sediment and geographic divisions were also useful for understanding the variations in ecosystem functions, for identifying general information about benthic functioning and, thus, for providing a basis for comparison with other benthic ecosystems.

However, using this kind of model is only possible when quantitative data are available, which leads to the main problem with a study such as ours; as far as the benthic compartment is concerned, inverse models can only be used for sediment types in which a quantitative sampling gear can operate. Pebbles and stony sediment are excluded, unless scuba divers are employed, which implies much more work compared to the soft-bottom communities.

Another inconvenience of inverse models is that they require access to many physiological parameters that are hard to obtain. One solution to overcome this difficulty is to derive all necessary physiological parameters (e.g., respiration, ingestion) from the P/B value for each compartment. The P/B values for many species and/or compartments are widely available in literature, but they vary greatly depending on the authors. This variation can be explained by the different methods used for the assessment, but also by the intrinsic properties of P/B. The annual P/B of a cohort usually decreases with age; it follows that populations dominated by older year classes will have a lower P/B than those composed of younger individuals (Warwick 1980). Another solution would be the coupling of this kind of work with other modelling methods such as the model of size spectra developed by Jennings *et al.* (2002) for the benthic system. This method assumes that organisms with higher body mass feed at higher trophic levels, meaning that it requires fewer parameters to assess the main energy flow through the food web.

To the problem of variation in this well-known compartment, it is necessary to add the problem of the compartments about which little is known - the black boxes such as benthic bacteria or meiofauna. Since few studies of these compartments are available, it is extremely difficult to gather the necessary parameters which, by virtue of their lack of attention, are plagued by incertitude.

Another problem is that macrobenthic communities are well known for having large fluctuations in biomass and abundance from year to year, mainly due to predation on larvae in the plankton (Thorson 1946) or newly settled juveniles. In addition, high adult mortality can also occur (Warwick 1980). For these reasons, the trophic representation for one year may not be valid the

following year. This is particularly evident in populations that are dominated by species with long-lived planktonic larvae, which are considered to have highly unstable dynamics (Thorson 1946).

Our study has shown that, as far as the benthic compartment is concerned, a large-scale spatial model seems to be acceptable for our study area, since the benthic communities are all influenced by hydrodynamics. Nonetheless, since benthic trophic functioning is variable and strongly dependant on sediment type, this model would have to take into account at least the three main sediment types (i.e., gravel & pebbles, coarse sand and fine sand).

Acknowledgement

The authors wish to thank Dr Aurélie Foveau, Aurore Savina, Emilie Houillez and Amélie Charnoz for their help in the sorting and identification of the species, Eric Lecuyer, Dr Nicolas Desroy, Dr Nicolas Spilmont and the officers and crew of the RV "Cotes de la Manche" for their effort at sea, Lisa Spencer and Dr Julie Bremner for correcting the English syntax and grammar and 2 anonymous referees for their helpful suggestions and comments. This work was carried out with financial contribution of the European Union's Interreg IIIa scheme (European Regional Development Funds) CHARM 2 project coordinated by A. Carpentier, Ifremer, Boulogne-sur-mer

References

Améziane, N., P. Chardy, J.-C. Dauvin (1996) Modelling carbon flows in soft-bottom communities from the bay of Morlaix, western English Channel. In: A. Eleftheriou *et al.* (Eds.), Biology and Ecology of Shallow Coastal Waters, 28 EMBS Symposium. Olsen & Olsen, City: 215-224.

Barnsley, M.J. (2007). *Environmental modeling: a pratical introduction*. Taylor & Francis Group, Boca Raton: 406 pp.

Bilyard, G.R. (1987) The value of benthic infauna in marine pollution monitoring studies. *Marine Pollution Bulletin*, **18**(11), 581-585.

Blanchet, H. (2004) Structure et fonctionnement des peuplements benthiques du Bassin d'Arcachon. Ph.D. thesis, Université de Bordeaux1, Bordeaux: 331 pp.

Boaden, P.J.S. (2005) Irish intertidal meiofauna: a modicum of progress. In: J.G. Wilson (Ed). *The intertidal ecosystem: the value of Ireland's shores*. Royal Irish Academy, Dublin: 81-99.

Breed, G.A., G.A. Jackson, T.L. Richardson (2004) Sedimentation, carbon export and food web structure in the Mississippi River plume described by inverse analysis. *Marine Ecology Progress Series*, **278**, 35-51.

Cabioch, L., F. Gentil, R. Glaçon, C. Retières (1978) Le bassin oriental de la Manche, modèle de distribution de peuplements benthiques dans une mer à fortes marées. *Journal de Recherche Oceanographique*, **3**, 249-254.

Cabioch, L., R. Glaçon (1975) Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, de la baie de Somme au Pas-de-Calais. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **280**(491-494).

Cabioch, L., R. Glaçon (1977) Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale. Du cap d'Antifer à la baie de Somme. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **285**, 493-720.

Chardy, P. (1987) Modèle de simulation du système benthique des sédiments grossiers du golfe normand-breton (Manche). *Oceanologica Acta*, **10**, 421-434.

Chardy, P., J.-C. Dauvin (1992) Carbon flows in a subtidal fine sand community from the western English Channel: a simulation analysis. *Marine Ecology Progress Series*, **81**, 147-161.

Chardy, P., J.-C. Dauvin, P. Lasserre (1993) Biodiversity and functional units in a coastal benthic food web, Workshop Biodiversity, Guadeloupe: 1-8.
Chardy, P., P. Gros, H. Mercier, Y. Monbet (1993) Benthic carbon budget for the Bay of Saint Brieuc (Western Channel). Application of the inverse method. *Oceanologica Acta*, **16**, 687-694.
Christensen, N.L., A.M. Bartuska, J.H. Brown, S.R. Carpenter, C. D'Antonio, R. Francis, J.F. Franklin, J.A. MacMahon, R.F. Noss, D.J. Parsons, C.H. Peterson, M.G. Turner, R.G. Woodmansee (1996) The report of the Ecological Society of America Committee on the Scientific Basis for Ecosystem Management. *Ecological Application*, **6**, 665-691.
Christensen, V., C.J. Walter, D. Pauly (2000). *ECOPATH with ECOSIM: a user's guide*. Fisheries Centre, University of British ColumbiaVancouver, Canada and ICLARM, Penang, Malaysia: 130pp.
Coll, M., I. Palomera, S. Tudela, F. Sardà (2006) Trophic flows, ecosystem structure and fishing impacts in the South Catalan Sea, Northwestern Mediterranean. *Journal of Marine Systems*, **59**, 63-96.
Dauvin, J.-C., T. Ruellet (2008) Macrozoobenthic biomass in the Bay of Seine (eastern English Channel). *Journal of Sea Research*, **59**, 320-326.
Dauvin, J.C. (1993) Le benthos: témoin des variations de l'environnement. *Oceanis*, **19**(6), 25-53.
Dauvin, J.C. (Ed.) (1997a). *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord, synthèses, menaces et perspectives*, MNHN, Paris: 376pp.
Dauvin, J.C. (1997b) Evolution à long terme des peuplements de sédiments fins sablo-vaseux de la Manche et de la mer deu Nord. *Oceanis*, **23**(1), 113-144.
Desroy, N., C. Warembourg, J.-M. Dewarumez, J.-C. Dauvin (2003) Macrobenthic resources of the shallow soft-bottom sediments in the eastern English Channel and southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, **60**, 120-131.
Eldridge, P.M., G.A. Jackson (1993) Benthic trophic dynamics in California coastal basin and continental slope communities inferred using inverse analysis. *Marine Ecology Progress Series*, **99**, 115-135.
George, C.L., R.M. Warwick (1985) Annual macrofauna production in a hard-bottom reef community. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **65**, 713-735.
Gerlach, S.A. (1971) On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia*, **6**, 176-190.
Ghertsos, K. (2002) Structure spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques de la baie de Seine à plusieurs échelles d'observation. Ph.D. thesis, Université des Sciences et Technologies de Lille: 181 pp.
Gray, J.S. (1974) Animal-sediment relationship. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **12**, 223-261.
Harvey, C.J., S.P. Cox, E. Essington, S. Hansson, J.F. Kitchell (2003) An ecosystem model of food web and fisheries interactions in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, **60**, 939-950.
Hooper, D.U., F.S. Chapin, J.J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J.H. Lawton, D.M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A.J. Symstad, J. Vandermeer, D.A. Wardle (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**, 3-35.
Larsonneur, C., P. Bouysse, J.P. Auffret (1982) The superficial sediments of the English Channel and its Western Approaches. *Sedimentology*, **29**, 851-864.
Lees, K., S. Mackinson (2007) An Ecopath model of the Irish Sea: ecosystems properties and sensitivity analysis. *Science Series Technical Report*. Cefas, Lowestoft: 49.
Leguerrier, D., N. Niquil, N. Boileau, J. Rzeznik, P.-G. Sauriau, O. Le Moine, C. Bacher (2003) Numerical analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France. *Marine Ecology Progress Series*, **246**, 17-37.
Leguerrier, D., N. Niquil, A. Petiau, A. Bodoy (2004) Modeling the impact of oyster culture on a mudflat food web in Marennes-Oléron Bay (France). *Marine Ecology Progress Series*, **273**, 147-162.
Mackinson, S., G. Daskalov (2007) An ecosystem model of the North Sea to support an ecosystem approach to fisheries management: description and parameterisation. *Science Series Technical Report*. Cefas, Lowestoft: 142.
Niquil, N., S. Pouvreau, A. Sakka, L. Legendre, L. Addessi, R. Le Borgne, L. Charpy, B. Delesalle (2001) Trophic web and carrying capacity in a pearl oyster farming lagoon (Takapoto, French Polynesia). *Aquatic Living Resources*, **14**, 165-174.

Pasquaud, S., J. Lobry, P. Elie (2007) Facing the necessity of describing estuarine ecosystems: a review of food web ecology study techniques. *Hydrobiologia*, **588**, 159-172.
Pearson, T.H., R. Rosenberg (1978) Macrobenthique succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **16**, 229-311.
Rybarczyk, H., B. Elkaim (2003) An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **58**, 775-791.
Rybarczyk, H., B. Elkaim, L. Ochs, N. Loquet (2003) Analysis of the trophic network of a macrotidal ecosystem: the Bay of Somme (Eastern Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **58**, 405-421.
Salomon, J.-C., M. Breton (1991) Courants résiduels de marée dans la Manche. *Oceanologica Acta*, **11**, 47-53.
Salvanes, A.G.V., D.L. Aksnes, J. Giske (1992) Ecosystem model for evaluating potential cod production in a west Norwegian fjord. *Marine Ecology Progress Series*, **90**, 9-22.
Schwinghamer, P., B. Hargrave, D. Peer, C.M. Hawkins (1986) Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. *Marine Ecology Progress Series*, **31**, 131-142.
Tarantola, A., B. Valette (1982) Generalized nonlinear inverse problems solved using the least squares criterion. *Reviews of Geophysics and Space Physics*, **20**, 219-232.
Thorson, G. (1946) Reproduction and larval development of danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the sound (Oresund). *Meddelelser Fra Kommissionen for Danmarks fiskeri- Og Havundersogelser, Serie: Plankton*, **4**, 1-523.
Underwood, A.J. (1990) Experiments in ecology and management: thei logics, functions and interpretations. *Australian Journal of Ecology*, **15**, 365-389.
Underwood, A.J. (1996) Detection, interpretation, prediction and management of environmental disturbances: some roles for experimental marine ecology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **200**, 1-27.
van der Meer, J., C.H. Heip, P.M.J. Herman, T. Moens, D. van Oevelen (2005) Chapter 8: Measuring the Flow of Energy and Matter in Marine Benthic Animal population. In: A.E.a.A. McIntyre (Ed). *Methods for the study of marine benthos*. Blackwell Science, Oxford: 326-407.
Vézina, A.F. (1989) Construction of flow networks using inverse methods. In: F. Wulff, J.G. Field & K.H. Mann (Eds). *Network analysis in marine ecology: methods and applications*. Springer-Verlag, Berlin: 62-81.
Vézina, A.F., T. Platt (1988) Food web dynamics in the ocean. I. Best-estimates of flow networks using inverse methods. *Marine Ecology Progress Series*, **42**, 269-287.
Vranken, G., C. Heip (1986) The productivity of marine nematodes. *Ophelia*, **26**, 429-442.
Vranken, G., P.M.J. Herman, M. Vincx, C. Heip (1986) A re-evaluation of marine nematode productivity. *Hydrobiologia*, **135**, 193-196.
Warwick, R.M. (1980) Population Dynamics and secondary production of benthos. In: K.R. Tenore & B.C. Coull (Eds). *Marine Benthic Dynamics*. The Belle W. Baruch Library in Marine Science, Columbia: 1-24.
Warwick, R.M., C.M. Ashman, A.R. Brown, K.R. Clarke, B. Dowell, B. Hart, R.E. Lewis, N. Shillabeer, P.J. Somerfield, J.F. Tapp (2002) Inter-annual changes in the biodiversity and community structure of the macrobenthos in Tees Bay and the Tees estuary, UK, associated with local and regional environmental events. *Marine Ecology Progress Series*, **234**, 1-13.
Warwick, R.M., C.L. George (1980) Annual macrofauna production in an *Abra* community. In: M.B. Collins (Ed). *Industrialized Embayments and their Environmental Problems*. Pergamon, Oxford.
Warwick, R.M., C.L. George, J.R. Davies (1978) Annual macrofauna production in a Venus community. *Estuarine and Coastal Marine Science*, **7**, 215-241.
Warwick, R.M., R. Price (1975) Macrofauna production in an estuarine mud-flat. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **55**, 1-18.
Warwick, R.M., P.J. Radford (1989) Analysis of the flow network in an estuarine benthic community. In: F. Wulff, J.G. Field & K.H. Mann (Eds). *Network Analysis in Marine Ecology: Methods and Applications*. Springer-Verlag, New-York: 220-231.
Whipple, S.J., J.S. Link, L.P. Garrison, M.J. Fogarty (2000) Models of predation and fishing mortality in aquatic ecosystems. *Fish Fisher*, **1**, 22-40.

Chapitre IV : Modélisation du fonctionnement du réseau trophique bentho-démersal du bassin orientale de la Manche et de la partie sud de la mer du Nord. Partie 2 : le modèle ECOPATH

La réalisation d'un second modèle de réseau trophique a été de prime abord motivée par une volonté de comparer les résultats du modèle inverse avec ceux d'une autre approche modélisatrice. ECOPATH présente l'avantage d'être basé sur une méthodologie inverse donc réalisable avec les données déjà obtenues (Cf. Chapitre II.2.3) mais dont le fonctionnement, et notamment l'équation centrale, est assez différent pour que l'exercice soit pertinent. De plus, la construction de ce second modèle a été travaillée en prenant en compte les difficultés et les limites rencontrées et également les résultats obtenus lors du chapitre précédent (Cf. Chapitre III). Le modèle conceptuel initial a été modifié, le macrobenthos bénéficie d'un niveau de détail plus poussé, comprenant notamment plus de compartiments. Le niveau de détail a également été amélioré en ce qui concerne ses sources de nourriture (proies) et les niveaux trophiques qui lui sont supérieurs (ses prédateurs) afin de mieux identifier le rôle du benthos dans son réseau trophique.

En suivant la philosophie suivie précédemment, le modèle a été appliqué aux différentes divisions et sous-divisions décrites au chapitre II. La première partie décrit le nouveau modèle conceptuel ainsi que l'obtention des paramètres initiaux du modèle ECOPATH, la deuxième partie de ce chapitre sera consacrée aux valeurs des sorties d'ECOPATH et ce pour chaque échelle spatiale envisagée enfin les apports de cette seconde approche seront discutés en dernière partie.

IV.1/Mise en place du modèle ECOPATH

IV.1.1/Compartimentation

La comparaison entre le diagramme utilisé au chapitre précédent et celui d'Ecopath est présentée en figure IV.1. Le nombre initial de huit groupes fonctionnels décrits a presque doublé pour un total de 15 groupes fonctionnels : six compartiments macrobenthiques, cinq compartiments proies et quatre compartiments prédateurs.

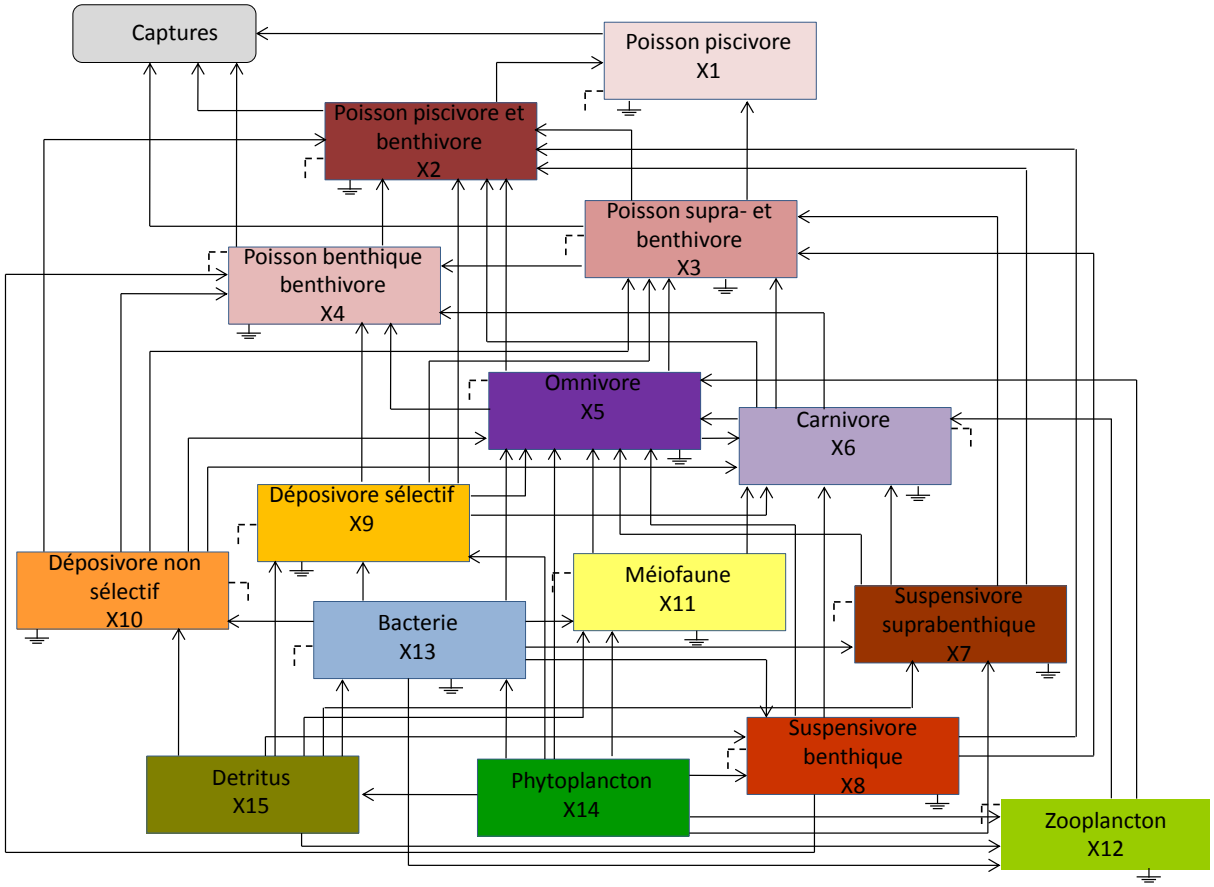


Figure IV.1 Diagramme fonctionnel du modèle Ecopath : → consommation ou captures, ⏚ respiration, ⌐ mortalité hors prédation.

Macrobenthos

Des quatre groupes trophiques initiaux, seuls les omnivores et les carnivores ont été conservés tels quels. Les « déposivores et mixtes » ont été divisés selon la sélectivité des organismes et non à partir de la strate sédimentaire qu'ils occupent comme c'est souvent le cas dans la bibliographie. Ainsi le groupe des déposivores sélectifs regroupe les organismes dont le tri de la nourriture est avéré ou très fortement supposé et à l'inverse le groupe des déposivores non sélectifs rassemble les organismes ingérant pour la plupart l'intégralité du substrat et digérant les particules organiques les moins réfractaires qui le composent.

Les suspensivores ont eux été divisés selon leur comportement écologique par rapport à leur position environnementale. En effet, nombre d'organismes montrent des migrations journalières. Le jour ils restent enfouis dans les sédiments et la nuit ils migrent dans la colonne d'eau pour la recherche de nourriture ou la reproduction notamment (Dauer *et al.* 1982a). Ce comportement migratoire les expose plus à la prédation que d'autres espèces de la guilde des suspensivores ne présentant pas ce comportement. Les bivalves notamment restent enfouis dans le sédiment en

permanence et n'exposent à la surface du sédiment qu'une partie de leurs siphons. Le groupe suspensivore initial a ainsi été divisé en suspensivores benthiques sans comportement migratoire (dominés par les bivalves) et suspensivores suprabenthiques avec comportement migratoire (dominés par les crustacés péracarides).

Compartiments proies

Lors de la réalisation du modèle inverse, les compartiments proies comptaient la méiofaune, les bactéries et les détritus associés à un flux initial représentant la sédimentation de particules organiques sur le fond. Tous ces éléments ont été conservés excepté le flux initial, d'autres ont également été intégrés, entre autre des éléments du pélagos. La base du modèle est dorénavant constituée de la production primaire pélagique avec un compartiment phytoplanctonique (matière fraiche) associée à un compartiment de matière morte, le complexe détritique (matière réfractaire) pour pouvoir illustrer la sélectivité des organismes benthiques. De plus, un compartiment zooplanctonique a été également créé dans la mesure où c'est le groupe dont le phytoplancton est la ressource principale. Les compartiments bactérie et méiofaune n'ont pas été modifiés.

Compartiments prédateurs

A la place du seul compartiment « poisson » présent dans le premier diagramme, qui ne représente pas la diversité des prédateurs des organismes benthiques, quatre groupes de prédateurs ont été considérés. Le premier est représenté par les poissons vivant toujours à proximité du fond (poissons plats essentiellement) et se nourrissant majoritairement d'invertébrés benthiques : les poissons benthiques benthivores. Le second rassemble les poissons vivant à proximité du fond mais pouvant s'en écarter pour nager en pleine eau, ils sont considérés comme se nourrissant d'organismes benthiques et suprabenthiques : les poissons démersaux benthivores et suprabenthivores. L'avant-dernier groupe est intermédiaire, il est constitué de poissons se nourrissant de manière sensiblement égale sur les poissons et les invertébrés benthiques : les poissons benthivores et piscivores. Pour finir, le dernier compartiment représentant les prédateurs supérieurs regroupe les poissons se nourrissant seulement des autres poissons, sans liens majeurs avec les invertébrés benthiques.

IV.1.2/Estimation des paramètres initiaux

IV.1.2.1/Rappel

Tableau IV.1 : Rappel des paramètres utilisés par le modèle ECOPATH

Paramètres	Dénomination	Unité
B_i	Biomasse du compartiment «i »	gC.m-2
P/B_i	Taux d'ingestion annuel de «i »	An-1
Q/B_i	Taux de respiration annuel de «i »	An-1
P/C_i	Taux de mortalité hors prédation de «i »	Sans unité
EE_i	Taux d'égestion de «i »	Sans unité
C_{ji}	Préférence trophique de la proie «j » pour «i »	Sans unité

Parmi les paramètres initiaux nécessaires au fonctionnement d'Ecopath, l'efficacité écotrophique est très difficile à évaluer par des moyens expérimentaux. Ce paramètre est l'inconnue qui sera calculée par le logiciel aux travers de la résolution des équations. En plus des paramètres présentés dans le tableau IV.1, trois autres paramètres sont nécessaires, accumulation de biomasse, migration et capture. Dans le modèle, les biomasses sont supposées constantes d'une année sur l'autre (accumulation de biomasse=0) et aucune migration nette n'est prise en compte. Les taux de captures (Y) n'ont été évalués que pour les compartiments poissons.

Dans ce second modèle, l'effort bibliographique a permis l'obtention des valeurs de paramètres initiaux (essentiellement biomasse et productivité) pour les six divisions géographiques et sédimentaires (baie de Seine, Manche orientale, mer du Nord ; Gravier et Cailloutis, Sable grossier et Sable fin) pour l'ensemble des compartiments définis et non pas seulement les compartiments macrobenthiques comme ce fut le cas pour le premier modèle.

IV.1.2.2/Compartiments proies

Dans ce modèle les « compartiments proies » correspondent à l'ensemble des compartiments situés à des niveaux trophiques inférieurs aux compartiments macrobenthiques et à partir desquels ces derniers sont susceptibles de tirer une partie importante de leurs ressources. Il s'agit des compartiments « phytoplancton », « zooplancton », « detritus », « bactérie » et « méiofaune ». Les valeurs initiales des différents paramètres de ces compartiments n'ont pas été quantifiées dans la présente étude, elles sont, de manière similaire au premier modèle, intégralement tirées de données bibliographiques.

Phytoplancton

Dans son modèle général de Manche orientale Villanueva *et al.* (2009) a estimé à 2,5 $gC.m^{-2}$ en moyenne la biomasse phytoplanctonique, j'ai retenu cette valeur pour ma division Manche orientale. De son côté, Rybarczyk & Elkaim (2003) ont estimé en estuaire de Seine une biomasse de 8,176 $gC.m^{-2}$. Cette valeur ne concerne cependant qu'une étendue spatiale limitée à la partie orientale de la baie très proche des apports du fleuve et pas l'ensemble de la baie. Pour avoir une valeur moyenne plus réaliste de l'ensemble de la division baie de Seine de notre modèle, nous avons moyenné la biomasse phytoplantonique de Rybarczyk & Elkaim (2003) (proche fleuve) avec celle de Villanueva *et al.* (2009) (Manche orientale), la valeur obtenue de 5,3 $gC.m^{-2}$ nous a semblé représentative de l'ensemble de la baie et a été retenue pour la division baie de Seine. Pour la division mer du Nord, nous avons retenu la valeur de Hannon & Joiris (1989) qui ont estimé la biomasse phytoplanctonique du bassin sud de la mer du Nord à 3,7 $gC.m^{-2}$. Pour finir, la moyenne de ces trois valeurs (2,5 – 5,3 – 3,7), 3,8 $gC.m^{-2}$, a été considérée comme la biomasse phytoplanctonique moyenne de l'ensemble de la zone d'étude (modèle général).

Les valeurs de production primaire ont été estimées sur toute la Manche au travers d'un modèle de production pélagique (Hoch 1998). La production en division baie de Seine et en division Manche orientale a été évaluée respectivement à 260,7 $gCm^{-2}.an^{-1}$ et 230,4 $gCm^{-2}.an^{-1}$. De leur côté Fransz & Gieskes (1984) ont estimé que le bassin sud de la mer du Nord avait une production primaire oscillant entre 200 (à proximité de la côte) et 250 (au large) $gCm^{-2}.an^{-1}$. De la même manière que pour les valeurs de biomasse, la production primaire du modèle général de la zone peut être moyennée à 235,5 $gC.m^{-2}.an^{-1}$. Ce qui, grâce aux valeurs de biomasse, permet l'estimation des valeurs de P/B du modèle général, de la baie de Seine, de la Manche orientale et du sud de la mer du Nord respectivement égales à 61,2 - 48,8 - 92,1 - 60,8 an^{-1} (voir tableau IV.2). Ce compartiment ne possède pas de valeur de P/C ou de C/B. De plus, aucune valeur initiale n'a pu être évaluée pour les divisions sédimentaires dans la mesure où le phytoplancton est un compartiment pélagique et n'est donc, a priori, pas soumis au facteur sédimentaire, les valeurs du modèle général seront donc utilisées.

Tableau IV.2 : Valeurs initiales des paramètres du compartiment phytoplanctonique

Phytoplancton	Valeurs initiales						
	Général	BS	MO	MN	G&C	Sg	Sf
B_{14}	3,8	5,3	2,5	3,7	3,8	3,8	3,8
P/B_{14}	61,2	48,8	92,1	60,8	61,2	61,2	61,2
Q/B_{14}	--	--	--	--	--	--	--
P/C_{14}	--	--	--	--	--	--	--

Zooplancton

Les valeurs de biomasse moyenne du compartiment zooplanctonique ont été majoritairement tirées de modèles de réseaux trophiques pélagiques ou globaux déjà publiés. Ainsi, dans leur modèle de réseau trophique pélagique par méthode inverse, Vézina & Platt (1988) ont estimé que leurs deux compartiments zooplanctonique, microzooplancton et mesozooplancton montraient des valeurs de biomasse respectivement égales à 0,282 et 0,686 $gC.m^{-2}$ (moyenne 0,484 $mgC.m^{-2}$), dans le modèle de la Manche orientale de CHARM II Villanueva *et al.* (2009) ont estimé la valeur de la biomasse moyenne du zooplancton herbivore a 13,86 g de poids frais (PF) par m² (soit 0,877 $gC.m^{-2}$). La moyenne de ces valeurs a été retenue pour la division Manche orientale : 0,681 $gC.m^{-2}$. De la même manière que pour le compartiment « phytoplancton », la biomasse zooplanctonique est estimée à 1,715 $gC.m^{-2}$ en estuaire de Seine (Rybarczyk & Elkaim 2003), la moyenne de la valeur estuarienne et celle de la Manche orientale (1,198 $gC.m^{-2}$) a été retenue pour la division baie de Seine. La valeur de biomasse zooplanctonique pour la division mer du Nord a été estimée à partir des données de Fransz *et al.* (1991a) : 6,27 $gPF.m^{-2}$, soit 0,397 $gC.m^{-2}$, elle représente la moyenne annuelle de la biomasse zooplanctonique sans l'espèce la plus abondante et la plus productive de mer du Nord *Calanus finmarchicus* qui n'est présente que dans la partie nord de la mer du Nord. La moyenne des valeurs des trois divisions, 0,758 $gC.m^{-2}$, a été retenue pour le modèle général (voir tableau IV.3). La productivité a été estimée à 15 an^{-1}pour la baie de Seine (Rybarczyk & Elkaim 2003), 9,2 an^{-1} pour la mer du Nord (Fransz *et al.* 1991a) et 9,2 an^{-1} pour la Manche orientale (Villanueva *et al.* 2009) (voir tableau IV.3) soit une moyenne de 11,3 an^{-1} pour le modèle général. Les valeurs de C/B ont été reprises de Villanueva *et al.* (2009) et Mackinson & Daskalov (2007) qui ont permis d'estimer à 50 an^{-1} la valeur de C/B pour le modèle général et ses divisions, ce qui s'avère proche de la valeur de 39 an^{-1} qui est la valeur moyenne trouvée par Araujo *et al.* (2008) dans leur modèle de la Manche occidentale. Le zooplancton se nourrit majoritairement de la production phytoplanctonique, cependant il peut également se nourrir de détritus organiques benthiques remis en suspension par la turbulence ainsi que de bactéries benthiques associées épisodiquement. Ce compartiment peut également montrer des cas de cannibalisme. Les préférences trophiques ont donc été évaluées à 0,75 pour le phytoplancton, 0,1 pour les détritus et les bactéries benthiques et 0,05 pour le zooplancton lui-même. De la même manière que pour le compartiment phytoplancton, les valeurs initiales des divisions sédimentaires n'ont pas pu être définies, les valeurs du modèle général seront donc utilisées.

Tableau IV.3 : Valeurs initiales des paramètres du compartiment zooplanctonique

Zooplancton	Valeurs initiales						
	Général	BS	MO	MN	G&C	Sg	Sf
$\mathbf{B_{12}}$	0,758	1,198	0,681	0,397	0,758	0,758	0,758
$\mathbf{P/B_{12}}$	11,3	15	9,2	9,2	11,3	11,3	11,3
$\mathbf{C/B_{12}}$	50	50	50	50	50	50	50
$\mathbf{P/C_{12}}$	--	--	--	--	--	--	--
$\mathbf{C_{12-12}}$	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05
$\mathbf{C_{13-12}}$	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
$\mathbf{C_{14-12}}$	0,75	0,75	0,75	0,75	0,75	0,75	0,75
$\mathbf{C_{15-12}}$	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1

Détritus

Contrairement aux paramètres initiaux du premier modèle où le compartiment détritique n'avait pas de valeurs de biomasse initiale mais une valeur de flux initial venant de la colonne d'eau. Dans cette seconde approche, pour chaque division géographique, une valeur initiale de la biomasse moyenne annuelle du compartiment détritique a été calculée à partir de la formule de Pauly *et al.* (1993) :

$$Log_{10}D = -2{,}41 + 0{,}954 \times Log_{10}PP + 0{,}863 \times Log_{10}E$$

où,

D = Biomasse des détritus en gC.m^{-2} ;

PP = Production primaire en gC.m^{-2}.an^{-1} ;

E = Profondeur de la zone euphotique.

Comme il est très difficile d'évaluer la profondeur de la zone euphotique en Manche, ce sont les valeurs de bathymétrie qui ont été prises. Les biomasses initiales du compartiment détritus du modèle général, de la division baie de Seine, Manche orientale et sud mer du Nord sont respectivement égales à 8,58 - 10,77 - 6,06 et 4,44 gC.m^{-2}. N'étant pas un compartiment vivant, le compartiment des détritus ne possède pas de valeur de productivité ou de P/C (voir tableau IV.4). De la même manière que précédemment, la valeur du modèle général sera prise pour chaque division sédimentaire de la zone.

Tableau IV.4 : Valeurs initiales des paramètres du compartiment détritique

Détritus	Valeurs initiales						
	Général	BS	MO	MN	G&C	Sg	Sf
$\mathbf{B_{14}}$	8,58	10,77	6,06	4,44	8,58	8,58	8,58

Bactérie

La très grande variabilité spatiale et temporelle des paramètres physiologiques caractérisant ce compartiment (Christensen *et al.* 2000), rend toujours très difficile d'en estimer la biomasse moyenne annuelle à l'échelle d'un écosystème et ce quel que soit le détail au niveau duquel ce dernier a été étudié. Il existe heureusement quelques études permettant d'avoir une idée de l'ordre de grandeur des valeurs de paramètres nécessaires. Ainsi à partir des données de Newell & Lindley (1984) pour la Manche occidentale la valeur de 0,582 $gC.m^{-2}$ a été choisie pour la division Manche orientale. En mer du Nord Hickel & Gunkel (1968) ont estimé une valeur de 0,048 $gC.m^{-2}$, c'est donc cette valeur qui a été retenue pour la division mer du Nord de notre modèle. A notre connaissance, il n'existe pas de données sur les biomasses bactériennes en baie de Seine cependant Leguerrier *et al.* (2003) l'ont estimé à 1,94 $gC.m^{-2}$ sur la vasière intertidale de Marennes-Oléron et de la même manière Chardy & Dauvin (1992) ont déterminé une valeur de 1,02 $gC.m^{-2}$ pour une communauté de sable fin de la baie de Morlaix. Nous avons supposé que la moyenne de ces valeurs, 1,48 $gC.m^{-2}$, pouvait être équivalente à ce qui est rencontré aux extrémités occidentale et orientale de la baie où se trouvent les sédiments les plus fins. Cette valeur a été moyennée avec la valeur définie pour la Manche orientale pour avoir une idée de la biomasse bactérienne sur l'ensemble de la zone baie de Seine ce qui donne une valeur de 1,03 $gC.m^{-2}$. La moyenne des valeurs des trois divisions donne la biomasse moyenne bactérienne pour le modèle général de l'ensemble de la zone d'étude, 0,553 $gC.m^{-2}$ (voir tableau IV.5). En ce qui concerne les divisions sédimentaires, Chardy (1987) avait estimé une biomasse bactérienne de 0,175 $gC.m^{-2}$ pour les sables grossiers, cette valeur a été retenue pour notre division des sables grossiers. De la même manière Chardy & Dauvin (1992) ont estimé à 1,02 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ la valeur moyenne dans les sables fins de baie de Morlaix, cette valeur sera utilisée pour notre division sable fin. Aucune valeur n'était disponible pour la division la plus grossière (G&C), la biomasse bactérienne semblant corrélée positivement à la teneur en particule fine (Blanchet 2004), nous avons supposé que celle de la division graviers et cailloutis devait être parmi les plus faible, nous avons donc retenu la valeur la plus faible trouvée sur notre zone, celle de la division mer du Nord (0,048 $gC.m^{-2}$). McIntyre (1978) a estimé une valeur de production bactérienne benthique de 75 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ dans la partie occidentale de la mer du Nord. Nous avons supposé que ce taux était également valable pour les bactéries benthiques de Manche et peu variable d'une division à l'autre. A partir des valeurs de production, des valeurs de productivité de l'ordre à 72,8 an^{-1} en baie de Seine, 128, 9 an^{-1} en Manche orientale, 1562,5 an^{-1} en mer du Nord ont été calculées, ce qui a donné une moyenne de 135,5 an^{-1} pour la totalité de la zone d'étude (voir tableau IV.5). Cette valeur moyenne générale de productivité sera également utilisée pour les trois divisions sédimentaires. La valeur de 0,5 an^{-1} pour les P/C choisie par Mackinson & Daskalov (2007) pour les bactéries benthiques de mer

du Nord a été reprise pour toutes les divisions considérées. A la différence du premier modèle où les bactéries ne se nourrissaient que de détritus, dans cette seconde approche nous avons considéré qu'elles se nourrissaient également sur le phytoplancton sénescent. Il subsiste cependant un problème lors de l'intégration des bactéries dans un modèle de réseau trophique, les flux qui lui sont attachés ont tendance à être très forts (comme cela a été le cas pour le modèle inverse) et donc à fortement voire complètement occulter les autres flux et rendre ainsi difficile les conclusions (Christensen *et al.* 2000). Ces derniers auteurs proposent, pour éviter ce biais, que lorsque les bactéries doivent être intégrées dans le fonctionnement global (ce qui est le cas ici), il faut faire en sorte qu'elles se nourrissent au moins en partie sur un « écosystème adjacent » à celui qui doit être modélisé. En pratique, tout se passe au niveau de la détermination des préférences trophiques. Pour cette approche, les proportions de 20% pour le phytoplancton et 40% pour les détritus ont été choisies. Les 40% restant ont été reportés sur les « imports » c'est-à-dire que les bactéries des modèles se nourrissent à 40% hors des écosystèmes.

Tableau IV.5 : Valeurs initiales des paramètres du compartiment bactérien

Bactéries	Valeurs initiales						
	Général	BS	MO	MN	G&C	Sg	Sf
B_{13}	0,553	1,03	0,582	0,048	0,048	0,175	1,02
P/B_{13}	135,5	72,8	128, 9	1562,5	135,5	135,5	135,5
C/B_{13}	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
P/C_{13}	--	--	--	--	--	--	--
C_{14-13}	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4
C_{15-13}	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2
C_{exp-13}	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4

Méiofaune

Dans le cadre des travaux du chantier Manche du PNOC, Ratsimbazafy (1998) a notamment échantillonné la méiofaune à différentes stations de Manche dont une était située à proximité de la baie de Seine et l'autre proche du détroit du Pas-de-Calais. Une valeur de 0,265 $gC.m^{-2}$ pour la biomasse totale de la méiofaune pour la division baie de Seine et 0,167 $gC.m^{-2}$ pour la division Manche orientale ont été retenues à partir de son étude. En revanche, en mer du Nord, il existe beaucoup plus d'études et de données disponibles (Cf. chapitre III.2.2). En se basant sur les résultats de Heip *et al.* (1983, Heip *et al.* (1990) nous avons estimé la biomasse de la méiofaune de mer du Nord à 0,642 $gC.m^{-2}$ ce qui permet le calcul d'une moyenne pour le modèle général de 0,358 $gC.m^{-2}$ (voir tableau IV.6). Les valeurs de biomasses moyennes des divisions sédimentaires ont été calculées à partir des valeurs moyennes des divisions géographiques et en fonction de l'importance respective de chaque sédiment dans chacune d'entre elles. Gerlach (1971) fut le premier auteur à proposer une valeur de productivité unique pour l'ensemble du compartiment méiofaune. Cette valeur s'appuie

sur des modèles de dynamiques de population ayant estimées qu'une génération des espèces composant la meiofaune présentait une productivité entre 3 et 3,5 an^{-1}et variait peu d'une espèce à l'autre (Heip *et al.* 1990). Le fait qu'il y ait environ trois générations par an a abouti à la valeur de 9. Cependant, Heip *et al.* (1990) ont estimé que la production de la méiofaune se situait entre 8 et 20 $gPS.m^{-2}.an^{-1}$ (3,7 à 9,3 $gC.m^{-2}.an^{-1}$). Or, la valeur de 9 an^{-1} ne permet qu'une production d'environ 1,5 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ pour la Manche orientale et 2,38 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ pour la baie de Seine, soit bien au dessous de la limite basse de l'intervalle. Seule la production de la division mer du Nord semblait suffisante (5,78 $gC.m^{-2}.an^{-1}$). En revanche, une valeur de productivité de 15 an^{-1} pour la baie de Seine et la Manche orientale permet d'atteindre les valeurs requises ou très proches de la limite basse de production de la méiofaune pour ces divisions (respectivement 3,97 et 2,8 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ respectivement). Cette valeur a également été proposée par Chardy & Dauvin (1992) et apparaît comme étant un bon compromis par rapport aux données disponibles dans la bibliographie (Heip *et al.* 1982, Heip *et al.* 1983, Vranken & Heip 1986, Vranken *et al.* 1986, Heip *et al.* 1990). Elle a donc finalement été choisie pour toutes les divisions de notre zone d'étude. La valeur de P/C a été reprise de Le Loc'h (2004) et estimée à 0,2 an^{-1}. De la même manière que pour le premier modèle nous avons voulu lier de manière importante la méiofaune aux détritus (70% de leur alimentation), si nous considérons les carnivores méiobenthiques comme négligeables au sein de ce compartiment il ne reste potentiellement que les bactéries et le phytoplancton comme ressource potentielle. Cette dernière étant de valeur nutritive similaire nous avons supposé que les individus de la méiofaune se nourrissaient le plus de la ressource la plus abondante c'est-à-dire d'abord sur le compartiment bactérien (20%) et ensuite sur le compartiment phytoplancton (10%).

Tableau IV.6 : Valeurs initiales des paramètres du compartiment méiofaune

Méiofaune	Valeurs initiales						
	Général	BS	MO	MN	G&C	Sg	Sf
B_{11}	0,358	0,265	0,167	0,642	0.143	0.157	0.427
P/B_{11}	15	15	15	15	15	15	15
C/B_{11}	--	--	--	--	--	--	--
P/C_{11}	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2
C_{13-11}	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7
C_{14-11}	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
C_{15-13}	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2

Lors de l'attribution des valeurs aux sous-divisions, deux cas de figure se sont présentés. Lorsque les paramètres n'avaient été définis que pour les divisions géographiques, nous avons appliqué cette valeur à toutes les sous-divisions de cette dernière. Lorsque les valeurs ont été définies pour les deux catégories de division nous avons moyenné la valeur de la division géographique avec celle de la division sédimentaire.

Tableau IV.7 : Biomasse et productivité des compartiments « proies » pour chaque sous-divisions de la zone d'étude.

Biomasse	BS_G&C	BS_Sg	BS_Sf	MO_G&C	MO_Sg	MO_Sf	MN_G&C	MN_Sg	MN_Sf
Phytoplancton	4.500	4.500	4.50	3.100	3.100	3.100	3.700	3.700	3.700
Zooplancton	0.798	0.798	0.798	0.539	0.539	0.539	0.397	0.397	0.397
Détritus	7.605	7.605	7.605	5.250	5.250	5.250	4.440	4.440	4.440
Bactérie	0.539	0.603	1.025	0.315	0.379	0.801	0.048	0.112	0.534
Méiofaune	0.204	0.211	0.346	0.155	0.162	0.297	0.393	0.400	0.535
P/B									
Phytoplancton	55	55	55	76.65	76.65	76.65	61	61	61
Zooplancton	13,15	13,15	13,15	10,25	10,25	10,25	10,25	10,25	10,25
Détritus	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Bactérie	104,15	104,15	104,15	132,2	132,2	132,2	849	849	849
Méiofaune	15	15	15	15	15	15	15	15	15

Les valeurs des paramètres liées aux consommations et aux préférences trophiques étaient déjà les mêmes pour le modèle général et les divisions, nous les avons également appliquées aux sous-divisions.

IV.1.2.3/Macrofaune benthique

Biomasse

Les valeurs initiales des biomasses des compartiments de la macrofaune benthique ont toutes été calculées à partir des données quantitatives obtenues lors de cette étude. Le premier modèle a mis en évidence certaines limites concernant notamment la compartimentation des espèces, certaines d'entre elles ayant des comportements trophiques couvrant plusieurs des unités établies du diagramme fonctionnel. Certaines espèces peuvent avoir un comportement mixte (déposivore et suspensivore) variant selon le stade du cycle de vie ou/et de l'environnement océanique. Cela peut aussi être le cas en ce qui concerne les carnivores ou les omnivores, l'oursin *Psammechinus miliaris* semble présenter les deux comportements. Il semble difficile de pouvoir régler ce problème au niveau de la conceptualisation, il faudrait en effet que chaque espèce de la macrofaune soit un seul et unique compartiment et que pour chacune d'entre elles des informations sur la nature et la quantité de ressource qu'elles utilisent soient disponibles ce qui, en pratique, est impossible. En revanche une possible solution peut venir de la méthode de codage flou (Chevenet *et al.* 1994). Pour la fonction « groupe trophique » six attributs ont été définis : (i) omnivore, (ii) carnivore, (iii) déposivore sélectif, (iv) déposivore non-sélectif, (v) suspensivore benthique et (vi) suspensivore suprabenthique. Pour chacune des espèces une valeur positive a été assignée de 0 à 3 (0 exprimant une affinité nulle et 3 une très forte affinité). Par exemple le bivalve *Abra alba* a un comportement mixte, déposivore sélectif et suspensivore benthique, sans préférence marquée (Rosenberg 1993). Nous pouvons également supposer que lorsque les ressources sont limitées, le choix des particules nutritives par cette espèce sera restreint donc que ponctuellement elle se nourrira de matériel plus

réfractaire à la manière d'un déposivore non-sélectif. *Abra alba* sera codé respectivement 0, 0, 3, 1, 3, 0 soit 0% omnivore et carnivore, 42,9% déposivore sélectif, 14,2% déposivore non-sélectif et 42,9% suspensivore benthique et 0% suspensivore suprabenthique (Cf. le chapitre V). Une très grande partie des espèces macrobenthiques de notre base de données a pu être codée de cette manière. Ainsi à la différence du premier modèle où la totalité de la biomasse moyenne d'une espèce est attribuée à un compartiment, dans ce second modèle seul le pourcentage de la biomasse correspondant était attribué au compartiment concerné. En d'autres termes chacune des espèces a été « découpée » en fonction de son affinité avec les différents attributs trophiques définis. Pour reprendre l'exemple d'*Abra alba*, cette espèce présente une biomasse moyenne de 51,76 mgPSLC.0,5m^{-2} sur l'ensemble de la zone en respectant les pourcentages précédemment définis, 22,18 mgPSLC.0,5m^{-2} sera attribué au compartiment déposivore sélectif et au suspensivore benthique et 7,4 mgPSLC.0,5m^{-2} au déposivore non sélectif (22,18+22,18+7,4 = 51,76). Le tableau IV.8 et IV.9 présente les différentes valeurs de biomasses obtenues avec cette méthode pour chaque compartiment de chaque division et sous-divisions définies de la zone d'étude.

Tableau IV.8 : Biomasse des différents compartiments macrobenthiques pour le modèle général et ses six divisions. sbS : suspensivore suprabenthique, bS : suspensivore benthique, sDF : deposivore sélectif, nsDF : déposivore non sélectif

Macrobenthos	Général	BS	MO	MN	G&C	Sg	Sf
Omnivore	0.034	0.038	0.038	0.047	0.042	0.022	0.023
Carnivore	0.013	0.071	0.014	0.027	0.018	0.018	0.021
sbS	0.001	0.002	0.001	8E-04	0.002	2E-04	0.002
bS	0.241	0.145	0.321	0.122	0.143	0.268	0.259
sDF	0.02	0.037	0.023	0.03	0.024	0.028	0.032
nsDF	0.018	0.016	0.021	0.02	0.013	0.021	0.046

Tableau IV.9 : Biomasse des différents compartiments macrobenthiques pour les neuf sous-divisions. sbS : suspensivore suprabenthique, bS : suspensivore benthique, sDF : deposivore sélectif, nsDF : déposivore non sélectif

Macrobenthos	BS_G&C	BS_Sg	BS_Sf	MO_G&C	MO_Sg	MO_Sf	MN_G&C	MN_Sg	MN_Sf
Omnivore	0.026	0.053	0.023	0.048	0.021	0.023	0.045	0.025	0.042
Carnivore	0.01	0.068	0.043	0.016	0.019	0.024	0.022	0.027	0.036
sbS	0.002	0.002	0.001	0.001	0.002	0.002	5E-04	1E-03	0.001
bS	0.103	0.077	0.184	0.187	0.459	0.336	0.083	0.188	0.129
sDF	0.018	0.047	0.03	0.017	0.03	0.039	0.033	0.017	0.021
nsDF	0.009	0.019	0.02	0.007	0.023	0.059	0.02	0.026	0.025

Production et productivité

Encart n°8 : Production secondaire et productivité

Définition

La production nette d'un organisme regroupe à la fois la production somatique (la part de l'assimilation qui est utilisé pour fabriquer de nouveaux tissus par la croissance) et la production des

gonades (la part de l'assimilation qui sert à la fabrication de tissus reproducteurs) (Brey 2001). Dans le cadre de ce travail, le terme production correspond uniquement à la production somatique. C'est un paramètre extrêmement important dans le calcul des budgets énergétiques et la simulation de la dynamique trophique des populations (Brey 2001). Elle correspond à la quantité de matière potentiellement disponible pour les niveaux trophiques suivants (c'est-à-dire, le prédateur naturel de l'espèce ou l'exploitant de la ressource). En termes de flux d'énergie, la production est le changement de biomasse en fonction du temps. Lorsque la production est reliée à la biomasse présente cela donne une estimation de la productivité. La productivité réfère à une production potentielle issue d'une population à l'équilibre (Cusson 2004). Il existe de nombreux facteurs qui peuvent faire varier la production, les caractéristiques intrinsèques de la population comme la biomasse individuelle moyenne annuelle, la biomasse maximale, l'âge, la durée de vie, le statut trophique, le groupe taxonomique ... (voir Cusson (2004) pour une liste plus exhaustive).

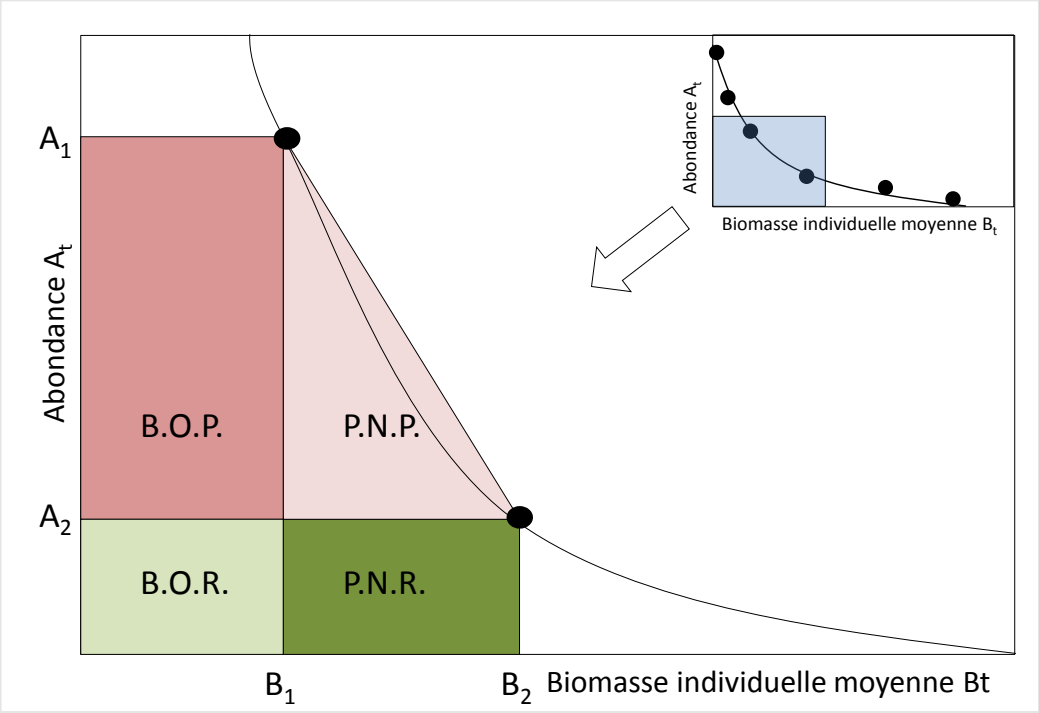
Mesure

La mesure de cette production secondaire est un des problèmes les plus délicats de l'écologie actuelle, la mesure de la production secondaire est très difficile et ce pour trois raisons principales (Frontier & Pichod-Viale 1998) : (i) les chaînes trophiques qui y participent sont nombreuses et imbriquées, (ii) une grande partie de la biomasse secondaire est consommée au fur et à mesure qu'elle est produite, l'augmentation de biomasse est alors nulle $(\frac{dB}{dt} = 0)$ et (iii) Il n'existe pas de méthode directe standardisable de mesure du carbone fixé dans la biomasse secondaire. Dans son « Virtual Handbook on population dymanic » Brey (2001) a synthétisé les différentes méthodes de mesure de la production secondaire macrobenthique. Ces dernières peuvent se faire à l'échelle d'un seul animal ou au sein d'un groupe d'animaux (soit à partir de méthodes où les populations sont classées en cohortes soit au sein de groupes aux classes d'âge mélangées).

A l'échelle individuelle, la production secondaire est simple à mesurer car $P = \frac{dB}{dt}$ (en masse par surface et par temps). Il suffit d'avoir une mesure de biomasse (B_1) au temps t et une autre au temps t+1 (B_2) : $P_{t \to t+1} = B_2 - B_1$ ou s'il existe une bonne estimation du taux spécifique de croissance, il n'y a qu'une mesure de biomasse qui est nécessaire : $P_{t \to t+1} = B_1 \times G_{B1} \times dt$.

A l'échelle d'un groupe d'animaux en revanche, il est nécessaire de prendre en compte deux processus : la croissance individuelle et la mortalité. De la biomasse est ajoutée au groupe par la croissance individuelle et elle en est retirée au travers de la mortalité. Toute la biomasse formée par le groupe par la mortalité a forcément été ajoutée par la croissance au préalable. Donc après que le dernier animal du groupe est mort, la quantité de biomasse produite est exactement égale à la

quantité de biomasse éliminée. La mesure de production la plus simple au sein d'un groupe d'animaux s'appuie sur des méthodes basées sur le suivi des cohortes. Une cohorte est une classe d'âge, c'est-à-dire un groupe d'animaux né plus ou moins au même moment. La vie d'une cohorte commence avec énormément d'individus ayant une biomasse individuelle faible et se termine après la mort des quelques derniers individus à biomasse individuelle élevée. Les méthodes basées sur les cohortes utilisent la courbe d'Allen (Allen 1950) qui est une approche graphique de la production secondaire basée sur la méthode d'incrémentation par addition. Il faut avoir une série d'échantillons successifs renseignant sur l'abondance (A_t) totale et la biomasse individuelle moyenne (B_t) de la cohorte pendant la durée de l'étude. Le résultat typique obtenu est la courbe ci-dessous.



Représentation graphique de la courbe de Allen (1950) théorique (d'après Brey (2001))

Où :

B.O.P. : Biomasse Originale Perdue, c'est-à-dire la biomasse présente à t_1 mais perdue entre t_1 et t_2 $(= (A_1 - A_2) \times B_1)$;

B.O.R. : Biomasse Originale Restante, c'est-à-dire la biomasse présente à t_1 et toujours présente à t_2 $(= A_2 \times B_1)$;

P.N.P. : Production Nouvelle Perdue, c'est-à-dire la biomasse récemment synthétisée mais perdue entre t_1 et t_2 $\left(= \frac{[(A_1 - A_2) \times (B_2 - B_1)]}{2}\right)$;

P.N.R. : Production Nouvelle Restante, c'est-à-dire la biomasse nouvellement produite entre t_1 et t_2 et encore présente à t_2 $(= A_2 \times (B_2 - B_1))$.

Il est à partir de là très facile de calculer la production ou l'élimination entre t_1 et t_2 :

$$P_{1\to2} = P.N.P. + P.N.R.$$

$$P_{1\to2} = \frac{[(A_1 - A_2) \times (B_2 - B_1)]}{2} + A_2 \times (B_2 - B_1)$$

$$P_{1\to2} = \frac{A_1 + A_2}{2} \times (B_2 - B_1)$$

$$E_{1\to2} = P.N.P. + B.O.P.$$

$$E_{1\to2} = \frac{[(A_1 - A_2) \times (B_2 - B_1)]}{2} + (A_1 - A_2) \times B_1$$

$$E_{1\to2} = \frac{B_1 + B_2}{2} \times (A_1 - A_2)$$

Ce type de méthode doit être impérativement réalisé sur des cohortes, si ces dernières ne peuvent pas être clairement identifiées, il s'agit donc d'un groupe d'individus d'âges mélangés d'autres méthodes de calcul de production sont alors utilisées. La méthode de Fréquence de taille (Size Frequency Method, SFM) (Hynes & Coleman 1968) nécessite trois types d'information : (i) Un échantillon représentatif de la fréquence des tailles de la population, (ii) La biomasse moyenne par classe de taille et (iii) Une estimation de l'espérance de vie maximale. L'hypothèse de base de la SFM est que la croissance est linéaire, chaque individu a besoin de la même période de croissance pour chaque classe de taille considérée. La production va être calculée au travers de l'élimination (E) par la méthode d'incrémentation par addition excepté que, dans ce cas, la production est calculée entre deux classes de taille et non plus deux dates d'échantillonnage.

$$E_{1\to2} = \frac{B_1 + B_2}{2} \times (A_1 - A_2)$$

A la différence du premier modèle où les mesures de P/B ont été essentiellement trouvées dans la bibliographie, ici les valeurs initiales de P/B ont été obtenues à partir de méthodes empiriques. Brey *et al.* (1996), Brey (1999) ont essayé d'unifier les approches empiriques existantes en un seul modèle global pour le macrozoobenthos. Brey *et al.* (1996) a ainsi mis au point une méthode « Artificial Neural Network » afin d'estimer le P/B à partir de la biomasse, de la taxonomie, de la position environnementale, de la température de l'eau et de la profondeur. Par la suite Brey

(1999) a publié un modèle linéaire multiple prenant en compte les paramètres précédents. C'est ce dernier modèle qui a été choisi car il semble le mieux évaluer les productions et productivités macrobenthiques comparé à d'autres modèles empiriques existants (Cusson & Bourget 2005, Dolbeth *et al.* 2005). L'algorithme est disponible sur internet (www.thomas-brey.de/science/virtualhandbook/) (Brey 2001) :

$$Log\left(\frac{P}{B}\right) = 7{,}947 + (-2{,}294 \times Log(M) + (-2409{,}856 \times \frac{1}{T+273}) + (0{,}169 \times \frac{1}{D}) + (0{,}194 \times SubT) + (0{,}180 \times InEpi) + (0{,}277 \times MoEpi) + (0{,}174 \times Taxon1) + (-0{,}188 \times Taxon2) + (0{,}330 \times Taxon3) + (-0{,}062 \times Habitat1) + (582{,}85 \times Log(M) \times \frac{1}{T+2})$$

Avec :

$\left(\frac{P}{B}\right)$ = Productivité en an^{-1} ;

M = Biomasse individuelle moyenne en KJ ;

T = Température moyenne de fond en °C ;

D = Profondeur en m (si intertidal, D=1) ;

$SubT$ = Si subtidal alors SubT=1, sinon SubT=0 ;

$InEpi$ = Si infauna alors InEpi=1, si epifaune InEpi=0 ;

$MoEpi$= Si epifauna mobile alors MoEpi=1, si endofauna ou epifauna sessile alors MoEpi=0 ;

$Taxon1$ = Si Annelida ou Crustacea alors Taxon1=1, si autre groupe Taxon1=0 ;

$Taxon2$ = Si Echinodermata alors Taxon2=1, si autre groupe Taxon2=0 ;

$Taxon3$ = Si Insecta alors Taxon3=1, si autre groupe Taxon3=0 ;

$Habitat1$ = Si l'habitat est un lac alors Habitat1=1, si l'habitat est marin ou une rivière Habitat1=0.

Les valeurs de biomasses ont été mesurées en gramme de poids secs libre de cendre. Le facteur de conversion utilisé a été tiré de Salonen *et al.* 1976 in (Brey 2001) :

$$gC = 0{,}518 \times gPSLC$$

Puis celui de Platt & Irving (1973) pour la transformation en Kcal :

$$1gC = 11{,}4\,Kcal$$

Et enfin le facteur de conversion en KJ :

$$1Kcal = 4{,}1868\,KJ$$

De manière similaire aux biomasses moyennes de chaque compartiment macrobenthique le calcul de la moyenne des productivités de chaque compartiment a été pondéré par les affinités des espèces aux attributs trophiques. Les productivités moyennes de chaque compartiment macrobenthique pour chaque division de la zone d'étude sont présentées en tableau IV.10 et IV.11.

Tableau IV.10: Productivité des différents compartiments macrobenthiques pour le modèle général et ses six divisions. sbS : suspensivore suprabenthique, bS : suspensivore benthique, sDF : deposivore sélectif, nsDF : déposivore non sélectif

Macrobenthos	Général	BS	MO	MN	G&C	Sg	Sf
Omnivore	1.76	1.56	2.02	1.87	2.13	1.89	1.89
Carnivore	2.26	2.01	2.49	2.22	2.81	2.53	2.1
sbS	2.88	2.25	3.39	3.76	3.77	2.94	3.2
bS	1.64	1.63	1.85	1.92	1.92	1.9	1.76
sDF	2.29	1.89	2.84	2.47	3.02	2.61	2.04
nsDF	2.65	2.29	2.79	2.59	2.93	2.64	2.43

Tableau IV.11 : Productivité des différents compartiments macrobenthiques pour les neuf sous-divisions. sbS : suspensivore suprabenthique, bS : suspensivore benthique, sDF : deposivore sélectif, nsDF : déposivore non sélectif

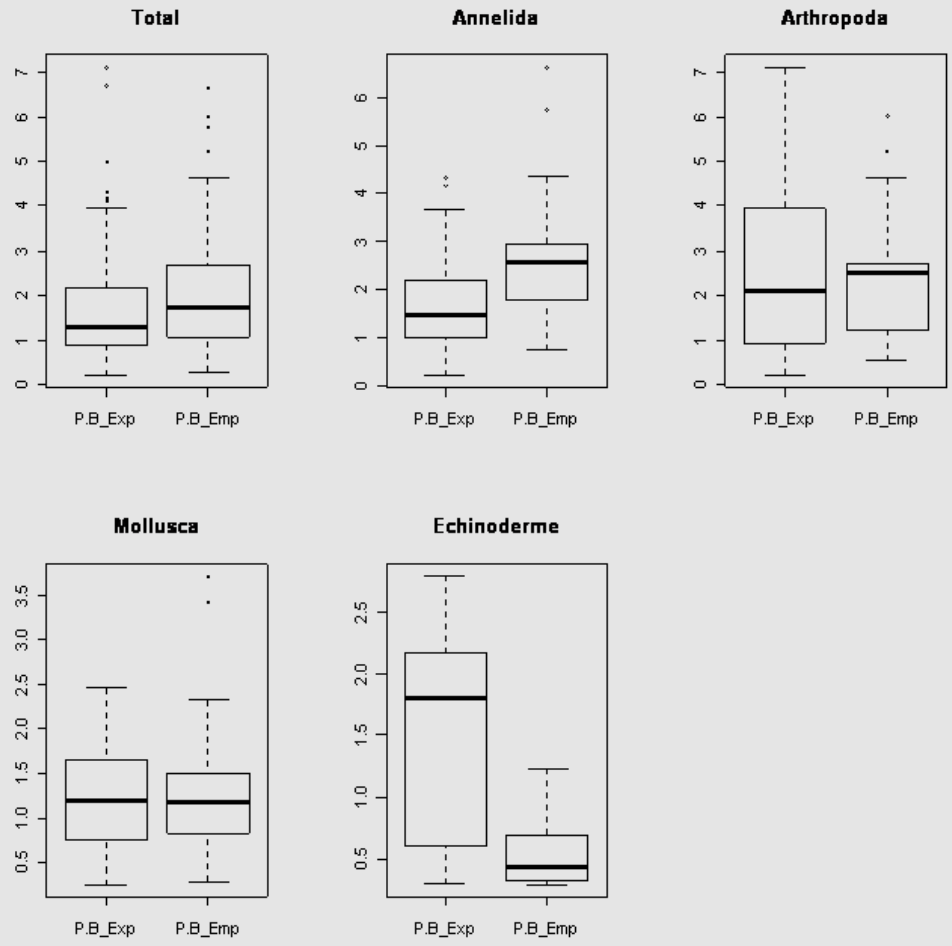
Macrobenthos	BS_G&C	BS_Sg	BS_Sf	MO_G&C	MO_Sg	MO_Sf	MN_G&C	MN_Sg	MN_Sf
Omnivore	1.54	1.47	1.74	2.03	1.87	1.93	2.29	1.24	1.29
Carnivore	1.67	1.79	2.04	2.64	2.61	2.31	2.52	1.83	1.84
sbS	1.99	2.02	1.8	3.69	2.92	2.74	3.52	4.07	4.42
bS	1.33	1.75	1.59	2.13	1.84	1.65	1.94	2.02	1.6
sDF	1.59	1.79	1.58	3.04	2.79	2.34	2.32	2.38	2.82
nsDF	2.39	2.18	2.25	3.04	2.8	2.46	2.87	2.31	2.25

Consommation et préférence trophique

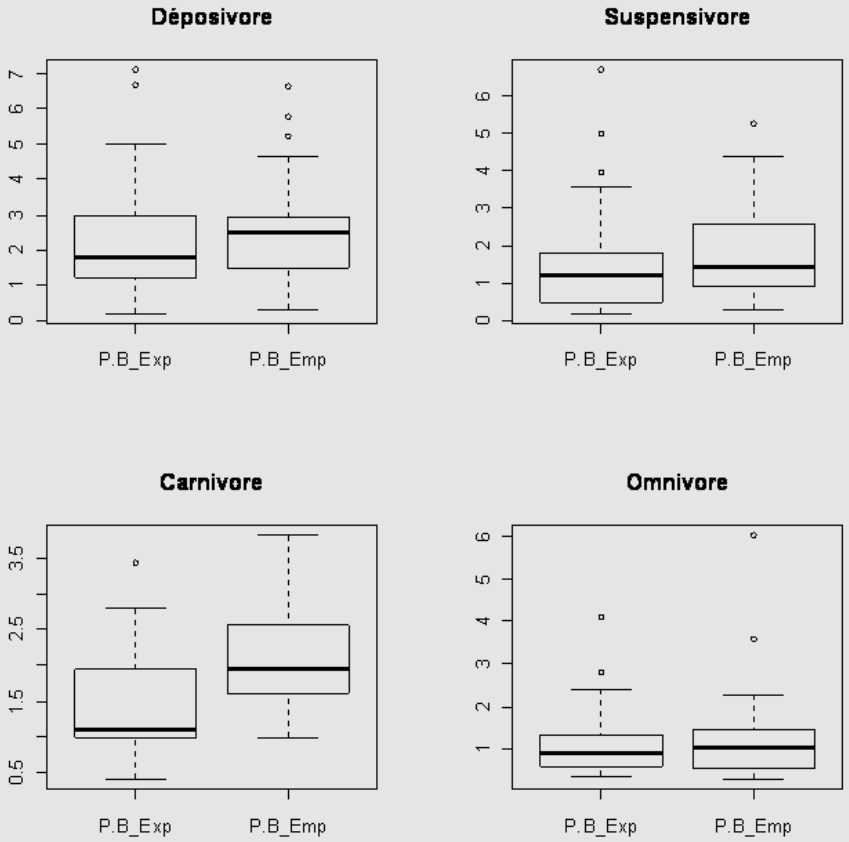
Les valeurs de consommation/biomasse (C/B) sont inconnues pour la plupart des invertébrés benthiques. L'utilisation, à la place du paramètre d'entrée alternatif production/consommation (P/C) (c'est-à-dire l'efficacité de conversion de la nourriture brute, Cf. chapitre II.2.2) est couramment utilisé dans les modélisations ECOPATH (voir par exemple Le Loc'h (2004), Mackinson & Daskalov (2007), Lobry *et al.* (2008)). Nous avons repris les valeurs de P/C de Le Loc'h (2004), 0,3 pour les suspensivores suprabenthiques et 0,2 pour les autres compartiments macrobenthiques. Ces valeurs de P/C sont les valeurs moyennes couramment rencontrées dans la bibliographie Christensen & Pauly (1993). La difficulté de trouver des valeurs de P/C spécifiques rendait très complexe l'estimation de cette valeur initiale pour chacune des divisions du site d'étude. Il a été choisi de garder celles du modèle globale pour toutes les divisions définies.

Encart n°9 : Comparaison entre les valeurs trouvées dans la bibliographie et celles obtenues par la méthode empirique de Brey (1999, 2001) :

Il nous a paru intéressant d'effectuer une comparaison entre les valeurs de productivité obtenues dans la bibliographie pour la première approche et celles obtenues par la méthode empirique de Brey (1999, 2001). Des travaux beaucoup plus complets en termes de recherches bibliographiques de P/B et de comparaison de méthodes d'estimation ont déjà été réalisés (Cusson 2004, Cusson & Bourget 2005, Dolbeth *et al.* 2005). Ici mon objectif est beaucoup plus modeste, il s'agit principalement d'identifier le biais que le choix de deux méthodes d'estimation de valeurs initiales d'un paramètre pour les deux modèles a pu entraîner. Les groupes trophiques moins détaillés du premier modèle ont été repris (c'est-à-dire Déposivore, Suspensivore, Omnivore et Carnivore) mais une comparaison a également été effectuée au niveau des phyla (c'est-à-dire Annelida, Arthropoda, Mollusca, Echinodermata). Les valeurs de P/B obtenues d'une part au travers de recherches bibliographiques et d'autre part par la méthode empirique sont représentées dans les figures ci-dessous.



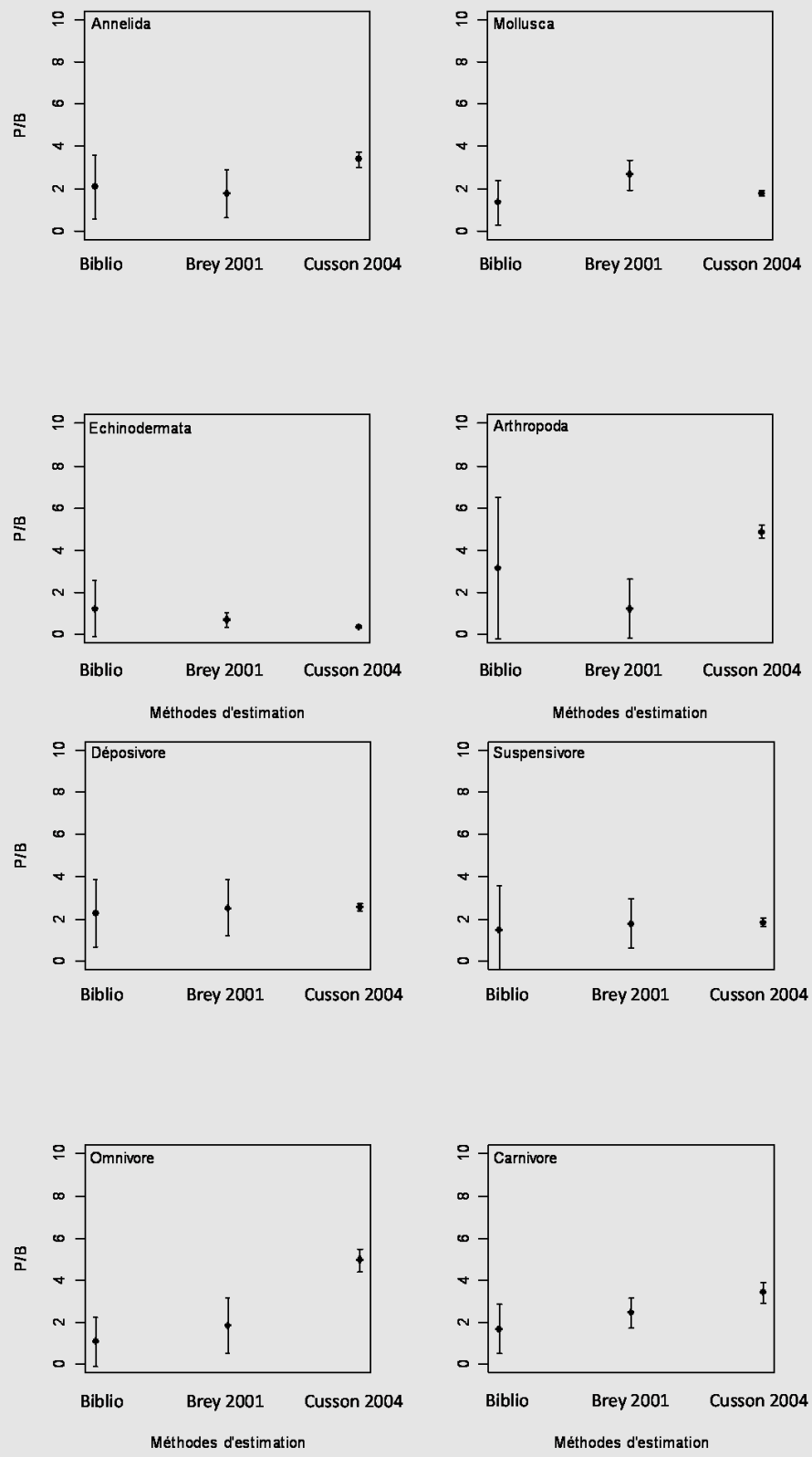
a)



b)

Représentation de la distribution des valeurs de P/B selon deux méthodes d'estimation: données bibliographiques issues de mesures expérimentales et données par relation empiriques et ce, (a) selon différents regroupements taxonomiques et (b) groupes trophiques

Pour faire cette comparaison, il fallait une liste d'espèces pour laquelle je disposais des données issues des deux méthodes. La méthode empirique n'étant pas limitante, j'ai restreint la comparaison à une liste de 123 espèces pour lesquelles des données bibliographiques étaient disponibles. Puis, un test t de Student a été effectué pour comparer les moyennes des valeurs de P/B obtenues par les deux méthodes et ce pour chaque catégorie. En majorité aucune différence significative n'a pu être mise en évidence excepté pour les Annélides et les Carnivores où la moyenne de P/B obtenue par méthode empirique est plus élevée (respectivement $1,68<2,62$ $p<0,001$ et $1,48<2,09$ $p<0,001$) et pour les échinodermes où la moyenne bibliographique est plus élevée ($1,50>0,55$ $p<0,05$). Le groupe des carnivores est très fortement lié à celui des annélides, il n'est pas illogique qu'une différence sur l'un soit aussi mise en évidence sur l'autre, voir figure ci-dessous.



Représentation des valeurs moyennes de P/B et des écart-types associés selon trois sources différentes : les recherches bibliographiques dans le cadre de cette étude (Biblio), la méthode empirique de Brey (Brey 2001) et les recherches bibliographiques réalisées dans le cadre de la thèse de (Cusson 2004).

Dans un deuxième temps, une comparaison entre les deux méthodes d'estimation précédentes : les recherches bibliographiques dans le cadre de ce travail (Biblio) et la méthode empirique de Brey (1999, 2001) ont été comparées aux valeurs réunies par Cusson (2004) issues également de la bibliographie mais en bien plus grand nombre que dans le cadre de mon travail. Les valeurs moyennes de P/B issues de ces différentes approches sont illustrées ci-dessus. Ces moyennes sont issues de valeurs de toutes les espèces dont les données étaient disponibles pour chaque méthode et non plus sur les 123 espèces choisies dans un premier temps car communes entre les méthodes.

Les valeurs moyennes de P/B semblent être très variables suivant les approches en ce qui concerne les regroupements taxonomiques, à l'exception des échinodermes dont les moyennes sont très similaires. En revanche, les regroupements en guildes trophiques montrent une plus grande régularité des valeurs moyennes de P/B à l'exception près des omnivores pour lesquels nos valeurs bibliographiques et les valeurs de la méthode empirique sont très proches alors que celles de Cusson (2004) sont bien plus élevées. Cette différence au niveau du compartiment omnivore peut s'expliquer de par les regroupements différents entre ce travail et celui de Cusson (2004). En effet, la distinction entre le caractère strictement carnivore d'un comportement trophique et un caractère plus opportuniste mélangeant plusieurs types de ressources trophiques peut être assez difficile à mettre en évidence. Ce qui peut engendrer une difficulté à présenter une valeur moyenne de P/B stable d'une étude à l'autre.

La matrice des préférences trophiques a été basée en partie sur les préférences trophiques de l'approche par méthode inverse. Les proportions ont principalement changé cela est du aux « nouvelles » proies disponibles dans cette deuxième approche.

Les déposivores, qu'ils soient considérés comme sélectifs ou non ont les mêmes sources de nourriture. Seules les proportions d'utilisation de ces dernières changent d'un compartiment à l'autre. Ainsi ils tirent la majorité de leur ressource trophique du compartiment détritique (respectivement 0,5 et 0,72). A cela s'ajoute comme ressource possible le compartiment bactérien (0,1) et potentiellement le phytoplancton sédimenté ou physiquement amené à proximité ou dans le sédiment (0,3 et 0,08) et enfin plus anecdotiquement le zooplancton (0,05) et la méiofaune (0,05) (Coull 1988) (voir le tableau IV.12).

Les deux groupes de suspensivores ont, de manière similaire aux déposivores, les mêmes sources de nourriture potentielle. Leur position par rapport à l'interface eau-sédiment, à la surface ou dans le sédiment pour les suspensivores benthiques et au dessus pour les suspensivores supra-benthiques, leur donne accès à des proportions différentes de ces ressources. La source majeure de nourriture

des suspensivores dans ce modèle est le phytoplancton (0,5). Cependant, la ressource détritus est également fortement consommée (0,3 pour les suspensivores benthiques et 0,2 pour les suspensivores suprabenthiques) associée au compartiment bactérien (0,13 et 0,2 respectivement). Enfin, les suspensivores se nourrissent également de zooplancton sédimenté ou de méiobenthos remis en suspension (Coull 1988). De par sa position le suprabenthos aura plus accès au zooplancton (0,075) qu'à la méiofaune (0,025). De manière inverse les suspensivores benthiques auront plus de disponibilité en méiobenthos (0,05) qu'en zooplancton (0,02) (voir tableau IV.12). Il est très difficile d'établir différentes matrices de préférence trophiques suivant les divisions définies, c'est-à-dire suivant les différents cortèges trophiques rencontrés. Cependant ce problème peut partiellement se corriger par l'approche en codage flou qui permet de « diviser » la biomasse d'une même espèce, suivant les différents compartiments par lesquels elle est caractérisée, pondérée par leur utilisation préférentielle. Pour ces raisons mais également à cause du nombre limité des ressources potentielles (cinq : detritus, phytoplancton, bactérie, zooplancton et méiofaune) la matrice de préférence trophique initiale de toutes les divisions est identique et n'a été modifiée que suivant les « demandes » du modèle nécessaires pour équilibrer les masses.

Les deux derniers groupes (carnivores et omnivores) se nourrissent sur un grand nombre de ressources différentes auxquelles il est, en général, très difficile d'associer une préférence trophique. Cependant, pour les carnivores comme pour les omnivores le méiobenthos semble avoir un rôle assez important en tant que source de nourriture (Coull 1988, Giere 1993), de nombreuses familles de polychètes prédatrices se nourrissent en grande partie sur la méiofaune (i.e., Aphroditidae, Eunicidae…) (Fauchald & Jumars 1979), c'est également le cas chez certaines espèces de crustacés omnivores (i.e., *Palaemon* (Dauer *et al.* 1982b)), chez *Crangon crangon* même si la méiofaune n'est pas la ressource principale, elle constitue une partie significative du bol alimentaire (Bonsdorff & Pearson 1997). A partir de ces considérations nous avons supposé qu'en moyenne, les carnivores et les omnivores devaient imposer une forte pression de prédation sur compartiment méiofaune. Le cannibalisme de ces compartiments n'a pas été pris en considération, cela est dû au fait qu'ECOPATH gère difficilement cette propriété. En revanche, chacun des deux groupes peut se nourrir sur l'autre. Le groupe des carnivores est dominé par les polychètes du genre *Nepthys* sp. (*N. caeca, N. cirrosa, N. assimilis et N. hombergii*) et de la famille des Sigalionidae (*Sthenelais boa* et *Pelogenia arenosa*), le gastéropode *Nassarius reticulatus* et trois espèces d'anémones de mer (*Sagartia troglodytes*, *Cereus pedunculatus* et *Urticina felina*) excepté dans les fractions les plus fines (division sables fins et quelques sous-divisions des sables grossiers). Episodiquement, les Polychètes *Marphysa bellii* et *Gattyana cirrhosa* se placent parmi les groupes dominants. Les contenus stomacaux de *Nephtys caeca* ont été quantifiés par Caron *et al.* (2004). La micro et méiofaune (Protozoaire,

Rotifere, Nematodes…) semble être la nourriture préférentielle de cette espèce (76,8%) suivie des polychètes principalement spionidae (60,1%) puis des crustacés (19%) et enfin des détritus (14,4%). De plus les différentes espèces de *Nephtys* spp semblent présenter un régime alimentaire relativement similaire (Fauchald & Jumars 1979). Chez l'anémone *Sagartia elegans*, espèce très proche de *S. troglodytes*, la principale source de nourriture est issue du zooplancton (Manuel 1988) mais on peut supposer également, de la même manière que pour les suspensivores, de méiofaune remise en suspension. *Urticina felina* se nourrit essentiellement sur les crustacés suprabenthiques (comme les amphipodes Gammaridae) (Rasmussen 1973). Enfin même si le gastéropode *Nassarius reticulatus* est connu pour avoir un comportement de nécrophage (Britton & Morton 1994), il présente également des activités de prédation sur des espèces de bivalves ou de décapodes (Fretter & Graham 1962). La matrice des préférences trophiques a été établie suivant ces considérations (tableau IV.12). De plus, les différents cortèges spécifiques dominant les carnivores dans les divisions et sous-divisions sont relativement similaires entre eux (excepté quelques contributions importantes mais ponctuelles d'espèces comme *Marphysa bellii*) (tableau IV.12). Les préférences trophiques n'ont donc été modifiées d'un modèle à l'autre qu'en fonction des « demandes » des modèles pour s'équilibrer.

Les omnivores, comme leur nom l'indique, se nourrissent sur la totalité des compartiments excepté sur les poissons. Les espèces qui composent ce groupe présentent des comportements opportunistes extrêmement variables en fonction des ressources disponibles. Il est donc toujours difficile d'établir une matrice de préférence trophique pour un groupe d'omnivores dans la mesure où par définition il n'y en a pas. Un omnivore stricte se nourrira de toute forme de source trophique sans préférence marquée. La composition spécifique de chaque division présente un patron dominant constitué des échinodermes *Asterias rubens* et *Psammechinus miliaris*, des décapodes *Necora puber* et *Atelecyclus rotundatus* et des gastéropodes *Buccinum undatum* et *Nassarius reticulatus*. Occasionnellement, les polychètes *Marphysa bellii*, *Lumbrineris fragilis* et *L. latreilli* et l'échinoderme *Ophiura ophiura* apparaissent dominants également. *Asterias rubens* se nourrit sur une grande variété d'organismes ou de charognes incluant mollusques, polychètes et d'autres échinodermes. Certaines expériences ont montré qu'*Asterias rubens* avait une préférence pour les bivalves *Mytilus edulis* (Castilla & Crisp 1970, Castilla 1972). De la même manière, *Psammechinus miliaris* se nourrit d'une grande variété de sources trophiques différentes (Lawrence 1975), algues, détritus, éponges, polychètes. *Necora puber* présente également ce comportement (Norman & Jones 1992), qu'il partage avec beaucoup d'autres crustacés décapodes fréquents sur la zone d'études (Ingle 1996, Ingle & Christiansen 2004). Plutôt que de choisir une préférence trophique en fonction des espèces majoritaires, il a été décidé de l'établir en fonction de la disponibilité en proie. Suivant

les considérations du début de ce paragraphe, la méiofaune va subir la plus grosse pression de prédation, suivi des groupes détritus, phytoplancton, bactérie et zooplancton, ces quatre groupes auront le même ordre de grandeur de préférence trophique, suivront les quatre groupes de macrofaune (déposivore sélectif et non sélectif, suspensivore benthique et supra benthique) qui auront eux aussi le même ordre de grandeur de préférence trophique et enfin le groupe de carnivores qui sera le moins prisé. Nous rappelons qu'il est préférable d'éviter le cannibalisme pour les modèles ECOPATH. Ensuite, ces valeurs initiales seront modifiées par l'équilibre du modèle en fonction du fait que les biomasses de chaque compartiment peuvent supporter ou non les pressions de prédation définies.

Tableau IV.12 : Matrice trophique des six compartiments macrobenthiques pour le modèle général, ses six divisions et ses neuf sous-divisions. sbS : suspensivore suprabenthique, bS : suspensivore benthique, sDF : deposivore sélectif, nsDF : déposivore non sélectif

Proie\Prédateurs	Omnivores	Carnivores	sbS	bS	sDF	nsDF
Omnivores	--	0.12	--	--	--	--
Carnivores	0.010	--	--	--	--	--
sbS	0.100	0.11	--	--	--	--
bS	0.075	0.13	--	--	--	--
sDF	0.015	0.05	--	--	--	--
nsDF	0.010	0.03	--	--	--	--
Meiofaune	0.300	0.325	0.025	0.050	0.05	0.05
Zooplankton	0.050	0.15	0.075	0.020	0.05	0.05
Bacteria	0.100	--	0.200	0.130	0.1	0.1
Phytoplankton	0.190	--	0.500	0.500	0.3	0.08
Detritus	0.150	0.085	0.200	0.300	0.5	0.72

Les principales espèces de chaque compartiment macrobenthiques sont présentées en annexes I, II, III, IV, V et VI.

IV.1.2.4/Les compartiments supérieurs

Dans le cadre de CHARM II, les données de distribution de poissons sur la zone d'étude issues des campagnes Ifremer (CGFS) et Cefas (BTS) (voir encart pour la méthodologie) ont permis la réalisation des différentes cartes présentes dans l'atlas (Carpentier *et al.* 2009b). L'accès à une partie de ces données a permis une plus grande précision dans la définition des compartiments prédateurs du modèle. Comme il a été précisé en début de chapitre, quatre compartiments poissons ont été définis en fonction des comportements physiques et trophiques des espèces présentes dans le bassin oriental de la Manche et en sud mer du Nord. Trente espèces ou groupes d'espèces de poissons sont présentes dans la partie « poissons et céphalopodes » de l'atlas (Carpentier *et al.* 2009a). Chaque taxa, et ce de la même manière que la partie « invertébrés benthiques » (Cf. chapitre I.2.3), est présenté au travers d'informations sur les caractéristiques générales (nom commun, nom latin, biologie, caractère démographique, environnement et répartition géographique) mais également au moins une carte de distribution « tous âges » des individus sur la zone d'étude. Suivant le taxon, il

peut y avoir des précisions supplémentaires relatives notamment aux œufs, larves, juvéniles ou nourriceries et les cartes de distribution des différents éléments peuvent être présentées à des périodes différentes (annuelle, inter-annuelle), des modélisations d'habitat potentiel sont également présentés.

Un réseau trophique ECOPATH du bassin oriental de Manche et du sud de la mer du Nord a également été réalisé dans le cadre de CHARM II (Villanueva *et al.* 2009). Un diagramme fonctionnel de 51 compartiments (Cétacés : 2, Oiseaux de mer : 1, Poissons : 29, Invertébrés : 15, Producteurs : 2, Détritus : 1, Rejets : 1). Chacun de ces compartiments comportait les valeurs nécessaires à notre modèle ECOPATH à l'échelle de la Manche (biomasse, P/B, Q/B et les captures). Tous les compartiments de ce modèle ont été agrégés de manière à correspondre aux quatre compartiments poissons que nous avons définis pour nos modèles et les paramètres physiologiques correspondant ont été utilisés.

L'atlas CHARM II (Carpentier *et al.* 2009a) complété par des recherches bibliographiques a permis pour chaque espèce de poissons de définir sa position environnementale dans la colonne d'eau (démersale ou benthique), les types sédimentaires sur lesquel elle vit ou se nourrit préférentiellement, son régime alimentaire et enfin sa distribution sur nos trois sites géographiques (c'est-à-dire, l'espèce est-elle présente en baie de Seine, en Manche orientale et au sud de la mer du Nord ?). Ces informations ont permis de définir un cortège spécifique de poissons pour chaque division de notre site d'étude. Les espèces de poissons du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord concernées dans cette étude et leur répartition au sein des groupes fonctionnels sont présentées dans le tableau IV.13. Les paramètres initiaux des quatre compartiments de poissons sont présentés dans le tableau IV.14. Le groupe des poissons benthiques benthivores est ainsi composé de 12 espèces, trois espèces dans celui des poissons suprabenthivores et benthivores, 14 dans le groupe des poissons démersaux benthivores et piscivores et trois dans le groupe des poissons piscivores.

Tableau IV.13 : Espèces composant les quatre groupes fonctionnels de poissons.

Poisson benthique benthivore (bbF)	**Poisson suprabenthivore et benthivore (sbbF)**	**Poisson benthivore et piscivore (pbF)**	**Poisson piscivore (ppF)**	**Import (Petits pélagiques)**
Limande commune	Bar juvenile	Bar commun adulte	Saint Pierre	Sardine
Plie commune adulte	Maquereau commun	Chinchard commun	Lieu jaune	Sprat
Plie commune juvénile	Hareng commun	Griset	Merlu europeen	Anchois
Sole commune adulte		Morue commune adulte		
Sole commune juvénile		Morue commune juvénile		
Grondin rouge		Merlan adulte		
Petite sole jaune		Merlan juvénile		
Callionyme		Motelle		
Gobie		Petites roussette		
Limande sole		Raie bouclée		
Rouget barbet		Raie douce		

Flet	Tacaud
	Petit tacaud
	Requin-hâ
	Aiguillat commun

Tableau IV.14 : Valeurs initiales de biomasse et de P/B des quatre compartiments de poisson. ppF : Poisson piscivore, pbF : Poisson benthivore et piscivore, sbbF : Poisson suprabenthivore et benthivore, bbF : Poisson benthique benthivore

	Général		**BS**		**MO**		**MN**	
	B	P/B	B	P/B	B	P/B	B	P/B
ppF	0.018	0.793	0.003	0.793	0.011	0.793	0.004	0.793
pbF	0.064	1.059	0.010	1.059	0.040	1.059	0.014	1.104
sbbF	0.177	0.893	0.029	0.893	0.111	0.893	0.037	0.893
bbF	0.055	0.992	0.009	0.992	0.035	0.992	0.011	1.066
	G&C		**Sg**		**Sf**		**BS_G&C**	
	B	P/B	B	P/B	B	P/B	B	P/B
ppF	0.007	0.79	0.006	0.79	0.005	0.79	0.001	0.79
pbF	0.027	1.18	0.021	0.90	0.019	1.06	0.006	1.18
sbbF	0.067	0.89	0.059	0.89	0.051	0.89	0.014	0.89
bbF	0.022	0.96	0.022	1.00	0.016	0.99	0.004	0.96
	BS_Sg		**BS_Sf**		**MO_G&C**		**MO_Sg**	
	B	P/B	B	P/B	B	P/B	B	P/B
ppF	0.001	0.79	0.0005	0.79	0.004	0.79	0.004	0.79
pbF	0.004	0.90	0.0018	1.06	0.017	1.18	0.014	0.90
sbbF	0.010	0.89	0.0050	0.89	0.042	0.89	0.041	0.89
bbF	0.004	1.00	0.0016	0.99	0.014	0.96	0.015	1.00
	MO_Sf		**MN_G&C**		**MO_Sg**		**MO_Sf**	
	B	P/B	B	P/B	B	P/B	B	P/B
ppF	0.003	0.79	0.001	0.79	0.001	0.79	0.002	0.79
pbF	0.010	1.06	0.005	1.18	0.003	0.94	0.006	1.10
sbbF	0.028	0.89	0.013	0.89	0.008	0.89	0.016	0.89
bbF	0.009	0.99	0.004	1.10	0.003	1.11	0.005	1.07

	Général	**BS**	**MO**	**MN**	**G&C**	**Sg**	**Sf**	**BS_G&C**
ppF	3.97	3.97	3.97	3.97	3.97	3.97	3.97	3.97
pbF	5.98	5.98	5.98	5.31	5.21	5.46	5.98	5.21
sbbF	5.67	5.67	5.67	5.67	5.67	5.67	5.67	5.67
bbF	6.34	6.34	6.34	6.60	5.69	5.84	6.34	5.69

	BS_Sg	**BS_Sf**	**MO_G&C**	**MO_Sg**	**MO_Sf**	**MN_G&C**	**MN_Sg**	**MN_Sf**
ppF	3.97	3.97	3.97	3.97	3.97	3.97	3.97	3.97
pbF	5.46	5.98	5.21	5.46	5.98	5.21	4.47	5.31
sbbF	5.67	5.67	5.67	5.67	5.67	5.67	5.67	5.67
bbF	5.84	6.34	5.69	5.84	6.34	6.01	6.11	6.60

Un groupe n'intervenant dans le modèle qu'en tant qu'imports extérieurs est composé de « petits pélagiques » qui en Manche sont composés essentiellement de trois espèces (sardine, sprat et anchois). Ce groupe n'intervient pas directement dans le modèle, il sert à « compléter » le bol alimentaire de certains compartiments de poissons.

IV.1.2.5/Matrice trophique générale

Le tableau IV.15 résume la matrice trophique générale du modèle Ecopath du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord.

Tableau IV.15 : Matrice trophique générale utilisée pour le modèle de Ecopath général de la zone d'étude, ses six divisions et ses neuf sous divisions.

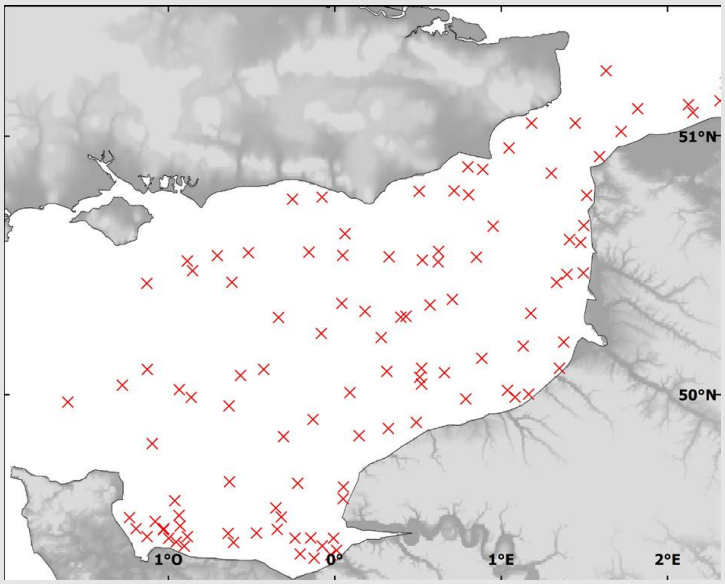
Compartiment	N°	X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8	X9	X10	X11	X12	X13
Poisson piscivore (ppF)	X1	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Poisson benthivore et piscivore (pbF)	X2	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Poisson suprabenthivore et benthivore (sbbF)	X3	0,005	0,005	--	0,01	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Poisson benthique benthivore (bbF)	X4	0,01	0,02	0,01	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Omnivore (O)	X5	--	0,015	0,015	0,04	--	0,12	--	--	--	--	--	--	--
Carnivore (C)	X6	--	0,015	0,015	0,01	0,01	--	--	--	--	--	--	--	--
Suspensivore suprabenthique (sbS)	X7	0,025	0,075	0,1	0,02	0,1	0,11	--	--	--	--	--	--	--
Suspensivore benthique (bS)	X8	0,1	0,245	0,18	0,15	0,075	0,13	--	--	--	--	--	--	--
Déposivore sélectif (sDF)	X9	0,01	0,06	0,07	0,12	0,015	0,05	--	--	--	--	--	--	--
Déposivore non sélectif (nsDF)	X10	0,021	0,021	0,021	0,021	0,01	0,03	--	--	--	--	--	--	--
Méiofaune (M)	X11	--	0,02	0,02	0,02	0,3	0,325	0,025	0,05	0,05	0,05	--	--	--
Zooplancton (Zpk)	X12	0,1	0,26	0,18	0,25	0,05	0,15	0,075	0,02	0,02	0,05	--	0,05	--
Bacterie (B)	X13	--	--	--	--	0,1	--	0,2	0,13	0,13	0,1	0,2	0,1	--
Phytoplancton (Ppk)	X14	--	--	--	--	0,19	--	0,5	0,5	0,5	0,08	0,1	0,75	0,2
Detritus	X15	--	--	0,125	0,219	0,15	0,085	0,2	0,3	0,3	0,72	0,7	0,1	0,4
Imports	XX	0,729	0,264	0,264	0,14	--	--	--	--	--	--	--	--	0,4

Encart n°10 : Méthodologie des campagnes CGFS et BTS

CGFS (Ifremer). Représentant la France aux groupes de travail du CIEM sur les principaux stocks de poissons exploités en mer du Nord et en Manche orientale, l'Ifremer participe à l'acquisition des données biologiques de base en réalisant chaque année une campagne de chalutage appelée Channel Ground Fish Surveys (CGFS). Les données alimentent ensuite les séries historiques indispensables à l'évaluation annuelle des ressources d'importance économique majeure. Les campagnes CGFS sont effectuées chaque année depuis 1988 en octobre à bord du N/O Gwen-Drez. Elles couvrent la Manche orientale et le sud de la mer du Nord correspondant respectivement aux rectangles VIId et IVc du CIEM.

L'engin de pêche utilisé est un chalut de fond à Grande Ouverture Verticale (GOV) choisi en priorité pour la capture des espèces démersales, avec un maillage de 10 mm de côté pour la capture des jeunes individus. Un ou deux chalutages sont effectués à l'intérieur de chaque rectangle de la grille CGFS, leur durée étant fixée à 30 minutes. Depuis 1997, la température et la salinité sont mesurées in situ à l'aide d'une sonde fixée sur la corde dorsale du chalut. A chaque station, les poissons et céphalopodes capturés sont triés, pesés, comptés mesurés et sexés (quand cela s'avère pertinent), avec détermination du stade de maturité. Pour certaines espèces des prélèvements d'otholites et/ou d'écailles ont lieu.

En plus des espèces mentionnées, certaines espèces d'invertébrés benthiques sont capturées dans le chalut GOV comme *Maja brachydactyla* et *Pecten maximus*.



Stations échantillonnées pendant la campagne CGFS en 2006 (carte reprise de l'atlas CHARM II (Carpentier *et al.* 2009b))

BTS (Cefas). La campagne Beam Trawl Survey (BTS) du Cefas est une campagne au chalut à perche qui a lieu chaque année en juillet/août depuis 1989. L'engin de pêche utilisé est un chalut à perche de 4 m qui est trainé à une vitesse de quatre nœuds pendant 30 minutes ; environ 100 stations sont échantillonnées (75 en Manche orientale, secteur CIEM VIId et 25 en mer du Nord, secteur CIEM IVc). Le cul du chalut est équipé d'une maille de 40 mm pour retenir les petits poissons. La pêche s'effectue pendant le jour, car la distribution verticale de certaines espèces varie entre le jour et la nuit.

Le but de cette campagne est de fournir des indices indépendants (non commerciaux) de l'abondance des stocks. Ces données sont ensuite intégrées aux évaluations de stock faites par des groupes de travail du CIEM. A l'origine, la campagne avait pour objectif de fournir des indices d'abondance pour les groupes d'âge 1 et 2 de plies et de soles, ainsi que des données d'abondance et de longueur pour toutes les espèces capturées, et d'autres données (dont l'âge) pour les espèces d'importance commerciale.

A chaque station, les poissons et les céphalopodes capturés sont triés, pesés, comptés, mesurés et sexés (quand cela s'avère pertinent), avec détermination du stade de maturité. Pour certaines espèces, des prélèvements d'otholites et/ou d'écailles ont été réalisés. Des paramètres environnementaux, telles la température et la salinité sont également mesurés à l'aide d'une sonde.

Stations échantillonnées pendant la campagne BTS en 2006 (carte reprise de l'atlas CHARM II (Carpentier *et al.* 2009b))

IV.2/Résultats des modèles ECOPATH équilibrés pour les différentes divisions et sous-divisions de la zone d'étude

Les valeurs initiales de toutes les divisions et sous-divisions décrites ci-dessus ne permettent pas, en l'état, l'équilibre des masses de tous les modèles. Certains compartiments étaient « trop » utilisés dans l'écosystème. L'efficacité écotrophique (EE) doit avoir une valeur située entre 0 et 1, la valeur 0 pour un compartiment signifie que celui-ci n'est ni consommé par un autre compartiment, ni capturé, ni exporté, la valeur de 1 au contraire indique une forte prédation, capture ou exportation. Au cas par cas, il a fallu modifier certains paramètres (principalement les taux de pêches pour les compartiments poissons et les préférences trophiques pour les autres) pour permettre l'équilibre des masses ($0<EE<1$). La plupart des compartiments ne nécessitaient que des modifications mineures, les biomasses des proies permettant dans la majorité des cas de soutenir les biomasses des prédateurs. A l'exception du groupe des suspensivores supra-benthiques dont les biomasses étaient trop faibles pour pouvoir supporter l'ensemble des pressions de prédation qu'il subit. Pour que ce compartiment puisse soutenir les biomasses de ses prédateurs une efficacité écotrophique de 0,99 a été imposée. La présentation des différents résultats concerne tout d'abord les sorties du modèle général en terme de compartiment puis du système global, se poursuit avec les différences observées entre les divisions sédimentaires et géographiques et pour finir entre les différentes sous-divisions du modèle. Le tableau IV.16 présente les différentes abréviations utilisées dans la suite des résultats.

Tableau IV.16 : Présentation des abréviations utilisées dans les résultats

Nom	Abréviations
Compartiments	
Poisson piscivore	ppF
Poisson démersal piscivore et benthivore	pbF
Poisson démersal suprabenthivore et benthivore	sbbF
Poisson benthique benthivore	bbF
Omnivore	O
Carnivore	C
Suspensivore suprabenthique	sbS
Suspensivore benthique	bS
Déposivore sélectif	sDF
Déposivore non sélectif	nsDF
Méiofaune	M
Zooplancton	Zpk
Bactérie	B
Phytoplancton	Ppk
Détritus	D
Divisions	
Baie de Seine	BS
Manche orientale	MO
Mer du Nord	MN
Graviers & Cailloutis	G&C
Sables grossiers	Sg
Sables fins	Sf
Sous-divisions	
Graviers & Cailloutis de la baie de Seine	BS_G&C
Sables grossiers de la baie de Seine	BS_Sg
Sables fins de la baie de Seine	BS_Sf
Graviers & Cailloutis de la Manche orientale	MO_G&C
Sables grossiers de la Manche orientale	MO_Sg
Sables fins de la Manche orientale	MO_Sf
Graviers & Cailloutis de la mer du Nord	MN_G&C
Sables grossiers de la mer du Nord	MN_Sg
Sables fins de la mer du Nord	MN_Sf

IV.2.1/Le modèle général bentho-démersal de la zone d'étude

IV.2.1.1/Paramètres généraux des compartiments trophiques

Biomasse et production

Les paramètres généraux issus de l'équilibre des masses d'ECOPATH sont présentés en tableau IV.17 pour chacun des compartiments. Hors sédimentation particulaire, plancton et compartiment bactérien (qui souffrent d'une incertitude trop importante), les biomasses sont assez équitablement réparties entre macrofaune (36,3%), méiofaune (33,9%) et poissons (29,8%). Ce n'est en revanche pas le cas en ce qui concerne la production où la méiofaune (83%) domine avec des valeurs très fortes comparée à la macrofaune (11,9%) et aux poissons (4.6%) (figure IV.2). A l'échelle des groupes trophiques dans le détail, la biomasse et la production de la méiofaune (0,358 $gC.m^{-2}$ et 5.35 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) dominent nettement suivi par celles des suspensivores (0,241 $gC.m^{-2}$ et 0,395 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) benthiques puis celles des poissons suprabenthivores et benthivores (0,177 $gC.m^{-2}$ et 0,158 $gC.m^{-2}.an^{-1}$).

La biomasse des suspensivores suprabenthiques calculée à partir de nos données présentait une valeur moyenne de 0,001 gC.m^{-2}, avec une EE imposée de 0,99, la biomasse de ce compartiment a subi une augmentation considérable pour atteindre 0,057 gC.m^{-2}, soit 57,6 fois la valeur initiale et pouvoir soutenir l'ensemble de ses pressions de prédation.

Tableau IV.17 : Estimations issues de l'équilibre du modèle trophique général de la zone d'étude. Les valeurs en gras sont issues du modèle et la valeur entre parenthèse est la valeur calculée de la biomasse des suspensivores suprabenthiques.

Compartiment	Niveau Trophique	Biomasse (gC/m²)	P/B (an^{-1})	Production (gC/m²/an)	C/B	EE	P/C
ppF	**3,24**	0,018	0,79	0,014	3,97	**0,823**	**0,199**
pbF	**3,25**	0,064	1,06	0,067	5,98	**0,986**	**0,177**
sbbF	**3,03**	0,177	0,89	0,157	5,67	**0,846**	**0,157**
bbF	**2,93**	0,055	0,99	0,054	6,34	**0,998**	**0,156**
O	**2,79**	0,034	1,76	0,059	**8,8**	**0,978**	0,2
C	**3,15**	0,013	2,26	0,029	**11,3**	**0,994**	0,2
sbS	**2,32**	**0,057** (0,001)	3,2	0,184	**10,667**	0,99	0,3
bS	**2,21**	0,241	1,64	0,395	**8,2**	**0,927**	0,2
sDF	**2,22**	0,020	2,29	0,045	**11,45**	**0,968**	0,2
nsDF	**2,22**	0,018	2,65	0,047	**13,25**	**0,966**	0,2
M	**2,2**	0,358	15	5,370	**75**	**0,068**	0,2
Zpk	**2,16**	0,758	12	9,06	**40**	**0,199**	0,3
B	**2**	0,533	135,5	72,22	**271**	**0,15**	0,5
Ppk	1	3,800	61,2	232,560	-	0,336	-
D	1	8,560	-	-	-	0,304	-

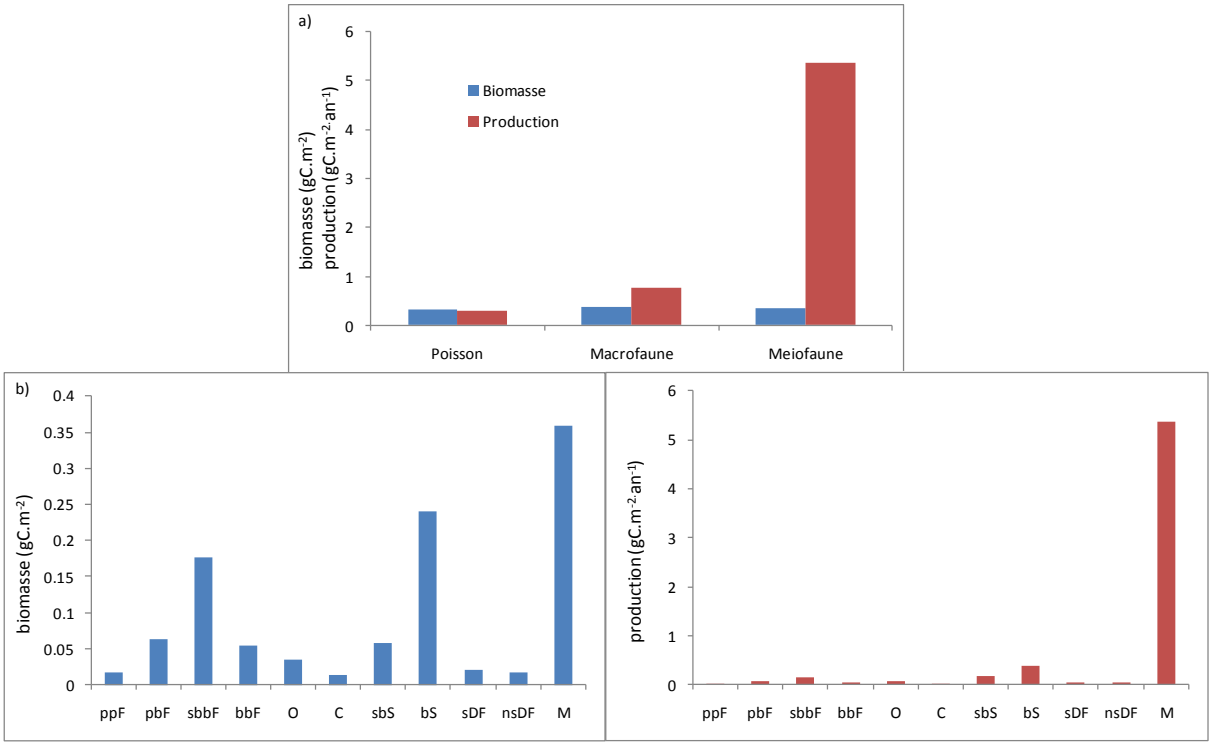


Figure IV.2 : a) Biomasses et productions par grand groupe zoologique.
b) Biomasses et productions par compartiment (hors planctons, détritus et bactéries).

Indices d'efficacité

Une fois le modèle de réseau trophique équilibré, une routine d'ECOPATH génère un certain nombre d'indices (tableau IV.18). Ces indices renseignent sur divers aspects du réseau trophique étudié. Il existe notamment des indices portant sur l' « efficacité » des différents composants du système. Cette efficacité peut porter sur divers aspects des compartiments, il a déjà été vu que l'EE était un indice de l'utilisation d'un compartiment dans le système. L'inverse de l'EE est l'indice de « flux au détritus » (FD), pour chaque compartiment cette valeur indique ce qui est égesté et la mortalité hors prédation. De la même manière, Ecopath fournit une valeur d'assimilation (A) qui est la partie de la nourriture consommée non égestée ainsi qu'une valeur d'efficacité nette (EN) qui consiste en un ratio de la production sur l'assimilation. Les EE sont peu variables au sein des invertébrés macrobenthiques et des compartiments de poissons. Les valeurs les plus faibles atteignent 0,84 et 0,82 pour les poissons benthivores et suprabenthivores et pour les poissons piscivores respectivement et les valeurs les plus fortes sont à 0,99 pour les poissons benthiques benthivores et les invertébrés carnivores. Pour l'ensemble du système les valeurs les plus faibles sont issues des compartiments dont les valeurs initiales ont été définies à partir des données issues de la bibliographie (~0,17 pour le zooplancton et les bactéries, ~0,30 pour les premiers maillons du système détritus et phytoplancton et la plus faible 0,019 pour la méiofaune) ce qui suggère que les valeurs sont surestimées par rapport à la réalité. La grande majorité des compartiments présente une efficacité nette similaire (~0,25), celle des groupes des suspensivores suprabenthiques et du zooplancton est légèrement supérieure (0,375) et pour finir les bactéries ont la plus grande efficacité nette du système (0,625). Pour finir, le paramètre Respiration/Biomasse est un marqueur du niveau d'activité du groupe, plus le ratio est important plus le groupe est considéré comme actif, le R/B est très fortement impacté par la partie de la nourriture qui n'est pas assimilée (Christensen *et al.* 2000). Encore une fois ce sont les groupes à la base du réseau qui bénéficient de valeurs importantes de R/B, puis les deux groupes de déposivores (~7), carnivore, omnivore et suspensivore suprabenthique (~5,5-6), suspensivore benthique et poisson benthique benthivore (~4,5) et le reste des groupes de poissons (2,5-3,5).

Tableau IV.18 : Indice d'efficacité des différents groupes fonctionnels du modèle général du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord.

Compartiment	Assimilation	Flux au détritus	Efficacité Nette	Respiration/ Biomasse
ppF	0,057	0,017	0,249	2,386
pbF	0,306	0,077	0,222	3,724
sbbF	0,803	0,225	0,196	3,646
bbF	0,279	0,07	0,195	4,082
O	0,239	0,061	0,25	5,28
C	0,118	0,03	0,25	6,78
sbS	0,491	0,125	0,375	5,333
bS	1,581	0,424	0,25	4,92
sDF	0,183	0,047	0,25	6,87
nsDF	0,191	0,049	0,25	7,95
M	21,48	10,375	0,25	45
Zpk	46,08	25,363	0,375	20
B	123,359	96,353	0,625	81,3
Ppk	-	154,395	-	-
D	-	0	-	-

Indice de mortalité

Tableau IV.19 : Distribution des différentes causes de mortalités au sein des différents groupes fonctionnels présents dans le modèle.

Compartiment	Mortalité Totale (Z)	Captures (Y)	Captures (Y)(%)	Predation (PZ)	Predation (PZ) (%)	Autres	Autres (%)
ppF	0,79	0,65	82,28	0,00	0,00	0,14	17,72
pbF	1,06	1,05	98,58	0,00	0,00	0,02	1,42
sbbF	0,89	0,71	80,22	0,04	4,27	0,14	15,39
bbF	0,99	0,71	71,41	0,28	28,28	0,00	0,20
O	1,76	0,00	0,00	1,57	88,92	0,04	2,22
C	2,26	0,00	0,00	2,25	99,38	0,01	0,62
sbS	3,20	0,00	0,00	3,17	99,00	0,03	1,00
bS	1,64	0,00	0,00	1,52	92,68	0,12	7,32
sDF	2,29	0,00	0,00	2,22	96,81	0,07	3,19
nsDF	2,65	0,00	0,00	2,56	96,57	0,09	3,43
M	15,00	0,00	0,00	1,02	6,81	13,98	93,19
Zpk	12,00	0,00	0,00	2,39	19,89	9,61	80,11
B	135,50	0,00	0,00	20,36	15,03	115,14	84,97
Ppk	61,20	0,00	0,00	20,57	33,61	40,63	66,39
D	-	-	-	-	-	-	-

Ecopath prend en considération trois causes de mortalité : la mortalité par prédation, la mortalité par capture et les « autres » mortalités (Tableau IV.19). Chacune de ces causes est une composante de l'indice de mortalité totale (Z) dont la valeur doit être compensée par la production du compartiment. Ces différentes sources de mortalité ont été décrites en première partie de ce chapitre mais précisons simplement qu'en ce qui concerne les pêcheries seule la mortalité issue des captures a été retenue et ne tient pas compte des mortalités associées (perturbations physiques). Des valeurs de captures n'ayant été affectées qu'aux compartiments poissons, seuls ceux-ci sont affectés par ce type de mortalité. En l'absence de prédateur, la mortalité des deux compartiments de prédateurs supérieurs (poisson piscivore et poisson benthivore et piscivore) est majoritairement due à la mortalité par capture (82,2% et 98% respectivement). Les deux autres compartiments poissons

ont une mortalité par capture plus faible en proportion et ce car la pression prédation est présente pour ces deux groupes. Cela est moins évident pour le groupe poisson démersal benthivore et suprabenthivore (80,2% de mortalité par capture et 4,2 par prédation) mais apparaît plus prononcé sur le compartiment poisson benthique benthivore (71,4 de mortalité par capture et 28,9 par prédation). La mortalité des compartiments macrobenthiques est essentiellement assurée par la prédation, la plus faible proportion étant pour le groupe omnivore (88,9) et passant à de valeurs supérieures 90% pour les autres. Le bas du réseau en revanche est marqué par une « perte » assez forte. La mortalité par prédation ne dépasse pas 35% (phytoplancton) et atteint 6% pour le compartiment méiofaune, l'essentiel de la mortalité de ces compartiments est assuré par les « autres » causes (sénescence, maladie, perturbation…).

Indices de relation trophique

Tableau IV.20 : Valeurs des niveaux trophiques et des indices d'omnivorie pour chaque compartiment du modèle.

Compartiment	Niveau Trophique	Indice d'omnivorie
ppF	3,24	0,732
pbF	3,25	0,286
sbbF	3,03	0,413
bbF	2,93	0,384
O	2,79	0,338
C	3,15	0,171
sbS	2,32	0,236
bS	2,21	0,183
sDF	2,22	0,192
nsDF	2,22	0,192
M	2,2	0,16
Zpk	2,16	0,142
B	2	0,096
Ppk	1	0
D	1	0,279

Ecopath présente essentiellement deux indices exprimant les relations trophiques entre compartiments : le niveau trophique (NT) et l'indice d'omnivorie (IO), les valeurs pour les compartiments du modèle sont présentés en tableau IV.20. Le concept de niveau trophique fut introduit par Lindeman (1942) qui considérait que les valeurs ne pouvaient être qu'entières. Or Ecopath a suivi la logique développée par la suite, selon laquelle les valeurs de niveau trophique pouvaient être fractionnées (Odum & Heald 1975). Ecopath affecte initialement un niveau trophique de 1 aux producteurs primaires et détritus puis celui des consommateurs est estimé à partir des moyennes pondérées des niveaux trophiques de leurs proies auxquelles est ajouté 1. Si un consommateur se nourrit à partir de 40% de plante (NT=1) et 60% d'herbivore (NT=2), il aura un NT= 1+ (0,4x1 +0,6x2)=2,6 (Christensen *et al.* 2000). Les niveaux trophiques présentent ainsi des valeurs de 1 (détritus et phytoplancton) à 3,2 pour les compartiments poisson piscivore et poisson piscivore et benthivore, le compartiment carnivore est le seul du macrobenthos à également dépasser 3, les autres ont un NT situé entre 2,2 et 2,7.

L'indice d'omnivorie a été introduit dans une version initiale du logiciel Ecopath II (Christensen *et al.* 2000). Il constitue un indice alternatif au niveau trophique et est défini comme la variance des niveaux trophiques d'un groupe de proies d'un même consommateur. Lorsque l'IO=0, le consommateur est un spécialiste. Dans notre modèle, avec un IO de 0,09, le compartiment bactérien est le plus spécialisé au niveau du macrobenthos ce sont bien évidemment les omnivores les plus diversifiés (0,34) et à l'échelle du modèle il s'agit des poissons piscivores (0,73).

IV.2.1.2/Paramètres du système global

En plus des indices centrés sur les groupes fonctionnels, Ecopath génère un certain nombre d'indices caractérisant le système dans sa globalité. Ces derniers renseignent sur des éléments de description, de niveau de maturité ou de perturbation ainsi que sur les capacités de développement du système étudié. Le tableau IV.21 présente ces statistiques générales du modèle.

Tableau IV.21 : Résumé des paramètres descriptifs du modèle global de la zone d'étude.

Sommes des paramètres descriptifs	**Valeurs**	**Unités**
Somme de toutes les consommations	243,96	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des consommations macrobenthiques	3,50 (1,4%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des consommations des poissons	1,80 (0,7%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des consommations méiobenthiques	26,85 (11%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme de toutes les respirations	94,36	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des respirations macrobenthiques	2.041 (2,16%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des respirations des poissons	1.151 (1,22%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des respirations méiobenthiques	16.11 (17,07%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Sommes de tous les flux vers les détritus	287,61	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des flux macrobenthos -> Détritus	0,73 (0,25%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des flux poisson->Détritus	0,38 (0,13%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des flux meiobenthos -> Détritus	10,37 (3,6%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Activité énergétique totale (Total system throughput)	826	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme de toutes les productions	332	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Production primaire nette totale	232,56	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Biomasse totale (sans détritus)	6,86	$gC.m^{-2}$
Captures totales	0,25	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Production nette du système	138,20	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Ratios		
Production primaire totale/respiration	2,47	Sans unité
Production primaire totale/biomasse	33,88	Sans unité
Biomasse totale/activité énergétique totale	0,008	Sans unité
Indice		
Indice de Connectance	0,43	Sans unité
Indice d'Omnivorie du système	0,19	Sans unité
Indice de Capacité du système	2876	Sans unité
Indice d'Ascendance du système	923.5	Sans unité
Indice d'Ascendance/Capacité	32.1	%
Pêches		
Captures totales	0,25	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Niveau trophique moyen des captures	3,08	Sans unité
Efficacité de la pêche	$1,07.10^{-3}$	Sans unité

Paramètres descriptifs

Les compartiments des poissons et du macrobenthos ne représentent systématiquement qu'une très faible fraction de valeurs totales de consommation, de respiration ou des flux vers les détritus (respectivement 1,4% et 0,7% de la consommation, 2,16% et 1,22% de la respiration et 0,25% et 0,13% des flux vers les détritus). L'essentiel de ces fonctions étant assuré par les bas niveaux du réseau (bactérie et zooplancton). Dans cette structure, le méiobenthos se révèle intermédiaire avec systématiquement une contribution plus conséquente que les poissons ou le macrobenthos mais sans, cependant, atteindre de très fortes valeurs (11% de la consommation, 17,1% de la respiration et 3,6% des flux vers les détritus). Le paramètre « Total System Throughput » (T) représente la somme des flux entrants et sortants de l'écosystème, il représente l'activité énergétique totale ou bien encore la « taille » de l'écosystème modélisé (T=Total des consommations + Total des exportations + total des respirations + totaux des flux aux détritus).

Ratios

Les ratios présentés dans le tableau IV.21 apportent des informations sur d'autres aspects du système que sa « simple » description. Le ratio de la production primaire/respiration est en effet considéré par Odum (1971) comme étant un paramètre important dans l'évaluation de la maturité d'un écosystème. Dans ses premiers stades, la production d'un système est supposée être plus importante que la respiration, ce qui crée un ratio PP/R>1. Dans un système subissant des perturbations organiques le ratio PP/R<1, alors que dans un système mature il tendra vers 1. Ici le ratio est égal à 2,47 ce qui semble indiquer un état immature de l'écosystème bassin oriental de la Manche et sud de la mer du Nord. De la même manière la valeur du ratio production primaire/biomasse (PP/B) dépend de l'état de maturité du système. En conséquence d'une production plus importante que la respiration dans les systèmes immatures, il est attendu que la biomasse s'accumule dans le temps ce qui à son tour fera diminuer la valeur du ratio. Il est ici de PP/B=33, ce qui au contraire du premier indicateur montre qu'il s'agit là d'un système mature. Pour finir, le ratio biomasse du système/total system throughput qui en d'autres termes est la biomasse totale supportée par l'énergie disponible d'un système. Ce ratio est supposé augmenter pendant les stades les plus matures d'un écosystème (Odum 1971)

Indices

Nous avons présenté ici, quatre indices parmi les principaux fournis par les routines d'Ecopath. L'indice de Connectance (IC) est le ratio entre le nombre de liens réels et le nombre de liens possibles entre les différents compartiments du modèle, il est de 0,43 pour notre modèle.

L'indice d'omnivorie (IO) d'un système est la moyenne pondérée des différents IO de chaque compartiment, il s'agit d'une mesure de la manière dont les interactions trophiques sont distribuées entre les niveaux trophiques, l'IO du système est égal à 0,19. L'indice de Capacité (C) représente le potentiel maximum de développement du système et l'indice d'Ascendance (A) représente le degré de développement réel du système (il sera donc compris entre 0 et C). Pour finir, le ratio A/C est en pourcentage le degré de maturité atteint par le système. Ici le système semble présenter un tiers de son développement potentiel.

Pêche

Ecopath permet également d'avoir rapidement quelques renseignements sur la structure de la pêche sur la zone étudiée. Ainsi le bassin oriental de la Manche et le sud de la mer du Nord présentent une valeur de capture totale de 0,249 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ soit 3,6% de la biomasse de la faune, le niveau trophique moyen des espèces capturées est de 3,08 et il existe également un indice d'efficacité. Il s'agit du ratio entre la somme des captures et l'énergie entrant dans le système, ici il est de $1,07.10^{-3}$.

IV.2.1.3/Interactions trophiques

Efficacité du transfert trophique

L'efficacité du transfert trophique entre les compartiments est égale à 8% lorsqu'issue des producteurs primaires et 7,7% lorsqu'issue des détritus. On obtient une efficacité de 7,9% en totalité. Afin de mesurer l'efficacité d'un système, il existe également un « cycling index » dont le principe a été développé par Finn (1976) (Finn'cycling index, FCI) qui exprime la fraction du paramètre « throughput » qui est recyclée. Dans cette étude, il y a 9,44% de l'énergie totale traversant le système qui est recyclée, si le compartiment détritique est exclu l'indice (Predatory cycling index) tombe à 1,15% de recyclage.

Relations proies-prédateurs

Il existe différentes méthodes de représentation des différentes consommations des prédateurs au sein du système modélisé. La figure IV.3 est la représentation la plus simple du réseau trophique, les compartiments sont agrégés par niveau trophique et seuls les principaux paramètres sont représentés : consommation, flux aux détritus, respiration, biomasses et exportation/captures. Le réseau trophique est constitué de cinq niveaux distincts mais l'essentiel des biomasses (91,9%) et des flux (97%) se situe entre le premier et le deuxième niveau trophique. L'ensemble du réseau

repose de manière relativement similaire sur la production primaire et le complexe détritique avec une légère dominance de ce dernier (respectivement 78,2 $gC.an^{-1}.m^{-2}$ et 87,6 $gC.an^{-1}.m^{-2}$).

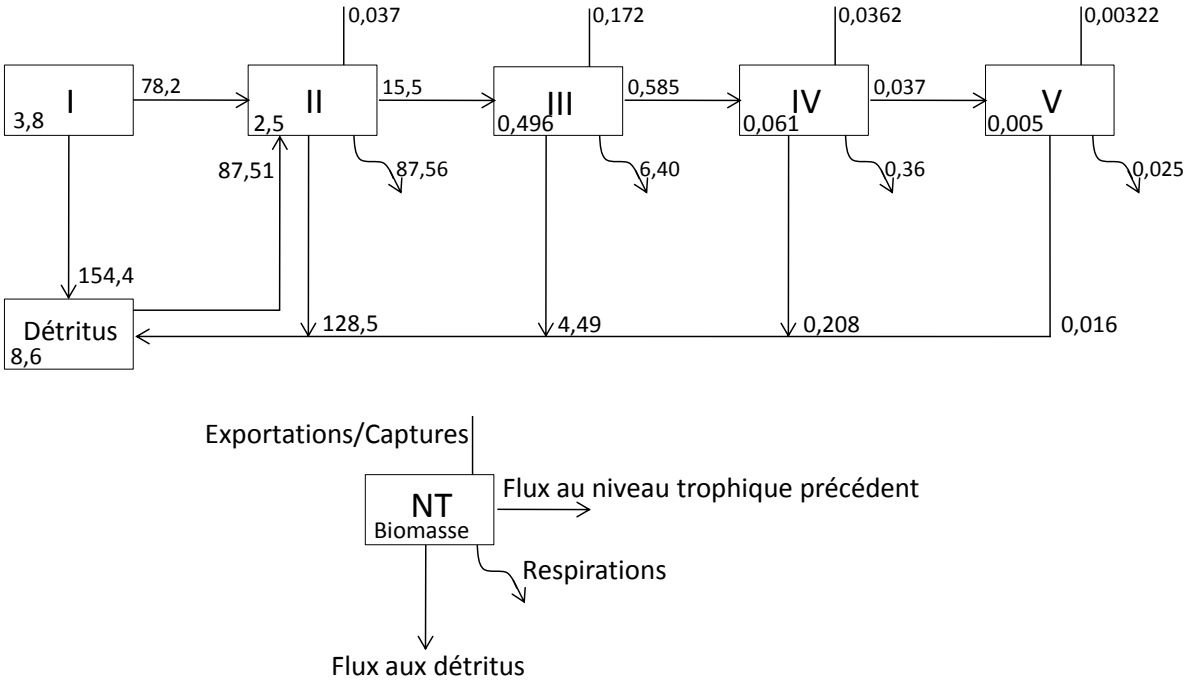


Figure IV.3 : Représentation simplifiée de la structure du réseau trophique du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord

Le niveau trophique II présente une respiration et un retour aux détritus très forts, ce qui indique qu'une partie importante de la biomasse à ce niveau n'est pas utilisée.

Le tableau IV.22 représente les consommations des différents prédateurs sur leurs proies. Pour chaque proie les principaux prédateurs sont illustrés en rouge et les seconds prédateurs en jaune, ces flux majeurs ont été reportés sur le diagramme détaillé en figure IV.4.

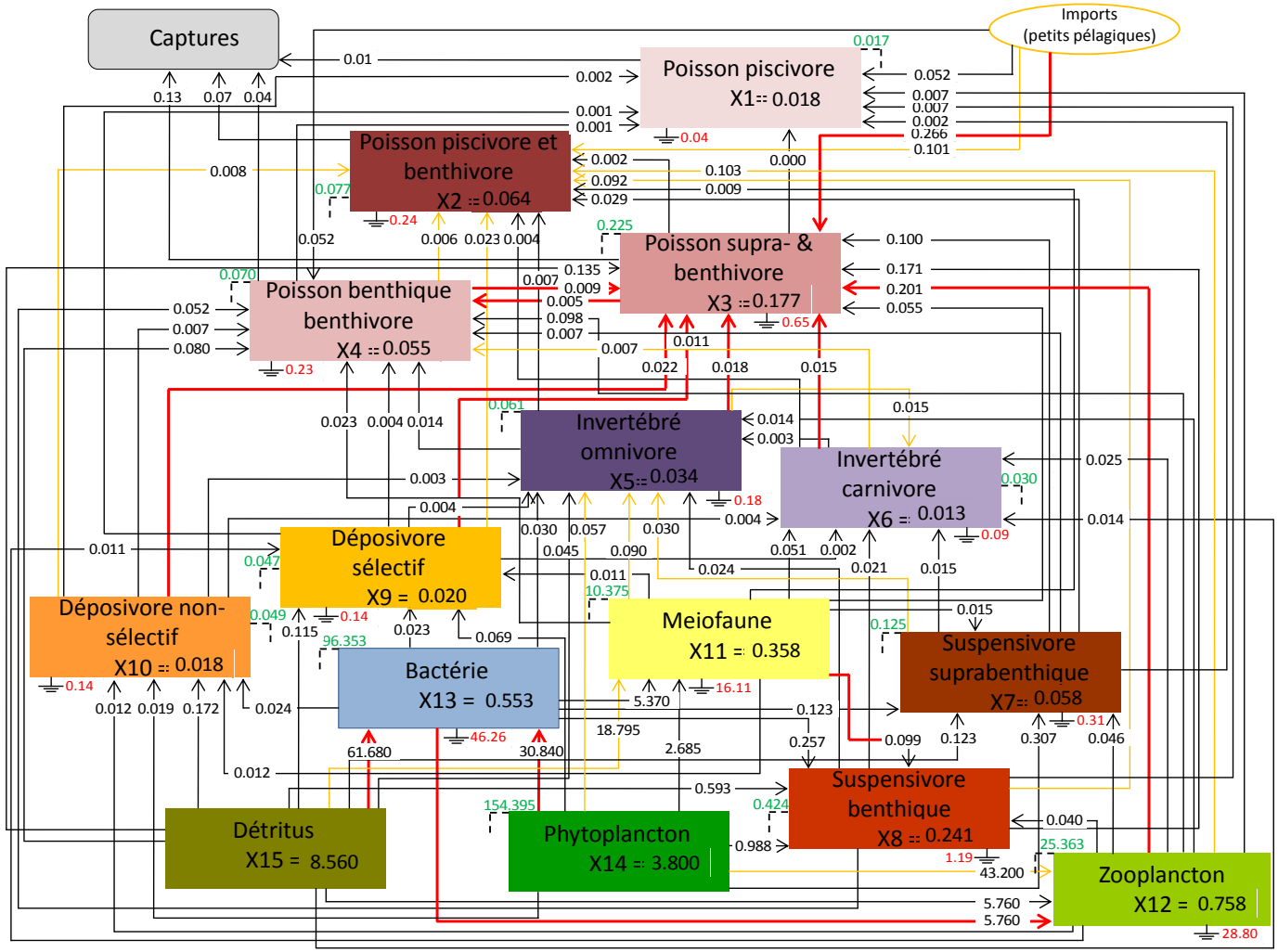


Figure IV.4 : Bilan annuel des flux de carbone du réseau trophique bentho-démersal du bassin oriental de la Manchet et du sud de la mer du Nord. Les biomasses sont en gC.m^{-2} et les flux sont en gC. m^{-2}.an^{-1}. Les biomasses sont affichées sous le nom des compartiments, les consommations sont en noir, les respirations en rouge et les retours aux détritus en vert. Les consommations principales sont représentées par les flèches rouges et les secondaires par des flèches orange.

Tableau IV.22 : Consommation des différents prédateurs sur leurs proies. Pour une proie donnée les prédateurs les plus importants sont en rouge et les seconds en jaune.

Proies\Prédateurs	PpF	pBF	SbbF	BbF	O	C	sbS	bS	sD	NsD	Mei	Zpk	B
Poisson piscivore	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Poisson demersal piscivore et benthivore	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Poisson demersal suprabenthivore et benthivore	0.000	0.002	-	0.005	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Poisson benthique benthivore	0.001	0.006	0.009	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Omnivore	-	0.007	0.018	0.014	-	0.015	-	-	-	-	-	-	-
Carnivore	-	0.004	0.015	0.007	0.003	-	-	-	-	-	-	-	-
Suspensivore suprabenthique	0.002	0.029	0.100	0.007	0.030	0.015	-	-	-	-	-	-	-
Suspensivore benthique	0.007	0.092	0.171	0.052	0.024	0.021	-	-	-	-	-	-	-
Déposivore sélectif	0.001	0.023	0.011	0.004	0.004	0.002	-	-	-	-	-	-	-
Déposivore non sélectif	0.002	0.008	0.022	0.007	0.003	0.004	-	-	-	-	-	-	-
Méiofaune	-	0.009	0.055	0.023	0.090	0.051	0.015	0.099	0.011	0.012	-	-	-
Zooplancton	0.007	0.103	0.201	0.098	0.014	0.025	0.046	0.040	0.011	0.012	-	2.880	-
Bactérie	-	-	-	-	0.030	-	0.123	0.257	0.023	0.024	5.370	5.760	-
Phytoplancton	-	-	-	-	0.057	-	0.307	0.988	0.069	0.019	2.685	43.200	30.840
Détritus	-	-	0.135	0.080	0.045	0.014	0.123	0.593	0.115	0.172	18.795	5.760	61.680
Import	0.052	0.101	0.266	0.052	-	-	-	-	-	-	-	-	61.680

Quelle que soit la ressource, production primaire ou détritus les principaux consommateurs sont les bactéries. En revanche les deuxièmes consommateurs diffèrent d'une source à l'autre. La méiofaune consomme principalement les détritus alors que le compartiment zooplanctonique consomme l'essentiel de la production primaire. Au niveau des compartiments macrobenthiques, seuls les suspensivores benthiques, les carnivores et les omnivores jouent un rôle prépondérant dans le transfert de la matière au sein du réseau. Dans le sommet du réseau, le compartiment des poissons benthivores et suprabenthivores apparaît comme le prédateur principal de quasiment tous les compartiments macrobenthiques, à l'exception des déposivores sélectifs dont le prédateur principal est le compartiment des poissons piscivores et benthivores.

La production primaire requise

La production primaire requise (PPR) est une fonction d'Ecopath aussi appelée Biomasse en Equivalence Niveau Trophique 1. Cela correspond à la biomasse de carbone issue de la production primaire et/ou du complexe détritique nécessaire à la capture et/ou à la consommation d'un prédateur. Pour chaque consommateur la PPR est calculée en tenant compte de son niveau trophique, du nombre de liens trophiques et de l'efficacité du transfert entre les niveaux trophiques.

Tableau IV.23 : Production primaire requise ou Biomasse en en Equivalence Niveau Trophique 1 du modèle. Les valeurs de PPR intègrent à la fois le phytoplancton et les détritus.

Compartiment	PPR	PPR(%)	PPR Capture	PPR Capture/ biomasse capture
ppF	1,21	0,23	0,99	84,81
pbF	20,12	3,87	19,84	296,58
sbbF	48,92	9,4	39,25	310,55
bbF	21,41	4,12	15,3	393,3
O	20,49	3,94		
C	16,68	3,21		
sbS	5,39	1,04		
bS	22,13	4,25		
sDF	2,7	0,52		
nsDF	2,81	0,54		
M	64,36	12,37		
Zpk	94,95	18,25		
B	92,52	17,79		

Le tableau IV.23 montre qu'excepté pour les valeurs de bactérie, zooplancton, la plus forte valeur de PPR est pour la consommation du compartiment méiofaune (64,36 gC soit 12,3%) puis le compartiment poisson benthivore et suprabenthivore (48,92 gC soit 4,12%). Dans le macrobenthos, il s'agit du compartiment suspensivore benthique avec 22,13 gC de niveau trophique 1 soit 4,25% et le compartiment des omnivores (20,49gC, 3,94%). Une analyse similaire peut être faite avec les pêcheries. Les deux dernières colonnes du tableau donne la PPR requise pour permettre la pêche du compartiment et la dernière est le ratio de la PPR/la biomasse des captures. Ainsi, par exemple, 1g de bar commun adulte (poisson piscivore et benthivore) pêché correspond en moyenne à 296,6 gC de niveau trophique 1 (Phytoplancton et détritus).

Impact trophique mixte

Originellement développé par Leontief (1951) pour évaluer les interactions en économie, il permet d'évaluer les effets que le changement de biomasse d'un groupe aura sur les autres groupes. Concrètement, la routine d'impact trophique mixte montre les effets trophiques directs et indirects qu'aura une légère augmentation de la biomasse d'un groupe donné. La figure IV.5 montre les résultats de l'impact trophique mixte sur le modèle général.

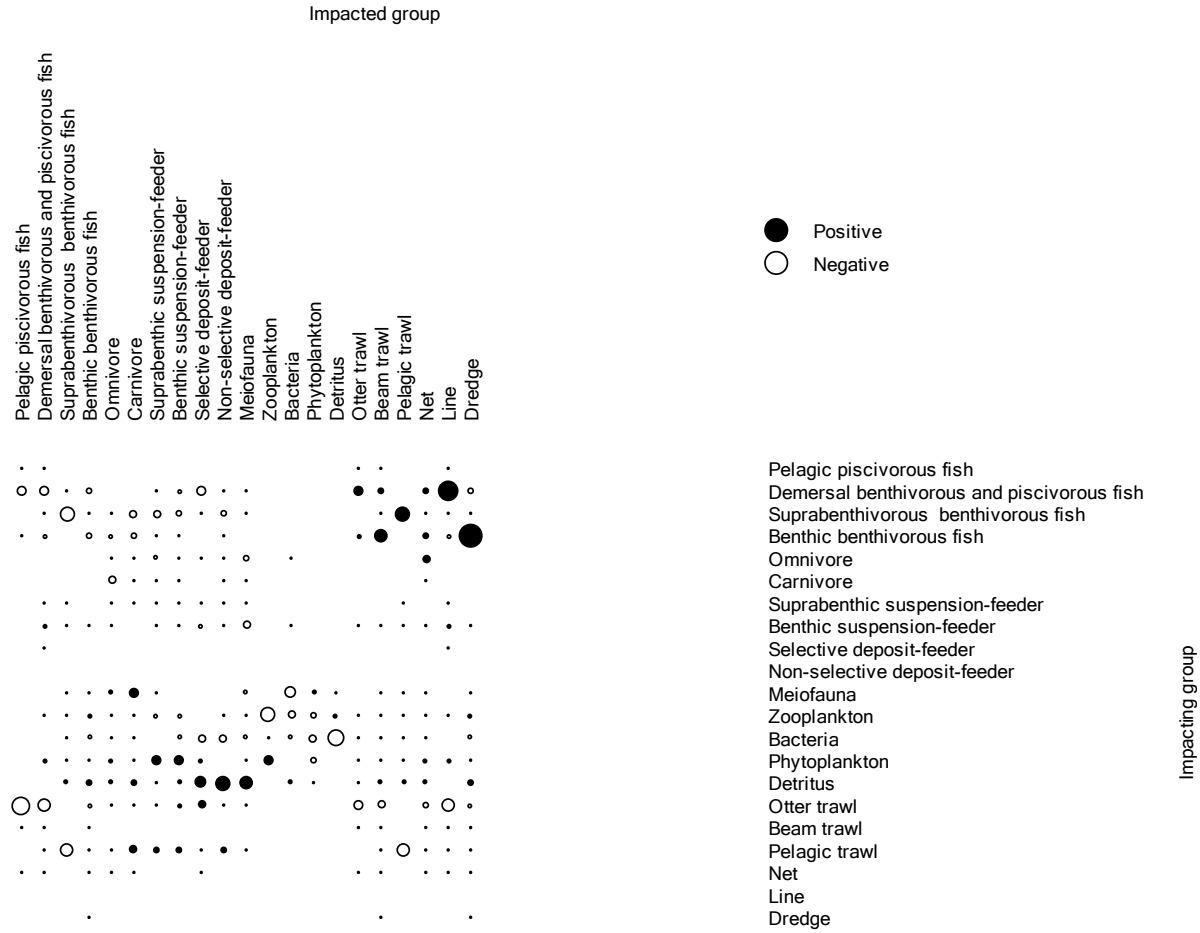


Figure IV.5 : Impact trophique mixte montrant les effets que pourrait avoir une très faible augmentation de la biomasse des compartiments (lignes) sur ces mêmes compartiments (colonne). Les ronds pleins indiquent un effet positif et les ronds vides un effet négatif, les points indiquent une absence d'effets.

Il est possible de distinguer deux pôles d'effets positifs tout d'abord, et de manière relativement évidente, l'augmentation des compartiments pêchés (poissons) aura un impact positif sur les captures. De plus, l'augmentation de la biomasse détritique aura un effet positif sur trois compartiments (méiofaune, déposivore sélectif et non sélectif), similairement mais dans une moindre mesure l'augmentation de la biomasse phytoplantonique sera bénéfique pour le zooplancton et les deux groupes de suspensivore. Il semble y avoir cependant de nombreux effets négatifs de plus ou moins grande importance. Pour ne citer que les plus importants, une augmentation de la biomasse de la méiofaune aura un effet négatif sur les bactéries, qui à leur tour, auront des effets négatifs sur les détritus en cas d'augmentation. Il est important de noter le paradoxe du cannibalisme ou une augmentation de la biomasse zooplanctonique aura un effet négatif sur lui-même.

Chevauchement des niches trophiques

L'indice de chevauchement des niches trophiques défini par Ecopath révèle les similitudes parmi les proies et les prédateurs communs aux différents compartiments trophiques. Si la valeur est proche de 0, cela signifie que les deux compartiments n'ont pas de proies/prédateurs communs. Une valeur proche de 1 en revanche, suggère que les deux compartiments se nourrissent sur des sources très similaires et ont sensiblement les mêmes prédateurs. Dans ce modèle, deux couples et un triplet présentent une valeur d'indice supérieur à 0,70 à la fois pour les proies et les prédateurs :

- Déposivore sélectif et déposivore non sélectif
- Suspensivore benthique, Suspensivore suprabenthique, Zooplancton
- Omnivore et Carnivore

IV.2.2/Comparaison des divisions sédimentaires et géographiques

IV.2.2.1/Comparaison générale des compartiments

Biomasse et production

L'égalité (1/3, 1/3, 1/3) qui existait entre la biomasse des poissons, celle de la macrofaune et celle de la méiofaune dans le modèle général n'est retrouvée dans aucune des sorties de modèle (figure IV.6). Cette fois, la biomasse de la macrofaune domine dans presque toutes les divisions avec des valeurs oscillant entre 50 et 60% de la biomasse totale excepté dans deux divisions : en mer du Nord, la biomasse du compartiment méiofaune domine nettement les deux autres (65%) et sur les sables fins où une co-dominance méio-, macrofaune est observée (~40%). La biomasse des poissons est systématiquement la plus faible de toute avec un maximum atteint à seulement 22% de la biomasse totale sur les Graviers et Cailloutis. En revanche, la production garde le patron de variation décroissant méiofaune > macrofaune > poisson du modèle général et ce avec des valeurs relativement similaires pour toutes les divisions (méiofaune : 70-90%, macrofaune : 10-20% et poisson : 0,5-5%).

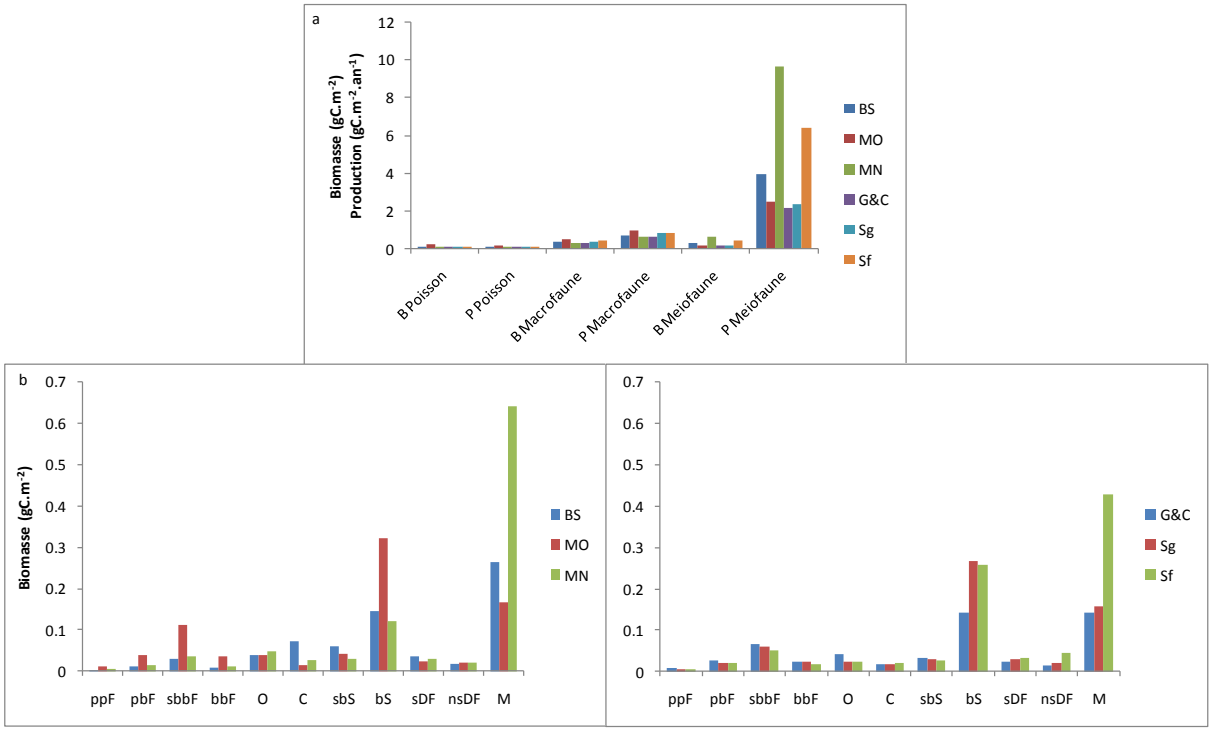


Figure IV.6 : a) Biomasse et production par grand groupe zoologique et par division
b)Biomasse et production par compartiment et par division (hors détritus, plancton et bactérie).

Tableau IV.24 : Estimations et valeurs initiales issues de l'équilibre des modèles trophiques de chaque division a) géographique, b) sédimentaire de la zone d'étude. B : biomasse en $gC.m^{-2}$, P : production en $gC.m^{-2}.an^{-1}$, P/B : Production/Biomasse et C/B : Consommation/Biomasse sans unité. Les valeurs en gras sont issues du modèle.

a)	B BS	B MO	B NS	P/B BS	P/B MO	P/B MN	P BS	P MO	P MN	C/B BS	C/B MO	C/B MN
ppF	0,003	0,01	0,00	0,79	0,79	0,79	0,00	0,01	0,00	3,97	3,97	3,97
pbF	0,01	0,04	0,01	1,06	1,06	1,10	0,01	0,04	0,02	5,98	5,98	5,31
sbbF	0,03	0,11	0,04	0,89	0,89	0,89	0,03	0,10	0,03	5,67	5,67	5,67
bbF	0,01	0,04	0,01	0,99	0,99	1,07	0,01	0,03	0,01	6,34	6,34	6,60
O	0,04	0,04	0,05	1,56	2,02	1,87	0,06	0,08	0,09	**7,80**	**10,10**	**9,35**
C	0,07	0,01	0,03	2,01	2,49	2,22	0,14	0,03	0,06	**10,05**	**12,45**	**11,10**
sbS	**0,06**	**0,04**	**0,03**	2,25	3,39	3,76	0,13	0,15	0,11	**7,50**	**11,30**	**12,53**
bS	0,15	0,32	0,12	1,63	1,85	1,92	0,24	0,59	0,23	**8,15**	**9,25**	**9,60**
sDF	0,04	0,02	0,03	1,89	2,84	2,47	0,07	0,07	0,07	**9,45**	**14,20**	**12,35**
nsDF	0,02	0,02	0,02	2,29	2,79	2,59	0,04	0,06	0,05	**11,45**	**13,95**	**12,95**
M	0,27	0,17	0,64	15,00	15,00	15,00	3,98	2,51	9,63	**75**	**75**	**75**
Zpk	1,20	0,68	0,40	15,00	9,20	9,20	18	6,26	3,68	**40**	**40**	**40**
B	1,03	0,58	0,05	72,8	128, 9	1562,5	74,98	74,76	78,12	**271**	**271**	**271**
Ppk	5,30	2,50	3,70	48,8	92,1	61,20	258,44	230,2	224,96	-	-	-
D	10,77	6,06	4,44	-	-	-	-	-	-	-	-	-

b)	B G&C	B Sg	B Sf	P/B G&C	P/B Sg	P/B Sf	P G&C	P Sg	P Sf	C/B G&C	C/B Sg	C/B Sf
ppF	0,01	0,01	0,01	0,79	0,79	0,79	0,01	0,005	0,004	3,97	3,97	3,97
pbF	0,03	0,02	0,02	1,18	0,9	1,06	0,03	0,02	0,02	5,21	5,46	5,98
sbbF	0,07	0,06	0,05	0,89	0,89	0,89	0,06	0,05	0,05	5,67	5,67	5,67
bbF	0,02	0,02	0,02	0,96	1	0,99	0,02	0,02	0,02	5,69	5,84	6,34
O	0,04	0,02	0,02	2,13	1,89	1,89	0,09	0,04	0,04	10,65	9,45	9,45
C	0,02	0,02	0,02	2,81	2,53	2,1	0,05	0,05	0,04	14,05	12,65	10,5
sbS	0,03	0,03	0,03	3,77	2,94	3,2	0,13	0,09	0,09	12,567	9,8	10,67
bS	0,14	0,27	0,26	1,92	1,9	1,76	0,27	0,51	0,46	9,6	9,5	8,8
sDF	0,02	0,03	0,03	3,02	2,61	2,04	0,07	0,07	0,07	15,1	13,05	10,2
nsDF	0,01	0,02	0,05	2,93	2,64	2,43	0,04	0,06	0,11	14,65	13,2	12,15
M	0,14	0,16	0,43	15	15	15	2,15	2,36	6,41	75	75	75
Zpk	0,75	0,75	0,75	12	12	12	9	9	9	40	40	40
B	0,05	0,18	1,02	135,5	135,5	135,5	6,7	24,4	138,2	271	271	271
Ppk	3,70	3,70	3,70	61,2	61,2	61,2	226,4	226,4	226,4	-	-	-
D	8,58	8,58	8,58	-	-	-	-	-	-	-	-	-

En détaillant les valeurs de biomasse par groupe trophique (figure IV.6, tableau IV.24), le patron de variation du modèle général (méiofaune> suspensivore benthique>poisson benthivore et suprabenthivore) n'est retrouvé que sur deux divisions : la mer du Nord et les sables fins. En Manche Orientale et dans les sables grossiers, les suspensivores benthiques dominent la méiofaune, dans les graviers et cailloutis ces derniers sont co-dominants et enfin en baie de Seine, la biomasse des poissons benthivores et suprabenthivores est largement dominée par celle des invertébrés carnivores.

Tableau IV.25 : Modification des biomasses du compartiment suspensivore suprabenthique calculées pour obtenir un équilibre des masses satisfaisant.

Suspensivore suprabenthique	**BS**	**MO**	**MN**	**G&C**	**Sg**	**Sf**
Biomasse calculée (gC.m^{-2})	0,0016	0,0014	0,0008	0,0025	0,0002	0,0018
Biomasse estimée avec une EE=0,99 (gC.m^{-2})	0,06	0,04	0,03	0,03	0,03	0,03
Augmentation (en nombre de "biomasse calculée")	38,12	29,85	37,44	13,35	157,04	14,77

Aucune des biomasses du compartiment suspensivore suprabenthique calculée expérimentalement n'était suffisante pour soutenir ses prédateurs. Comme pour le modèle général, une efficacité écotrophique de 0,99 a été définie et la biomasse de ce compartiment a été déterminée par l'équilibre des masses. Pour chaque compartiment, la différence entre les deux biomasses est assez forte. Pour la majorité des divisions, une augmentation de 15 à 40 fois la valeur de la biomasse calculée est nécessaire à l'équilibre ce qui est légèrement inférieur à celle du modèle général. Cependant, la plus forte augmentation est sur les sables grossiers où une augmentation de près de 160 fois a été observée.

Efficacité

Tableau IV.26 : Valeurs des différents indices d'efficacité pour chaque compartiment trophique et a) pour chaque division géographique et b) pour chaque division sédimentaire. A : Ascendance, FD : Flux aux détritus ($g.m^{-2}.an^{-1}$), NE : Efficacité Nette, R/B : Respiration/Biomasse.

a)	A BS	A MO	A MN	FD BS	FD MO	FD MN	EN BS	EN MO	EN MN	R/B BS	R/B MO	R/B MN	EE BS	EE MO
ppF	0,01	0,04	0,01	0,00	0,01	0,00	0,25	0,25	0,25	2,39	2,39	2,39	0,80	0,84
pbF	0,05	0,19	0,06	0,01	0,05	0,02	0,22	0,22	0,26	3,72	3,72	3,15	0,96	0,99
sbbF	0,13	0,50	0,17	0,04	0,14	0,05	0,20	0,20	0,20	3,65	3,65	3,65	0,84	0,85
bbF	0,05	0,18	0,06	0,01	0,05	0,02	0,20	0,20	0,20	4,08	4,08	4,21	1,00	0,99
O	0,24	0,31	0,35	0,06	0,11	0,13	0,25	0,25	0,25	4,68	6,06	5,61	0,98	0,56
C	0,57	0,14	0,24	0,25	0,05	0,11	0,25	0,25	0,25	6,03	7,47	6,66	0,25	0,56
sbS	0,36	0,39	0,28	0,09	0,10	0,07	0,38	0,38	0,38	3,75	5,65	6,27	0,99	0,99
bS	0,95	2,38	0,94	0,30	0,92	0,33	0,25	0,25	0,25	4,89	5,55	5,76	0,75	0,45
sDF	0,28	0,26	0,30	0,08	0,07	0,09	0,25	0,25	0,25	5,67	8,52	7,41	0,89	0,99
nsDF	0,15	0,23	0,21	0,04	0,07	0,07	0,25	0,25	0,25	6,87	8,37	7,77	0,99	0,79
M	15,9	10,02	38,5	7,53	4,61	18,93	0,25	0,25	0,25	45	45	45	0,11	0,16
Zpk	38,3	21,79	12,7	21,29	11,85	6,92	0,38	0,38	0,38	20	20	20	0,19	0,22
B	223	126,2	10,4	186,3	104,59	3,03	0,63	0,63	0,63	81,3	81,3	81,3	0,07	0,07
Ppk	-	-	-	229,6	97,85	203,3	-	-	-	-	-	-	0,29	0,36
D	-	-	-	0,00	0,00	0,00	-	-	-	-	-	-	0,30	0,35

b)	A G&C	A Sg	A Sf	FD G&C	FD Sg	FD Sf	EN G&C	EN Sg	EN Sf	R/B G&C	R/B Sg	R/B Sf	EE G&C	EE Sg
ppF	0,02	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,25	0,25	0,25	2,39	2,39	2,39	0,80	0,81
pbF	0,11	0,09	0,09	0,04	0,02	0,02	0,28	0,21	0,22	2,99	3,47	3,72	0,80	0,97
sbbF	0,30	0,27	0,23	0,09	0,08	0,07	0,20	0,20	0,20	3,65	3,65	3,65	0,84	0,84
bbF	0,10	0,10	0,08	0,03	0,03	0,02	0,21	0,21	0,20	3,59	3,67	4,08	1,00	0,85
O	0,36	0,17	0,17	0,14	0,04	0,05	0,25	0,25	0,25	6,39	5,67	5,67	0,49	0,94
C	0,20	0,18	0,18	0,09	0,08	0,08	0,25	0,25	0,25	8,43	7,59	6,30	0,27	0,22
sbS	0,34	0,24	0,23	0,09	0,06	0,06	0,38	0,38	0,38	6,28	4,90	5,33	0,99	0,99
bS	1,10	2,04	1,82	0,36	0,86	0,77	0,25	0,25	0,25	5,76	5,70	5,28	0,70	0,31
sDF	0,29	0,29	0,26	0,08	0,09	0,08	0,25	0,25	0,25	9,06	7,83	6,12	0,96	0,83
nsDF	0,15	0,22	0,45	0,05	0,09	0,20	0,25	0,25	0,25	8,79	7,92	7,29	0,69	0,39
M	8,58	9,42	25,6	3,95	4,40	12,50	0,25	0,25	0,25	45	45	45	0,16	0,13
Zpk	12,7	12,7	12,7	6,86	6,87	6,88	0,38	0,38	0,38	20	20	20	0,23	0,22
B	10,4	37,9	221	5,01	28,78	185	0,63	0,63	0,63	81,3	81,3	81,3	0,63	0,19
Ppk	-	-	-	209,8	202,27	154,6	-	-	-	-	-	-	0,07	0,11
D	-	-	-	0,00	0,00	0,00	-	-	-	-	-	-	0,07	0,12

La comparaison des différents indices relatifs à l'efficacité des compartiments révèle de très grandes similitudes pour les quatre compartiments de poissons (tableau IV.26). L'EE et EN sont semblables entre toutes les divisions et avec les valeurs du modèle général (respectivement entre 0,8 – 1 et 0,2 – 0,25). Avec une nuance toutefois, la valeur de FD est systématiquement plus importante en Manche Orientale, ce qui indiquerait des pertes plus fortes dans cette division. Avec cependant un plus fort indice d'assimilation pour cette même division. Les valeurs du ratio R/B sont, elles, quasiment identiques pour toutes les divisions.

Les EE des compartiments macrobenthiques sont beaucoup plus variables. Les déposivores sélectifs semblent être le compartiment le mieux « utilisé » avec un minimum de 0,79 en mer du

Nord, puis vient le compartiment des omnivores dont les EE sont fortes également à l'exception des divisions Manche Orientale et Gravier et Cailloutis où leur valeur baisse à 0,5. Les carnivores semblent être les moins utilisés dans l'écosystème, ils montrent des valeurs se situant autour 0,2 et un maximum à 0,5 en Manche Orientale. Les EE des suspensivores benthiques ont pour chaque facteur de division une valeur forte (BS et G&C) et deux valeurs faibles (MO ; NS et Sg ; Sf). Le même constat peut être fait pour les déposivores non sélectifs qui présentent cependant des valeurs plus fortes dans les divisions géographiques que dans les divisions sédimentaires. Les valeurs d'EN pour le macrobenthos sont strictement identiques pour tous les modèles. Les flux aux détritus des déposivores sélectifs et non sélectifs sont similaires d'une division à l'autre à l'exception de la mer du Nord où les nsDF semblent subir une perte plus lourde. Les deux groupes de suspensivores ont également un FD similaire entre chaque division. Notons également qu'avec une moyenne de 0,59 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ les suspensivores benthiques présentent les plus fort taux de FD du macrobenthos. Les valeurs de FD des carnivores sont semblables dans les divisions sédimentaires ainsi qu'en MN et MO (0,05-0,1 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) mais beaucoup plus importantes en BS (0,249 $gC.m^{-2}.an^{-1}$). Les valeurs de FD des omnivores sont variables seules la MN et la MO ont des valeurs similaires.

Dans les divisions sédimentaires, les R/B de chaque compartiment macrobenthique sont à chaque fois plus grands dans les G&C, puis viennent les Sg et enfin les Sf, à l'exception des suspensivores suprabenthiques où les valeurs de R/B en Sf sont plus fortes qu'en Sg. Une constatation similaire mais plus variable peut être faite dans les divisions géographiques où les valeurs de R/B dominent en Manche Orientale pour les omnivores, les carnivores et les deux groupes des déposivores ou bien en mer du Nord pour les deux compartiments suspensivores. Les valeurs d'assimilation sont sensiblement similaires pour tous les groupes macrobenthiques à l'exception des suspensivores benthiques qui en BS, MN, G&C atteignent des valeurs de ~1 et ~2 en MO, Sg et Sf.

Les valeurs d'EE des compartiments de base du modèle sont les plus faibles, cela signifie que ces compartiments ne subissent pas de pression de prédation trop forte. Le zooplancton présente une EE stable pour toutes les divisions de 0,2. Hormis sur les sables fins et en mer du Nord où il présente une valeur beaucoup plus faible (0,05), le compartiment méiofaune présente aussi des valeurs d'EE stables d'environ 0,11-0,16. Le compartiment bactérien présente de très faibles valeurs (<0,2) sauf en mer du Nord (0,93) et sur la division G&C (0,63). Les deux compartiments du niveau trophique 1 (détritus et phytoplancton) présentent des valeurs oscillant entre 0,05 et 0,3. Pour une même division les valeurs d'EE des deux compartiments sont toujours du même ordre de grandeur. Les valeurs de FD du compartiment méiofaune suivent la même logique que les valeurs d'EE stables sur toutes les divisions excepté en mer du Nord et sur les sables fins. Les bactéries présentent également un patron de variation cohérent avec les valeurs d'EE, c'est-à-dire de fortes valeurs

partout sauf en mer du Nord et sur G&C. Le zooplancton garde également des valeurs stables quelle que soit la division sédimentaire mais présente des valeurs plus variables sur les divisions géographiques avec de fortes valeurs en Manche Orientale et Baie de Seine. Enfin, les valeurs de FD sont stables pour le phytoplancton avec un minimum de 97,85 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ en Manche Orientale et un maximum de 230 en baie de Seine. Les valeurs d'assimilation présentent des variations semblables pour chacun des groupes et les valeurs de EN et R/B sont rigoureusement identiques d'une division à l'autre.

Mortalité

Les captures sont toujours la source de mortalité principale des poissons (voir tableau IV.27), même si d'une manière générale les pourcentages de capture sont similaires entre divisions. On notera cependant que la division mer du Nord présente toujours le pourcentage de capture le plus faible. Les mortalités par prédations sont largement majoritaires (>90%) pour les suspensivores suprabenthiques et les déposivores sélectifs et ce, quelle que soit la division considérée. En revanche, la prédation ne semble pas être la cause de mortalité principale des carnivores (~15-20%), sauf sur la division MO où la prédation atteint 56%. Pour les omnivores les valeurs de mortalité par prédation sont plus variables même si il s'agit de la cause majoritaire pour toutes les divisions (50-90%), NS et G&C tombent au dessous des 50%. Chez les suspensivores benthiques également, la prédation n'est pas la cause principale de mortalité, il n'y a d'ailleurs qu'en BS (74,6%) et en G&C (69,5%) que le pourcentage dépasse 50 ; pour les autres divisions les valeurs oscillent entre 30 et 40%. Chez les déposivores non sélectifs, les divisions géographiques et les G&C présentent toutes des valeurs >50% ; elles tombent à 30% en Sg et Sf.

Comme le laissait supposer les valeurs d'EE, la prédation n'est pas la cause de mortalité principale des compartiments de base du réseau trophique. Excepté pour les bactéries de mer du Nord (93%) et de G&C (63%), les valeurs atteignent un maximum de 30% (phytoplancton de MN) et sont majoritairement regroupées autour d'environ 10-20% voire moins (Tableau IV.27).

Relation trophique

Les compartiments à la base du réseau trophique ainsi que les consommateurs primaires macrobenthiques (c'est-à-dire, les deux compartiments suspensivores et déposivores) ont un niveau trophique extrêmement stable d'une division à l'autre. Il en est de même pour les quatre compartiments de poissons. Les valeurs des NT des compartiments carnivores et omnivores ne sont variables que d'une division géographique à l'autre. Les omnivores présentent un NT plus haut (3,16)

Tableau IV.27 : Distribution des différentes causes de mortalité au sein des différents groupes fonctionnels.

a)	Z BS	Z MO	Z NS	CZ BS	CZ MO	CZ NS	CZ(%) BS	CZ(%) MO	CZ(%) NS	PZ BS	PZ MO	PZ NS	PZ(%) BS	PZ(%) MO	PZ(%) NS	AZ BS	AZ MO	AZ NS	AZ(%) BS	AZ(%) MO	AZ(%) NS
ppF	0,79	0,79	0,79	0,63	0,66	0,61	80,25	84,05	76,71	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16	0,13	0,18	19,75	15,95	23,29
pbF	1,06	1,06	1,10	1,02	1,05	1,00	96,23	99,34	90,73	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,01	0,10	3,77	0,66	9,27
sbbF	0,89	0,89	0,89	0,72	0,72	0,72	80,56	80,79	80,45	0,03	0,03	0,03	3,60	3,71	3,60	0,14	0,14	0,14	15,84	15,51	15,96
bbF	0,99	0,99	1,07	0,71	0,70	0,74	71,62	70,71	69,07	0,28	0,28	0,33	27,88	27,88	30,56	0,01	0,02	0,00	0,51	1,52	0,37
O	1,56	2,02	1,87	0	0	0	0	0	0	1,53	1,14	0,92	97,88	56,39	49,14	0,03	0,88	0,95	2,12	43,61	50,86
C	2,01	2,49	2,22	0	0	0	0	0	0	0,51	1,40	0,35	25,17	56,10	15,77	1,50	1,09	1,87	74,83	43,90	84,23
sbS	2,25	3,39	3,76	0	0	0	0	0	0	2,23	3,36	3,72	99,02	99,00	98,99	0,02	0,03	0,04	0,98	1,00	1,01
bS	1,63	1,85	1,92	0	0	0	0	0	0	1,22	0,83	1,15	74,66	44,65	59,95	0,41	1,02	0,77	25,34	55,35	40,05
sDF	1,89	2,84	2,47	0	0	0	0	0	0	1,68	2,81	1,95	88,94	98,80	78,79	0,21	0,03	0,52	11,06	1,20	21,21
nsDF	2,29	2,79	2,59	0	0	0	0	0	0	2,27	2,20	1,50	99,17	78,75	57,92	0,02	0,59	1,09	0,83	21,25	42,08
M	15	15	15	0	0	0	0	0	0	1,60	2,41	0,52	10,67	16,05	3,48	13,40	12,59	14,48	89,33	83,95	96,52
Zpk	12	12	12	0	0	0	0	0	0	2,23	2,60	2,57	18,58	21,65	21,39	9,77	9,40	9,43	81,43	78,35	78,61
B	135,5	135,5	135,5	0	0	0	0	0	0	8,83	9,99	126,58	6,52	7,37	93,42	126,7	125,51	8,92	93,48	92,63	6,58
Ppk	61,2	61,20	61,20	0	0	0	0	0	0	17,1	22,1	6,25	29,21	36,04	10,21	43,33	39,14	54,95	70,79	63,96	89,79
b)	**Z**			**CZ**			**CZ(%)**	**CZ(%)**	**CZ(%)**	**PZ**			**PZ(%)**	**PZ(%)**	**PZ(%)**	**AZ**			**AZ(%)**	**AZ(%)**	**AZ(%)**
	G&C	**Z Sg**	**Z Sf**	**G&C**	**CZ Sg**	**CZ Sf**	**G&C**	**Sg**	**Sf**	**G&C**	**PZ Sg**	**PZ Sf**	**G&C**	**Sg**	**Sf**	**G&C**	**AZ Sg**	**AZ Sf**	**G&C**	**Sg**	**Sf**
ppF	0,79	0,79	0,79	0,63	0,64	0,67	79,49	81,01	85,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16	0,15	0,12	20,51	18,99	14,94
pbF	1,18	0,90	1,06	0,94	0,87	1,02	79,66	96,78	96,23	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,24	0,03	0,04	20,34	3,22	3,77
sbbF	0,89	0,89	0,89	0,72	0,71	0,72	80,67	79,89	81,01	0,03	0,03	0,03	3,48	3,82	3,71	0,14	0,15	0,14	15,84	16,40	15,39
bbF	0,96	1,00	0,99	0,67	0,59	0,71	69,79	58,50	71,21	0,29	0,27	0,28	30,00	26,70	28,28	0,00	0,15	0,01	0,21	14,80	0,51
O	2,13	1,89	1,89	0	0	0	0	0	0	1,03	1,78	1,60	48,54	94,29	84,60	1,10	0,11	0,29	51,46	5,71	15,40
C	2,81	2,53	2,10	0	0	0	0	0	0	0,77	0,56	0,45	27,30	22,17	21,43	2,04	1,97	1,65	72,70	77,83	78,57
sbS	3,77	2,94	3,20	0	0	0	0	0	0	3,73	2,91	3,17	98,99	99,01	99,00	0,04	0,03	0,03	1,01	0,99	1,00
bS	1,92	1,90	1,76	0	0	0	0	0	0	1,33	0,58	0,55	69,48	30,58	31,14	0,59	1,32	1,21	30,52	69,42	68,86
sDF	3,02	2,61	2,04	0	0	0	0	0	0	2,90	2,16	1,68	96,16	82,87	82,30	0,12	0,45	0,36	3,84	17,13	17,70
nsDF	2,93	2,64	2,43	0	0	0	0	0	0	2,02	1,02	0,44	68,81	38,64	18,07	0,91	1,62	1,99	31,19	61,36	81,93
M	15	15,00	15,00	0	0	0	0	0	0	2,35	2,01	0,73	15,67	13,38	4,88	12,65	12,99	14,27	84,33	86,62	95,12
Zpk	12	12,00	12,00	0	0	0	0	0	0	2,72	2,69	2,67	22,67	22,44	22,22	9,28	9,31	9,33	77,33	77,56	77,78
B	135,5	135,5	135,5	0	0	0	0	0	0	85,3	25,3	8,29	62,96	18,64	6,12	50,18	110,24	127,2	37,04	81,36	93,88
Ppk	61,2	61,20	61,20	0	0	0	0	0	0	4,51	6,53	19,42	7,37	10,67	31,74	56,69	54,67	41,78	92,63	89,33	68,26

en BS que dans les deux autres divisions (2,79 pour MO et MN) et les carnivores présentent une valeur différente pour chaque division (voir tableau IV.28). Il est important de noter également que le compartiment Méiofaune et Zooplancton présente un NT plus faible en mer du Nord que dans les autres divisions.

Tableau IV.28 : Valeurs des niveaux trophiques et des indices d'omnivorie pour chaque compartiment du modèle et pour chaque division de la zone d'étude. NT : Niveau Trophique, IO : Indice d'Omnivorie.

	NT BS	NT MO	NT MN	IO BS	IO MO	IO MN	NT G&C	NT Sg	NT Sf	IO G&C	IO Sg	IO Sf
ppF	3.24	3.24	3.23	0.73	0.73	0.72	3.25	3.24	3.24	0.74	0.73	0.73
pbF	3.26	3.26	3.24	0.30	0.30	0.29	3.26	3.26	3.26	0.30	0.30	0.30
sbbF	3.05	3.05	3.03	0.41	0.41	0.40	3.05	3.05	3.05	0.41	0.41	0.41
bbF	2.92	2.94	2.92	0.35	0.35	0.34	2.94	2.94	2.94	0.35	0.35	0.35
O	2.99	2.79	2.76	0.41	0.34	0.32	2.79	2.79	2.79	0.34	0.34	0.34
C	3.16	3.18	3.13	0.19	0.17	0.16	3.18	3.18	3.18	0.17	0.17	0.17
sbS	2.32	2.32	2.31	0.24	0.24	0.23	2.32	2.32	2.32	0.24	0.24	0.24
bS	2.21	2.21	2.21	0.18	0.18	0.17	2.21	2.21	2.21	0.18	0.18	0.18
sDF	2.22	2.22	2.21	0.19	0.19	0.18	2.22	2.22	2.22	0.19	0.19	0.19
nsDF	2.22	2.22	2.21	0.19	0.19	0.18	2.22	2.22	2.22	0.19	0.19	0.19
M	2.20	2.20	2.10	0.16	0.16	0.09	2.20	2.20	2.20	0.16	0.16	0.16
Zpk	2.16	2.16	2.12	0.14	0.14	0.11	2.16	2.16	2.16	0.14	0.14	0.14
B	2.00	2.00	2.00	0.10	0.10	0.10	2.00	2.00	2.00	0.10	0.10	0.10
Ppk	1.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00
D	1.00	1.00	1.00	0.27	0.27	0.14	1.00	1.00	1.00	0.09	0.16	0.26

Une description similaire peut être également faite sur les IO, il n'y a pas de différence dans les valeurs pour aucun des compartiments dans chaque division sédimentaire. En ce qui concerne les divisions géographiques, de la même manière que pour le NT, les consommateurs primaires macrobenthiques présentent des valeurs similaires et les compartiments carnivore et omnivore présentent des valeurs variables. Encore une fois, la valeur de l'IO des omnivores est plus forte en BS et les carnivores présentent un IO différent pour chaque division. Comme pour les NT, la méiofaune et le zooplancton présentent un IO plus faible en mer du Nord.

IV.2.2.2/Comparaison des indices généraux des six modèles

Le « total system throughput » ou activité énergétique totale est considérée comme la « taille » du réseau trophique. Cet indice permet de définir un ordre pour les six modèles des divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord. Selon le tableau IV.29 et dans un ordre décroissant d'activité énergétique total les modèles se suivent ainsi :

BS (1232 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) > Sf (1026 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) > MO (640 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) > Sg (569 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) > MN (545 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) > G&C (502 $gC.m^{-2}.an^{-1}$).

Les différentes "sommes" récapitulatives présentes dans les statistiques générales suivent plus ou moins bien cet ordre mises à part quelques exceptions cependant. Dans l'ordre des sommes

Tableau IV.29 : Résumé des paramètres descriptifs des modèles des six divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord.

Paramètres descriptifs	BS	MO	NS	G&C	Sg	Sf	Unités
Somme de toutes les consommations	350,39	203,25	80,31	43,33	79,61	328,74	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des consommations macrobenthiques	3,17 (0,9%)	4,63 (2,28%)	2,89 (3,6%)	3,04 (7 ,03%)	3,93 (4,93%)	3,89 (1,18%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des consommations des poissons	0,29 (0,08%)	1,13 (0,56%)	0,37 (0,46%)	0,67 (1,55%)	0,60 (0,76%)	0,52 (0,16%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des consommations méiobenthiques	19,88 (5,67%)	12,53 (6,16%)	48,15 (59,96%)	10,73 (24,75%)	11,78 (14,76%)	32,03 (9,74%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme de toutes les respirations	121,67	71,91	42,67	20,48	31,94	112,72	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des respirations macrobenthiques	1,86 (1,53%)	2,73 (3,8%)	1,70 (3,99%)	1,78 (8,71%)	2,33 (7,29%)	2,31 (2,05%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des respirations des poissons	0,19 (0,15%)	0,72 (1,01%)	0,24 (0,55%)	0,42 (2,06%)	0,38 (1,2%)	0,33 (0,3%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des respirations méiobenthiques	11,93 (9,8%)	7,52 (10 ,45%)	28,89 (67,71%)	6,44 (31,42%)	7,07 (22,2%)	19,22 (17,05%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Sommes de tous les flux vers les détritus	445,62	220,47	233,09	226,52	243,67	360,34	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des flux macrobenthos -> Détritus	0,81 (0,18%)	1,32 (0,6%)	0,81 (0,35%)	0,79 (0,35%)	1,23 (0,5%)	1,24 (0,34%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des flux poisson->Détritus	0,06 (0,01%)	0,24 (0,11%)	0,08 (0,04%)	0,15 (0,07%)	0,13 (0 ,05%)	0,11 (0,03%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme des flux méiobenthos -> Détritus	7,53 (1,69%)	4,61 (2,09%)	18,93 (8,12%)	3,95 (1,75%)	4,40 (1,8%)	12,50 (3,47%)	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Activité énergétique totale (Total system throughput)	1232,00	640,00	545,00	502,00	569,00	1026,00	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Somme de toutes les productions	482,00	244,00	248,00	240,00	258,00	375,00	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Production primaire nette totale	324,36	153,00	226,44	226,44	226,44	226,44	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Biomasse totale (sans détritus)	8,21	4,59	5,13	4,68	4,93	6,04	$gC.m^{-2}$
Production nette du système	202,69	81,10	183,77	205,96	194,50	113,72	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Ratios							
Production primaire totale/respiration	2,67	2,13	5,31	11,06	7,09	2,01	Sans unité
Production primaire totale/biomasse	39,51	33,36	44,16	48,34	45,98	37,47	Sans unité
Biomasse totale/activité énergétique totale	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	Sans unité
Indice							
Indice de Connectance	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	Sans unité
Indice d'Omnivorie du système	0,20	0,19	0,17	0,20	0,19	0,19	Sans unité
Indice de Capacité du système	3932,60	2170,60	1415,10	1084,80	1487,60	3322,80	Sans unité
Indice d'Ascendance du système	1371,10	706,10	630,10	575,70	657,10	1114,10	Sans unité
Indice d'Ascendance/Capacité	34,90	32,50	44,50	53,10	44,20	33,50	%
Pêches							
Captures totales	0,04	0,15	0,05	0,09	0,08	0,07	$gC.m^{-2}.an^{-1}$
Niveau trophique moyen des captures	3,09	3,10	3,08	3,10	3,09	3,10	Sans unité
Efficacité de la pêche	1,21E-04	1,01E-03	2,25E-04	4,09E-04	3,40E-04	3,13E-04	Sans unité

des consommations et des respirations la division la valeur de Sg est plus faible que celle de MN (respectivement 79,51 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ et 80,31 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ pour la somme des consommations et 31,94 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ et 42,67 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ pour la somme des respirations). Les valeurs de sommes de retour aux détritus suivent également ce patron de décroissance avec cependant la division MO, en troisième rang pour les autres sommes, qui présente ici la valeur la plus faible. Pour les paramètres de consommation, la part de la faune benthique et poisson (hors bactérie et plancton) à la contribution totale est relativement faible pour la plupart des divisions (~5-10% en BS, MO et Sf, ~20% G&C et Sg) à l'exception de la division MN où la contribution est >60%. Le même constat peut être fait pour les respirations avec des contributions de la faune légèrement plus importantes que pour les consommations. En revanche, sa contribution au « retours aux détritus » est beaucoup plus faible, essentiellement <5% pour toutes les divisions sauf à nouveau pour la division MN (~8%). Les contributions des poissons sont systématiquement les plus faibles, suivies de celles de la macrofaune l'essentiel est ainsi assuré par la méiofaune. L'impact le plus important de la macrofaune aussi bien en termes de consommation que de respiration s'avère être dans les divisions G&C et Sg.

Mis à part ce qui concerne la dominance des divisions BS et Sf, les valeurs de production totale et de biomasse hors détritus ne respectent pas l'ordre décroissant d'activité énergétique totale. Les divisions BS et Sf présentent la plus forte biomasse hors détritus (respectivement 8,21 $gC.m^{-2}$ et 6,04 $gC.m^{-2}$) suivies par MN (5,13 $gC.m^{-2}$) puis les trois dernières divisions (Sg, G&C et MO) suivent avec une biomasse similaire de 4,5-4,9$gC.m^{-2}$. La production totale est, elle aussi, dominée par les valeurs de BS (482 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) et Sf (375 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) en revanche, elles sont suivies de Sg (258 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) et MN, MO et G&C affichent des productions similaires et les plus faibles (240-248 $gC.m^{-2}.an^{-1}$). Les productions nettes présentent des valeurs telles qu'il est possible de regrouper deux à deux les divisions de la zone d'étude, les seules valeurs >200 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ s'affichent en BS et G&C, puis le couple MN, Sg présente des valeurs légèrement plus faibles de ~180-200 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ et enfin le couple MO, Sf affiche les valeurs les plus faibles autour de 100 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ (81,1 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ pour MO)

Les ratios présentés dans le tableau IV.29 permettent d'évaluer la maturité des écosystèmes et d'établir un différentiel de maturité entre les différentes divisions de la zone d'étude. Les valeurs des Productions Primaires/Respiration et Productions Primaires/Biomasse sont cohérentes entre elles. C'est-à-dire que les deux ratios ne se contredisent pas sur l'état de maturité de chaque écosystème composant les divisions à une exception près. Ainsi dans un ordre de maturité croissante on a tout d'abord la division G&C, puis Sg, MN, BS, MO et Sf. Le deuxième PP/B ratio donne presque le même état des lieux avec cependant une inversion des divisions MO et Sf (pour PP/B, Sf=37,47 et

MO=33,36). Le dernier indice (B/T) semble donner l'avantage à PP/R dans la mesure où avec 0,006, c'est la division Sf qui semble afficher la valeur la plus basse.

Les indices de connectance et d'omnivorie apportent peu d'informations sur les différences entre les divisions de la zone d'étude. Les IC sont d'ailleurs rigoureusement identiques, et seul l'IO de la division MN (0,174) semble plus faible que les autres (0,19-0,20).

L'indice d'ascendance/capacité qui serait un reflet de l'état de développement de l'écosystème par rapport à son développement théorique maximal est inverse par rapport à l'ordre de maturité que les indices précédents ont permis d'établir. En effet, selon l'A/C, la division G&C serait la plus avancée dans son développement (53%), suivie de MN, Sg, puis BS, Sf et enfin MO. Ainsi, la division MO avec l'indice de développement le plus faible (32,5%) serait malgré tout la division la plus mature de la zone d'étude selon le ratio PP/B.

Les niveaux trophiques moyens des captures varient peu d'une division à l'autre, cela s'avère cohérent avec la faible variation des NT déjà décrite. Les efficacités de pêche et la valeur de capture totale sont cohérentes d'une division à l'autre. La MO est la division bénéficiant de la plus grande efficacité de pêche ($1{,}01.10^{-3}$), ensuite il semble que ce serait les trois divisions sédimentaires de la plus grossière à la plus fine (G&C : $4{,}09.10^{-4}$>Sg : $3{,}4.10^{-4}$>Sf : $3{,}13.10^{-4}$), puis en MN et enfin en BS.

IV.2.4/Variations des interactions trophiques au sein des divisions

Tableau IV.30 : Efficacité des transferts trophiques et recyclage au sein des six divisions de la zone d'étude. PP : Production primaire, Det : Détritus, FCI : Finn's Cycling Index, PCI : Predatory Cycling Index.

	BS	MO	MN	G&C	Sg	Sf
Efficacité PP (%)	5,7	7,5	8,3	10,4	8,4	5,5
Efficacité Det (%)	5,3	6,8	6,7	10,9	7,9	4,6
Efficacité totale	5,5	7,1	7,4	10,6	8,1	5
FCI (%)	11	12,66	3,99	1,53	3,52	14,31
PCI (%)	0,71	0,68	1,01	1,64	0,98	0,26

Les valeurs de recyclage et d'efficacité dans le transfert de la matière au sein des six réseaux trophiques modélisés sont représentées en tableau IV.30. Même si le transfert trophique issu de la production primaire semble quasi systématiquement supérieur à celui issu des détritus (à l'exception notable de la division G&C), les valeurs d'efficacité entre les deux sources trophiques sont équivalentes pour la majorité des divisions. Seule la division MN semble afficher une différence plus marquée entre production primaire et détritus (respectivement 8,3% et 6,7%). L'efficacité la plus faible est affichée en division Sf et la plus grande en division en G&C. **Les valeurs présentées par les divisions géographiques sont inférieures à celles de division sédimentaires**. En ce qui concerne les valeurs de FCI, il est possible de définir deux groupes, un regroupant les divisions avec un fort taux de

recyclage (~11-14%) : BS, MO et Sf ; et un autre regroupant à l'inverse les divisions présentant un faible recyclage (~1,3-4%) : MN, G&C et Sg. Le groupe des forts taux de recyclage ont en proportion des faibles valeurs de PCI (moins de 6% du FCI) ce qui indique un recyclage essentiellement réalisé au niveau des détritus. En revanche, le groupe des faibles taux de recyclage a en proportion des fortes valeurs de PCI pour les divisions MN et Sg (25-30% du FCI indiquant une plus forte implication des consommateurs), pour la division G&C la valeur de PCI est plus forte que celle du FCI indiquant que l'essentiel du recyclage se fait au niveau des consommateurs.

De la même manière que pour le modèle général, les différents réseaux trophiques sont constitués principalement de cinq niveaux (figure IV.7). Chacun d'entre eux présente, similairement au modèle général, l'écrasante majorité de ses biomasses (96-97%) et de ses flux (98%) entre le NT un et deux. Il est possible cependant de mettre en évidence quelques différences majeures entre les divisions notamment le flux de retour aux détritus du NT 2. Trois divisions présentent un flux de retour aux détritus faible : MN, G&C et Sg (respectivement 27,63 ; 15,09; 39,67 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) à la différence des divisions BS, MO et Sf qui, similairement au modèle général, présentent un flux de retour aux détritus du NT 2 très fort (212,2 ; 120,2 ; 203 $gC.m^{-2}.an^{-1}$). Indiquant en conséquence une perte importante de matière à ce niveau qui ne devient plus disponible pour les maillons supérieurs. Mise à part la division G&C, tous les modèles trophiques semblent essentiellement basés sur la ressource détritique. Le modèle global présentait une proportion similaire d'utilisation des deux ressources. Au sein des six modèles ce n'est également le cas que pour les divisions G&C et Sg. Les divisions BS et MO montrent environ 1/3 d'utilisation détritique de plus que phytoplanctonique et MN et Sf plus de ½ de plus.

En détaillant les relations proies/prédateurs dans chaque division (tableau IV.31, figure IV.8), il est possible d'avoir une vision plus précise des rôles de chaque compartiment. Ainsi, comme dans le modèle général, le compartiment bactérien est le principal consommateur du niveau trophique 1 (production primaire et détritus), excepté en MN et en G&C où les bactéries laissent place à la méiofaune (pour les détritus) et au zooplancton (pour la production primaire) même si ce compartiment reste parmi les prédateurs secondaires du NT1. La division Sg affiche une situation intermédiaire où les bactéries sont les principaux consommateurs de détritus mais pas du phytoplancton. Ainsi, bactérie, méiofaune et zooplancton apparaissent comme les consommateurs principaux des NT1. En s'élevant dans les niveaux trophiques, il apparaît que le compartiment zooplancton est le principal prédateur des bactéries en BS et MO uniquement ; dans les quatre autres divisions, la méiofaune est son principal prédateur. Il n'y a qu'en BS que le macrobenthos n'intervient que modérément dans la consommation du NT1 ; dans les autres divisions, le compartiment des suspensivores benthiques apparaît quasi systématiquement comme prédateur

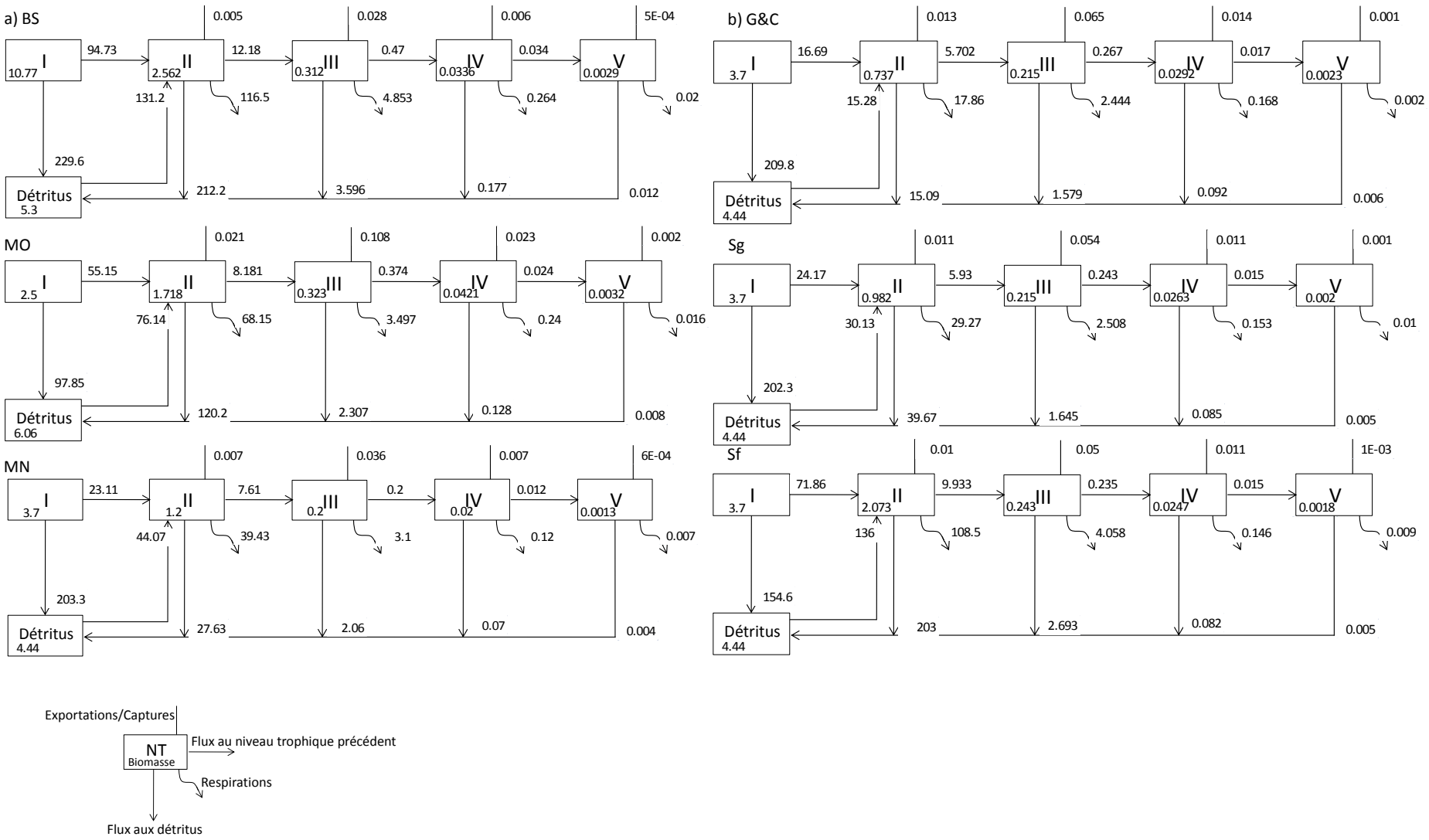


Figure IV.7 : Représentation simplifiée de la structure du réseau trophique de chaque division a) géographique et b) sédimentaire du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord. Les flux, exportations et respiration sont en $gC.m^{-2}.an^{-1}$ et les biomasses en $gC.m^{-2}$

Tableau IV.31 : Consommation des différents prédateurs sur leurs proies. Pour une proie donnée, les prédateurs les plus importants sont en rouge et les secondaires en jaune.

BS

	PpF	PbF	SbbF	BbF	O	C	sbS	bS	sD	nsD	Mei	Zpk	B
ppF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pbF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sbbF	0	0	-	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bbF	0	0.001	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O	-	0	0	0	-	0.057	-	-	-	-	-	-	-
C	-	0.001	0.004	0.001	0.03	-	-	-	-	-	-	-	-
sbS	0	0.004	0.016	0.001	0.03	0.081	-	-	-	-	-	-	-
bS	0.001	0.015	0.03	0.009	0.022	0.1	-	-	-	-	-	-	-
sDF	0	0.004	0.012	0.007	0.004	0.036	-	-	-	-	-	-	-
nsDF	0	0.001	0.004	0.002	0.003	0.026	-	-	-	-	-	-	-
Mei	-	0.001	0.003	0.002	0.089	0.232	0.011	0.059	0.017	0.009	-	-	-
Zpk	0.001	0.016	0.03	0.014	0.015	0.114	0.033	0.024	0.017	0.009	-	2.396	-
B	-	-	-	-	0.03	-	0.089	0.154	0.035	0.018	3.975	4.792	-
Ppk	-	-	-	-	0.044	-	0.223	0.591	0.105	0.015	1.988	35.94	55.826
D	-	-	0.021	0.013	0.03	0.068	0.089	0.355	0.175	0.132	13.913	4.792	111.652
import	0.009	0.016	0.044	0.008	-	-	-	-	-	-	-	-	111.652

MO

	PpF	PbF	SbbF	BbF	O	C	sbS	bS	sD	nsD	Mei	Zpk	B
ppF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pbF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sbbF	0	0.001	-	0.002	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bbF	0	0.004	0.006	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O	-	0.004	0.009	0.009	-	0.021	-	-	-	-	-	-	-
C	-	0.004	0.009	0.002	0.004	-	-	-	-	-	-	-	-
sbS	0.001	0.018	0.063	0.004	0.038	0.019	-	-	-	-	-	-	-
bS	0.004	0.059	0.113	0.036	0.031	0.023	-	-	-	-	-	-	-
sDF	0	0.007	0.031	0.02	0	0.005	-	-	-	-	-	-	-
nsDF	0.001	0.011	0.013	0.005	0.007	0.009	-	-	-	-	-	-	-
Mei	-	0.005	0.025	0.009	0.115	0.057	0.012	0.148	0.016	0.015	-	-	-
Zpk	0.004	0.062	0.113	0.055	0.019	0.026	0.036	0.059	0.016	0.015	-	1.362	-
B	-	-	-	-	0.038	-	0.097	0.386	0.033	0.029	2.505	2.724	-
Ppk	-	-	-	-	0.073	-	0.242	1.485	0.098	0.023	1.253	20.43	31.544
D	-	-	0.079	0.049	0.058	0.015	0.097	0.891	0.163	0.211	8.768	2.724	63.089
import	0.032	0.064	0.167	0.031	-	-	-	-	-	-	-	-	63.089

MN

	PpF	PbF	SbbF	BbF	O	C	sbS	bS	sD	nsD	Mei	Zpk	B
ppF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pbF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sbbF	0	0	-	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bbF	0	0.001	0.002	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O	-	0.001	0.003	0.003	-	0.036	-	-	-	-	-	-	-
C	-	0.001	0.003	0.001	0.004	-	-	-	-	-	-	-	-
sbS	0	0.006	0.021	0.001	0.044	0.033	-	-	-	-	-	-	-
bS	0.002	0.018	0.038	0.011	0.033	0.039	-	-	-	-	-	-	-
sDF	0	0.004	0.015	0.009	0.015	0.015	-	-	-	-	-	-	-
nsDF	0	0.002	0.004	0.002	0.013	0.009	-	-	-	-	-	-	-
M	-	0.001	0.004	0.001	0.132	0.097	0.009	0.059	0.019	0.013	-	-	-
Zpk	0.002	0.019	0.038	0.018	0.022	0.045	0.027	0.023	0.019	0.013	-	0.794	-
B	-	-	-	-	0.022	-	0.071	0.152	0.037	0.026	4.815	0.953	-
Ppk	-	-	-	-	0.088	-	0.177	0.586	0.111	0.021	7.223	12.307	2.602
D	-	-	0.026	0.016	0.066	0.025	0.071	0.351	0.185	0.186	36.113	1.826	5.203
Import	0.012	0.02	0.055	0.01	-	-	-	-	-	-	-	-	5.203

G&C

	PpF	PbF	SbbF	BbF	O	C	sbS	bS	sD	nsD	Mei	Zpk	B
ppF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pbF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sbbF	0	0.001	-	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bbF	0	0.002	0.004	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O	-	0.002	0.006	0.005	-	0.03	-	-	-	-	-	-	-
C	-	0.002	0.006	0.001	0.004	-	-	-	-	-	-	-	-
sbS	0.001	0.011	0.038	0.003	0.045	0.028	-	-	-	-	-	-	-
bS	0.003	0.034	0.068	0.019	0.034	0.033	-	-	-	-	-	-	-
sDF	0	0.008	0.027	0.015	0.007	0.013	-	-	-	-	-	-	-
nsDF	0.001	0.003	0.008	0.003	0.004	0.008	-	-	-	-	-	-	-
M	-	0.003	0.008	0.003	0.134	0.082	0.01	0.069	0.018	0.01	-	-	-
Zpk	0.003	0.037	0.068	0.031	0.022	0.038	0.031	0.027	0.018	0.01	-	0.794	-
B	-	-	-	-	0.045	-	0.084	0.178	0.036	0.019	2.145	1.588	-
Ppk	-	-	-	-	0.085	-	0.209	0.686	0.109	0.015	1.073	11.91	2.602
D	-	-	0.047	0.027	0.067	0.021	0.084	0.412	0.181	0.137	7.508	1.588	5.203
Import	0.02	0.037	0.1	0.018	-	-	-	-	-	-	-	-	5.203

	Sg													Sf											
	PpF	PbF	SbbF	BbF	O	C	sbS	bS	sD	nsD	Mei	Zpk	B	PpF	PbF	SbbF	BbF	O	C	sbS	bS	sD	nsD	Mei	Zpk	B
ppF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pbF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sbbF	0	0.001	-	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0.001	-	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bbF	0	0.002	0.003	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0.002	0.003	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O	-	0.002	0.005	0.005	-	0.027	-	-	-	-	-	-	-	-	0.002	0.004	0.004	-	0.026	-	-	-	-	-	-	-
C	-	0.002	0.005	0.001	0.002	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.002	0.004	0.001	0.002	-	-	-	-	-	-	-	-
sbS	0	0.008	0.033	0.003	0.021	0.025	-	-	-	-	-	-	-	0	0.009	0.029	0.002	0.022	0.024	-	-	-	-	-	-	-
bS	0.002	0.029	0.06	0.019	0.016	0.03	-	-	-	-	-	-	-	0.002	0.028	0.052	0.015	0.016	0.029	-	-	-	-	-	-	-
sDF	0	0.007	0.023	0.015	0.003	0.011	-	-	-	-	-	-	-	0	0.007	0.02	0.012	0.003	0.011	-	-	-	-	-	-	-
nsDF	0.001	0.002	0.007	0.003	0.002	0.007	-	-	-	-	-	-	-	0	0.002	0.006	0.002	0.002	0.007	-	-	-	-	-	-	-
M	-	0.002	0.007	0.003	0.062	0.074	0.008	0.127	0.018	0.014	-	-	-	-	0.002	0.006	0.002	0.065	0.072	0.007	0.114	0.016	0.028	-	-	-
Zpk	0.002	0.03	0.06	0.032	0.01	0.034	0.023	0.051	0.018	0.014	-	0.794	-	0.002	0.03	0.052	0.025	0.011	0.033	0.022	0.046	0.016	0.028	-	0.794	-
B	-	-	-	-	0.021	-	0.061	0.331	0.037	0.028	2.355	1.588	-	-	-	-	-	0.022	-	0.058	0.296	0.033	0.056	6.405	1.588	-
Ppk	-	-	-	-	0.04	-	0.152	1.273	0.11	0.022	1.178	11.91	9.485	-	-	-	-	0.041	-	0.145	1.14	0.098	0.045	3.203	11.91	55.28
D	-	-	0.042	0.028	0.031	0.019	0.061	0.764	0.183	0.2	8.243	1.588	18.97	-	-	0.036	0.022	0.033	0.019	0.058	0.684	0.163	0.402	22.418	1.588	110.6
import	0.017	0.03	0.088	0.018	-	-	-	-	-	-	-	-	18.97	0.014	0.03	0.076	0.014	-	-	-	-	-	-	-	-	110.6

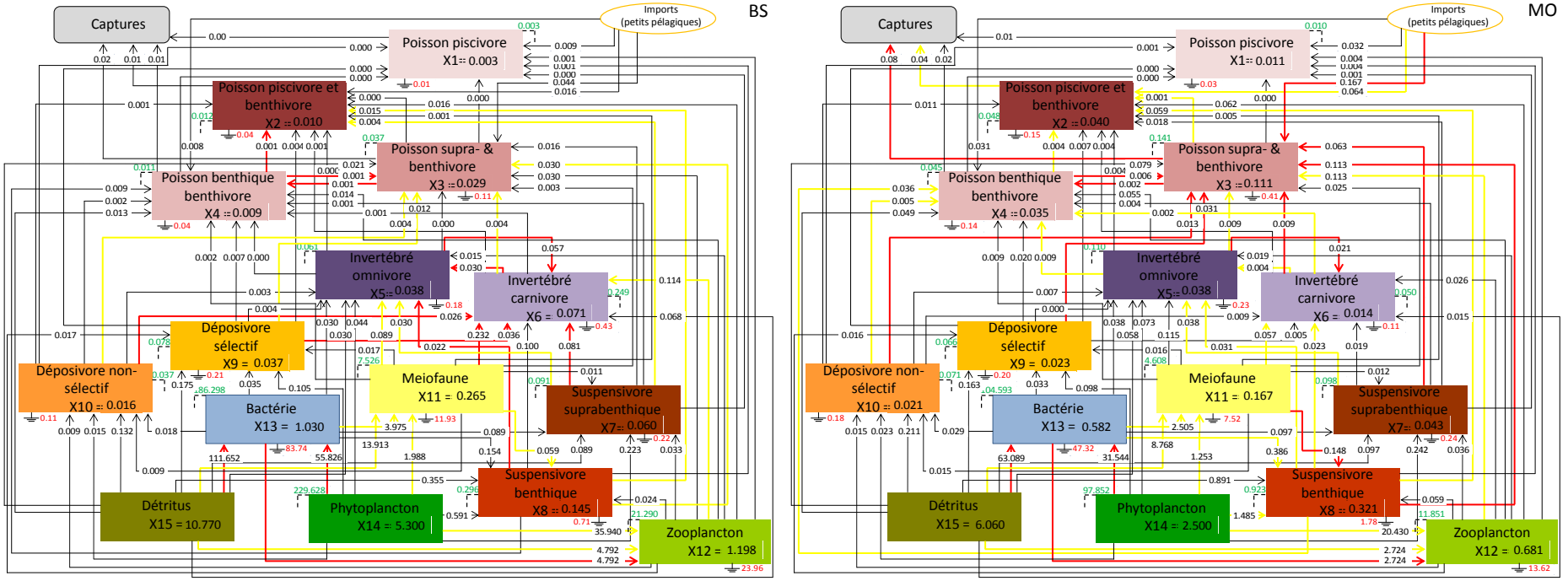


Figure IV.8 : Bilan annuel des flux de carbone du réseau trophique bentho-démersal des six divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord : Baie de Seine et Manche Orientale. Les biomasses sont en gC.m^{-2} et les flux sont en gC. m^{-2}.an^{-1}. Les biomasses sont affichées sous le nom des compartiments, les consommations sont en noir, les respirations en rouge et les retours aux détritus en vert. Les consommations principales sont représentées par les flèches rouges et les secondaires par des flèches orange.

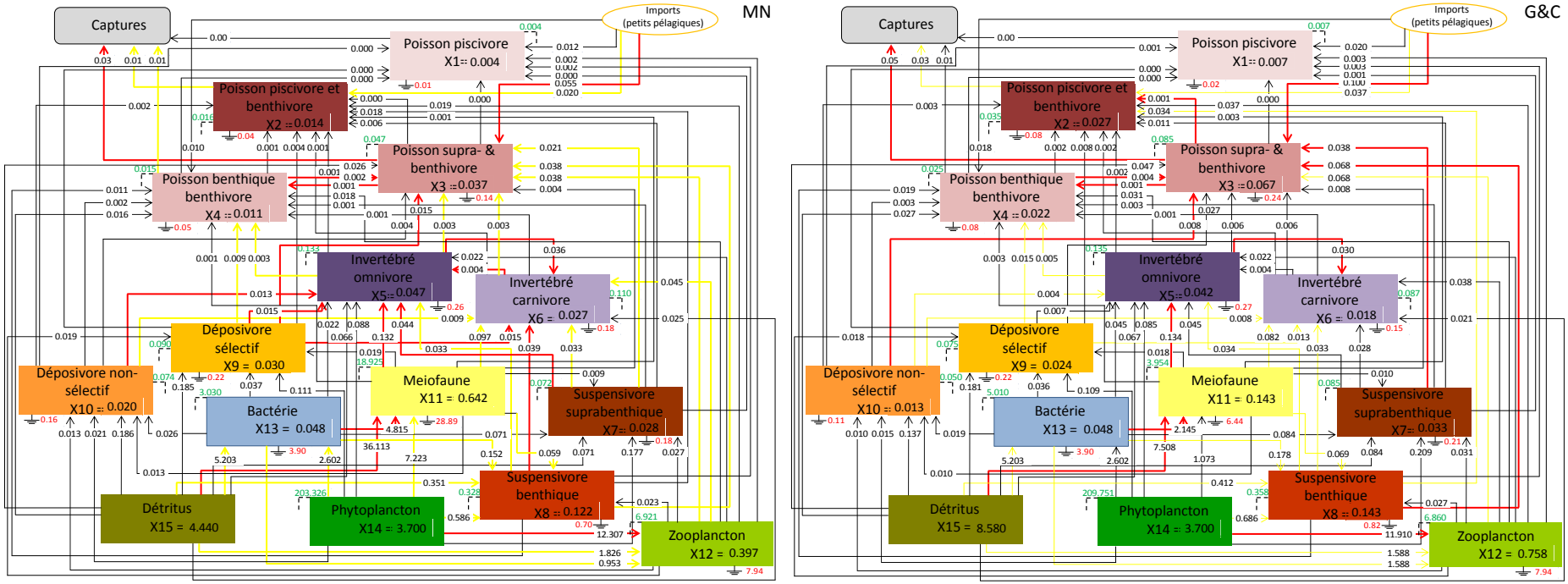


Figure IV.8 (suite): Bilan annuel des flux de carbone du réseau trophique bentho-démersal des six divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord : Mer du Nord et Graviers et Cailloutis. Les biomasses sont en gC.m^{-2} et les flux sont en gC. m^{-2}.an^{-1}. Les biomasses sont affichées sous le nom des compartiments, les consommations sont en noir, les respirations en rouge et les retours aux détritus en vert. Les consommations principales sont représentées par les flèches rouges et les secondaires par des flèches orange.

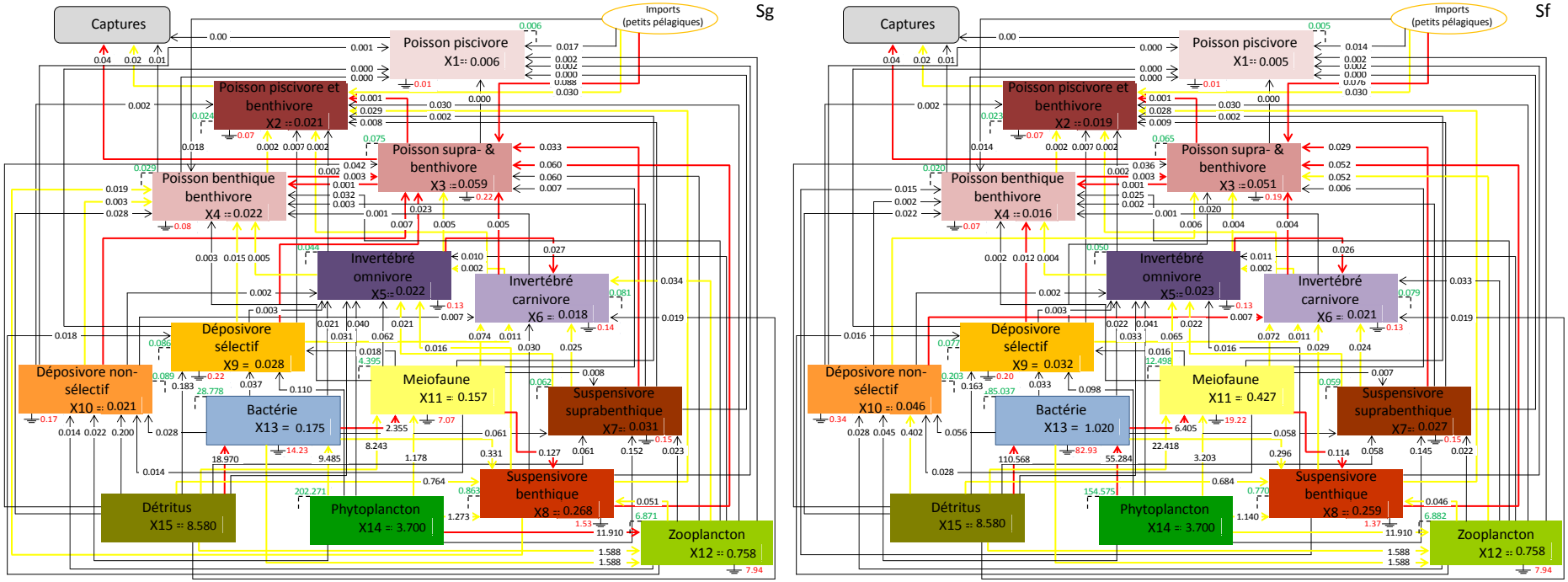


Figure IV.8 (suite): Bilan annuel des flux de carbone du réseau trophique bentho-démersal des six divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord : Sable grossier et Sable fin. Les biomasses sont en gC.m^{-2} et les flux sont en gC. m^{-2}.an^{-1}. Les biomasses sont affichées sous le nom des compartiments, les consommations sont en noir, les respirations en rouge et les retours aux détritus en vert. Les consommations principales sont représentées par les flèches rouges et les secondaires par des flèches orange.

secondaire des détritus, du phytoplancton et des bactéries. Sur deux des trois divisions, il est également prédateur du zooplancton. Les suspensivores benthiques sont également les prédateurs principaux (MO, Sg et Sf) ou secondaires (BS, MN et G&C) de la méiofaune. Il faut noter également la présence du compartiment déposivore non sélectif en consommateur secondaire des détritus en division Sf. En ce qui concerne le haut du réseau trophique, l'observation du tableau IV.31 nous permet de définir deux types de modèle. Celui dont le réseau est dominé par les poissons et principalement le compartiment des poissons démersaux benthivores et suprabenthivores (MO, Sg et Sf), celui où ce sont les invertébrés prédateurs (omnivores et carnivores) qui dominent (BS et MN) et il y a aussi un modèle dont la structure semble être intermédiaire avec une co-dominance carnivore/omnivore et poisson benthivore et suprabenthivore. Dans les divisions géographiques, la dominance est nette dans les hauts niveaux c'est-à-dire que les valeurs de consommation des prédateurs secondaires sont bien plus faibles que celles des prédateurs principaux. En revanche dans les divisions sédimentaires et principalement Sg et Sf, les valeurs des prédateurs secondaires sont très proches des prédateurs principaux.

La production primaire requise (tableau IV.32) peut être très utile à la comparaison des divisions dans la mesure où il est possible d'avoir les valeurs de quantité de carbone nécessaire pour assurer le fonctionnement de chaque système. Comme pour le modèle général, les PPR des compartiments de base du réseau sont les plus grands (bactérie, zooplancton et méiofaune), de fait le compartiment méiofaune comporte systématiquement la plus grande valeur de PPR de la faune benthique. D'une manière générale, les divisions BS et Sf affichent une PPR totale de (632,2 et 774,4 $gC.m^{-2}$) puis vient la division MO (382,9 $gC.m^{-2}$) puis MN et Sg (207,1 et 161 $gC.m^{-2}$) et enfin celle dont la demande est la plus faible, G&C (83,3 $gC.m^{-2}$). Les fortes valeurs de PPR impliquent une plus forte demande en consommation de biomasse en équivalence niveau trophique 1 que les divisions dont les moyennes sont plus faibles. De la même manière que dans le modèle général, pour le macrobenthos, les PPR sont forts pour les carnivores puis les omnivores et enfin les suspensivores benthiques, chez les poissons également le compartiment poisson benthivore et suprabenthivore présente les valeurs les plus importantes. En relatif, il n'y a ainsi pas de grosses différences entre les divisions si ce n'est que la MO est la seule où les omnivores présentent une valeur plus forte que les carnivores.

Les captures impliquent une PPR du même ordre de grandeur au sein des trois divisions géographiques, la division MO présentant cependant les valeurs les plus faibles et BS les valeurs maximales. Les variations sont bien plus importantes entre les divisions sédimentaires où en G&C il y a des valeurs très faibles (100-200) et Sf des valeurs très fortes (>1000) avec des valeurs intermédiaires pour la division Sg (~300). Ce qui implique qu'un poisson péché dans la division Sf

Tableau IV.32 : Production primaire requise ou Biomasse en Equivalence Niveau Trophique 1 des six divisions. Les valeurs de PPR intègrent la production primaire et les détritus. PPR C : Production Primaire Requise pour les Captures, B C : Biomasse des captures.

	BS				MO				MN			
	PPR	**PPR(%)**	**PPR C**	**PPR C/B C**	**PPR**	**PPR(%)**	**PPR C**	**PPR C/B C**	**PPR**	**PPR(%)**	**PPR C**	
PpF	0.35	0.05	0.28	148.25	1.09	0.29	0.92	125.69	0.36	0.08	0.27	112.57
PbF	8	1.04	7.7	754.9	20.63	5.52	20.5	486.64	9.64	2.1	8.75	626.21
SbbF	19.02	2.47	15.33	737.01	43.68	11.7	35.3	442.18	23.03	5.01	18.53	699.4
BbF	6.64	0.86	4.76	745.76	17.27	4.63	12.21	498.5	7.98	1.74	5.51	677.7
O	84.31	10.95	28.07	714.56	23.68	6.34	68.93	448.3	34.48	7.5	-	-
C	96.7	12.56	-	-	22.51	6.03	-	-	41.03	8.93	-	-
sbS	5.92	0.77	-	-	4.84	1.29	-	-	2.05	0.45	-	-
bS	17.34	2.25	-	-	29.69	7.95	-	-	10.13	2.21	-	-
sD	5.44	0.71	-	-	3.48	0.93	-	-	3.36	0.73	-	-
nsD	2.85	0.37	-	-	3.12	0.84	-	-	2.35	0.51	-	-
Mei	89.11	11.57	-	-	50.81	13.6	-	-	49.52	10.78	-	-
Zpk	128.99	16.75	-	-	67.51	18.08	-	-	15.36	3.34	-	-
B	167.48	21.75	-	-	94.63	25.34	-	-	7.8	1.7	-	-
	G&C				**Sg**				**Sf**			
PpF	0.21	0.05	0.17	38.1	0.5	0.11	0.41	106.01	2	0.34	1.7	505.93
PbF	4.59	1.01	3.66	144.22	8.64	1.84	8.37	457.2	44.82	7.64	43.15	2225.5
SbbF	10.06	2.22	8.11	168.74	20.46	4.35	16.34	389.55	91.92	15.67	74.42	2025.15
BbF	3.6	0.79	2.51	170.26	7.6	1.62	4.44	345.37	31.2	5.32	22.2	1969.68
O	8.83	1.95	14.45	156.06	9.76	2.08	29.56	384.11	57.07	9.73	141.47	1999.03
C	10.19	2.25	-	-	16.17	3.44	-	-	89.5	15.25	-	-
sbS	1.33	0.29	-	-	1.7	0.36	-	-	5.76	0.98	-	-
bS	4.45	0.98	-	-	15.23	3.24	-	-	64.72	11.03	-	-
sD	1.32	0.29	-	-	2.36	0.5	-	-	9.49	1.62	-	-
nsD	0.69	0.15	-	-	1.79	0.38	-	-	16.25	2.77	-	-
Mei	12.67	2.8	-	-	24.58	5.23	-	-	151.22	25.77	-	-
Zpk	16.52	3.65	-	-	23.72	5.05	-	-	44.64	7.61	-	-
B	7.8	1.72	-	-	28.46	6.05	-	-	165.85	28.26	-	-

« coûte » plus cher en biomasse en équivalence niveau trophique 1 que celui pêché en G&C et même en Sg.

Les représentations d'impacts trophiques mixtes sont assez utiles pour appréhender différences et similitudes entre différents modèles en quelques figures simplifiées. Comme la figure IV.9 le montre, il n'y a qu'une seule des six divisions qui se distingue radicalement des autres : la division BS. Les autres s'avèrent très similaires aux résultats de l'impact trophique mixte du modèle général. Les deux « pôles positifs » et les effets négatifs décrits se retrouvent, en effet, presque partout. Les trois divisions sédimentaires sont quasiment parfaitement similaires les unes aux autres. Les divisions MO et MN sont en revanche différentes, en effet la division MN comporte tout de même quelques différences principalement d'ordre quantitatif et quelques unes d'ordre qualitatif également. Par exemple, l'impact positif des bactéries sur les détritus et le phytoplancton n'est pas retrouvé en MN. Un élément intéressant de cette division concerne le couple carnivore et omnivore, une légère augmentation de la biomasse de l'un ou l'autre semble avoir un double effet, négatif pour lui-même mais positif pour l'autre. Cet aspect, notamment le côté négatif, ne semble que léger en MN mais apparaît beaucoup plus prononcé en BS où le couple de compartiment n'a pas seulement des effets sur lui-même mais également sur le reste des compartiments macrobenthiques. Ainsi, on constate qu'une augmentation de la biomasse des omnivores aura un effet positif sur les deux compartiments suspensivores et sur les deux compartiments déposivores. Au contraire, une augmentation des carnivores aura un effet négatif sur ces quatre compartiments mais en plus sur le compartiment méiofaune. La BS est la seule division à afficher nettement cette particularité.

De manière similaire au modèle général, il existe un grand nombre de chevauchements trophiques des compartiments qu'il soit en ce qui concerne les proies ou les prédateurs. En revanche, il n'y en a beaucoup moins si les proies et les prédateurs sont considérés en même temps. Le modèle général présentait trois groupes de compartiment avec des chevauchements trophiques, seul un d'entre eux est retrouvé sur ses six sous-divisions : déposivore sélectif et déposivore non sélectif. Un autre est retrouvé partiellement, le triplet suspensivore benthique, suspensivore suprabenthique et zooplancton du modèle général est devenu le triplet : suspensivore benthique, suspensivore suprabenthique et déposivore sélectif. De la même manière que pour les résultats de l'impact trophique mixte, les divisions sédimentaires et la division MO présentent des chevauchements trophiques similaires composés uniquement de ces deux groupes. En division BS et MN, le triplet est retrouvé (sbS, bS et sD) en revanche au couple déposivore sélectif et déposivore non sélectif vient s'ajouter le compartiment méiofaune. Le compartiment déposivore sélectif semble avoir une pression plus forte que les autres compartiments en termes de niche trophique

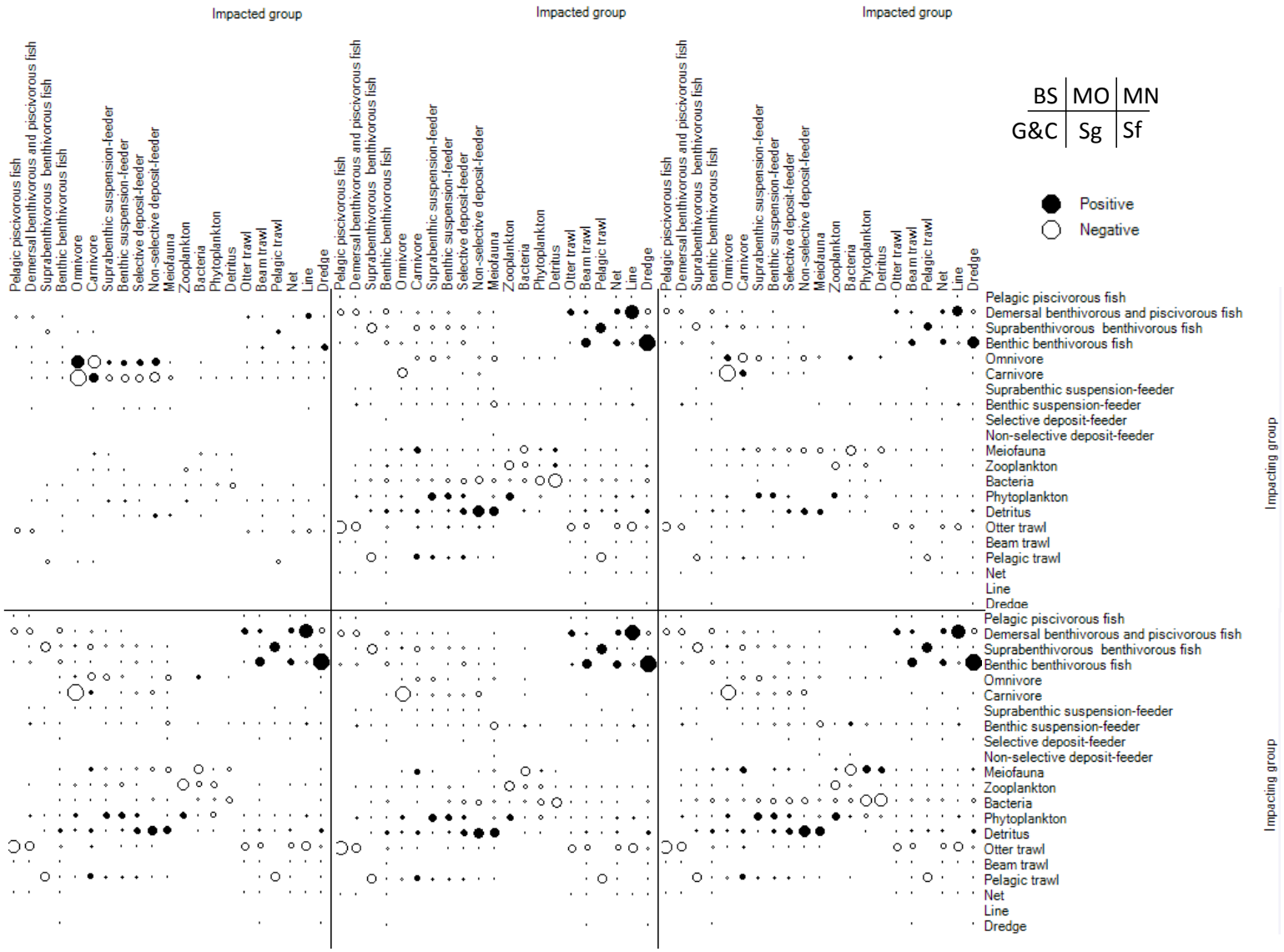


Figure IV.9 : Impact trophique mixte pour les six divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord

« convoitée » à la fois par les suspensivores (benthiques ou suprabenthiques) d'un côté et par les déposivores non sélectifs et ponctuellement la méiofaune de l'autre. Il faut noter également qu'aucune des divisions n'affichent de développement trophique entre les deux compartiments et les déposivores non sélectifs et la méiofaune.

IV.2.3/Comparaison des sous divisions

Dans chacune des divisions géographiques, un réseau trophique a également été modélisé pour les divisions sédimentaires. Neuf modèles de sous-divisions ont ainsi été obtenus. L'objectif est principalement d'évaluer si les sous-modèles présentent les particularités de leur division géographique, de leur division sédimentaire ou des deux. De la même manière que pour les deux précédentes parties de ces résultats, ces comparaisons seront évaluées selon les paramètres généraux de chaque compartiment, les paramètres globaux des modèles et enfin les relations trophiques.

IV.2.3.1/Les compartiments du système

Biomasse et production

La biomasse des trois principaux groupes faunistiques (poisson, macrobenthos et méiobenthos) est équitablement répartie dans le modèle général et présente de plus fortes disparités au sein des divisions. Il en est de même pour les sous-divisions (figure IV.10a). En BS, la sous division BS G&C et BS Sf ont une valeur de biomasse méio, macro-faune similaire. La division Sf présente aussi une biomasse de ces deux groupes similaires mais pas G&C. En revanche BS Sg affiche plus de biomasse en macrofaune qu'en méiofaune ce qui est le cas pour la division BS et Sg. En MO, toutes les subdivisions présentent une dominance de la biomasse macrofaune (MO G&C : 56%, MO Sg : 71% et MO Sf : 59%). Les divisions MO, G&C et Sg présentant toutes les trois ce cas de figure, ce résultat était attendu ; en revanche, on constate que l'égalité de Sf a disparu ici. Pour finir, toutes les sous divisions de MN ont une biomasse en méiofaune plus forte que celle de la macrofaune. Il semble donc que toutes affichent les caractéristiques de MN. En comparaison, les patrons de variation de la production sont plus stables. La méiofaune présente quel que soit le sous-modèle la plus forte des valeurs. En revanche, la comparaison des valeurs de production montre que les sous-divisions Sf de chaque division, c'est-à-dire BS Sf, MO Sf et MN Sf présente systématiquement les valeurs les plus fortes comparées aux deux autres sous-divisions de la même division géographique.

La figure IV.10b,c et d, représente les valeurs de biomasse pour chaque compartiment et chaque sous-modèle. La division BS (figure IV.10b) présente la caractéristique (par rapport aux cinq autres divisions) d'afficher un compartiment carnivore avec une forte biomasse (arrivant donc en

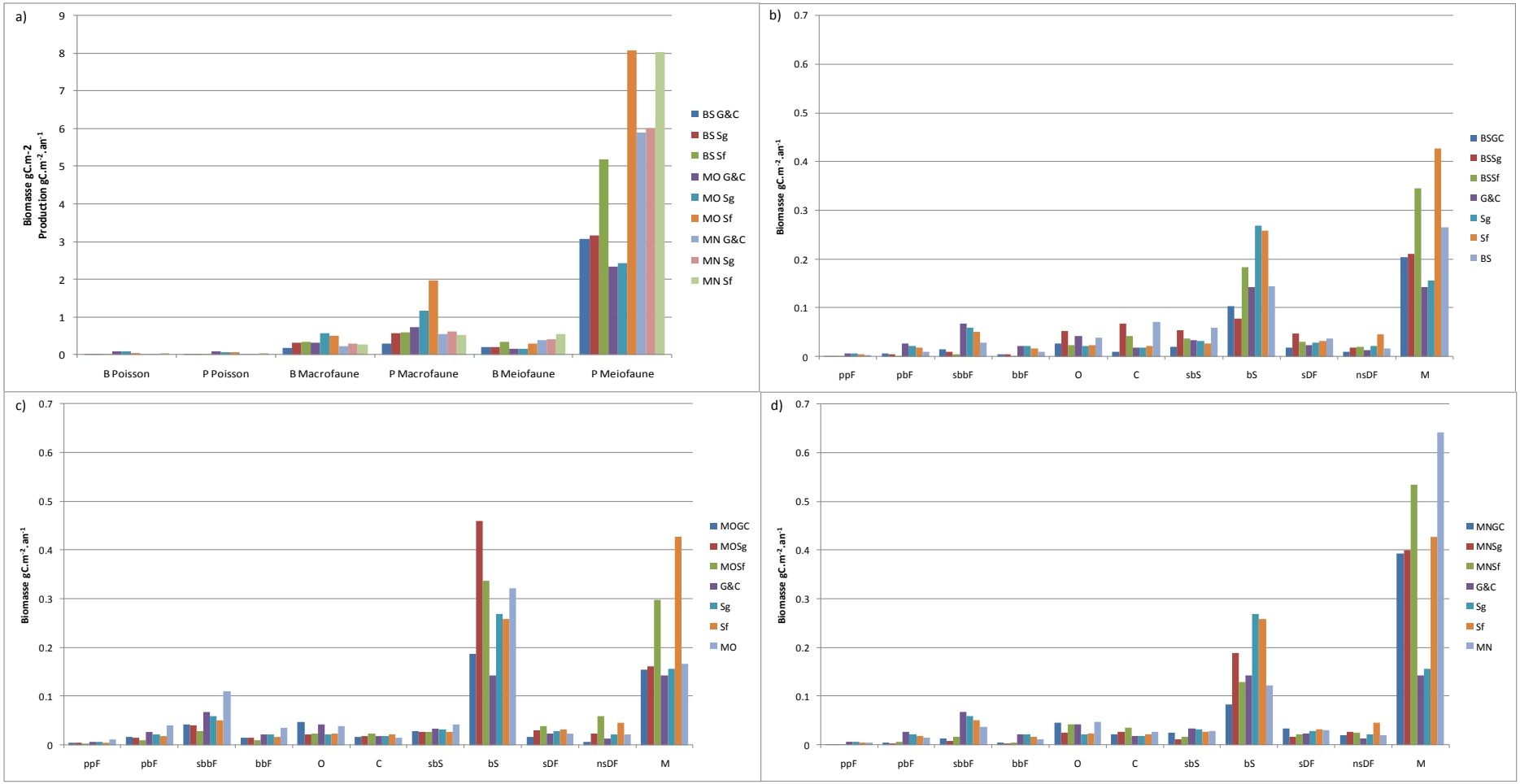


Figure IV.10 : a)Biomasse en (gC.m^{-2}) et production (en gC.m^{-2}.an^{-1}) par grand groupe zoologique et par sous division.
b) Biomasse (gC.m^{-2}) par compartiment et pour les sous-divisions de BS, la Baie de Seine (hors détritus, plancton et bactérie).
c) Biomasse (gC.m^{-2}) par compartiment et pour les sous-divisions de MO, la Manche Orientale (hors détritus, plancton et bactérie)
d) Biomasse (gC.m^{-2}) par compartiment et pour les sous-divisions de MN, la Mer du Nord (hors détritus, plancton et bactérie). ppF : Poisson piscivore, pbF : Poisson demersal piscivore et benthivore, sbbF : Poisson demersal suprabenthivore et benthivore, bbF : Poisson benthique benthivore, O : Omnivore, C : Carnivore, sbS : Suspensivore suprabenthique, bS : Suspensivore benthique, sDF : Déposivore sélectif, nsDF : Déposivore non sélectif, M : Méiofaune.

termes de dominance troisième juste après les suspensivores). Il s'avère que deux des sous-divisions BS présentent cette particularité : BS Sg et BS Sf. Cependant, la sous-division BS G&C ne présente également pas la caractéristique de la division G&C (co-dominance suspensivore benthique méiofaune) même si l'écart entre biomasse des suspensivores et de la méiofaune est le plus faible des trois sous divisions de BS (0,1 contre 0,13 et 0,16) il n'est pas possible d'y voir une co-dominance. La division MO (figure IV.10c) est la seule où les suspensivores benthiques dominent la biomasse de la méiofaune, ce qui est également le cas dans toutes les sous-divisions de MO. Cependant, encore une fois, la différence entre les deux biomasses des suspensivores benthiques et de la méiofaune est la plus faible pour la sous division G&C de MO. Il est important d'ajouter également que la sous-division MO Sf présentent une plus forte biomasse de déposivores non sélectifs que les autres sous-divisions, or cette particularité est une caractéristique de la division Sf. MO et Sg présente le même patron de distribution des biomasses par compartiment, il est de ce fait très difficile à dire si la sous-division MO Sg affiche les caractéristiques de l'une ou l'autre de ces divisions. Toutes les sous-divisions de MN présentent la distribution classique forte (figure IV.10d) : forte biomasse de la méiofaune puis des suspensivores benthiques puis le compartiment des omnivores. Les sous-divisions MN G&C et MN Sg ne présentent donc clairement pas les caractéristiques respectives de G&C et Sg. En ce qui concerne MN Sf, c'est un peu plus flou dans la mesure où, de la même manière que pour MO et Sg, les caractéristiques des ces deux divisions sont semblables. Cependant, les omnivores présentent une biomasse plus forte que le compartiment sbbF uniquement dans la division MN. Vraisemblablement, encore une fois, les sous-divisions de MN présentent les caractéristiques de leur propre zone géographique.

Tableau IV.33 : Modification des biomasses du compartiment suspensivore suprabenthique calculées pour obtenir un équilibre des masses satisfaisant. La biomasse a été estimée à partir d'un EE=0.99.

Suspensivore suprabenthique	**BS G&C**	**BS Sg**	**BS Sf**	**MO G&C**	**MO Sg**	**MO Sf**	**MN G&C**	**MN Sg**	**MN Sf**
B calculée	0.002	0.002	0.001	0.001	0.002	0.002	0.001	0.001	0.001
B estimée	0.020	0.054	0.038	0.029	0.026	0.026	0.026	0.012	0.017
Be/Bc	10.220	22.363	33.152	19.832	12.136	10.647	48.557	11.900	15.362

Il est très difficile d'identifier une caractéristique relative à l'un ou l'autre des facteurs de divisions (sédimentaire ou géographique) à partir des valeurs d'augmentation de la biomasse des suspensivores suprabenthiques (tableau IV.33). En effet, la demande la plus forte est en Sg pour les divisions sédimentaires et en MN pour les divisions géographiques. Or en division BS, c'est BS Sf qui présente la plus forte valeur et en MO et MN il s'agit de G&C. La division G&C présentait d'ailleurs

une valeur d'augmentation très modeste (13.35). En division MO et MN, les sous-divisions MO Sf et MN Sf ont des valeurs proches de la division Sf cependant (~10-15) mais pas en BS.

Indices d'efficacité

Il a été précisé plus haut que les valeurs de FD étaient systématiquement les plus importantes pour les compartiments poissons. C'est encore le cas au niveau des sous-divisions, chaque sous-division de MO présente des valeurs plus fortes que les sous-divisions des deux autres aires géographiques. Cependant, les sous-divisions Sg et G&C des trois zones sont systématiquement semblables alors que la troisième, Sf, est à chaque fois plus faible. Pour le macrobenthos, aucune tendance ne se distingue clairement que ce soit selon un critère géographique ou sédimentaire. On peut cependant remarquer qu'en MO et MN il y a systématiquement deux sous-divisions qui sont sensiblement similaires et la troisième dont les valeurs sont supérieures. En MO, il s'agit de MO G&C et MO Sg et en MN G&C et MN Sf. En BS, il n'est pas possible de mettre en évidence de telles similitudes. Enfin, il convient de préciser qu'en ce qui concerne la base du réseau trophique, quelle que soit la division les FD sont les plus hauts en sous-divisions Sf (BS Sf, MO Sf et MN Sf) à l'exception du zooplancton en MN Sf (6,9 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) dont la valeur reste très proche du maximum en MN Sg (7 $gC.m^{-2}.an^{-1}$).

De la même manière que pour les valeurs d'FD, il s'avère compliqué d'évaluer les caractéristiques géographiques ou sédimentaires à partir des sous-modèles. Déjà lors de la comparaison des divisions aucune tendance relative à un des deux facteurs ne semblait ressortir des comparaisons des indices d'efficacité. Dans les sous-divisions les EE sont généralement et en grosse majorité plus faibles que celles trouvées dans les divisions. Une tendance semble malgré tout se distinguer. Il avait été précisé plus haut que les déposivores non sélectifs affichaient une EE plus faible en MN et en effet, toutes les sous-divisions de MN présentent un EE plus faible pour ce compartiment que les sous divisions des deux autres aires géographiques. Les similitudes entre les deux groupes de déposivores et de suspensivores ne sont pas retrouvées. Dans le bas du réseau trophique cependant, le compartiment bactérien présente les plus fortes valeurs dans les sous-divisions de MN ce qui est cohérent avec les valeurs trouvées en division MN.

Les R/B présentaient leurs plus fortes valeurs en division G&C puis Sg et enfin Sf, excepté pour les sbS. Cette tendance se retrouve au sein des divisions MO et MN. Mais pas BS qui ne présente pas de patron de distribution distinct.

Les valeurs des indices d'efficacité sont présentées en annexe VII.

Mortalité

Aucun des indices liés aux différentes mortalités n'a pu permettre de mettre en évidence des caractéristiques relatives à l'effet des facteurs géographiques ou sédimentaires.

Relation trophique

Les valeurs des indices de relations trophiques, notamment ceux des carnivores et des omnivores, ne présentaient de différences qu'entre divisions géographiques et non entre divisions sédimentaires. Encore une fois, cette tendance n'est pas retrouvée entre la même sous-division de différentes aires géographiques. Au contraire, cette fois-ci, il semble que les effets soient issus du facteur sédimentaire. En effet, que ce soit pour les omnivores, les carnivores et les suspensivores benthiques, toutes les valeurs NT sont identiques entre les sous-divisions excepté MO G&C et MN G&C ce qui induit une augmentation (pour MO) et une diminution (pour MN) systématiques des valeurs de NT pour ces compartiments. De la même manière que précédemment, la même variation peut être constatée avec les valeurs d'IO.

Les valeurs des indices des relations trophiques sont présentées en annexe VIII.

IV.2.3.2/Le système global

L'activité énergétique totale ou « total system throughput » peut permettre de ranger les sous-divisions par ordre de taille décroissant comme cela a été fait pour les divisions, ainsi on a :

BS Sf> BS Sg>BS G&C>MO Sf>MN Sf>MO Sg>MO G&C>MN Sg> MN G&C (tableau IV.34)

La comparaison de cet ordre avec celui établi pour les divisions permet de constater une suite logique. En effet, la BS et Sf étaient respectivement la division géographique et la division sédimentaire les plus « grandes ». C'est donc BS Sf la première sous-division, s'en suit toutes les sous-divisions BS (BS Sg et BS G&C) ensuite toutes les sous-divisions Sf (MO Sf et MN Sf) puis les sous-divisions MO (qui respecte l'ordre des divisions) puis les divisions MN en finissant par MN G&C (MN et G&C étaient les divisions les plus faibles en termes d'activité énergétique). La taille de BS prime donc sur celle de Sf qui a son tour prime sur celle de MO qui prime sur Sg puis MN et enfin G&C.

En termes de consommation et de respiration, la dominance de BS par rapport à Sf semble se nuancer (tableau IV.34). Premièrement, les consommations totales, deux sous-divisions Sf (BS Sf et MO Sf) se placent en tête suivies par une sous-division BS (BS G&C) puis Sf à nouveau (MN Sf), la suite de l'ordre ne change guère de ce qui a été décrit plus haut. Deuxièmement, les valeurs de respiration sont, elles, complètement dominées par les sous-divisions Sf (BS Sf, MO Sf et MN Sf). Le flux des retours et les sommes de toutes les productions en revanche affichent un retour à la dominance de BS par rapport à Sf. Cependant, il semble que les divisions Sg et G&C prennent le pas

sur MO et MN car l'ordre ne dépend plus de ces derniers comme c'était le cas plus haut mais bien de Sg et G&C. Les ordres de grandeur pour chacun des paramètres sont illustrés dans le tableau IV.35.

Tableau IV.34 : Résumé des paramètres descriptifs des modèles des six divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord. BS : Baie de Seine, MO : Manche Orientale, MN : Mer du Nord, G&C : Graviers et Cailloutis, Sg : Sables grossiers et Sf : Sables fins.

	BS			MO			MN		
Paramètres descriptifs	G&C	Sg	Sf	G&C	Sg	Sf	G&C	Sg	Sf
Somme de toutes les consommations	194,78	213,93	338,45	122,38	142,49	265,89	61,06	79,27	203,34
Somme des consommations macrobenthiques	(0,7%) 1,35	(1,2%) 2,66	(0,8%) 2,8	(2,8%) 3,41	(4%) 5,66	(0,11%) 62,58	(4,2%) 2,57	(3,7%) 2,96	(1,2%) 2,46
Somme des consommations des poissons	(0,1%) 0,14	(0,05%) 0,11	(0,02%) 0,05	(0,4%) 0,42	(0,3%) 0,41	(1,8%) 21,96	(0,2%) 0,13	(0,1%) 0,08	(0,1%) 0,16
Somme des consommations méiobenthiques	(7,9%) 5,30	(7,4%) 15,83	(7,7%) 25,95	(9,5%) 11,63	(8,5%) 12,15	(8,4%) 75,00	(48,3%) 29,48	(37,8%) 30,00	(19,7%) 40,13
Somme de toutes les respirations	69,84	76,11	116,53	45,64	52,52	92,24	31,12	36,86	76,98
Somme des respirations macrobenthiques	(1,1%) 0,80	(2,1%) 1,56	(1,4%) 1,64	(4,4%) 2,01	(6,4%) 3,37	(3%) 2,79	(4,9%) 1,51	(4,8%) 1,76	(1,9%) 1,45
Somme des respirations des poissons	(0,1%) 0,09	(0,1%) 0,07	(0,03%) 0,03	(0,6%) 0,26	(0,5%) 0,26	(0,2%) 0,18	(0,3%) 0,08	(0,1%) 0,05	(0,1%) 0,10
Somme des respirations méiobenthique	(13,1%) 9,18	(12,5%) 9,50	(13,4%) 15,57	(15,3%) 6,98	(13,9%) 7,29	(14,5%) 13,37	(56,8%) 17,69	(48,8%) 18,00	(31,3%) 24,08
Sommes de tous les flux vers les détritus	336,77	345,07	403,29	223,72	231,95	290,64	229,25	237,44	295,73
Somme des flux macrobenthos -> Détritus	(0,1%) 0,43	(0,2%) 0,75	(0,2%) 0,91	(0,5%) 1,04	(0,5%) 1,04	(0,6%) 1,65	(0,3%) 0,79	(0,4%) 1,05	(0,3%) 0,77
Somme des flux poisson->Détritus	(0,01%) 0,03	(0,01%) 0,03	(0,002%) 0,01	(0,04%) 0,09	(0,04%) 0,09	(0,02%) 0,06	(0,01%) 0,03	(0,01%) 0,02	(0,01%) 0,04
Somme des flux meiobenthos -> Détritus	(1,8%) 5,974	(1,7%) 5,921	(2,5%) 10,064	(1,9%) 4,3	(1,9%) 4,3	(2,9%) 8,529	(5%) 11,435	(4,9%) 11,739	(5,3%) 15,758
Activité énergétique totale (Total system throughput)	865	900	1128	570	605	833	522	555	783
Somme de toutes les productions	361	370	429	241	250	310	244	252	311
Production primaire nette totale	275,4	275,4	275,4	189,72	189,72	189,72	226,44	226,44	226,44
Biomasse totale (sans détritus)	6,252	6,449	7,014	4,49	4,832	5,294	4,79	4,918	5,465
Production nette du système	205,556	199,293	158,871	144,083	137,203	97,478	195,323	189,584	149,459
Ratios									
Production primaire totale/respiration	3,943	3,619	2,363	4,157	3,613	2,057	7,277	6,144	2,941
Production primaire totale/biomasse	44,051	42,705	39,266	42,258	39,262	35,834	47,278	46,039	41,438
Biomasse totale/activité énergétique totale	0,007	0,007	0,006	0,008	0,008	0,006	0,009	0,009	0,007
Indice									
Indice de Connectance	0,429	0,429	0,429	0,429	0,429	0,429	0,429	0,429	0,429
Indice d'Omnivorie du système	0,193	0,193	0,19	0,195	0,193	0,19	0,193	0,191	0,19
Indice de Capacité du système	2591,2	2749,7	3621,8	1733,3	1905,6	2754,3	1246	1461,6	2516
Indice d'Ascendance du système	980,6	1018,2	1241,3	651,1	685,7	909	607,8	647	878,5
Indice d'Ascendance/Capacité	37,8	37	34,3	37,6	36	33	48,8	44,3	34,9
Pêches									
Captures totales	0,019	0,013	0,007	0,069	0,053	0,039	0,018	0,011	0,022
Niveau trophique moyen des captures	3,08	3,08	3,08	3,1	3,08	3,08	3,08	3,08	3,08
Efficacité de la pêche	7.00E-05	4.80E-05	2.70E-05	3.61E-04	2.82E-04	2.06E-04	7.90E-05	4.70E-05	9.80E-05

Tableau IV.35 : Sous-divisions par ordre décroissant des valeurs de chaque paramètre. T : « Total System Throughput », C : Somme des consommations, R : Somme des respirations, FD : Somme des retours aux détritus, P : Somme des productions.

T	BS Sf	BS Sg	BS G&C	MO Sf	MN Sf	MO Sg	MO G&C	MN Sg	MN G&C
C	BS Sf	MO Sf	BS Sg	MN Sf	BS G&C	MO Sg	MO G&C	MN Sg	MN G&C
R	BS Sf	MO Sf	MN Sf	BS Sg	BS G&C	MO Sg	MO G&C	MN Sg	MN G&C
FD	BS Sf	BS Sg	BS G&C	MN Sf	MO Sf	MN Sg	MO Sg	MN G&C	MO G&C
P	BS Sf	BS Sg	BS G&C	MN Sf	MO Sf	MN Sg	MO Sg	MN G&C	MO G&C

Comme pour les divisions, l'essentiel des contributions de la faune pour les paramètres consommation, respiration et retour aux détritus est principalement assuré par la méiofaune, puis la macrofaune et enfin les poissons (tableau IV.34). Les contributions les plus faibles, tous groupes confondus, se retrouvent à nouveau pour le paramètre de retour aux détritus. Les contributions à la consommation et à la respiration les plus fortes avaient été décrites pour la division MN, or là aussi, les sous-divisions présentant les plus forts pourcentages sont MN G&C, MN Sg et MN Sf auxquelles il faut ajouter la division MO Sg qui présente des contributions similaires. En revanche pour le paramètre FD ce sont les sous divisions MO qui affichent les plus fortes contributions. Les comparaisons entre les divisions avaient défini que l'impact le plus important de la macrofaune était pour les divisions G&C et Sg. Ces nouvelles comparaisons montrent que pour chaque division géographique, la sous-division Sg présente systématiquement la plus grande contribution du macrobenthos comparée aux deux autres sous-divisions.

Les indices de maturité des sous-divisions semblent intégrer les critères de chaque division qui les compose. A nouveau, les trois indices se confirment les uns les autres. Ainsi des trois divisions géographiques, les sous-divisions de MN sont les plus immatures par comparaison avec les deux autres. De plus, pour chaque division, les sous-divisions G&C (BS G&C, MO G&C et MN G&C) sont systématiquement les plus immatures comparées aux deux autres sous-divisions de la même division. Puis viennent les sous-divisions Sg et enfin Sg. MO avait été définie comme la division la plus mature (Cf IV.2.3) de l'ensemble de la zone, ceci n'a pas été retrouvé ici (exemple BS G&C < MO G&C).

Les valeurs de l'indice de développement A/C montre une variation relativement semblable aux valeurs de ratios présentées au paragraphe précédent. Ainsi, les sous-divisions MN sont les plus développées des trois divisions géographiques, de plus, chaque sous-division affiche un développement décroissant selon l'ordre G&C – Sg– Sf et ce quelle que soit l'aire géographique considérée. Ce qui est cohérent avec les comparaisons entre divisions ; en effet, la division G&C était plus développée que Sg et Sf de même que la division MN était plus développée que BS et MO.

Les efficacités de pêche également correspondent aux différences définies entre les divisions. C'est-à-dire que toutes les sous-divisions de MO présentent encore les efficacités de pêche les plus fortes comparées à BS et MN. En ce qui concerne les différences intra divisions, l'ordre G&C>Sg>Sf est systématiquement respecté.

IV.2.3.3/Les interactions trophiques

Tableau IV.36 : Efficacité des transferts trophiques et recyclage au sein des six divisions de la zone d'étude. PP : Production primaire, Det : Détritus, FCI : Finn's Cycling Index, PCI : Predatory Cycling Index

Paramètres descriptifs	**BS**			**MO**			**MN**		
	G&C	Sg	Sf	G&C	Sg	Sf	G&C	Sg	Sf
Efficacité PP (%)	3.6	4.1	3.1	6.3	5.5	4.3	5.9	4.8	4.3
Efficacité Det (%)	3.4	4.1	3	6	5.3	3.9	5.7	4.6	3.9
Efficacité Totale (%)	3.5	4.1	3	6.2	5.4	4.1	5.8	4.7	4
FCI (%)	7.49	8.18	12.45	6.57	7.65	13.68	2.63	3.41	9.26
PCI (%)	0.83	0.76	0.5	0.88	0.76	0.43	1.5	0.99	0.41

En termes d'efficacité de transfert, toutes les sous-divisions montrent une efficacité supérieure pour le transfert issu de la production primaire par rapport à celui issu des détritus (tableau IV.36). La caractéristique de la division G&C (efficacité PP>Efficacité Det) n'est pas retrouvée. La différence importante entre les deux efficacités qui ont été définies en MN n'est également pas retrouvée. En revanche, les efficacités les plus faibles avaient été remarquées en division Sf et il se trouve également que pour chaque division géographique, la sous-division Sf présente aussi à chaque fois l'efficacité la plus faible. Ce qui n'est, en revanche, pas le cas avec G&C qui présentait l'efficacité la plus élevée. Le FCI présente les valeurs les plus efficaces à chaque sous-division de Sf et ce pour toutes les divisions géographiques. Si on essaye d'établir deux groupes, un à fort recyclage et l'autre à faible recyclage, la grosse majorité des sous-divisions seraient dans le premier (7 sur 9) et deux seulement seraient placées dans le second MN G&C et MN Sg. De la même manière que pour la comparaison des divisions précédemment, les valeurs de PCI sont très faibles pour le groupe des forts recyclages (<13% du FCI) et très fortes pour le groupe des faibles recyclages (MN Sg 29% et MN G&C 57% du FCI).

La comparaison des représentations trophiques simplifiées des sous divisions n'a pas mis en évidence des variations des paramètres. La majorité des biomasses et flux est assurée comme précédemment entre les NT 1 et NT2. En revanche, pour le flux de retour aux détritus à partir du NT2 deux points principaux se dégagent. Rappelons tout d'abord que deux groupes de modèle avaient été définis lors de la précédente comparaison des divisions : MN, G&C et Sg affichent un retour aux détritus faible à la différence de BC, MO et Sf. Toutes les sous-divisions de BS et de MO affichent un flux de retour aux détritus à partir du NT2 très fort (114 – 207 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ pour BS et 67- 161 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ pour MO) à la différence de MN dont les valeurs sont plus faibles (19,5- 30 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) il

semblerait à nouveau que ce soit à nouveau les caractéristiques géographiques qui priment sur les sédimentaires. Cette remarque doit cependant être nuancée car même au sein de BS et MO, les sous-divisions G&C et Sg sont beaucoup plus faibles que les sous-divisions Sf. Les valeurs de BS Sf et de MO Sf (respectivement 207,7 et 161 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) sont presque deux fois plus fortes que les deux autres sous-divisions sédimentaires (114 et 125 pour BS G&C et BS Sg et 67 et 80 pour MO G&C et MO Sg). L'essentiel des ressources trophiques semblent à nouveau issu systématiquement du compartiment détritique. Nous avions précédemment établi que les divisions BS et MO affichaient environ 1/3 de détritus de plus que de production primaire et MN et Sf plus de la moitié. Or il s'avère que les sous-divisions G&C et Sg de BS et MO présentent les caractéristiques des zones géographiques (plus d'1/3 d'utilisation détritique) alors que les valeurs des sous division Sf, elles, semblent présenter les caractéristiques de Sf (plus de ½ d'utilisation détritique). En MN, toutes les sous-divisions affichent une différence de ½ également. Les représentations trophiques simplifiées sont présentées en annexe IX.

Le détail des relations trophiques (tableau IV.37) montre que dans les six sous-divisions de BS et MO et dans MN Sf, le compartiment bactérien est le consommateur principal de NT1. En MN G&C, les bactéries sont toujours prédateurs principaux des détritus mais en ce qui concerne la production primaire il s'agit du zooplancton et en MN Sg, le zooplancton domine les producteurs primaires et la méiofaune les détritus. Cette fois-ci, la méiofaune est quasiment systématiquement le principal prédateur des bactéries. Il n'y a qu'en BS G&C, BS Sg et MO Sg où le zooplancton est dominant. Les sous-divisions affichent les mêmes caractéristiques que la division BS en ce qui concerne l'implication du macrobenthos dans sa prédation sur le NT1, à l'exception de BS Sf où les suspensivores benthiques interviennent en tant que prédateur secondaire de la production primaire. Ils semblent, en revanche beaucoup plus impliqués dans les six sous-divisions de MO et MN. Un autre point important dans la relation macrobenthos et NT1 est l'activité de prédation plus importante des déposivores non sélectifs et sélectifs dans les deux sous-divisions les plus fines de MO (MO Sg et MO Sf) ainsi qu'au sein de deux sous-divisions de MN (MN G&C et MN Sf) et que les déposivores non sélectifs en MN Sg. A cette échelle en revanche, les suspensivores suprabenthiques ne sont plus systématiquement les prédateurs principaux de la méiofaune. Il y a un partage égal de la prédation sur la macrofaune entre les omnivores, les carnivores et les suspensivores suprabenthiques. Il est d'ailleurs intéressant que les omnivores dominent en sous-division G&C, les carnivores en BS Sf, MN Sf et BS Sg et les suspensivores en MO Sg, MN Sg et MO Sf. A cette échelle d'observation et à partir des valeurs initiales qui ont été rentrées dans le modèle, il semble que ce soit systématiquement les omnivores et les carnivores qui soient les prédateurs supérieurs de toutes les sous-divisions. Il n'y a

Tableau IV.37 : Consommation des différents prédateurs sur leurs proies. Pour les sous-divisions a) de la baie de Seine, b) de la Manche orientale et c) Pour la mer du Nord. Pour une proie donnée, les prédateurs les plus importants sont en rouge et les secondaires en jaune.

a)							BS G&C																			BS Sg						
	PpF	PbF	SbbF	BbF	O	C	sbS	bS	sD	nsD	Mei	Zpk	B	PpF	PbF	SbbF	BbF	O	C	sbS	bS	sD	nsD	Mei	Zpk	B
ppF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pbF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sbbF	0	0	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bbF	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O	-	0.001	0.001	0.001	-	0.008	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0.001	0.001	-	0.061	-	-	-	-	-	-	-
C	-	0.001	0.001	0	0.002	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0.001	0	0.004	-	-	-	-	-	-	-	-
sbS	0	0.002	0.008	0	0.02	0.008	-	-	-	-	-	-	-	0	0.002	0.006	0	0.039	0.061	-	-	-	-	-	-	-
bS	0	0.008	0.013	0.003	0.016	0.012	-	-	-	-	-	-	-	0	0.005	0.009	0.004	0.031	0.085	-	-	-	-	-	-	-
sDF	0	0.002	0.001	0	0.002	0.001	-	-	-	-	-	-	-	0	0.001	0.001	0	0.005	0.009	-	-	-	-	-	-	-
nsDF	0	0.001	0.002	0	0.002	0.003	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0.001	0	0.004	0.018	-	-	-	-	-	-	-
Mei	-	0.001	0.004	0.001	0.06	0.029	0.003	0.034	0.007	0.005	-	-	-	-	0.001	0.003	0.002	0.117	0.213	0.009	0.034	0.021	0.01	-	-	-
Zpk	0	0.008	0.016	0.006	0.01	0.014	0.01	0.014	0.007	0.005	-	1.596	-	0	0.006	0.011	0.007	0.019	0.103	0.027	0.013	0.021	0.01	-	1.596	-
B	-	-	-	-	0.02	-	0.026	0.089	0.014	0.011	3.06	3.192	-	-	-	-	-	0.039	-	0.073	0.088	0.042	0.021	3.165	3.192	-
Ppk	-	-	-	-	0.038	-	0.066	0.342	0.043	0.009	1.53	23.94	29.214	-	-	-	-	0.074	-	0.181	0.337	0.126	0.017	1.583	23.94	32.683
D	-	-	0.011	0.005	0.03	0.008	0.026	0.205	0.072	0.077	10.711	3.192	58.428	-	-	0.008	0.005	0.058	0.058	0.073	0.202	0.21	0.149	11.078	3.192	65.365
import	0.003	0.008	0.021	0.003	-	-	-	-	-	-	-	-	58.428	0.003	0.006	0.015	0.004	-	-	-	-	-	-	-	-	65.365

							BS Sf						
ppF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pbF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sbbF	0	0	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bbF	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O	-	0	0	0	-	0.039	-	-	-	-	-	-	-
C	-	0	0.001	0	0.002	-	-	-	-	-	-	-	-
sbS	0	0.001	0.003	0	0.02	0.043	-	-	-	-	-	-	-
bS	0	0.003	0.005	0.002	0.016	0.065	-	-	-	-	-	-	-
sDF	0	0.001	0	0	0.002	0.007	-	-	-	-	-	-	-
nsDF	0	0	0.001	0	0.002	0.013	-	-	-	-	-	-	-
M	-	0	0.002	0.001	0.06	0.152	0.006	0.073	0.012	0.011	-	-	-
Zpk	0	0.003	0.006	0.003	0.01	0.074	0.017	0.029	0.012	0.011	-	1.595	-
B	-	-	-	-	0.02	-	0.045	0.19	0.023	0.022	5.19	3.19	-
Ppk	-	-	-	-	0.038	-	0.113	0.729	0.07	0.018	2.595	23.925	55.555
D	-	-	0.004	0.002	0.03	0.041	0.045	0.438	0.117	0.161	18.165	3.19	111.11
Import	0.001	0.003	0.008	0.002	-	-	-	-	-	-	-	-	111.11

b)							MO	G&C					
	PpF	PbF	SbbF	BbF	O	C	sbS	bS	sD	nsD	Mei	Zpk	B
ppF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pbF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sbbF	0	0	-	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bbF	0	0.001	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O	-	0.002	0.004	0.003	-	0.025	-	-	-	-	-	-	-
C	-	0.002	0.004	0.001	0.005	-	-	-	-	-	-	-	-
sbS	0	0.007	0.024	0.002	0.049	0.023	-	-	-	-	-	-	-
bS	0.002	0.022	0.043	0.012	0.037	0.027	-	-	-	-	-	-	-
sDF	0	0.005	0.017	0.01	0.007	0.011	-	-	-	-	-	-	-
nsDF	0	0.002	0.005	0.002	0.005	0.006	-	-	-	-	-	-	-
Mei	-	0.002	0.005	0.002	0.146	0.069	0.009	0.1	0.013	0.005	-	-	-
Zpk	0.002	0.023	0.043	0.02	0.024	0.032	0.026	0.04	0.013	0.005	-	1.078	-
B	-	-	-	-	0.049	-	0.07	0.259	0.026	0.011	2.325	2.156	-
Ppk	-	-	-	-	0.093	-	0.176	0.996	0.078	0.009	1.163	16.17	17.073
D	-	-	0.03	0.017	0.073	0.018	0.07	0.597	0.129	0.077	8.138	2.156	34.146
import	0.012	0.023	0.063	0.011	-	-	-	-	-	-	-	-	34.146

							MO	Sf					
ppF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pbF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sbbF	0	0	-	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bbF	0	0.001	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O	-	0.001	0.003	0.002	-	0.028	-	-	-	-	-	-	-
C	-	0.001	0.002	0.001	0.002	-	-	-	-	-	-	-	-
sbS	0	0.004	0.016	0.001	0.022	0.028	-	-	-	-	-	-	-
bS	0.001	0.014	0.027	0.009	0.018	0.039	-	-	-	-	-	-	-
sDF	0	0.004	0.002	0.001	0.003	0.004	-	-	-	-	-	-	-
nsDF	0	0.001	0.003	0.001	0.002	0.008	-	-	-	-	-	-	-
M	-	0.001	0.009	0.004	0.067	0.097	0.006	0.139	0.023	0.036	-	-	-
Zpk	0.001	0.016	0.032	0.016	0.011	0.047	0.018	0.055	0.023	0.036	-	1.078	-
B	-	-	-	-	0.022	-	0.048	0.36	0.046	0.073	4.455	2.156	-
Ppk	-	-	-	-	0.042	-	0.121	1.386	0.137	0.058	2.228	16.17	43.414
D	-	-	0.021	0.013	0.033	0.026	0.048	0.832	0.228	0.523	15.593	2.156	86.828
Import	0.009	0.016	0.042	0.009	-	-	-	-	-	-	-	-	86.828

							MO	Sg					
	PpF	PbF	SbbF	BbF	O	C	sbS	bS	sD	nsD	Mei	Zpk	B
ppF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pbF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sbbF	0	0	-	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bbF	0	0.001	0.002	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O	-	0.001	0.004	0.004	-	0.025	-	-	-	-	-	-	-
C	-	0.001	0.003	0.002	0.002	-	-	-	-	-	-	-	-
sbS	0	0.006	0.023	0.002	0.02	0.025	-	-	-	-	-	-	-
bS	0.002	0.018	0.04	0.013	0.016	0.035	-	-	-	-	-	-	-
sDF	0	0.005	0.003	0.001	0.002	0.004	-	-	-	-	-	-	-
nsDF	0	0.002	0.005	0.002	0.002	0.007	-	-	-	-	-	-	-
Mei	-	0.002	0.013	0.006	0.059	0.087	0.006	0.211	0.021	0.016	-	-	-
Zpk	0.002	0.021	0.046	0.025	0.009	0.042	0.019	0.084	0.021	0.016	-	1.078	-
B	-	-	-	-	0.02	-	0.051	0.549	0.042	0.032	2.43	2.156	-
Ppk	-	-	-	-	0.037	-	0.127	2.111	0.126	0.026	1.215	16.17	20.542
D	-	-	0.031	0.02	0.029	0.024	0.051	1.267	0.209	0.232	8.505	2.156	41.084
import	0.012	0.02	0.062	0.013	-	-	-	-	-	-	-	-	41.084

guère que dans les trois sous-divisions MO que le compartiment poisson benthivore et suprabenthivore retrouve une place de prédateur supérieur mais il ne domine pas, il est co-dominants en MO G&C et MO Sg et même légèrement dominé en MO Sf. Il apparaît, de fait, intéressant de comparer les sous-divisions à dominante carnivore de celles à dominante omnivore. Le tableau IV.37 montre que les omnivores dominent, de la même manière que pour la prédation sur la méiofaune, sur les sous-divisions G&C (BS G&C, MO G&C et MN G&C), les carnivores, eux, dominent sur les sous-divisions Sg et Sf (BS Sg, BS Sf, MO Sg, MO Sf, MN Sg et MN Sf).

Les productions primaires requises des divisions Sf et BS sont les plus importantes des six divisions. Or il se trouve que les trois premières sous-divisions pour des valeurs de PPR totales les plus élevées s'organisent préférentiellement selon les caractéristiques sédimentaires au moins au début (voir tableau IV.38) en effet, BS Sf, MO Sf et MN Sf présentent les valeurs les plus fortes avec respectivement (708,1, 596,2 et 488,3 $gC.m^{-2}$) en revanche ensuite, toujours dans l'ordre des valeurs de PPR décroissantes apparaîssent les deux sous-divisions de BS restantes (BS Sg et BS G&C) et ainsi de suite avec MO puis MN. Peu de différences entre la distribution des valeurs de PPR avaient pu être mises en évidence précédemment entre les six divisions mise à part la division MO dont les omnivores présentaient pour la seule fois une valeur plus forte que celle des carnivores. Ce n'est en revanche plus du tout le cas au sein des sous-divisions, une légère co-dominance en MO G&C a été identifiée.

Les variations en « coût » de biomasse en équivalence trophique niveau 1 qui ont été décrites lors des comparaisons des divisions sédimentaires se retrouvent au sein des sous-divisions. Sf dominait largement les valeurs de PPR B /B C (>1000), puis venait Sg en position intermédiaire (~300) et enfin G&C en dernier (100-200). Ce patron de décroissance se retrouve lorsque les sous-divisions de MO et MN sont comparées entre elles (tableau IV.38). En revanche, en BS la sous-division BS Sf domine toujours mais, BS G&C passe en position intermédiaire et BS Sg en dernier.

Les résultats de l'impact trophique mixte réalisé sur les neuf sous-divisions (figure IV.11) montrent une certaine homogénéité au sein de la même zone géographique avec cependant des similitudes au sein des mêmes sédiments. En effet, les sous-divisions de BS affichent majoritairement le même patron que celui retrouvé en division BS ; en revanche, on constate également que BS G&C est légèrement différent de BS Sg et BS Sf mais quasiment identique à MO G&C et MN G&C. De la même manière, les sous-divisions de MO et MN se ressemblent fortement entre elles avec cependant quelques différences. Il semble que dans une certaine mesure, les sous-divisions prennent principalement les caractéristiques des divisions géographiques mais les différences notées semblent issues des caractéristiques sédimentaires.

Tableau IV.38 : Production primaire requise ou Biomasse en Equivalence Niveau Trophique 1 des six divisions. Les valeurs de PPR intègrent la production primaire et les détritus. PPR C : Production Primaire Requise pour les Captures, B C : Biomasse des captures

a)	BS G&C				BS Sg				BS Sf			
	PPR	PPR(%)	PPR C	PPR C/B C	PPR	PPR(%)	PPR C	PPR C/B C	PPR	PPR(%)	PPR C	
PpF	0.28	0.05	0.27	354.3	0.2	0.03	0.17	250.14	0.34	0.05	0.32	872.78
PbF	11.72	1.91	8.68	1655.09	6.5	1.05	5.85	1804.85	11.39	1.68	10.31	5968.75
SbbF	25	4.08	19.96	2006.79	15.85	2.56	12.88	1781.39	30.31	4.47	27.46	6810.19
BbF	10.26	1.68	8.62	2671.3	8.19	1.32	4.54	2047.38	15.83	2.33	12.18	9994.83
O	38.2	6.24	-	-	55.31	8.91	-	-	96.2	14.17	-	-
C	39.27	6.41	-	-	69.08	11.13	-	-	129.39	19.06	-	-
sbS	2.09	0.34	-	-	3.76	0.61	-	-	4.04	0.6	-	-
bS	15.03	2.45	-	-	7.29	1.17	-	-	34.08	5.02	-	-
sD	3.26	0.53	-	-	4.88	0.79	-	-	5.68	0.84	-	-
nsD	2.45	0.4	-	-	2.4	0.39	-	-	5.44	0.8	-	-
Mei	54.06	8.83	-	-	59.54	9.6	-	-	120.41	17.74	-	-
Zpk	70.76	11.56	-	-	74.42	11.99	-	-	88.36	13.02	-	-
B	87.64	14.32	-	-	98.05	15.8	-	-	166.67	24.56	-	-
b)	**MO G&C**				**MO Sg**				**MO Sf**			
PpF	0.34	0.08	0.33	108.79	0.81	0.19	0.68	255.42	1.36	0.28	1.07	571.74
PbF	9.84	2.38	9.35	490.54	12.13	2.88	12.13	962.48	23.25	4.84	23.24	2193.19
SbbF	21.42	5.18	20.23	573.1	31.65	7.51	25.37	867.5	57.85	12.04	47.27	2321.28
BbF	7.4	1.79	6.14	550.45	14.63	3.47	8.75	975.38	26.8	5.58	18.79	3007.66
O	26.21	6.34	-	-	16.37	3.88	-	-	49.34	10.27	-	-
C	27.49	6.65	-	-	29.03	6.89	-	-	79.43	16.54	-	-
sbS	2.65	0.64	-	-	1.96	0.46	-	-	3.39	0.71	-	-
bS	15.13	3.66	-	-	31.61	7.5	-	-	47.11	9.81	-	-
sD	2.12	0.51	-	-	3.39	0.8	-	-	8.1	1.69	-	-
nsD	0.87	0.21	-	-	2.61	0.62	-	-	12.88	2.68	-	-
Mei	33.63	8.13	-	-	38.08	9.03	-	-	98.86	20.58	-	-
Zpk	40.88	9.89	-	-	43.49	10.31	-	-	57.54	11.98	-	-
B	51.22	12.39	-	-	61.63	14.61	-	-	130.24	27.11	-	-

c)	MN G&C				MN Sg				MN Sf			
	PPR	PPR(%)	PPR C	PPR C/B C	PPR	PPR(%)	PPR C	PPR C/B C	PPR	PPR(%)	PPR C	
PpF	0.09	0.02	0.09	120.14	0.31	0.07	0.2	394.35	0.71	0.14	0.48	449.82
PbF	3.35	0.74	2.79	568.49	4.11	0.89	3.98	1457.71	12.81	2.45	11.86	1941.52
SbbF	8.32	1.83	6.68	718.86	14.24	3.07	11.22	1999.3	38.59	7.39	31.38	2709.88
BbF	3.79	0.83	2.46	862.28	7.57	1.63	3.92	2273.64	19.18	3.67	12.73	3584.3
O	28.52	6.26	-	-	26.21	5.65	-	-	69.87	13.38	-	-
C	30.61	6.72	-	-	36.81	7.94	-	-	94.3	18.06	-	-
sbS	1.45	0.32	-	-	0.96	0.21	-	-	3.27	0.63	-	-
bS	5.24	1.15	-	-	16.53	3.56	-	-	20.75	3.97	-	-
sD	2.63	0.58	-	-	1.86	0.4	-	-	6.13	1.17	-	-
nsD	1.97	0.43	-	-	2.76	0.59	-	-	5.82	1.11	-	-
Mei	30.64	6.72	-	-	37.78	8.14	-	-	102.62	19.65	-	-
Zpk	15.18	3.33	-	-	17.14	3.7	-	-	27.45	5.26	-	-
B	7.8	1.71	-	-	18.21	3.93	-	-	86.83	16.63	-	-

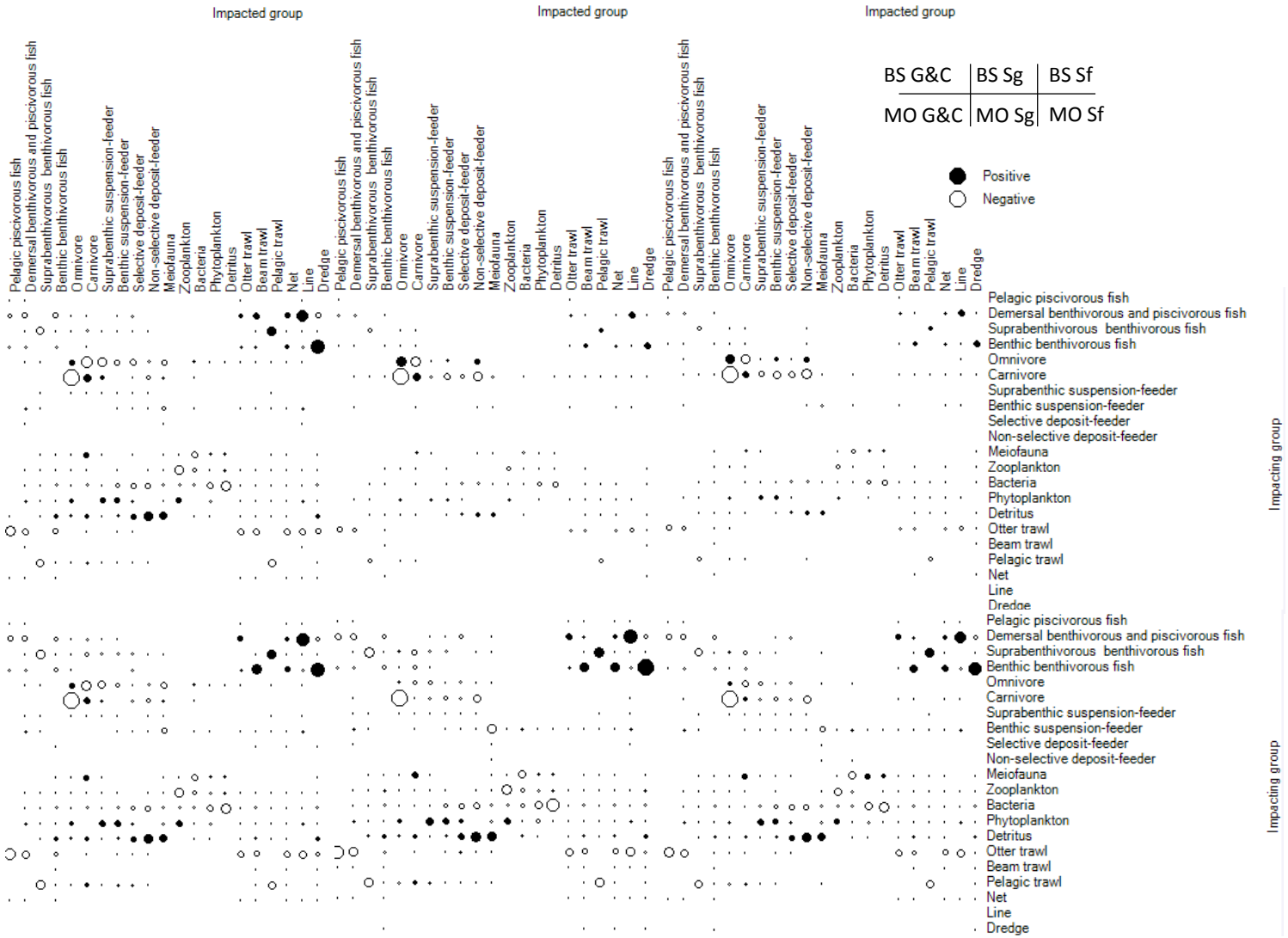


Figure IV.11 : Résultats de la routine d'Impact trophique mixte pour les six sous-divisions de BS et MO.

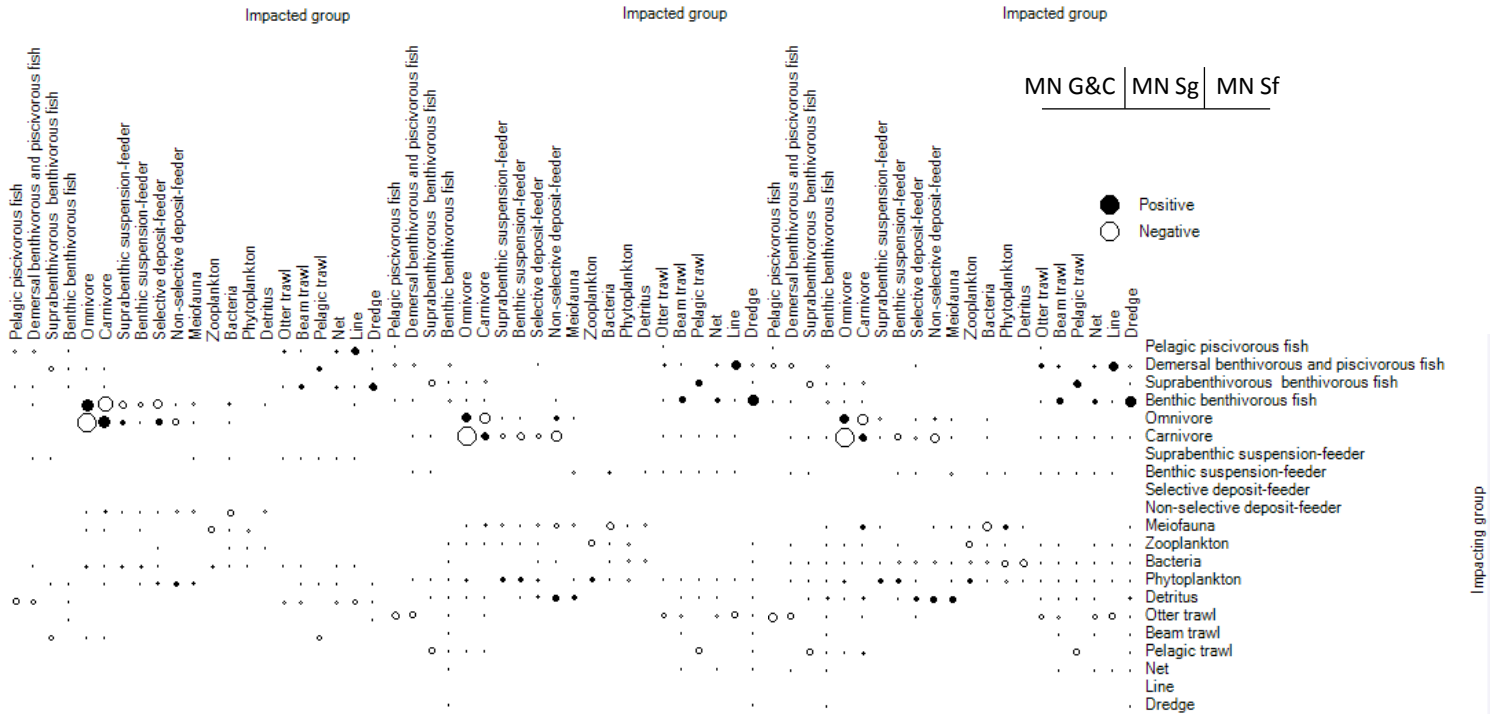


Figure IV.11 (suite): Résultats de la routine d'Impact trophique mixte pour les six sous-divisions de MN.

Les chevauchements trophiques des sous-divisions BS et MO suivent à chaque fois le patron de variation de leur division géographique, c'est-à-dire que pour BS G&C, BS Sg et BS Sf les deux triplets : sbS, bS et sD d'un côté et sD, nsD et méiofaune de l'autre. Pour MO G&C, MO Sg et MO Sf on trouve toujours le triplet sbS, bS et sD mais pour l'autre, le compartiment méiofaune disparaît pour laisser le couple sD et nsD. Les choses sont un peu différentes pour MN où les sous divisions MN G&C et MN Sf suivent le modèle MN (sbS, bS et sD d'un côté et sD, nsD et méiofaune de l'autre) mais la sous-division MN Sg suit le modèle Sg (commun d'ailleurs à toutes les divisions sédimentaires) : sbS, bS et sD ; sD et nsD.

IV.3/Discussion

La modélisation des réseaux trophiques apparaît comme un bon outil d'analyse et de synthèse des processus qui gouvernent les échanges de matières. Elle permet d'évaluer la production biologique, les transports et l'utilisation de la matière dans un domaine très hétérogène constitué d'une multitude d'espèces différentes ainsi que les relations qui existent entre elles (Gros 1999). Après avoir évoqué les précautions à prendre lors de l'analyse du modèle, les principales caractéristiques du modèle général du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord seront discutées avant d'évaluer les effets qu'a eus la division de la zone d'étude selon un facteur géographique et un facteur sédimentaire. Puis, dans une dernière partie l'évaluation des importances respectives de ces deux facteurs dans l'organisation trophique de l'écosystème benthо-démersal du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord sera disctuée.

IV.3.1/Validité et limites de l'approche utilisée

Un modèle écologique est par définition une représentation simplifiée de phénomènes environnementaux beaucoup plus complexes (Barnsley 2007). Pimm *et al.* (1991) ont illustré ce principe en précisant que de la même manière qu'une carte géographique omet les détails, les modèles de réseaux trophiques omettent les prédations sur les espèces mineures, la quantité de nourriture qu'elles consomment, la variation temporelle et beaucoup d'autres détails. L'interprétation des résultats doit, en conséquence, tenir compte des limitations induites par les simplifications réalisées.

La conceptualisation

Comme cela a déjà été précisé, la conceptualisation est certainement la partie la plus importante de toute construction de modèles. « L'art » de la conceptualisation est de pouvoir schématiser sans dénaturer. C'est-à-dire qu'il faut simplifier assez pour que le modèle soit réalisable mais en prenant garde à ne pas négliger un processus capital dans le fonctionnement du système. La

définition des paramètres initiaux implique déjà une certaine simplification dictée par les connaissances des relations trophiques acquises sur l'écosystème à étudier mais également par les données disponibles sur ce dernier. Les différentes espèces sont agrégées en un nombre plus restreint de groupes fonctionnels basés ici principalement sur les comportements trophiques mais également sur leur taxonomie. Chaque groupe forme une « espèce trophique » pour laquelle a été définie une valeur pour chaque paramètre physiologique initial basée sur les connaissances disponibles des espèces composant ce groupe (Pimm *et al.* 1991). Tous les individus d'une même espèce trophique sont ainsi considérés comme identiques du point de vue de leur comportement trophique et de leur métabolisme. Or, outre que de manière intrinsèque une espèce puisse présenter un comportement trophique chevauchant une ou plusieurs « boîtes », il existe également une forte variation des modes de nutrition en fonction de l'âge des organismes (différence entre juvéniles et adultes), de leur sexe et/ou de leur morphologie (Forbes 1989). Bolnick *et al.* (2003) précisent également que le degré de spécialisation individuelle est largement sous-estimé dans les modèles écologiques et peut largement varier entre les individus ou les populations d'une même espèce. Enfin des modifications comportementales peuvent également survenir en fonction des conditions physico-chimiques environnantes, notamment l'hydrodynamisme (Pearson 2001). De plus, parmi les espèces trophiques définies, les moins bien connues et en conséquence les moins bien représentées sont la méiofaune et les bactéries. La méiofaune, comme précisé au chapitre II.4.2, présente au moins quatre comportements trophiques différents et constitue vraisemblablement un réseau trophique à part entière (Renaud-Mornant *et al.* 1982, Giere 1993). Le compartiment bactérien est le moins bien connu de l'ensemble du réseau, les études de dynamique bactérienne en milieu subtidal sont rares et la tâche s'avère encore plus difficile quand il s'agit de ne représenter que les bactéries hétérotrophes aérobies. Les valeurs issues de la bibliographie représentent souvent le pool bactérien total du sédiment. Au-delà des incertitudes inhérentes à toute espèce trophique, toujours dans un esprit de simplification centré sur le rôle du macrobenthos, d'autres groupes entrant potentiellement dans le régime alimentaire de certains groupes de poissons n'ont pas été représentés comme les céphalopodes par exemple, proies de certains poissons démersaux (Villanueva *et al.* 2009), ou encore les bactéries pélagiques et le zooplancton carnivore. Les super-prédateurs type requin ou mammifère marin n'ont également pas été représentés.

Cette représentation du système est une image fixe, moyenne annuelle de l'ensemble du système basé sur des données s'étalant sur une période comprise entre 1998 et 2007. La division en sous-modèles de la zone selon un facteur géographique ou sédimentaire a permis l'évaluation des variations spatiales mais les dynamiques temporelles ne sont pas considérées. Or, les systèmes écologiques ne présentent bien évidemment pas ce caractère statique et évoluent dans le temps de

façon naturelle ou à cause des activités humaines (modifications de l'hydrodynamisme, espèces invasives, enrichissement en matière organique, changement climatique).

Les paramètres initiaux du modèle

Il s'agit de l'étape suivant la conceptualisation. Idéalement, il faudrait connaître chacun des paramètres physiologiques des espèces constituant les espèces trophiques afin de définir des moyennes représentatives. Malheureusement, une connaissance exhaustive de chaque composant d'un écosystème est quasiment impossible et les difficultés rencontrées à cette étape viennent principalement de ce manque d'informations.

La biomasse est souvent considérée comme le paramètre initial le plus fiable, bénéficiant de degrés de précisions que les paramètres de consommation ou de productivité de par leur nature ne présentent pas. Ces derniers nécessitent notamment un suivi temporel et/ou la mise en place de protocoles expérimentaux pour être déterminés avec précision. Les mesures de biomasse en revanche accompagnent toutes bionomies benthiques de manière routinière. L'équilibre des masses est un des principes fondamentaux d'ECOPATH, la biomasse des proies doit être suffisante pour soutenir celle des prédateurs. Pour la plupart des données d'entrées l'équilibre était soit atteint immédiatement, soit nécessitait des modifications de la matrice des préférences trophique. (EE<1). En revanche, un compartiment n'était jamais à l'équilibre et ce malgré les modifications des pressions de prédations : les suspensivores suprabenthiques. Cette difficulté a été résolue en fixant une valeur d'EE à 0,99 qui suppose une forte utilisation de ce compartiment et en laissant l'algorithme trouver sa valeur de biomasse correspondante.

Plusieurs types d'engins d'échantillonnage ont été utilisés pour l'acquisition des données de ce modèle. Un chalut à perche pendant les campagnes CGFS et BTS pour les prélèvements de poissons et la benne Hamon pour la grande majorité des prélèvements macrobenthiques (MABEMONO, BENTHOSEINE, COPALE-AUTHIE) et de manière plus limitée, la benne Van Veen (RIDENS). Les bennes capturent les animaux se déplaçant lentement ou complètement immobiles dans ou sur le sédiment (Eleftheriou & Moore 2005). Le suprabenthos présente des capacités natatoires importantes pouvant lui permettre d'échapper à la capture de ce type d'engin, le compartiment des suspensivores suprabenthiques serait donc fortement sous-estimé. L'utilisation d'engins d'échantillonnage supra-benthique comme le traineau Macer-GIROQ modifié (Brunel *et al.* 1978, Dauvin & Lorgeré 1989) ou l'utilisation de données déjà disponibles sur la zone (Dauvin & Vallet 2000) aurait pu permettre une meilleure estimation de la biomasse de ce compartiment, avec cependant les difficultés que comporte une méthode d'échantillonnage hétérogène. De plus, certains compartiments présentent des espèces appartenant à la mégafaune, c'est-à-dire des

espèces retenues sur un tamis de maille carrée de 10 mm< (Gourbault & Dauvin 1997) et dont les distributions sont dites « surdispersées ». Les espèces avec ce type de distribution sont très mal échantillonnées par les engins de type benne. Les deux principaux compartiments concernés par ce problème sont les omnivores (avec les échinodermes : *Asterias rubens, Psammechinus miliaris* et les décapodes : *Necora puber*, *Carcinus maenas Cancer pagurus…)* et les suspensivores benthiques (Mollusques : *Pecten maximus…*). Encore une fois, il en résulte une sous-estimation des biomasses des compartiments concernés. Enfin, les échantillonnages se sont déroulés sur plusieurs années (MABEMONO 2006-2008, COPALE-AUTHIE : 1998-2000 etc) et à différentes périodes de l'année. Or le macrobenthos est connu pour présenter des distributions et biomasses variables à l'échelle annuelle (Maurer *et al.* 1979) et interannuelle (Dewarumez *et al.* 1986, Carpentier *et al.* 1997, Fromentin *et al.* 1997a, Fromentin *et al.* 1997b) ce qui augmente encore l'incertitude liée aux valeurs de paramètres initiaux de biomasse. Ainsi même si la plupart des compartiments ont pu être équilibrés avec peu de modifications ces différents facteurs laissent supposer que la biomasse moyenne réelle est sous-estimée dans cette étude. De plus, les biomasses initiales des compartiments zooplancton, méiofaune, détritus, bactérie et phytoplancton sont issues de la bibliographie ou de méthodes empiriques dont la validité peut être mise en cause (Chardy 1993).

Les autres paramètres initiaux (consommation, productivité et préférence trophique) sont issus de valeurs disponibles dans la bibliographie (consommation et préférence trophique) avec toutes les incertitudes que cela comporte, ou bien issus de modèles empiriques en ce qui concerne la productivité. Le modèle empirique utilisé est celui de Brey (1999, 2001) qui est considéré comme la méthode empirique la plus fiable et précise d'estimation des valeurs de productivité et de production macrobenthique (Cusson 2004, Cusson & Bourget 2005, Dolbeth *et al.* 2005). Cependant, et l'auteur le dit lui-même, en aucun cas cette méthode ne pourrait être aussi précise que des mesures de production/productivité expérimentales (Brey 2001). De plus, un des paramètres initiaux de ce modèle est la biomasse avec toutes les incertitudes qui lui sont liées précédemment évoquées. La matrice de préférence trophique a été établie à partir de données bibliographiques relatives aux contenus stomacaux mais également de mesures isotopiques. Beaucoup de compartiments et principalement ceux bénéficiant de nombreuses sources de nourriture potentielle présentent sans doute un régime alimentaire plus flexible et opportuniste que la matrice « figée » des paramètres initiaux. A cela s'ajoute le problème de la nature intrinsèque des omnivores qui est de n'avoir aucune préférence trophique et dont la particularité au sein des réseaux trophiques est discutée plus bas. Une meilleure connaissance de ces paramètres aboutirait à une meilleure qualité de ce modèle.

Intérêts

La complexité des écosystèmes est telle que les tentatives pour réaliser une modélisation de leur fonctionnement ne sera qu'une version très simplifiée ne représentant qu'un nombre limité d'aspects (Jorgensen & Bendoricchio 2001, Barnsley 2007). Dans cette configuration l'intérêt des modèles de réseaux trophiques est dans un premier temps de résumer les connaissances existant sur l'écosystème et ses composantes et en conséquence de pouvoir identifier les points faibles sur lesquels concentrer d'éventuelles futures études mais également d'identifier les tendances générales avec l'état des connaissances en cours qui révèlent certaines propriétés du système étudié. Ainsi, le compartiment benthique a été représenté de manière précise mais simple afin d'identifier les principales intéractions trophiques entre les grandes composantes du benthos d'une part et entre le benthos et d'autres composantes de l'écosystème : les proies (méiofaune, bactérie…) et les prédateurs (poissons). Même si ces derniers compartiments sont soumis à de grosses incertitudes il a paru important de les intégrer afin de pouvoir évaluer plus précisément du rôle du benthos au sein de l'écosystème.

IV.3.2/Fonctionnement des divisions géographique et sédimentaire du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord

La stratégie de modélisation qui a été développée dans le cadre de mon étude permet à la fois de comparer les ordres de grandeur des productions biologiques et des flux trophiques avec d'autres écosystèmes mais également d'envisager les éventuels écarts aux caractéristiques du modèle général selon les facteurs géographiques ou sédimentaires.

Caractéristiques générales

Le bilan annuel moyen du fonctionnement de l'écosystème bentho-démersal du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord est représenté avec les principaux flux trophiques en figure IV.4. Les biomasses sont assez équitablement réparties entre les trois principaux groupes (poissons, macrofaune et méiofaune) même si les organismes de la macrofaune semblent dominer très légèrement avec une biomasse totale de 0,741gC.m^{-2}. Parmi les valeurs trouvées dans les différents modèles écosystémiques publiés, le bassin oriental de la Manche et le sud de la mer du Nord semble présenter des valeurs parmi les plus faibles : 4,93 gC.m^{-2} en Manche occidentale (Araujo *et al.* 2008), 2,7 gC.m^{-2} dans le bassin d'Arcachon (Blanchet 2004), 3,28 gC.m^{-2} en baie de Morlaix (Chardy & Dauvin 1992), 3,55 gC.m^{-2} dans la Baltique (Harvey *et al.* 2003) et 9,29 gC.m^{-2} en rade de Brest (Jean 1994). Néanmoins quelques écosystèmes affichent des valeurs plus proches de notre étude : 1,28 gC.m^{-2} en mer du Nord (Mackinson & Daskalov 2007), 1,31 gC.m^{-2} en mer d'Irlande (Lees

& Mackinson 2007). Seules les biomasses macrobenthiques de la grande vasière du Golfe de Gascogne présentent des valeurs inférieures aux nôtres, 0,62 $gC.m^{-2}$ (Le Loc'h 2004). Ces valeurs semblent indiquer une particularité de la zone d'étude qui présenterait ainsi en moyenne une biomasse benthique relativement faible. Cependant, une sous-estimation de la biomasse n'est pas à écarter dans la mesure où deux sites de notre zone d'étude (la partie orientale de la baie de Seine et la série temporelle de Gravelines) connus pour présenter de forte biomasse benthique n'ont pas été considérés dans cette étude. Il en est de même pour les valeurs de production des invertébrés macrobenthiques, notre valeur de 0,76 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ est plus faible qu'en Manche occidentale : 8,9 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ (Araujo *et al.* 2008) qu'en mer Baltique : 1,13 (Harvey *et al.* 2003) et même plus faible que la production macrobenthique de la grande vasière : 1,07 $gC.m^{-2}.an^{-1}$(Le Loc'h 2004). Il faut cependant nuancer ces résultats car ces productions sont souvent calculées à partir des valeurs de P/B dont les valeurs ont été trouvées dans la bibliographie ou de manière empirique, elles ne correspondent pas forcément à des valeurs mesurées expérimentalement. A quelques exceptions près, la plupart des modèles cités précédemment présentent des valeurs d'EE des compartiments macrofaunes relativement bonne (majoritairement entre 0,7 et 0,9) indiquant une « bonne utilisation » de ces compartiments dans les écosystèmes. Excepté en estuaire de la Gironde et en baie de Somme où les valeurs d'EE sont plus faibles, respectivement 0,18 pour le groupe « macrobenthos » (Lobry *et al.* 2008) et 0,49 pour les suspensivores et 0,47 pour les prédateurs de baie de Seine (Rybarczyk *et al.* 2003) ce qui implique que les compartiments sont « mal » utilisés dans ces estuaires. Les valeurs de niveaux trophiques sont relativement cohérentes d'un modèle de réseau trophique à l'autre, les invertébrés benthiques à l'exception des carnivores se situent tous à un niveau trophique entre 2 et 3, les invertébrés prédateurs se situent entre 3 et 3,5 (3,15 : Carnivore de cette étude, 3 et 3,4 Carnivore 1 et Carnivore 2 de la Grande Vasière (Le Loc'h 2004), 3,5 *Nephrops* sp : mer du Nord (Mackinson & Daskalov 2007)). Ces valeurs ont été comparées avec celles obtenues en isotopie stable (Le Loc'h & Hily 2005), les résultats semblent montrer une bonne cohérence entre les approches à l'exception du compartiment déposivore qui est inférieur dans le modèle, ceci serait dû selon (Le Loc'h 2004) au fait qu'ECOPATH attribue la valeur de 1 au compartiment détritique alors que celui-ci est composé de sources trophiques variées et de différentes qualités.

La chaîne trophique

Une chaîne trophique est définie comme un chemin possible pour le transfert d'énergie des premiers maillons vers les maillons intermédiaires et enfin les maillons supérieurs, l'ensemble des chaînes d'un écosystème forme son réseau trophique (Trites 2003). Connaître la structure du réseau et des chaînes qui le composent est une des questions centrales à toute étude écosystémique dans la mesure où certains auteurs ont montré que la vitesse à laquelle une population naturelle retrouve sa

stabilité après une perturbation (i.e., la résilience) dépendrait de la longueur de ses chaînes (Pimm 1982. Lors des premières études sur les écosystèmes, {Elton, 1927 #882) avait déjà observé que la plupart des chaînes trophiques sont courtes, l'énergie passe au travers de seulement quatre ou cinq espèces avant le retour aux décomposeurs. La taille des chaînes trophiques reste encore une question sujette à débat de nos jours, (voir Lawton (1989) pour une synthèse). Cette propriété semble aussi bien valable pour les écosystèmes continentaux (Pimm & Lawton 1977, DeAngelis *et al.* 1978, Pimm 1980), que pour les écosystèmes marins (Link 2002, Trites 2003). Il existe deux écoles de pensées quant aux facteurs qui limiteraient la taille des chaînes trophiques (Morin & Lawler 1995). La première invoque la responsabilité des contraintes énergétiques, plus une chaîne trophique aura d'énergie disponible plus elle sera potentiellement grande. La deuxième hypothèse concerne des « contraintes dynamiques » et suppose que les longues chaînes alimentaires ne sont pas dynamiquement stables quelle que soit la quantité d'énergie (Pimm & Lawton 1977). Selon Trites (2003), plus la quantité d'énergie qui passe entre deux compartiments est grande, plus l'interaction en question est importante dans le système global, le tableau IV.39 montre les chaînes trophiques les plus importantes dans le modèle général et ses six sous-divisions. Le nombre d'éléments de ces chaînes montre un minimum de trois et un maximum de six ce qui est légèrement supérieur à ce qui semble être couramment rencontré dans les écosystèmes marins, trois à quatre éléments (Trites 2003).

Tableau IV.39 : Chemin trophique préférentiel issus des représentations annuelles sous forme de diagramme (flèches rouges) pour le modèle général et ses six divisions.

Site	1	2	3	4	5	6
Général	D	B	Zpk	sbbF	bbF	
	Ppk	B	Zpk	sbbF	bbF	
BS	D	B	Zpk	sbbF	bbF	pbF
	Ppk	B	Zpk	sbbF	bbF	pbF
MO	D	B	Zpk	sbbF	bbF	
	Ppk	B	Zpk	sbbF	bbF	
MN	D	M	O	C		
	Ppk	Zpk	sbbF	pbF		
G&C	D	M	O	C	sbbF	bbF
	Ppk	Zpk	sbbF	bbF		
Sg	D	B	M	bS	sbbF	pbF
	Ppk	Zpk	bS	sbbF	pbF	
Sf	D	M	bS	sbbF	pbF	
	Ppk	M	bS	sbbF	pbF	

Cependant, il ne s'agit que des flux principaux ; si les flux secondaires sont également considérés le nombre d'éléments de la chaîne trophique peut considérablement augmenter. En fait, toute l'étude de la structure du réseau et de la longueur des chaînes seraient fonction de la représentation que l'auteur se fait de l'écosystème qu'il étudie et de la quantité de données disponibles, très variables selon les systèmes, et non pas de sa structure naturelle propre (Sugihara

et al. 1997). Il est cependant possible d'avoir une représentation plus subtile des chaînes trophiques en intégrant à la fois les liens trophiques et le niveau trophique de chaque compartiment (figure IV.12).

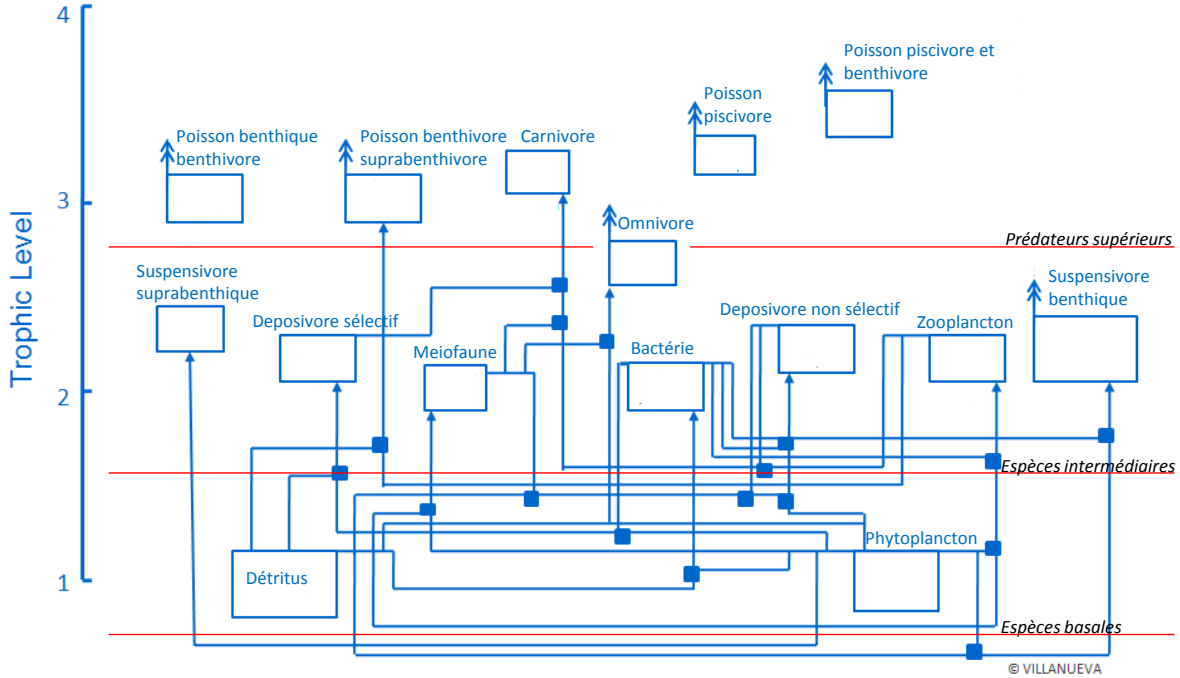


Figure IV.12 : Représentation des compartiments en fonction de leur lien et de leur niveau trophique dans le réseau trophique général.

A la différence des chaînes trophiques principales, il n'y a que peu de variations entre le modèle général et ses sous-divisions car le niveau trophique de chaque compartiment ne varie quasiment pas d'une division à l'autre. La figure IV.12 résume le réseau à trois entités principales : les espèces basales (NT=1), les espèces intermédiaires (NT= 2-2,3) et les prédateurs supérieurs (NT>2,9). Avec trois éléments principaux dans la plupart des chaînes trophiques composant nos réseaux, cette représentation apparaît plus en adéquation avec ce qui a majoritairement été trouvé dans le milieu marin. Le compartiment des omnivores cependant ne semble pas avoir de place nette dans cette configuration, il pourrait tout aussi bien être considéré comme une espèce intermédiaire, ou un prédateur supérieur ou bien encore représenté comme un élément supplémentaire de la chaîne. La question de la présence des omnivores au sein d'un réseau trophique a été beaucoup documentée, (Pimm & Lawton 1978, Pimm 1979) les considèrent comme majoritairement peu fréquents car les modèles de réseau trophique incluant l'omnivorie semblent moins stables que ceux n'incluant que des espèces spécialisées (Pimm & Lawton 1977). Cependant, le compartiment des omnivores est composé d'espèces dont le comportement d'omnivorie est avéré comme le mollusque (*Buccinum undatum* (Taylor 1978)) ou le polychète (*Lumbrineris fragilis* (Fauchald & Jumars 1979)) mais surtout les crustacés décapodes (*Necora puber*, *Atelecyclus rotundatus* (Ingle 1996)). Il est donc

incontestable que nos réseaux trophiques contiennent des omnivores et ce en proportion non négligeable.

Tableau IV.40 : Indice de connectance (IC) et d'omnivorie (IO) ainsi que le nombre de groupes fonctionnels de réseau trophique publiés sur plusieurs types d'écosystème.

Ecosystème	Groupes fonctionnels	IC	IO	Source
Mixte (Catalogue)	17 (moy)	0,27	-	(Cohen 1989, Cohen *et al.* 1990)
Mixte (Catalogue, principalement terrestre)	24 (moy)	0,19	-	(Schoenly *et al.* 1991)
Aquatique (Catalogue, lac et mare)	38 (moy)	0,21	-	(Havens 1992)
Aquatique (lac)	12	0,54	-	(Sprules & Bowerman 1988)
Aquatique (mare)	22	0,47	-	(Warren 1989)
Aquatique (torrent)	34	0,19	-	(Tavares-Cromar & Williams 1996)
Aquatique (marais et torrent)	75	0,18	-	(Winemiller 1990)
Aquatique (torrent)	40	0,1	-	(Closs & Lake 1994)
Aquatique (lac)	182	0,14	-	(Martinez 1991)
Terrestre (désert)	30	0,66	-	(Polis 1991)
Terrestre (forêt tropicale)	44	0,23	-	(Goldwasser & Roughgarden 1997)
Terrestre (prairie)	77	0,04	-	(Martinez *et al.* 1999)
Terrestre (forêt tropicale)	136	0,14	-	(Reagan *et al.* 1996)
Marin (estuaire)	92	0,09	-	(Hall & Raffaelli 1991)
Marin (plâteau continental)	81	0,48	-	(Link 2002)
Marin (Grande Vasière)	15	0,35	0,13	(Le Loc'h 2004)
Marin (mer d'Irlande)	50	0,19	0,23	(Lees & Mackinson 2007)
Marin (mer du Nord)	68	0,22	0,36	(Mackinson & Daskalov 2007)
Marin (baie de Somme)	9	0,25	0,01	(Rybarczyk *et al.* 2003)
Marin (baie de Seine)	15	0,24	0,11	(Rybarczyk & Elkaim 2003)
Marin (Manche occidentale)	50	0,22	0,14	(Araujo *et al.* 2008)
Marin (cette étude)	15	0,43	0,19	Cette étude

Il semble néanmoins que pour les modèles dont les coefficients d'interaction permettent une plus grande complexité, apparaissent des exceptions à la règle d'une omnivorie peu présente (Pimm & Lawton 1980). Link (2002) a fait une comparaison entre les indices de connectance pour différents écosystèmes des trois grands domaines écologiques (les valeurs sont représentées en tableau IV.40 auxquelles nous avons rajouté d'autres valeurs marines disponibles). Les comparaisons des valeurs des indices de connectance sont à prendre avec précaution dans la mesure où celles-ci semblent proportionnelles au nombre de groupes dans le système (Christensen *et al.* 2000). Cependant, à nombre de groupes égaux, il semble que les systèmes marins affichent des valeurs plus fortes. (Link 2002) a également constaté que son modèle de réseau trophique marin semblait présenter une plus grande proportion d'omnivores que dans d'autres systèmes. De plus dans notre modèle, outre pour les espèces du compartiment omnivore, certaines espèces benthiques notamment du compartiment carnivore et certaines espèces de poissons principalement du compartiment poisson benthique benthivore et poisson benthivore et suprabenthivore se nourrissent potentiellement de proies animales mais également d'algues ou de détritus (Fauchald & Jumars 1979, Dauvin 1988). Il est suggéré que les organismes des systèmes marins sont plus généralistes et omnivores que dans les écosystèmes aquatiques continentaux ou terrestres dans la mesure où les systèmes comportant plus

d'espèces spécialistes auront tendance à avoir une faible valeur de connectance (Goldwasser & Roughgarden 1997, Link 2002).

Les flux d'énergie

L'énergie totale de modèle du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord et ses six divisions présente des valeurs de T (le flux d'énergie total du système qui représente « la taille de l'intégralité du système en termes de flux » (Ulanowicz 1986)) entre 502 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ en G&C à 1232 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ en BS, ce qui place le bassin oriental de la Manche et le sud de la mer du Nord ainsi que ses six divisions en intermédiaire entre les valeurs de taille des mers intérieures et des estuaires dont les valeurs sont présentées dans le tableau IV.41. Par ordre croissant de « taille de modèle », il viendrait la Manche occidentale (249,4 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) puis la mer du Nord, la mer d'Irlande, G&C, MN, MO et Sg (~450-600 $gC.m^{-2}.an^{-1}$), puis le modèle général (826 $gC.m^{-2}.an^{-1}$), la division Sf et BS (1000-1200 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) et enfin les estuaires d'abord français (2000-3500 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) et nord américains (>4000 $gC.m^{-2}.an^{-1}$). Il est intéressant de constater que la taille de Manche occidentale est plus faible de celle de la division Manche Orientale ainsi que la plupart des divisions de notre zone d'étude qui néanmoins tendraientt à se rapprocher du type mer du Nord. Il semblerait également que la proximité de fleuve augmente considérablement la « taille » des écosystèmes en effet la division BS est la plus grande des sept modèles et les valeurs des systèmes estuariens présentés sont bien plus importantes que celles des mers intérieures. Au sein de cette activité énergétique totale, les contributions des flux de retours aux détritus sont les plus grandes pour la totalité des modèles de la Manche (notre étude plus la Manche occidentale et les deux estuaires) associées à de forts taux d'exportation et à une efficacité de transfert moyenne parmi les plus faibles. En effet, G&C présente une valeur qui dépasse à peine les 10% (10,6%) alors que le modèle mer du Nord par exemple affiche 30,2%. Alors que dans les autres systèmes, mer du Nord et d'Irlande et estuaires nord américains, c'est la consommation qui domine et les efficacités de transfert sont plus élevées (au moins pour la mer du Nord : 30,2 et la mer d'Irlande : 25,4)

De plus les représentations de Lindeman (Lindeman 1942) du modèle général et de ses six sous-divisions (annexe IX) montre que l'essentiel du réseau trophique utilise la ressource détritique et que la production primaire est préférentiellement transférée au compartiment zooplanctonique. Ce résultat est en accord avec les modèle de Rybarczyk *et al.* (2003) et Rybarczyk & Elkaim (2003) pour la baie de Somme et l'estuaire de Seine respectivement, où les ressources détritiques étaient également plus utilisées que la production primaire (275,7 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ contre 34,3 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ pour la baie de Somme et 772,9 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ contre 307,1 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ pour la baie de Seine). Ce qui par extension semble montrer que le benthos est majoritairement basé sur la ressource détritique et que

le phytoplancton est très rapidement transféré dans le réseau trophique pélagique *via* le compartiment zooplanctonique. La Manche apparaît ainsi, et ce à tous les niveaux d'observations considérées, comme un écosystème où les flux détritiques sont très importants, ceux qui viennent d'un côté des composants de l'écosystème et de l'autre de l'extérieur de l'écosystème au travers des apports continentaux notamment. Le bassin oriental de la Manche et le sud de la mer du Nord montre, de la même façon que l'estuaire de Seine (Rybarczyk & Elkaim 2003), les caractéristiques d'un écosystème de transfert de matière. Il reçoit beaucoup de matière et en exporte une grosse fraction avec une faible efficacité d'utilisation de la matière sur place par les compartiments. C'est un état d'organisation qui ressemble plus à un écosystème relativement immature. Ce qui est notamment confirmé par le ratio B/T qui est le moins élevé pour le modèle général et les six divisions mais également pour les deux estuaires de Manche, la valeur n'est malheureusement pas disponible pour le modèle de Manche occidentale.

Les indices du système

L'indice d'omnivorie (IO) varie peu au sein des divisions de la zone d'étude, il est au minimum en MN avec 0,17 et au maximum en G&C et BS avec 0,2. Cet indice présente, de manière un peu différente de l'indice de connectance car la complexité du système n'est pas prise en compte, une manière d'évaluer la « linéarité » de l'énergie au sein du réseau trophique (Ulanowicz 1986). Il indique si l'énergie passe par tous les compartiments successivement ou seulement au travers de quelques uns avant de retourner aux détritus. Suivant cette logique, le tableau IV.41 montre que les modèles élaborés dans mon mémoire ont une linéarité intermédiaire entre les deux estuaires français (IO Somme= 0,01, IO Seine= 0,11), la Manche occidentale (IO= 0,14) et la grande vasière (IO= 0,13) qui présente donc une linéarité relative plus simple et la mer d'Irlande (IO=0,36) et deux baies nord américaines (Narragansett et Delaware ; IO=0,3) qui, de fait, sont plus complexes. La mer du Nord (IO=0,23) et la baie de Chesapeake (IO=0,2) ont une linéarité très proche de mes modèles.

L'indice FCI (Finn 1976) est principalement vu comme fortement corrélé à la maturité d'un système (Odum 1969), plus la fraction du « total system throughput » recyclé est importante (plus l'indice de Finn est élevé) plus la maturité du système sera significative. En revanche, (Baird *et al.* 1991) le considère plus comme un indicateur de stress ; en l'absence de stress le système est supposé développer une plus grande efficacité de recyclage. Le FCI dont la valeur est la plus faible se trouve en Manche occidentale (0,73%) suivie par deux des divisions sédimentaires (G&C : 1,5% et Sg : 3,5%) et une géographique (MN : 4%). Le modèle général, les divisions BS et MO ainsi que la baie de Somme montrent un taux de recyclage similaire (9,5-12%), les sables fins et la baie de Seine également (14-16%), les valeurs les plus élevées sont retrouvées en mer d'Irlande (41%) et en baie du

Tableau IV.41 : Paramètres globaux des sept modèles du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord (Général plus six divisions). Comparaison avec les modèles de différents types d'écosystèmes. En $g.m^{-2}.an^{-1}$ pour les flux et en $g.m^{-2}$ pour les biomasses.

Paramètre	Mer du Nord	Mer d'Irlande	Manche occidentale	Grande Vasière	Baie de Seine	Baie de Somme	Baie de Narragansett	Baie du Delaware	Baie de Chesapeake	Général	BS	MO
Source	(Mackinson & Daskalov 2007)	(Lees & Mackinson 2007)	(Araujo et al. 2008)	(Le Loc'h 2004)	(Rybarczyk & Elkaim 2003)	(Rybarczyk et al. 2003)	(Monaco & Ulanowicz 1997)	(Monaco & Ulanowicz 1997)	(Monaco & Ulanowicz 1997)	Cette étude	Cette étude	Cette étude
Biomasse totale (sans détritus)	19,1	13	6,8	0,85	22.3	27.44	16.64	13.48	10.99	6.86	8.21	4.59
Somme de toutes les consommations	212,6 (48%)	397,2 (65,2%)	54,9 (22%)	10881	1110.25 (30,8%)	322.76 (13,9%)	1790.04 (34,8%)	1383.77 (32,2%)	1493.68 (32,9%)	243.96 (29,5%)	350.39 (28,4%)	203.25 (31,8%)
Somme de toutes les respirations	91,8 (20,1%)	145,8 (23,9%)	27,5 (11%)	6583	623.19 (17,3%)	38.59 (1,7%)	316.05 (6,1%)	302.85 (13,7%)	625.1 (13,8%)	94.36 (11,4%)	121.67 (9,9%)	71.91 (11,2%)
Somme de toutes les exportations	-	-	-	-	548,4 (15,2%)	837,5 (36,2%)	378 (7,3%)	411,54 (9,6%)	263,7 (5,8%)	200.3 (24,2%)	314.4 (25,5%)	144.5 (22,6%)
Somme de tous les flux vers les détritus	133,5 (30,2%)	134,3 (22,1%)	92,7 (37,1%)	47780	1321.35 (36,7%)	1113.21 (48,1%)	1687.55 (32,8%)	1275.91 (27,1%)	1231.2 (27,1%)	287.61 (34,8%)	445.62 (36,1%)	220.47 (34,4%)
Total system throughput	441,5	608,8	249,4	-	3603.22	2312.05	5147.6	4301.6	4542.5	826	1232	640
Production primaire nette totale	2607	1958	2949	-	230.22	559.99	87.01	77.74	-292.03	232.56	324.36	153
Ratio												
Production primaire/respiration	0.98	0.46	3.71	-	-	-	-	-	-	2.47	2.67	2.13
Production primaire/biomasse	4.71	5.19	14.91	-	38.26	21.82	24.2	28.2	30.3	33.88	39.51	33.36
Biomasse totale/total system throughput	0.04	0.02	0.03	-	0.01	0.01	0.04	0.04	0.03	0.008	0.01	0.01
Indice												
Indice d'omnivorie	0.23	0.36	0.14	0.13	0.11	0.01	0.3	0.3	0.2	0.19	0.2	0.19
Indice de capacité	-	-	-	-	11325.3	6852	21986	18599	19900	2876	3932.6	2170.6
Indice d'ascendance	-	-	-	-	3944.3	2401.6	7365.3	6212.1	6228.7	923.5	1371.1	706.1
Indice A/C	20.6	19.9	36.7	-	34.8	35	33.5	33.4	31.3	32.1	34.9	32.5
Efficacité de transfert	30.2	25.4	11.7	11.8	-	-	-	-	-	7.9	5.5	7.1
FCI	20.24	41.2	0.73	-	16.1	12.2	48.2	37.3	24.1	9.44	11	12.66
Pêche												
Niveau moyen des captures	3.6	3.57	2.44	3.4	-	-	-	-	-	3.08	3.09	3.1
Efficacité des captures	0.00226	0.0075	0.00115	-	-	-	-	-	-	0.00107	0.000121	0.00101
Captures totales	0,2	0,05	0,11	-	-	-	-	-	-	0.25	0.04	0.15

Paramètre	MN	G&C	Sg	Sf
Source	Cette étude	Cette étude	Cette étude	Cette étude
Biomasse totale (sans détritus)	5.13	4.68	4.93	6.04
Somme de toutes les consommations	80.31 (14,7%)	43.33 (8,6%)	79.61 (14%)	328.74 (32%)
Somme de toutes les respirations	42.67 (7,8%)	20.48 (4,1%)	31.94 (5,6%)	112.72 (11%)
Somme de toutes les exportations	189.1 (34,7%)	226.5 (45,1%)	213.6 (37,5%)	224.4 (21,9%)
Somme de tous les flux vers les détritus	233.09 (42,8%)	226.52 (45,1%)	243.67 (42,8%)	360.34 (35,1%)
Total system throughput	545	502	569	1026
Production primaire nette totale	226.44	226.44	226.44	226.44
Somme de toutes les productions	248	240	258	375
Ratio				
Production primaire/respiration	5.31	11.06	7.09	2.01
Production primaire/biomasse	44.16	48.34	45.98	37.47
Biomasse totale/total system throughput	0.01	0.01	0.01	0.01
Indice				
Indice d'omnivorie	0.17	0.2	0.19	0.19
Indice de capacité	1415.1	1084.8	1487.6	3322.8
Indice d'ascendance	630.1	575.7	657.1	1114.1
Indice A/C	44.5	53.1	44.2	33.5
Efficacité de transfert	7.4	10.6	8.1	5
FCI	3.99	1.53	3.52	14.31
Pêche				
Niveau moyen des captures	3.08	3.1	3.09	3.1
Efficacité des captures	0.000225	0.000409	0.00034	0.000313
Captures totales	0.05	0.09	0.08	0.07

Delaware (37,3%) et de Narragansett (48,2%) (Tableau IV.41). Certaines critiques ont également émergé à propos des valeurs du FCI qui seraient faussée dans la mesure où elle n'intégrerait pas tous les flux impliqués dans le recyclage (Allesina & Ulanowicz 2004). De plus, le FCI ne suffit pas à décrire le système à lui seul, il existe d'autres indices comme la capacité de développement C qui représente la capacité maximale du système et reflète la complexité sous-jacente du système, directement reliée à ce dernier l'ascendance A est le niveau de capacité actuellement atteint par le système et enfin le ratio A/C représente en pourcentage le degré de développement du système comparé à sa maturité théorique (C). A la différence des résultats donnés par l'indice d'omnivorie, le modèle général du bassin oriental de la Manche ainsi que ses divisions présentent les valeurs de capacité les plus faibles. La plus faible est la division G&C (1084,8 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ bits), la division avec la capacité maximale étant BS (3932,6 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ bits), c'est trois fois moins élevé que la valeur de l'estuaire de la Seine (11325,3 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ bits) et cinq fois moins que les trois estuaires nord américains (~20000 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ bits). En revanche chacune des divisions a un degré de développement similaire voire supérieur à tous les autres modèles. En effet, les degrés de développement les plus faibles sont affichés dans le modèle général, en BS, MO et Sf (respectivement 32,1%, 34,9%, 32,5% et 33,5% de développement) c'est le développement atteint par les estuaires français et nord américains, il est même supérieur à celui de la mer du Nord et de la mer d'Irlande. Le maximum de développement atteint est en division G&C (53,1%) et en MN et Sg (44,5% et 44,2%) qui est une valeur proche de la baie de Dublin (42,2%) (Wilson & Parkes 1998).

Les paramètres liés à la pêche et aux captures ne sont pas très différents d'un système à l'autre. La quantité de capture moyenne du modèle général est très proche de celle de la mer du Nord (0,25 $gC.m^{-2}.an^{-1}$ et 0,2 $gC.m^{-2}.an^{-1}$), le même constat peut être fait également entre la Manche orientale, la Manche occidentale, G&C et Sg (0,09-0,11 $gC.m^{-2}.an^{-1}$) d'une part et BS, MN et Sf et la mer d'Irlande d'autre part (~0,05 $gC.m^{-2}.an^{-1}$).

IV.3.3/Organisation des sous divisions

La réalisation de sous-divisions intégrant à la fois le facteur géographique et le facteur sédimentaire est apparu cohérent dans l'évaluation des effets respectifs que ces deux facteurs pourraient avoir dans le fonctionnement trophique du compartiment benthique. Les caractéristiques de chacune des neuf sous-divisions ont été comparées à celles de son sédiment et de sa zone géographique afin de mettre en évidence une éventuelle prépondérance de l'un ou l'autre de ces facteurs. Tous les paramètres qui ont été pris en compte jusqu'à maintenant n'ont bien évidemment pas tous la même utilité pour atteindre le but défini précédemment. En effet, beaucoup d'outils et notamment les indices relatifs aux caractéristiques spécifiques des compartiments comme les EE ou

les indices de mortalités ne montrent peu ou pas de différences entre les différentes divisions qu'elles soient sédimentaires ou géographiques. Ainsi uniquement les valeurs « utiles » (i.e., présentant des différences entre les modèles des six divisions) sont présentées ici.

Les paramètres généraux

Les valeurs de paramètres généraux des différents sous-modèles ne montrent pas de claire tendance pour l'un ou l'autre des deux facteurs. Les flux, par exemple (figure IV.13 a), affichent une série de fortes valeurs détectables par des « pics » correspondant systématiquement à la division Sf (elle-même caractérisée par de très fortes valeurs de flux systématiques), à l'inverse les creux sont systématiquement caractérisés par le couplage de la division G&C avec l'une ou l'autre des divisions géographiques. Un « effet géographique » n'est cependant pas à exclure dans la mesure où la division BS seule présente également une forte valeur et qu'on constate que le couplage BS Sf présente la plus forte de toutes les sous-divisions. Ceci est également confirmé par les tendances montrées par la distribution de la biomasse et de la production. En effet en division BS, les valeurs de biomasse et de production sont plus importantes que les deux autres divisions géographiques et cette caractéristique se vérifie quelle que soit la division sédimentaire avec laquelle BS est couplée (figure IV.13 b). L'indice des capacités montre les mêmes tendances que celles des flux (figure IV.13c), en revanche ceci apparaît beaucoup moins clairement pour la distribution des A/C (indice de développement en %). En effet, la division la plus développée est G&C, cependant on ne retrouve pas de fortes valeurs dans les couplages G&C avec les autres divisions géographiques excepté MN. BS G&C et MO G&C ne présentent pas de valeurs très élevées.

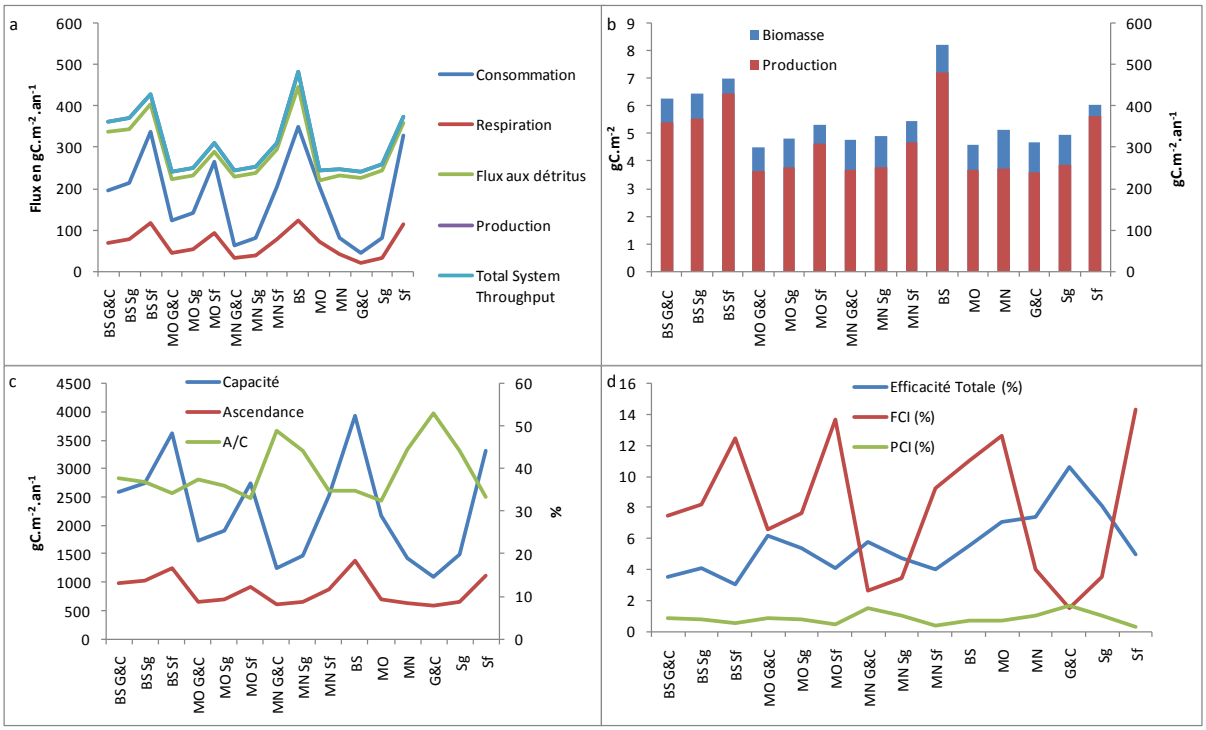


Figure IV.13 : Représentation de la variation des différents paramètres généraux des modèles de sous-divisions comparés à leurs divisions. a) Flux généraux, b) Biomasse et production, c) Indice de développement et d) Indices d'efficacité.

Au niveau des indices d'efficacité, il n'y a que le FCI qui affiche une tendance similaire aux flux.

L'organisation trophique

De la même manière que précédemment les liens trophiques les plus importants ont été représentés au sein d'un chemin trophique préférentiel, celui par lequel la plus grande quantité d'énergie va traverser le réseau trophique (tableau IV.42)

Tableau IV.42 : Chemin trophique préférentiel (flèches rouges) issus des représentations annuelles sous forme de diagramme pour le modèle général et ses six divisions

	1	2	3	4	5	6
BS G&C	D	B	Zpk	sbbF		
	Ppk	B	Zpk	sbbF		
BS Sg	D	B	Zpk	C	O	
	P	B	Zpk	C	O	
BS Sf	D	B	Zpk	C	O	
	P	B	Zpk	C	O	
MO G&C	D	B	M	O	C	
	P	B	M	O	C	
MO Sg	D	B	Zpk	bS	sbbF	
	P	B	Zpk	bS	sbbF	
MO Sf	D	B	M	bS	C	O
	P	B	M	bS	C	O
MN G&C	D	B	M	O	C	
	P	Zpk	C	O		
MN Sg	D	M	bS	C	O	
	P	Zpk	bS	C	O	
MN Sf	D	B	M	C	O	
	P	B	M	C	O	

A la différence des chemins trophiques préférentiels des divisions, il n'y a ici quasiment plus de poissons représentés. Ceci est sans doute dû au fait que la réduction spatiale à entrainer une quantité insuffisante de biomasse de poisson pour apparaître comme significatif dans les chaînes trophiques. Les chemins trophiques préférentiels ne semblent pas présenter particulièrement de caractéristiques appartenant à l'un ou l'autre des deux facteurs. Ils apparaissent au contraire comme tout à fait originaux, néanmoins il est possible d'identifier une proximité entre la sous-division BS G&C et la division BS. Les sous-divisions MO G&C et MN G&C apparaissent également proches de la division G&C notamment par la présence des carnivores et des omnivores. De la même manière, on constate l'implication des suspensivores suprabenthiques sur deux sous-divisions Sg (MO Sg et MN Sg) et sur la division Sg. Pour finir, les comparaisons des chemins trophiques préférentiels entre eux permettent d'établir quelques similitudes comme BS Sg et BS Sf. Un autre point intéressant concerne les déposivores, on peut observer sur les grilles de consommation (tableau IV.37) qu'ils présentent une importance plus conséquente dans le transfert de la matière au sein de toutes les sous-divisions MN et MO. Que ce soit à la fois les déposivores sélectifs et non sélectifs (MN G&C, MN Sf, MO Sg, MO Sf) qu'uniquement les non sélectifs (MN Sg). Les résultats ayant également montré que quelle que soit la division ou sous division, on pouvait constater un chevauchement trophique de ces deux unités, un effet sédimentaire est peut être constaté dans cette prépondérance des compartiments déposivores.

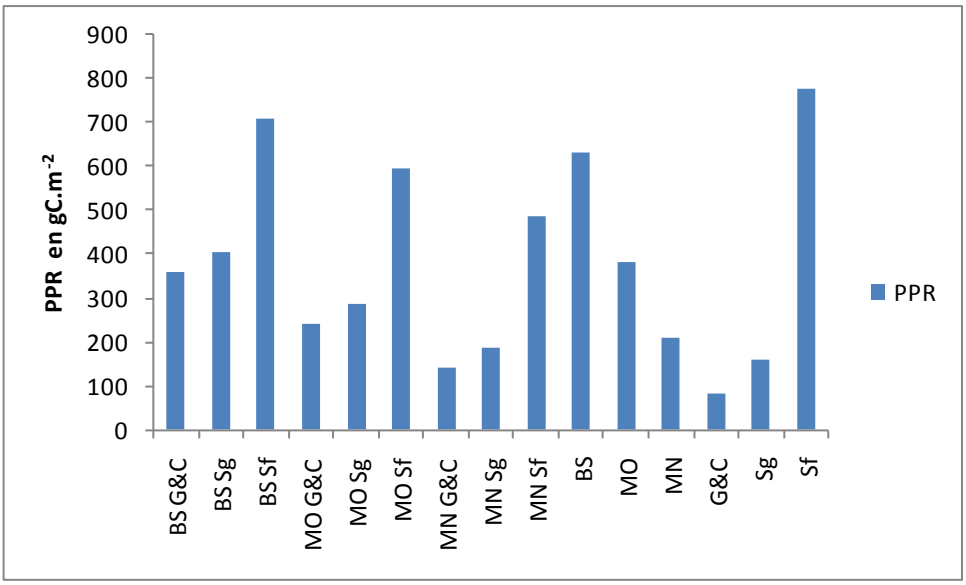


Figure IV.14 : PPR (Primary Production Required) pour soutenir l'intégralité du réseau trophique des neuf sous divisions et des six divisions de la zone d'étude.

Les valeurs totales de PPR (Figure IV.14) et d'impact trophique mixte semblent présenter des considérations proches mais différant sur certains points. En effet, elles semblent présenter un

patron de variation similaire au flux, c'est-à-dire que l'on constate une prépondérance assez nette des sédiments et principalement Sf (les valeurs les plus hautes et G&C (les valeurs les plus basses) mais les caractéristiques géographiques ne sont néanmoins pas complètement occultées, les sous-divisions de BS par exemple sont systématiquement les plus élevées et MN les plus faibles. L'impact trophique mixte en revanche semble montrer que principalement les sous-divisions d'une même zone géographique se ressemblent entre elles et principalement la baie de Seine mais de la même manière on constate également de grandes similitudes entre les sous divisions des sédiments G&C et Sf.

IV.3.4/Bilan

En bilan, il semblerait que, d'une manière générale, le facteur sédimentaire impose ses caractéristiques mais sans pour autant occulter les particularités géographiques. Il s'agirait d'une intégration des caractéristiques « mineures » géographiques au sein des caractéristiques « majeures » sédimentaires dont les importances varient suivant l'aspect du réseau trophique observé. A une exception près, cependant, la division BS apparaît toujours comme homogène au sein de ses sous-divisions. Dans son cas, les caractéristiques géographiques semblent primer par rapport aux caractéristiques sédimentaires. En ce qui concerne les sédiments, les divisions Sf et G&C se distinguent quasiment systématiquement de Sg. Ceci peut être expliqué par le fait qu'autant Graviers et Cailloutis et Sables fins représentent une communauté bio-sédimentaire benthique avérée, les Sables grossiers ne seraient qu'un écosystème de transition entre les deux, un faciès d'enrichissement ou d'appauvrissement en particules fines suivant l'orientation (Dauvin 1997a). La projection des stations (figure IV.15) montre qu'en effet les unités sédimentaires Sf et G&C se distinguent de Sg qui semble former un continuum entre les deux.

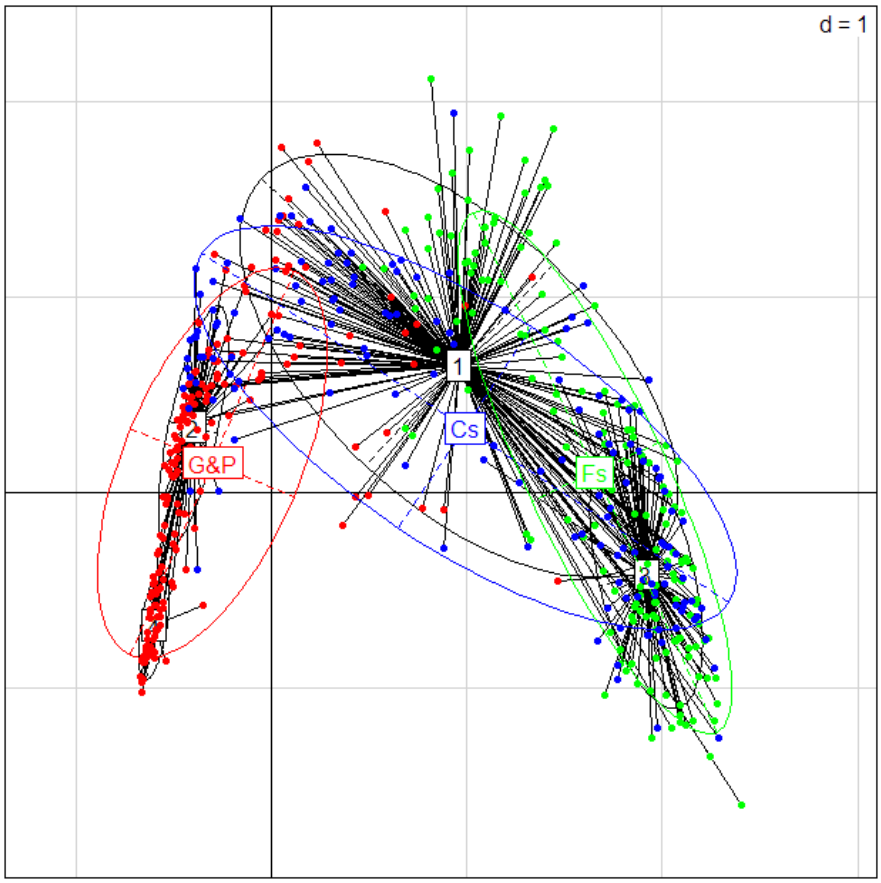


Figure IV.15 : Projection des stations utilisées dans le cadre des modélisations. Fs : Sable fin, Cs : Sable grossier et G&P : Graviers et Cailloutis

Enfin, pour chaque modèle, l'obtention des valeurs initiales a présenté des difficultés variables suivant les compartiments considérés. En effet, de part leur mobilité faible et la forte affinité à leur sédiment (Gray 1974), les valeurs initiales des paramètres physiologiques pour les divisions et sous-divisions des compartiments macrobenthiques ont été relativement aisé à définir. Il a « suffi » de définir un cortège spécifique différent par compartiment et par division, sous-division. En revanche, il en a été tout autrement pour les compartiments dont les données sont issues de la bibliographie. Tout d'abord les données bibliographiques, lorsqu'elles sont disponibles c'est en général pour un domaine géographique, elles ne le sont que rarement à l'échelle des divisions sédimentaires. Quelques informations étaient disponibles pour les bactéries suivant certains types de sédiments fins (Chardy 1987, Chardy & Dauvin 1992). Il en est de même pour la méiofaune autant où la recherche des valeurs initiales par division géographique a été relativement aisée, autant où elle est quasiment impossible par division sédimentaire. Le compartiment pélagique apporte, de par sa situation environnementale, un autre problème : avoir des données qui ne concerneraient que certains types de sédiment est probablement impensable, les masses d'eau et les organismes associés ne sont pas limités par une frontière entre, par exemple, sables fins et sables grossiers, à la

différence des espèces benthiques. En revanche, les limites physiques qu'impose la géographique au travers du trait de côte permettent d'avoir des estimations de paramètres qui sont propres aux divisions géographiques. De fait pour les compartiments pélagiques, pour une sous-division donnée, les caractéristiques de sa zone géographique ont souvent été appliquées, faute de données sédimentaires. Ceci a pu d'une certaine manière « favoriser » les caractéristiques géographiques aux dépens des sédimentaires.

En conclusion il semblerait que les facteurs géographiques et sédimentaires aient clairement un impact sur les fonctionnements trophiques benthiques avec certainement un effet sédimentaire plus prépondérant que l'effet géographique. Dans certains cas, les caractéristiques de ce dernier peuvent gagner en importance, comme en baie de Seine. En conséquence, il y aurait des structures trophiques différentes au sein des communautés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord qui seraient donc organisées fonctionnellement à la manière de ses communautés bio-sédimentaires en sous-unités trophiques dont les limites nettes restent encore à définir.

Dans ce cadre, la division baie de Seine se distingue assez nettement des deux autres divisions géographiques et les divisions Sf et C&G se distinguent de Sg. Sg, MN et MO semblent donc avoir des fonctionnements communs au sein desquels il serait peut être possible de définir d'autres fonctionnements en repensant les limites spatiales et sédimentaires. Dans l'état actuel de ce travail, quatre seulement de nos six unités (BS, Sf et G&C plus une dernière regroupant Sg, MN et MO) pourraient être considérées comme des unités fonctionnelles dont les structures trophiques diffèrent. Nous avons tenté de résumer les principales caractéristiques de ces quatre unités dans le tableau IV.43 informant sur les caractéristiques basiques de chacune : taille, maturité… De plus, nous y présentons la ressource initiale la mieux utilisée (Efficacité d'utilisation du NT1) ainsi que celle sur laquelle l'unité est essentiellement basée (Détritus ou Production Primaire) dans le même thème, la quantité de carbone en équivalent NT1 pour soutenir le réseau est présentée. Enfin, les principaux consommateurs primaires et les prédateurs supérieurs sont identifiés.

Tableau IV.43 : Principales caractéristiques des quatre unités fonctionnelles suggérées par les différents modèles ECOPATH du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord. B. : Biomasse, NT1 : Niveau Trophique 1, Det : Détritus, PP : Production primaire, PPR : Production primaire requise.

Unités	**Taille**	**B. de la faune**	**Maturité**	**Développement**	**Efficacité d'utilisation du NT1**	**Basé**
BS	Grand	Forte	Intermédiaire	Faible (~30%)	PP = Det	Det
Sf	Grand	Forte	Forte	Faible (~30%)	PP > Det	Det
G&C	Petit	Faible	Faible	Elevé (~50%)	PP < Det	PP
Sg,MN, MO	Intermédiaire	Faible	Intermédiaire	Moyen (~40%)	PP > Det	Det

	Prédateurs du NT1	**Prédateurs supérieurs**	**PPR**
BS	B, Zpk, M	C	Forte
Sf	B, Zpk, M, nsDF, bS	SbbF, bbF	Forte
G&C	B, Zpk, M, bS	SbbF, O	Faible
Sg,MN, MO	B, Zpk, M, bS	SbbF, O, C	Intermédiaire

Chapitre V : Analyses des traits biologiques

Malgré son intérêt incontestable dans l'aide à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes et dans sa capacité de synthèse des relations entre les espèces qui existent au sein de ceux-ci, la modélisation des réseaux trophiques apparaît rapidement limitée en termes d'évaluation du fonctionnement d'un écosystème. Principalement dans la mesure où cette approche ne fait intervenir qu'un unique attribut fonctionnel des espèces benthiques : le comportement trophique. Attribut qui, même s'il est d'une importance capitale, n'en est qu'un parmi les nombreux aspects fonctionnels caractérisant les espèces. L'ensemble de ces caractéristiques fonctionnelles ou traits biologiques apparaissent comme une approche alternative à l'analyse descriptive classique en écologie benthique. Ainsi, l'espèce n'est plus considérée au travers de sa seule nomenclature taxonomique mais comme un ensemble de différents attributs dont l'ensemble caractérise son rôle au sein de l'écosystème dans son ensemble.

Ce dernier chapitre est organisé en quatre parties, après avoir défini et présenté les intérêts que les analyses de traits biologiques offrent par rapport aux études taxonomiques, est présenté l'ensemble des traits biologiques choisis dans le cadre de cette étude et leurs attributs associés. Enfin, dans un cadre de prospective et d'ouverture de ce travail relatif à l'étude fonctionnelle des invertébrés benthiques, je propose, en résultats préliminaires, la distribution des traits biologiques décrits en Manche ainsi que le calcul d'un indice de bioturbation potentielle. Enfin, ce chapitre se termine par une publication en préparation portant sur la création d'une base commune de données sur les traits biologiques des invertébrés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord.

V.1/Principes de l'analyse de la macrofaune au travers des traits biologiques

La diversité fonctionnelle est un attribut majeur du fonctionnement des écosystèmes (Hooper *et al.* 2005), l'évaluation de cette diversité apparaît ainsi comme un défi majeur en écologie contemporaine. Un certain nombre d'indices ont ainsi été développés (voir Laliberté & Legendre (2010) pour une revue) mais malgré tout aucun consensus n'existe pour le moment. Tous ont cependant en commun d'être basés sur l'identification et la prise en compte des traits biologiques. En effet, pour comprendre comment des changements dans la richesse ou la composition spécifique et la biodiversité en général influence les propriétés d'un écosystème, il est nécessaire de connaître les propriétés fonctionnelles des espèces impliquées. Hooper *et al.* (2005) en donnent une définition précise : « les traits fonctionnels sont ceux qui influencent les propriétés de l'écosystème ou les réponses des espèces aux conditions environnementales ». Cette diversité fonctionnelle a principalement été utilisée en écologie terrestre et majoritairement en botanique (Lavorel & Garnier 2002, Garnier *et al.* 2006) et en écologie aquatique continentale (Charvet *et al.* 1998, Charvet *et al.*

2000, Dolédec *et al.* 2006). Le nombre d'études en milieu marin sont, en revanche, beaucoup moins nombreuses (Bremner *et al.* 2003a, Bremner *et al.* 2003b, 2006b, Marchini *et al.* 2008)

La méthode de l'analyse au travers des traits biologiques permet d'incorporer à la fois des informations relatives à la distribution des espèces mais également leurs caractéristiques biologiques. Ce qui, en conséquence, permet d'évaluer les relations entre la variabilité environnementale et les traits fonctionnels de la macrofaune benthique. Cette approche permet également de s'affranchir de problèmes méthodologiques intimement liés aux méthodes d'études dites « descriptives » et principalement les fluctuations naturelles annuelles ou inter-annuelles des populations d'invertébrés benthiques dues aux variations dans les recrutements. Les espèces présentes toute l'année afficheront des traits caractéristiques qui seront compatibles avec les pressions environnementales. Il en découle de pouvoir qualifier et quantifier les propriétés essentielles au fonctionnement des écosystèmes et éventuellement de pouvoir relier certains forçages à certains traits.

V.2/Choix des traits biologiques

Les traits biologiques sont définis comme des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques mesurables à l'échelle individuelle sans lien avec la communauté, l'environnement ou d'autres niveaux d'organisation (Violle *et al.* 2007). Les traits peuvent être classés en deux catégories, les traits qualitatifs (guilde trophique, développement larvaire) présentent des modalités (carnivore, planctotrophique…) et les traits quantitatifs (durée de développement larvaire, taille des œufs…) affichent différentes valeurs (100 µm, 2 semaines…), chaque modalité ou valeur d'un trait est appelé attribut fonctionnel (Lavorel *et al.* 1997). Grâce à l'accessibilité relativement aisée des individus dans les études fonctionnelles en botanique, les traits sont choisis en fonction de leur importance dans le fonctionnement de l'écosystème (trait effet) ou de la réponse du taxa face à un stimulus environnemental (trait réponse) (Lavorel & Garnier 2002). Des méthodologies ont, à ce propos, été mises en place de manière à standardiser toutes les mesures prises sur le terrain (Garnier *et al.* 2006). En écologie marine, en revanche, et en écologie benthique subtidale essentiellement, les espèces sont moins directement accessibles et les connaissances sur les traits et leurs attributs dépendent ainsi des informations, souvent issues d'expérimentations, contenues dans la bibliographie avec toutes les incertitudes et contradictions que ces sources peuvent présenter (Bremner *et al.* 2003b, 2006a).

Les 651 espèces benthiques présentes dans la base de données que j'ai réalisée, sont issues de toute la zone d'étude et de tous types de substrat. Pour chacune de ces espèces, les informations relatives à un total de 21 traits biologiques ont été rassemblées et divisées en trois groupes

principaux : les traits morphologiques (six), les traits écologiques (sept) et les traits d'histoire de vie (huit), ils sont présentés en annexe X et XI.

V.2.1/Traits morphologiques

La catégorie des traits morphologiques regroupe tout ce qui concerne la description du taxa. Il s'agit de la catégorie de trait la plus aisée à constituer dans la mesure où elle concerne des considérations directement observables sur les individus. Un exemple est donné pour chaque trait dans le tableau IV.1 pour le bivalve *Abra alba*.

- Taille

Taille moyenne du taxa (en mm), c'est un trait quantitatif où les valeurs suivantes ont été distinguées. 1 à 20 ; 20 à 50 ; 50 à 100 et >100.

- Biomasse

Biomasse moyenne du taxa (en mg), trait quantitatif présentant les valeurs suivantes. <0,5 ; 0,5 à 2 ; 2 à 5 ; 5 à 10 ; 10 à 50 ; >50.

- Fragilité

Probabilité ou facilité de cassure à la suite d'un choc physique à la suite d'une perturbation au niveau du fond (pêche, extraction de granulat). Trait qualitatif dont les modalités sont les suivantes. « Fragile » : peu tolérant aux impacts physiques, probabilité de cassure élevée ; « Intermédiaire » : capable de supporter des impacts mineurs ; « Robuste » : assez résistant pour supporter des impacts physiques forts.

- Forme

Il s'agit de la forme générale du taxa, c'est un trait qualitatif où les modalités suivantes ont été définies. « Ovale » : espèce de forme arrondie occupant essentiellement deux dimensions (plate) ; « Ovoïde » : espèce de forme arrondie occupant les trois dimensions à la manière d'une sphère ; « Rubban » : espèce longue vermiforme étant aplatie dorso-ventralement de manière plus ou moins prononcée ; « Cylindrique » : espèce longue vermiforme peu aplatie dorso-ventralement, forme générale de cylindre ; « Conique » : espèce en forme de cône ou de pyramide.

- Flexibilité

Degré selon lequel une espèce peut se plier sous l'action d'une pression mécanique. Trait qualitatif présentant les modalités suivantes. « Basse (0-10°) » : espèce ne pouvant pas ou peu se

plier; « Moyenne (10-45°) » : espèce pouvant légèrement se plier ; « Haute (45°<) » : espèces très flexible avec peu ou pas de parties dures.

- Protection des adultes

Catégorie de protection que l'individu adulte d'une espèce a développé. Trait qualitatif présentant les modalités suivantes. « No » : pas de protection ; « Coquille » : espèces dont les parties molles sont protégées par une coquille ; « Abri » : espèce se protégeant grâce à une structure qu'elle n'a pas synthétisé elle-même ; « Carapace » : espèce entourée d'une carapace chitineuse ; « Tube/Test » : espèce synthétisant un tube ou une test protecteur calcaire ou composé de détritus et sédiment mélangés à un mucus « ciment ».

Tableau V.1 : Exemple d'attributs des traits morphologiques sur le bivalve *Abra alba*

Traits morphologiques	Attributs
Taille	20 à 50 (25 mm)
Biomasse	10 à 50 (20 mg)
Fragilité	Intermédiaire
Forme	Ovoïde
Flexibilité	Nulle
Protection des adultes	Coquille

V.2.2/Traits écologiques

Cette catégorie regroupe les traits relatifs aux comportements des espèces dans leur environnement, qu'il s'agisse d'un comportement actif (effet du taxa sur l'environnement) ou passif (effet de l'environnement sur le taxa). Le tableau V.2, illustre ces différentes catégories au travers du bivalve *Abra alba*.

- Mobilité

Façon dont les individus adultes du taxa se meuvent dans, sur ou au-dessus de l'interface eau-sédiment. Il s'agit d'un trait qualitatif avec cinq modalités. « Sessile » : espèce n'ayant aucune mobilité ; « Creuseur » : espèce se mouvant principalement dans le sédiment ; « Rampeur » : espèce se mouvant à la surface du sédiment et n'ayant pas d'appendices locomoteurs ; « Marcheur » : espèce se mouvant à la surface du sédiment avec des appendices locomoteurs ; « Nageur » : espèce capable de nager dans la colonne d'eau.

- Position environnementale

Position préférentielle de l'espèce par rapport à l'interface eau-sédiment. Trait qualitatif présentant deux modalités. « Endofaune » : espèce vivant sous l'interface eau-sédiment ; « Epifaune » : espèce vivant au dessus de l'interface eau-sédiment.

- Bioturbation

Effet du taxa sur le sédiment sur ou dans lequel il vit dû à son mode de nutrition ou/et de déplacement. Les modalités de ce trait qualitatif ont été reprises de Dauwe *et al.* (1998). « No » : pas de bioturbation ; « SURF » : « surface deposition », défécation à l'interface eau sédiment de particules prises dans la colonne d'eau, exemple : polychète tubicole (dont la forme est en U type *Chaetopterus variopedatus*) déposivore de surface ou suspensivore (*Ampharete baltica*), bivalve (*Cerastoderma edule*) ; « CON » : « conveyor belt transport », transport des particules depuis la profondeur vers la surface. Polychète déposivore de subsurface vivant la tête en bas Maldanidae (*Euclymene oerstedi*) et certains Capitellidae ; « REV » : « reverse conveyor belt », enfouissement des particules de la surface vers les profondeurs, essentiellement dû aux polychètes déposivores non tubicoles type *Magelona* sp ; « DIFF » : « diffusive mixing », transport diffusif des particules résultant de l'activité des espèces « free-living », exemple : polychète carnivore (*Nephtys* sp) et déposivore de subsurface, crustacés creuseur de galeries ou libre type callianasse (*Upogebia deltaura*) ou amphipode (*Urothoe* sp).

- Guilde trophique

Mode de nutrition du taxa, il s'agit d'un trait qualitatif présentant sept modalités divisées en deux catégories : *macrophage : « carnivore » : prédateur actif ne mangeant que des proies vivantes ; « nécrophage » : ne mangeant que des cadavres ; « omnivore » : mangeant l'un ou l'autre des proies indifféremment.

*microphage : « suspensivore » : se nourrit des particules en suspension dans la colonne d'eau ; « déposivore sélectif » : se nourrit des particules déposées à la surface ou enfouies en subsurface avec une sélection active de la taille des particules ; « déposivore non-sélectif » : Se nourrit des particules déposées à la surface ou enfouies en subsurface sans sélection, ingestion de sédiment+matière organique rejet de sédiment, très fort taux d'égestion ; « mixte » : se nourrit indifféremment à la manière d'un déposivore ou d'un suspensivore.

- Groupe écologique

Degré de résistance à l'enrichissement en matière organique. Cette caractéristique est basée sur les travaux de Glémarec & Hily (1981), Hily & Glémarec (1990) (Cf. Chapitre I.3.2.3 ou Dauvin (1993)). Trait qualitatif présentant cinq modalités. « GE1 » : espèces sensibles, premières à disparaître (amphipodes) ; « GE2 » : espèces indifférentes, présentes toujours en faible abondance, peu de variations saisonnières : Glyceridae, Nephtyidae ; « GE3 » : espèces tolérantes, pouvant disparaître dans un premier temps mais réapparaissant en plus grand nombre : Spionidae, *A. alba* ;

« GE4 » : espèces opportunistes de second ordre : Cirratulidae ; « GE5 » : espèces opportunistes de premier ordre pouvant vivre en conditions anoxiques: *Capitella capitata*, *Scolelepis fuliginosa*, Oligochaeta.

- Préférendum sédimentaire

Sédiment préférentiel dans ou sur lequel l'espèce sera le plus probablement trouvée. Trait qualitatif avec cinq modalités. « Vase » : espèces vivant préférentiellement dans les sédiments à dominante vaseuse ; « Sable » : espèces vivant préférentiellement dans les sédiments à dominante sableuse ; « Gravier » : espèces vivant préférentiellement dans les sédiments à dominante graveleuse ; « Cailloutis » : espèces vivant préférentiellement sur les fonds durs ; Biologique : espèces ayant pour substrat une autre composante biologique : algues, herbiers, Hydraires, éponges… Ce trait présente des attributs non exclusifs ainsi une espèce d'affinité sablo-vaseuse sera « enregistrée » comme étant affine des vases et des sables.

- Sociabilité

Trait définissant le degré auquel les individus d'une même espèce sont liés les uns aux autres. Il s'agit d'un trait qualitatif de trois modalités. « Solitaire » : espèces dont les individus vivent seuls, non grégaire ; « Grégaire » : espèces dont les individus vivent en groupe ou communauté de manière intrinsèque (dont les rassemblements ne sont pas mûs par des pressions environnementales et dont les larves ou des juvéniles subissent l'attraction systématique des communautés adultes installées) ; « Colonial » : espèces dont les individus produits de manière végétative (polypes, zooides) restent associés entre eux.

Tableau V.2 : Exemple d'attributs des traits écologiques sur le bivalve *Abra alba*

Traits écologiques	Attributs
Mobilité	Creuseur
Position environnementale	Endofaune
Bioturbation	Surface deposition
Guilde trophique	Mixte
Groupe écologique	GE 3
Préférendum sédimentaire	Vase, Sable
Sociabilité	Solitaire

V.2.3/Traits d'histoire de vie

Cette dernière catégorie regroupe tous les traits relatifs aux traits d'histoire de vie des espèces, c'est-à-dire les traits en rapport avec les événements majeurs au cours de la vie d'un individu qui contribuent directement à la production et à la survie des descendants. A nouveau pour chaque trait, un exemple avec le bivalve Abra alba est donné dans le tableau IV.3.

- Taille moyenne de l'œuf

Il s'agit d'un trait quantitatif portant sur la taille moyenne d'un œuf mature, prêt à être fécondé (en µm). Nous avons défini les valeurs suivantes : <100 ; 100 à 200 ; 200 à 300 ; >300.

- Fécondité

Trait quantitatif, renseignant sur la fécondité d'une espèce c'est-à-dire le nombre moyen d'œufs produits par ponte ou en une année dans le cas d'une ponte continue. Cinq valeurs ont été prises en compte (en nombre d'œufs) : <100 ; 100 à 1 000 ; 1 000 à 10 000 ; 10 000 à 100 000 ; >100 000.

- Lieu de ponte

Trait qualitatif relatif au futur des œufs matures et/ou fécondés et à leur éventuelle protection. Cinq modalités ont été définies. « P.L. » : ponte Libre, directement dans la colonne d'eau ; « GEL » : ponte protégée par un gel ; « CAPS » : ponte protégée par une capsule ; « ADU » : ponte protégée par la protection de l'adulte (tube, carapace, marsupium…) ; « INS » : ponte protégée dans le corps de l'adulte (vivipare, ovovivipare).

- Trait reproductif

Le trait reproductif renseigne sur le nombre d'événements reproducteurs possibles dans la vie d'un individu. Trois modalités ont été définies (trait qualitatif) : « Polytelic » : itéropare, plusieurs reproductions dans la vie d'un individu ; « Monotelic » : semelpare strict dès que l'individu pond il meurt ; « Continue/Semi-continue » : espèce ayant des durées de vie courtes un à deux ans maximum ayant une ponte continue ou étant capable de plusieurs avant leur mort.

-Type larvaire

Les invertébrés benthiques présentent différents types de développement larvaire. Thorson (1946) a distingué trois catégories majeures d'invertébrés qui peuvent être classées en trois modalités (trait qualitatif). « Direct » : sans phase larvaire pélagique ; « Lc » : lecitotrophique, larve pélagique qui subsiste sur ses propres réserves, qui n'a donc pas de prélèvement actif de nourriture ; « Pk » : planktotrophique, larve pélagique se nourrissant dans la colonne d'eau, activité prédatrice.

- Durée de vie larvaire

La durée de vie larvaire est fortement associée au trait précédent dans la mesure où elle ne concerne que la durée de vie pélagique de la larve. Il s'agit d'un trait quantitatif présentant six

valeurs (en jour) : 0 : pas de vie larvaire pélagique ; <1 : vie larvaire très courte ; 2 à 15: vie larvaire courte ; 16 à 30: vie larvaire moyenne ; 31 à 60: vie larvaire longue ; >60 : vie larvaire très longue.

- Saison de reproduction préférentielle

Trait qualitatif saisonnier informant sur la/les périodes(s) de l'année à laquelle/auxquelles la majorité des individus de l'espèce donnée se reproduisent: « Eté » : mi-juin jusqu'à mi-septembre ; « Automne » : mi-septembre à mi-décembre ; « Hiver » : mi-décembre à mi-mars ; « Printemps » : mi-mars à mi-juin. De la même manière que pour le sédiment, ces attributs ne sont pas exclusifs ainsi une espèce qui a une période de reproduction durant toute l'année sera « enregistrée » comme se reproduisant les quatre saisons.

- Durée de vie des adultes

Trait qui relate l'espérance de vie moyenne des adultes de l'espèce concernée. C'est un trait quantitatif pouvant prendre cinq valeurs (en année). <1 : espèce annuelle à durée de vie très courte ; 1 à 3: espèce à durée de vie courte ; 3 à 6 : espèce à durée de vie moyenne ; 6 à 10 : espèce à longue durée de vie ; >10 : espèce à durée de vie très longue.

Tableau V.3 : Exemple d'attributs des traits d'histoire de vie sur le bivalve *Abra alba*

Traits d'histoire de vie	Attributs
Taille moyenne de l'œuf	<100 (60 µm)
Fécondité	10 000 à 100 000 (15-17 000 œufs)
Lieu de ponte	P.L.
Trait reproductif	Continu/semi continu
Type larvaire	Planctotrophique
Durée de vie larvaire	>60 jours (2 à 4 mois)
Saison de reproduction préferentielle	Printemps, Eté, Automne, Hiver (février à novembre)
Durée de vie des adultes	1 à 3 ans (18 à 24 mois)

V.3/Analyses des traits biologiques

L'analyse des traits biologiques n'a, dans le cadre de cette étude, pu se faire que de manière préliminaire. Les résultats présentent un « tour d'horizon » de la distribution des traits biologiques dans le bassin oriental de la Manche et au sud de la mer du Nord.

V.3.1/Distribution des traits biologiques en Manche

La publication présentée ci-après s'est focalisée principalement sur les traits écologiques et d'histoires de vie. Les résultats relatifs aux traits morphologiques n'y ont pas été inclus. Pour ne pas que la lecture de ce chapitre soit confuse, tous les résultats ont été présentés ci-après. Les traits écologiques et d'histoires de vie seront donc présentés deux fois : dans la partie V.3 et dans la publication (partie V.4).

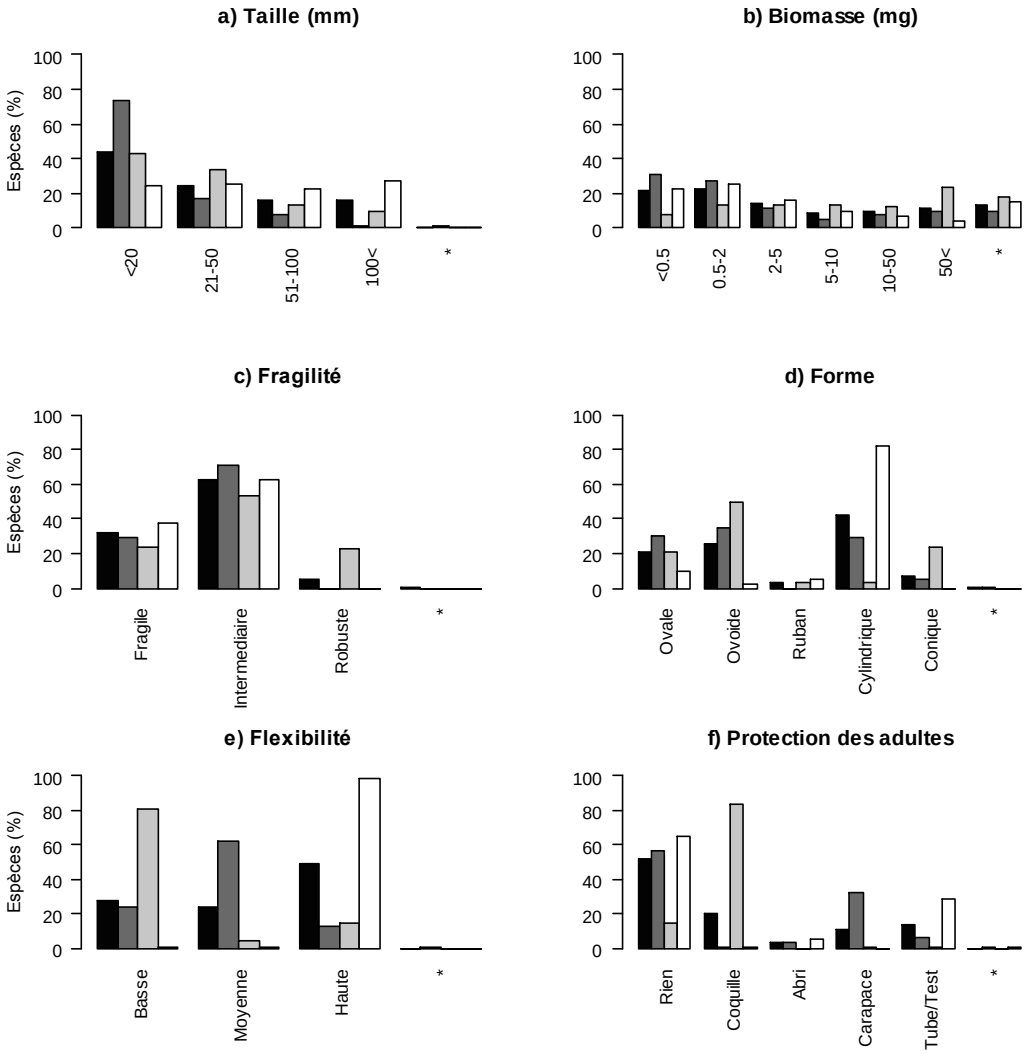


Figure V.1 : Distribution des traits morphologiques et leurs attributs respectifs au sein des principaux groupes taxonomiques benthiques. ■ : tout groupe confondu, ■ : Crustacés, ■ : Mollusques, □ : Polychètes.

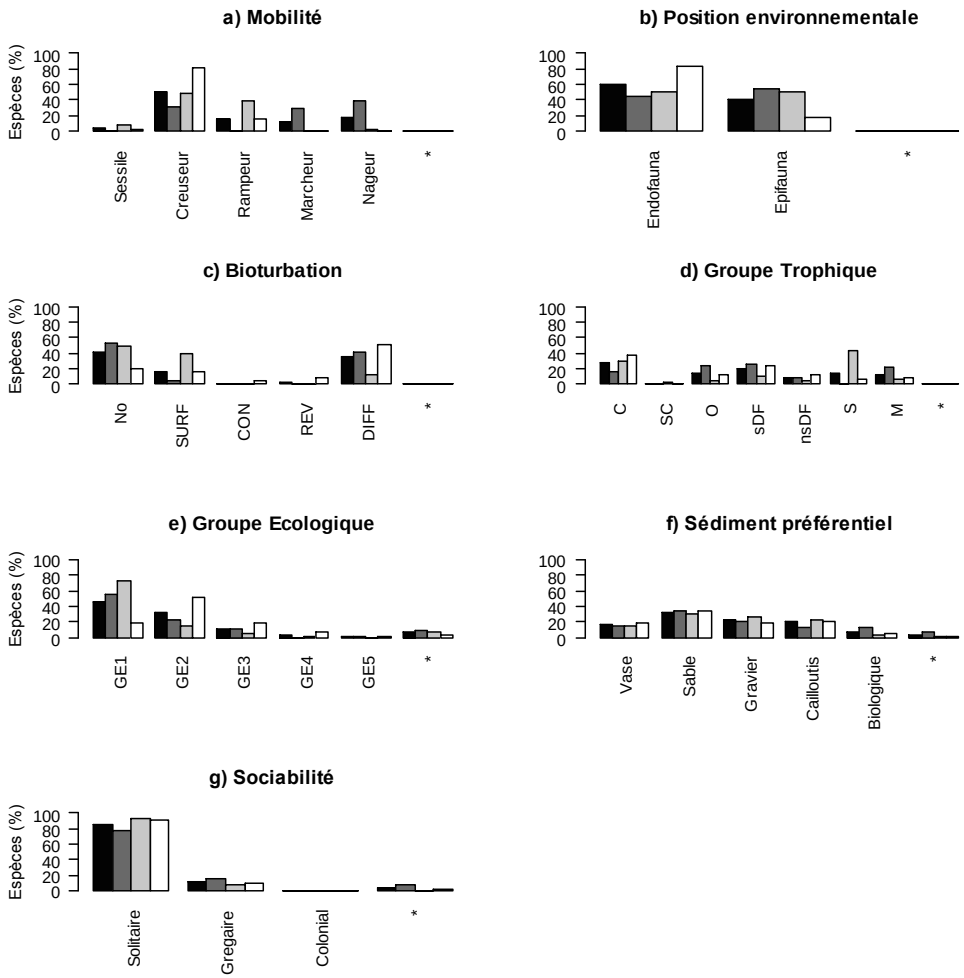


Figure V.2 : Distribution des traits écologiques et leurs attributs respectifs au sein des principaux groupes taxonomiques benthiques. ■ : tout groupe confondu, ■ : Crustacés, ■ : Mollusques, □ : Polychètes.

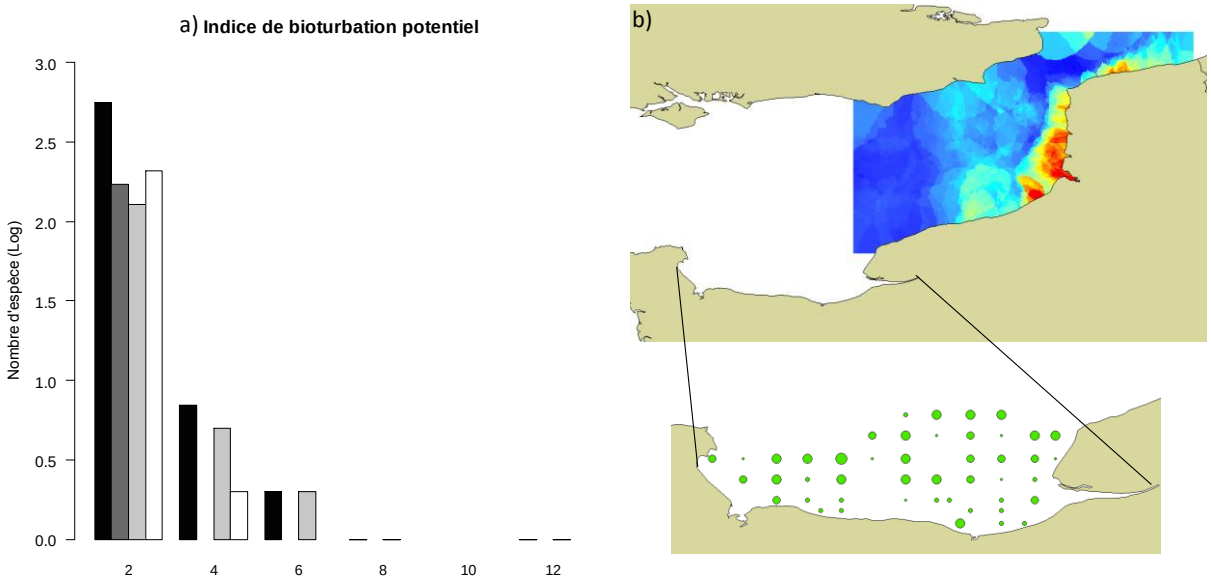


Figure V.3 : a)Distribution des valeurs d'Indice bioturbation potentiel (BPI) au sein des principaux groupes d'invertébrés benthiques ■ : tout groupe confondu, ■ : crustacés, ■ : Mollusques, □ : Polychètes. b) Distribution des valeurs moyennes de BPI dans le bassin oriental de la Manche et dans la partie sud de la mer du Nord.

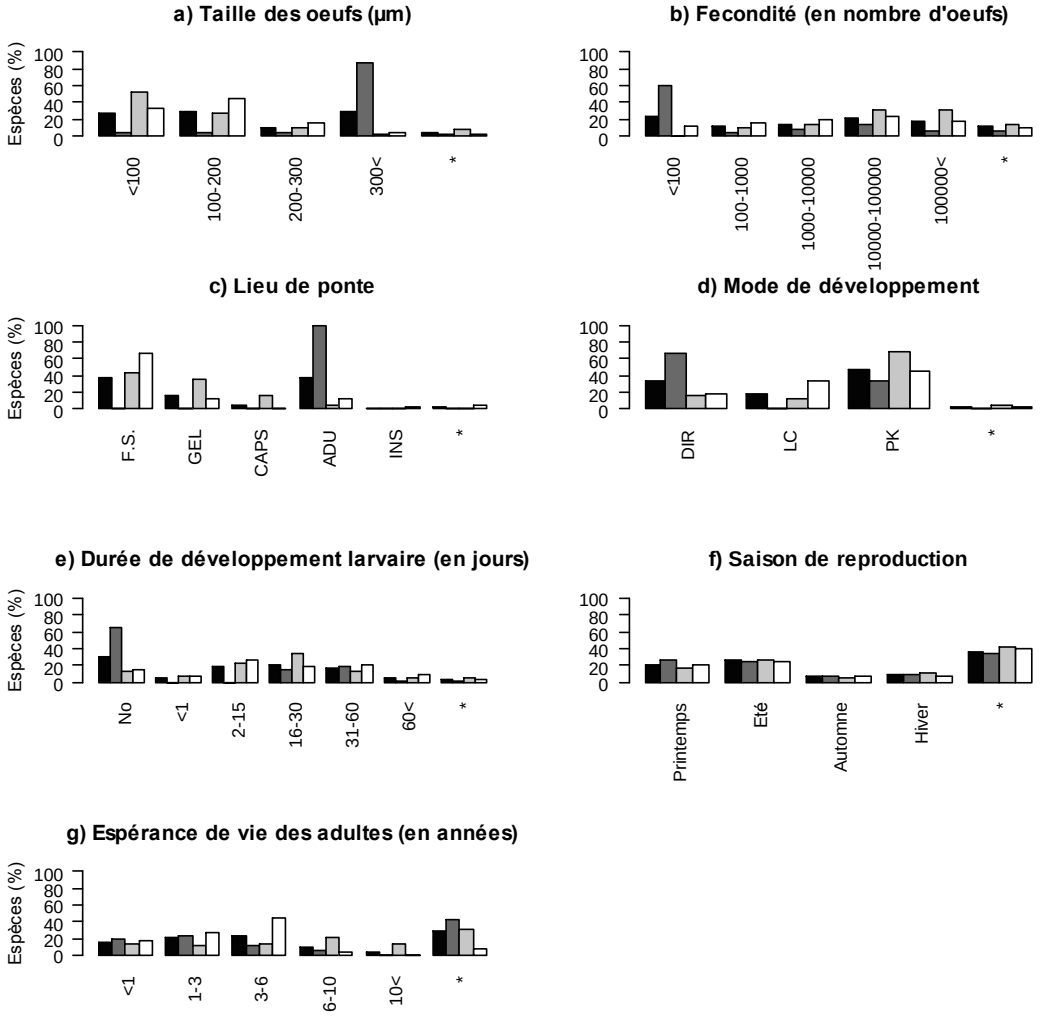


Figure V.4 : Distribution des traits d'histoire de vie et leurs attributs respectifs au sein des principaux groupes taxonomiques benthiques. ■ : tout groupe confondu, ■ : Crustacés, ■ : Mollusques, □ : Polychètes.

Considérations générales

Les représentations des distributions des différents traits au sein des grands groupes d'invertébrés benthiques (figures V.1, V.2 et V.4) permettent une visualisation synthétique des principales caractéristiques fonctionnelles des organismes benthiques dans le bassin oriental de la Manche et en sud mer du Nord. Ainsi, en termes de morphologie, les invertébrés benthiques de la zone sont majoritairement de taille et de masse modeste (<20mm et <2mg, figure V.1a et b). Il apparaît aussi qu'ils sont principalement d'une fragilité forte ou intermédiaire (figure V.1c) et qu'environ 50% de tous les groupes confondus ne présentent pas de protection à l'état adulte (figure V.1 f). D'un point de vue strictement écologique, il apparaît que la majorité d'entre eux vivent sous l'interface eau-sédiment (endofaune) et qu'ils sont donc préférentiellement creuseurs (V.2a et b).

Selon les critères de Borja *et al.* (2000) dont le catalogue peut être trouvé sur http://ambi.azti.es, environ 70% des espèces sont du groupe écologique 1 ou 2 (figure V.2e) ce qui semble indiquer que les espèces dites « sensibles » à l'enrichissement en matière organique sont majoritaires dans la zone. De manière sensiblement différente aux deux précédentes catégories de traits, il semble plus difficile de définir des considérations générales à partir de la catégorie des traits d'histoire de vie, à l'exception cependant des traits relatifs au développement larvaire. En effet, le développement planctotrophique (larve pélagique prédatrice) semble être le mode de développement préféré (V.4 d) avec une durée de vie pélagique de 2 à 60 jours (V.4 e). De la même manière l'espérance de vie des adultes de ces espèces s'étale principalement de 1 à 6 ans (V.4 g).

Considérations taxonomiques

Au-delà des précédentes considérations générales, il est possible de définir ce qu'il conviendrait d'appeler « un groupe zoologique type » qui présente les caractéristiques principales de toutes les espèces le constituant. Les considérations sur la forme ou les modes de protections mises à part, les mollusques et les crustacés semblent présents de manière similaire au-dessus et au-dessous de l'interface eau-sédiment, les polychètes en revanche sont clairement dominants dans l'endofaune (figure V.2 b). Ainsi le mixage diffus (diffusive mixing) apparaît comme leur activité bioturbatrice principale (comme les crustacés) les mollusques étant dans leur grosse majorité plus adeptes du dépôt à la surface (surface deposition) (V.2 c). Les comportements alimentaires ont eux aussi leur groupe préférentiel, les polychètes sont essentiellement carnivores, les crustacés oscillent entre omnivorie et déposivorie alors que les mollusques sont suspensivores (figure V.2 d). Un aspect intéressant de ce concept de « groupe zoologique type » concerne les traits d'histoires de vie. Le « crustacé type » présente de gros œufs (>300 µm) et une fécondité globalement faible (<100 œufs) (figure V.4 a et b) ; 100% des espèces protègent leur ponte au sein de leur propre structure corporelle (figure V.4 c). La plupart ont une reproduction directe (>60%) et lorsqu'ils ont un développement planctotrophique (25%), la durée de vie larvaire pélagique s'étale entre 16 et 60 j. (figure V.4 d et e). Les polychètes et les mollusques présentent de grandes similitudes en termes de traits d'histoires de vie. A la différence des crustacés, ils possèdent des œufs plutôt petits (100-200 µm) associés à une forte fécondité (1 000 à 100 000 œufs pour les polychètes et 10 000 à 100 000 et plus pour les mollusques) (figure V.4 a et b). Les deux groupes affichent principalement une ponte libre dans la colonne d'eau, même si les mollusques présentent un nombre important d'espèces (~30%) qui opèrent une protection par gel également (figure V.4 c). Les deux groupes ont un développement essentiellement planctotrophique mais pendant que les polychètes ont une durée de vie larvaire de 2 à 15 j. essentiellement, les mollusques eux restent plus probablement entre 16 et 30 jours dans la colonne d'eau (figure V.4 d et e).

Indice de bioturbation potentiel

L'indice de bioturbation potentiel ou « Bioturbation Potential Index » (BPI) est un indice défini par Solan *et al.* (2004) pour évaluer l'influence de l'érosion de la biodiversité marine sur les processus bioturbatoire. Selon le modèle développé par ces auteurs, le BPI se calcule comme suit :

$$BPI = \bar{B}^{0,5} \times M \times R$$

Avec :
$\bar{B}$: la biomasse moyenne de l'espèce en gramme
M : la mobilité de l'espèce dans la matrice sédimentaire
R : l'activité de bioturbation de l'espèce.

Solan *et al.* (2004) a catégorisé ses paramètres M et R de manière à ce qu'ils reflètent une activité croissante dans le sédiment. Cependant, nous avons légèrement modifié ces catégories de manière à ce qu'elles coïncident avec celles que nous avions déjà définies. Les catégories de Solan *et al.* (2004) et leurs correspondances avec la présente étude sont présentées au tableau V.4.

Tableau V.4 : Correspondance entre les catégories définies par Solan *et al.* (2004) et les catégories définies lors de la présente étude.

Valeurs	**Mobilité (M)**		**Bioturbation (R)**	
	{Solan *et al.* (2004)	Présente étude	Solan *et al.* (2004)	Présente étude
0	Rien	Epifaune&Cailloutis/Biologique		
1	Dans un tube fixe	Sessile &tube	Epifaune qui bioturbe l'interface eau sédiment	Epifaune&Vase/Sable/Gravier
2	Mouvement limité/sessile	Sessile	Bioturbateurs de surface (1-2cm)	Surface deposition (SURF)
3	Mouvement lent dans le sédiment	Creuseur & déposivore sélectif ou non, suspensivore	Déposivore tête en haut/en bas qui transporte le sédiment de la surface vers le fond et vice versa	Conveyor belt (CON) et reverse conveyor belt (REV)
4	Mouvement libre *via* un système de galeries	Creuseur et carnivore et/ou omnivore	Biodiffuseurs	Diffusive mixing (DIFF)
5			Régénérateur, excavateur	Diffusive mixing (DIFF)

Solan *et al.* (2004) n'ont pris en compte que les communautés des sédiments meubles, nous avons donc rajouté une catégorie de « bioturbateurs » vivant en tant qu'épifaune sur des sédiments

grossiers ou sur des substrats biologiques et qui n'ont donc vraisemblablement pas d'effet sur le sédiment. Nous les avons donc catégorisés comme 0 pour indiquer un potentiel bioturbatoire nul. La première catégorie de Solan *et al.* (2004) (la deuxième pour cette étude) se réfère aux animaux sessiles vivant dans un tube ce que nous avons connecté aux animaux présentant à la fois une mobilité « sessile » et un mode de protection des adultes « tube/test ». Nous n'avions pas d'indications sur la vitesse et/ou la capacité de construire des galeries que possédaient éventuellement nos espèces. Pour la troisième catégorie (mouvement lent dans le sédiment) nous avons uniquement considéré les espèces « creuseurs » dont le comportement alimentaire ne nécessite vraisemblablement pas de mouvements trop rapides (c'est-à-dire, les déposivore sélectifs ou non et les suspensivore). De la même manière la quatrième catégorie (mouvement libre *via* un système de galeries) implique un mouvement rapide que peuvent présenter les prédateurs stricts ou occasionnels (carnivore ou omnivore) ponctuellement nous possédions également l'information relative à la construction de galeries (par exemple les crustacés *Upogebia deltaura*, *Corophium volutator*, *Apseudes talpa*… ou les polychètes du genre *Ampharete* spp).

En ce qui concerne l'activité bioturbatrice, les catégories de Solan *et al.* (2004) étaient un peu plus semblables aux nôtres, leurs premières catégories de « épifaune qui modifie l'interface eau-sédiment » ont été connectées à notre groupe d'espèces combinant une position environnementale en « épifaune » et un sédiment préférentiel meuble « vase », « sable » ou « gravier ». Le groupe des « bioturbateurs de surface » est principalement représenté par les espèces réalisant la « surface deposition » (SURF), la troisième catégorie correspond exactement à deux des catégories de bioturbation (reverse conveyor belt and conveyor belt transport (REV & CON). Pour finir, Solan *et al.* (2004) distingue les biodiffuseurs et les régénérateurs qui remontent activement le sédiment à la surface pour construire terriers et galeries. N'ayant pas d'informations assez précises nous avons réuni ces deux catégories sous notre unique « diffusive mixing » (DIFF).

Les résultats des calculs de BPI sont présentés en figure V.3 a et b, tableau V.5 et la valeur est donnée pour chaque espèce en annexe XI. La très grande majorité des espèces benthiques en Manche, présente des valeurs de BPI entre 0 et 2. Certaines catégories de zoologiques et principalement les bivalves montrent encore une forte proportion d'espèces affichant des valeurs de 6. Les cinq espèces affichant les plus fortes valeurs de BPI sont les bivalves de grandes dimensions : *Laevicardium crassum* (10,16), *Acanthocardia (Rudicardium) tuberculata* (7,79), *Arcopagia crassa* (5,56), *Mya arenaria* (4,16) et *Ensis directus* (3,88). Un ordre de grandeur des BPI moyen est donné au tableau V.2. Les bivalves et les polychètes apparaissent comme les espèces ayant les BPI moyens les plus élevés.

Tableau V.5 : Valeurs moyennes des BPI pour les principaux groupes zoologiques de la zone d'étude.

Groupes zoologiques	BPI moyen
Bivalve	0.75241
Decapode	0.08300
Péracaride	0.00630
Gastéropode	0.00448
Polychète	0.09293

En ce qui concerne la distribution des valeurs de BPI au sein de la zone d'étude, les endroits présentant un BPI moyen élevé sont principalement situés à proximité des côtes françaises et surtout situés à proximité des trois estuaires : Somme, Authie et Canche. On peut observer de fortes valeurs au large des côtes normandes et au sud de la mer du Nord. En revanche, il n'y a pas de tendance nette des valeurs de BPI en baie de Seine.

V.4/Publication: Macrozoobenthos of the Eastern English Channel and Southern North Sea: a biological trait handbook

[1,2,3] C. Garcia, [1,2,3] C. Luczak, [1,2,3] J.-C. Dauvin, [1,2,3] J.-M. Dewarumez

[1]Université de Lille Nord de France, 59000 Lille, France

[2]Université Lille1, LOG, 28 avenue Foch, F-62930 Wimereux, France

[3]CNRS, UMR8187, F-62930 Wimereux, France

Introduction

Functional diversity is a major driver of ecosystem functioning (Hooper *et al.* 2005). Ecosystem functioning is the end result of the operation of multiple environmental filters in a hierarchy of scales which, by selecting individuals with appropriate responses, result in assemblages with varying trait composition (Lavorel & Garnier 2002).

Several indices have been proposed to quantify functional diversity (see review in Petchey & Gaston (2006), Laliberté & Legendre (2010)), but no agreement exists about these methods (but see (Laliberté & Legendre 2010)). All these indices have however in common to be biological-traits based approaches. This "functional" trait approach is important as it facilitates the synthesis between community ecology and ecosystem ecology, an artificial dichotomy rarely bridged (McGill *et al.* 2006), and there are strong links between "functional" traits and ecosystem processes (Diaz &

Cabido 2001, Coleman & Williams 2002). Frequency distributions of traits that are important for a given type of interaction give an operational definition of the milieu with which an organism interacts (McGill *et al.* 2006). But no one individual trait/parameter can be used to describe the functioning of communities/ecosystems (Giller *et al.* 2004), so consideration of multiple traits/variables is the most appropriate way to shed light on this functioning (Duffy & Stachowicz 2006).

The functional diversity approach has been used to address ecological functioning mainly in plant ecology (e.g. (Lavorel & Garnier 2002, Garnier *et al.* 2006)) and freshwater systems (e.g. (Statzner *et al.* 2004)). Studies in marine benthic ecosystems are more recent (e.g. (Bremner *et al.* 2003b, 2006, Hewitt *et al.* 2008, Marchini *et al.* 2008)). As a consequence, a rich and detailed literature about functionally important plant traits is available (e.g. (Westoby & Leishman 1997, Cornelissen *et al.* 2003, Diaz *et al.* 2004)). This is not the case for marine macrozoobenthic species. Several authors pointed out the problem of time and effort required to gather information (Bremner *et al.* 2006, Marchini *et al.* 2008): information on biological traits are always obtained from variety of sources including primary and secondary literature and by consulting relevant experts (Bremner *et al.* 2003a, Norling *et al.* 2007) or are partially based on “unpublished data”.

The purpose of this paper is to fill the gap ad to gather traits of all marine macrozoobenthic species sighted in the eastern English Channel and the southern North Sea (651 species and 24 traits). This is a first step to a shared database of biological traits attributes for marine macrozoobenthic species.

Functional analysis of benthic community biology have however been criticised because of inaccuracies stemming from plasticity of many functional attributes (Posey 1990). According to (Petchey & Gaston 2006), incorporating intraspecific variation into functional diversity has not been adequately addressed and remains a significant challenge. To take this plasticity or diversity of behaviour into consideration, individual taxa were also coded for the extent to which they displayed each attribute in each trait using fuzzy-coding (Chevenet *et al.* 1994, Bremner *et al.* 2003b).

Materiel & Methods

Selected Benthic invertebrates species were taken from available data covering a large part of the eastern part of the English Channel and the southern bight of the North Sea (Figure V.5). They were taken from all kind of substrate present in the study site (i.e., from mud to pebbles). Uncountable sessile species (e.g., Porifera, Bryozoan, Anthozoa, Ascidiacea…) were excluded from this list; the remaining species were thus mainly composed of infauna and motile epifauna. However some Cnidaria Actinaria species (Sea Anemone) were also included. A total of 651 species representing the

Table V.6: Number of species concerned by this study with informations on the main taxonomic groups.

Phylum	Sub-phylum	Class	Sub-class	Super-order	Order	Species Number	%
Mollusca	--	Bivalvia	--	--	--	81	12.44
Mollusca	--	Gastropoda	--	--	--	62	9.52
Mollusca	--	Scaphopoda	--	--	--	2	0.31
Mollusca	--	Polyplacophora	--	--	--	7	1.08
Mollusca	--	Solenogastres	--	--	--	1	0.15
Arthropoda	--	Pycnogonida	--	--	--	8	1.23
Arthropoda	*Custacea*	Malacostraca	Phyllocarida	Leptostraca	--	1	0.15
Arthropoda	*Custacea*	Malacostraca	Hoplocarida	--	Stomatopoda	1	0.15
Arthropoda	*Custacea*	Malacostraca	Eumalacostraca	Eucarida	Euphausiacea	1	0.15
Arthropoda	*Custacea*	Malacostraca	Eumalacostraca	Eucarida	Decapoda	69	10.60
Arthropoda	*Custacea*	Malacostraca	Eumalacostraca	Peracarida		135	20.74
Annelida	--	Polychaeta	--	--	--	237	36.41
Echinodermata	--	--	--	--	--	22	3.38
Echiura	--	--	--	--	--	1	0.15
Sipuncula	--	--	--	--	--	5	0.77
Nemertina	--	--	--	--	--	5	0.77
Chordata	Cephalochordata	--	--	--	--	1	0.15
Cnidaria	--	--	--	--	--	12	1.84
Total						***651***	

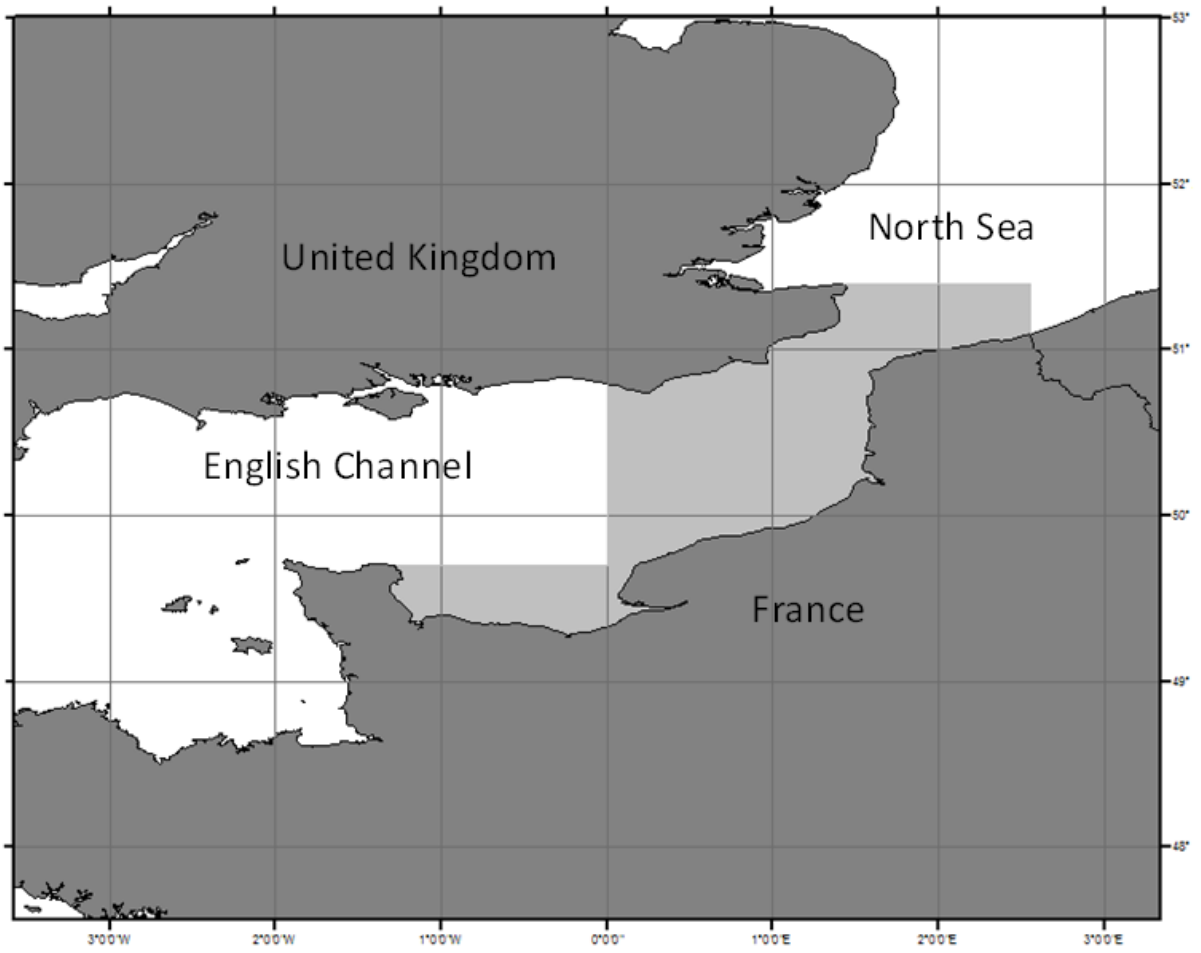


Figure V.5 : Area considered for the gathering of Biological Traits.

most common and recurrent species inhabiting the area was set up in order to create a biological trait catalogue (Table V.6).

Following Violle *et al.* (2007) traits are defined as any morphological, physiological or phenological feature measurable at the individual level, without any reference to the environment or any other level of organization. Each value or modality taken by a trait is an attribute (Lavorel *et al.* 1997). In accordance with previous biological traits study based on plant ecology (Lavorel & Garnier 2002), freshwater benthic ecology (Charvet *et al.* 1998, Charvet *et al.* 2000, Statzner *et al.* 2004) or marine benthic ecology (Bremner *et al.* 2003b), traits were chosen for their perceived importance for ecological functioning (effect trait) or the response of taxa to their environment (response trait). Once obtained the 13 biological traits (BT) were divided in two groups: (i) the groups related to life history or life cycle (LHT) and a group related to ecological and morphological feature of benthic invertebrates (MET). Each group had to include enough traits in order to be as accurate as possible in describing the functional aspect of each species. Seven traits were chosen for the LHT, describing

different aspects of the species life cycle: reproduction (Breeding Season, Egg Size, fecundity, Egg Protection), larvae features (development mode, pelagic larval duration) and adult features (adult life duration). In order to have an overview of different aspects of ecological variable, six traits were chosen for the MET. These traits focused on the general species' behavior to its environment: life location (mobility, environmental position), feeding activities (trophic guilds), effect on the substrate (Bioturbation) and finally two usual morphological features (size and mean adult biomass).

We finally incorporated an index of bioturbation (called BPI: Bioturbation Potential Index) calculated following metric proposed by Solan *et al.* (2004). This index accounts for three biological traits known to influence sediment bioturbation : mean body size (B), mobility (M) and method of reworking sediment (R) called Bioturbation in our traits database :

BPI = B x M x R

As precised by Solan *et al.* (2004), M and R were scored on a categorical scale that reflects increasing activity of the species (M) and increasing impacts on the sediment (R) (categorical scales used in the equation followed the one proposed by Solan *et al.* (2004) and are a slightly modified version of the attributes used in our database).

The traits were then divided in different attributes, from three (e.g., Development Mode) to eight (e.g., Biomass). Each of the quantitative traits (e.g., Egg Size, Fecundity…) has thus several ranges of values and each qualitative trait (e.g., Egg fate, mobility…) several descriptive modalities. Each BT's attributes has been then coded from 1 to 3, 4, 5 or 6 depending on the trait. Table V.8 and V.9 show the categories and the coding for respectively the LHT and the MET. The BT coded database for all the 651 species is presented on appendix X & XI (LHT) and x (MET). The appendix x also presents supplement information on the Bioturbation Potential Index (BPI), it has not been coded and the raw values are presented.

Following Chevenet *et al.* (1994), the database has also been fuzzy-coded. We assigned a positive score (from 0: no affinity to 3 high affinity) to describe the affinity of species to traits attributes that have been defined. With fuzzy coding, plasticity of behaviours is taken into account. For instance, the Bivalve *Abra alba* is either able to feed as a suspension-feeder or as a selective deposit-feeder depending on the surrounding environment (Rosenberg 1993), we can also assume that when the food source is scarce it can occasionally feed as a non-selective deposit-feeder. Thus this species was scored as 0, 0, 3, 1, 3 for the trophic guild trait. This notation is equal to the notation 0/7, 0/7, 3/7, 1/7, 3/7 or 0%, 0%, 42.9%, 14.2%, 42.9%. In case of completely unknown behavior of a taxon for a trait, it can be classified as 0 for all attributes and the taxon did not contribute to the calculation of

trait weightings (Usseglio-Polatera *et al.* 2000, Bremner *et al.* 2006). A taxon with such score is not taken into account in the calculation of the column weight (Chevenet *et al.* 1994, Marchini *et al.* 2008). With the exception of the BPI, all traits have been fuzzy coded following the previous method and the results are shown in appendices x (LHT) and x (MET).

Results :

A summary of the species included in this catalogue and some taxonomical aspects are given in Table V.6. A total of nine phyla are represented in the database but six of them represent 6.29% of the species and only a few taxonomical groups clearly dominate. Polychaetea is the most important group of species (36.41%) following by Crustacea (Peracarida: 20.74% and Decapoda: 10.6%) and Mollusca (Bivalvia: 12.44% and Gastropoda: 9.52%), these three taxa represent almost 90% (89.7%) of the total number of species.

More than 200 papers, reviews, books or web sites but also a high number of unpublished report or data and the consulting of relevant taxonomical experts were necessary to build up this traits database (appendix X & XI). Despite this extensive bibliographical work, a large amount of missing values still remains because of a lack of knowledge. Especially in the LHT (table V.7a) where on average 18.17% of the information is unknown: in Larval Life Duration, Adult Life Duration and Breeding Season traits, gaps are numerous (respectively 34.41, 28.42 and 40.25%). On the contrary only a few missing values (average 2.66%) are found in MET group with the exception of Biomass with 13.52% of missing values. This trait is the only one in the database for which the information was directly taken from available unpublished data and not sought in the literature.

The distribution of the BT among species and the three main taxonomical groups (i.e., Polychaeta, Mollusca and Crustacea) are given in figure V.6 and V.7a (LHT) and figure V.7b, c, d and figure V.8 (MET). Several results can be highlighted; spring and summer are clearly the predominant breeding seasons for most of species, but no taxonomical preferences were noted (figure V.6f). This result is merely caused by the latitudinal location of our study site. The preferential life duration for most of marine benthic invertebrates species lies between 1 and 3 years and no longer than 6 years (Figure V.7a). The commonest development mode is clearly the planktotrophic larvae followed by the direct development (Figure V.6d). Another interesting result is that a high proportion of species in this set is small in size and biomass (Figure V.6c, d) and lives preferentially in the sediment (Figure V.8a). From a taxonomical point of view, it is interesting to note that eggs spawned by the whole crustacean group spawns are protected by adults (Figure V.6c). Closer observations show that the highest proportion of crustacea has a low number of very large eggs associated with a direct development (Figure V.6a, b, d, e). On the contrary molluscan group spawns eggs with no or low protection with a

high number of small eggs per brood. This is associated with planktotrophic development with highly variable larval life duration. Polychaeta group has a much more diversified LHT without unique pattern. No such general pattern in MET occured for crustacean and molluscan groups. Indeed they are equally found as endofauna or epifauna and move as digger, walker/crawler or even swimmer for the crustaceans in an equal proportion (Figure V.7b, 4a). In the same way food source used are very diverse without any preference (Figure V.8b). Endofaune is clearly dominated by Polychaetes with species feeding preferentially on living prey; Their diffusive mixing activity is thus very important. Bioturbative activities appeared very low for most of the species (Figure V.8d). The Crustaceans are among the species groups that have the lowest bioturbation potential, on the contrary molluscans are highly bioturbative, polychaetes being in-between.

Nevertheless, conclusions based on these previous observations have to be carefully exposed since the majority of these species need more than one modality to fully integer its ecological features. The fuzzy coded table allow us to refine “intraspecies”traits modalities distribution by assessing the proportion of species that need at least two modalities. These proportions have been calculated for all traits and are presented in Table V.8. On average, 59% of species needs more than one modality per traits with a higher proportion in MET (72.35%) than in LHT (45.78%). Maxima concerned Mobility (84.9%) and Trophic Guild (78.5%).

Table V.7: Percentage of missing values and species that fill more than one modality for each a) life cycle and life history traits and b) adult's characteristics traits

a)Traits	Egg Size	Fecundity	Egg Fate	Development Mode	Larval Duration	Breeding Season	Adult Duration
Missing values (%)	5.07	14.13	2.30	2.61	34.41	40.25	28.42
Species >1 attributes (%)	65.13	62.67	6.30	15.05	15.05	53.30	63.75
b)Traits	**Mobility**	**Environmental Position**	**Bioturbation**	**Trophic Guild**	**Size**	**Biomass**	
Missing values (%)	0.31	0.31	0.61	0.61	0.61	13.52	
Species >1 attributes (%)	84.95	69.59	68.36	78.49	74.19	71.12	

Table V.8: Coding of the different modalities of the life cycle and life history traits: Bioturbation= NO: No bioturbation activities; SURF: Surface deposition, egestion of particles at the sediment surface; CON: Conveyor belt transport, translocation of sediment from depth within the sediment to the surface during subsurface deposit-feeding or burrow evacuation; REV: Reverse conveyor belt transport, subduction of particles from the surface to some depth by feeding or defecation; DIFF: Diffusive mixing, vertical bioturbation as a diffusive transport process resulting from the activities of free living species

Trait	**Egg Size (µm)**				**Fecundity (eggs)**					**Egg Fate**					**Development Mode**		
Values	<100	100-200	200-300	300<	$<10^2$	10^2-10^3	10^3-10^4	10^4-10^5	10^5<	F.S.	GEL	CAPS	ADU	INS	DIR	LC	PK
Coding	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3

Trait	**Larval Duration (days)**						**Breeding Season**				**Adult Duration (years)**				
Values	0	<1	2-16	16-30	31-60	60<	Spring	Summer	Autumn	Winter	<1	1-3	3-6	6-10	10<
Coding	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	1	2	3	4	5

Table V.9: Coding of the different modalities of the adult's characteristics traits: Egg Fate= F.S.: Free Spawning; GEL: Spawning within gelatinous masses; CAPS: Spawning within capsules; ADU: Spawning in adults' protection (Marsupium, Pleopods, Tubes…); INS: Brooding inside the adults' body. Development Mode= DIR: Direct development, no pelagic larval phase; LC: Lecithotrophique development, pelagic non-feeding larvae; PK : Plaktrophique development, pelagic feeding larvae.

Trait	**Mobility**					**Environmental Position**		**Bioturbation**					**Trophic Guids**						
Values	Sessile	Digger	Crawler	Walker	Swimmer	Endofauna	Epifauna	NO	SURF	CON	REV	DIFF	C	SC	O	sDF	nsDF	S	M
Coding	1	2	3	4	5	1	2	1	2	3	3'	4	1	2	3	4	5	6	7

Trait	**Size**				**Biomass**					
Values	<20	20-50	50-100	100<	<0.5	0.5-2	2-5	5-10	10-50	50<
Coding	1	2	3	4	1	2	3	4	5	6

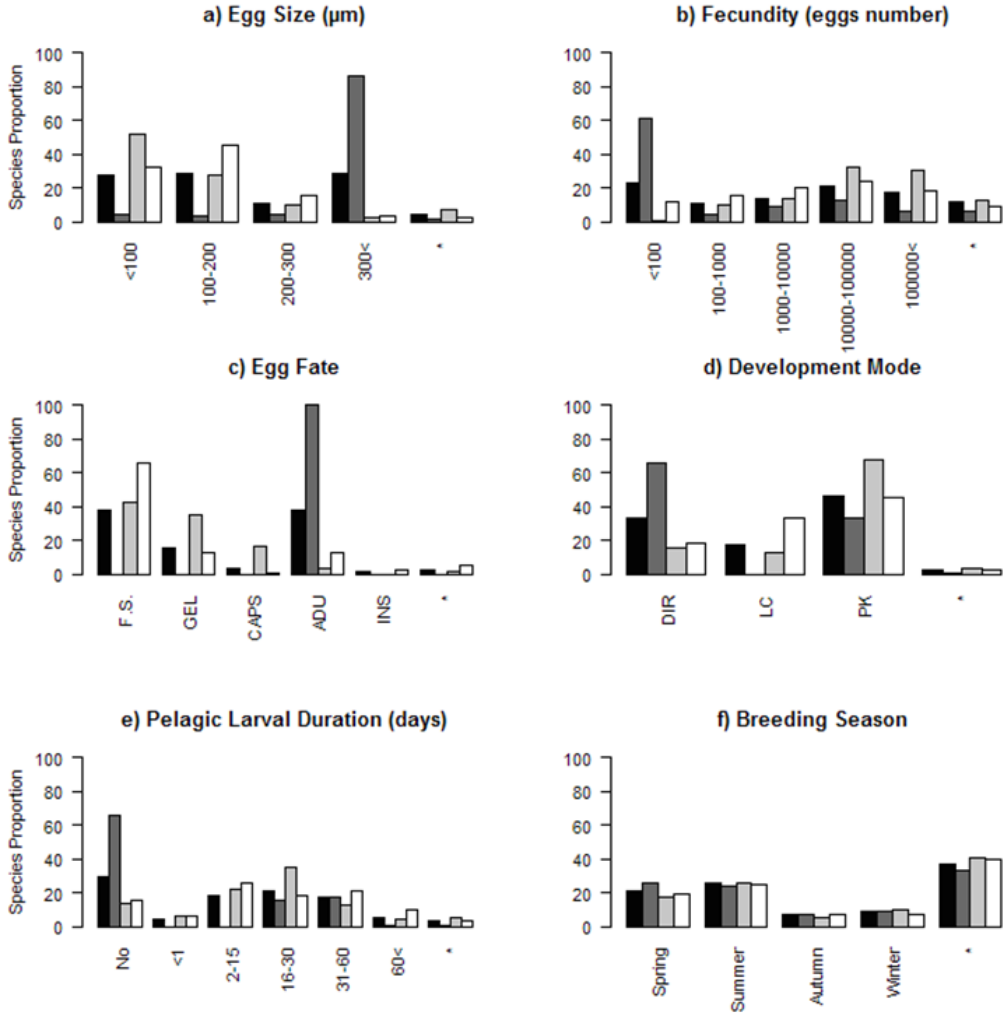


Figure V.6 : Distribution of life cycle and life history traits among the main taxonomic groups. All taxonomic groups (■); Crustacea (■); Mollusca (■); Polychaeta (□).

Discussion:

The various physical and biotic factors that influence life in benthic environment have resulted in a wide variety of functional adaptations in benthic organisms (Pearson 2001). The earliest studies on functional aspect of benthic invertebrates were almost entirely devoted to feeding-related ecology (see Pearson (2001) for a review). However, the first study that had integrated a wide aspect of biological functioning on benthic invertebrates was done in the freshwater field (Charvet et al 1998), then Frid *et al.* (2000), Bremner *et al.* (2003a), Bremner *et al.* (2003b) adapted the method to marine environment.

As mentioned by several authors (e.g. (Bremner *et al.* 2006, Marchini *et al.* 2008)) gathering biological traits informations is a very long and hard task. A huge amount of different sources has to be consulted (appendix x). Thus one have to deal with their different reliability (papers, books,

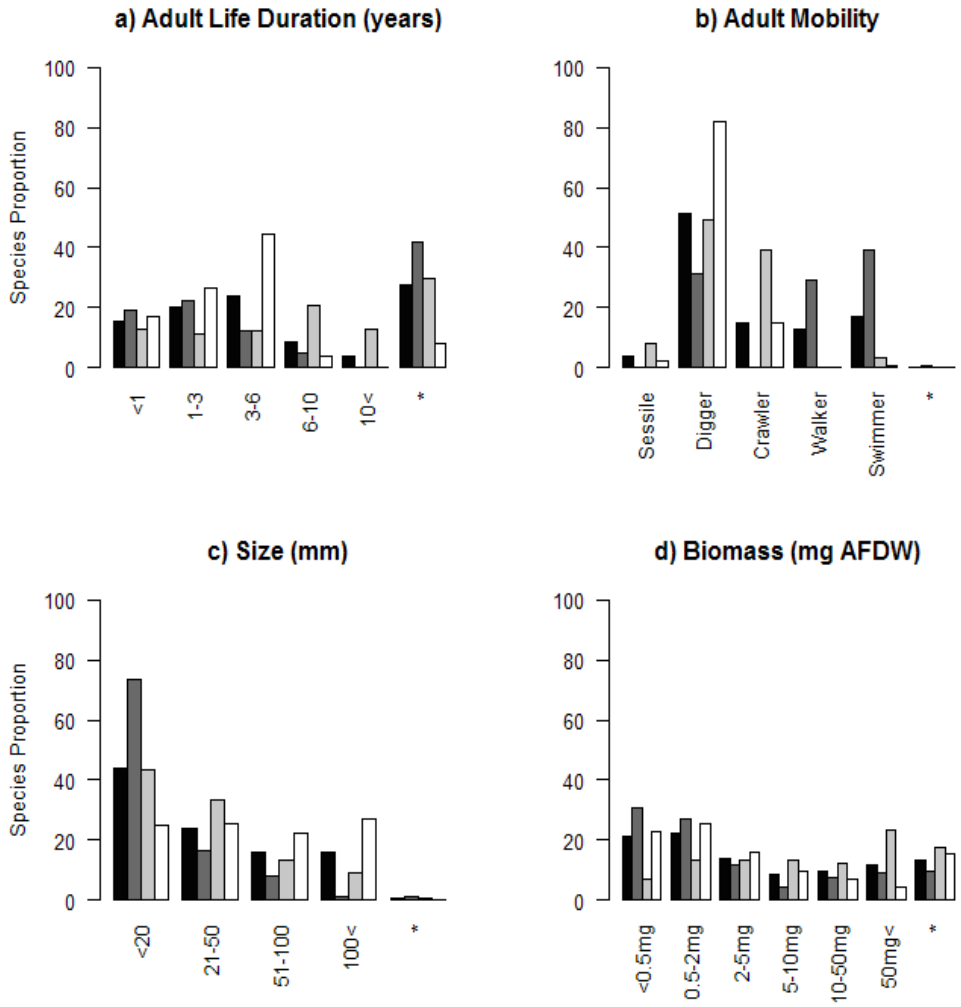


Figure V.7 : Distribution of adult's characteristics traits among the main taxonomic groups. All taxonomic groups (■); Crustacea (■); Mollusca (■); Polychaeta (□).

report, web-site…), the variation - and sometimes opposition- in information content, the numerous taxonomical changes and species 'name modification since the time of paper's publication or simply the total absence of information on a whole Family. Amounts of available biological information for each taxa is primarily biological trait dependent. Indeed, the number of missing values is higher on average in LHT compared to the MET (Table 2a & b). This difference is mainly due to the fact that some of the latter (e.g., Mobility) can easily be deduced from, for instance, the shape and/or other ecological attributes of the species (even if the information itself is not clearly found in the literature). The other main difficulty comes from the species themselves, attributes' traits had to be usually experimentally determined (e.g., trophic guilds: gut content analysis; Egg Size, Fecundity or Development Mode: spawning controls and time series experiment …).

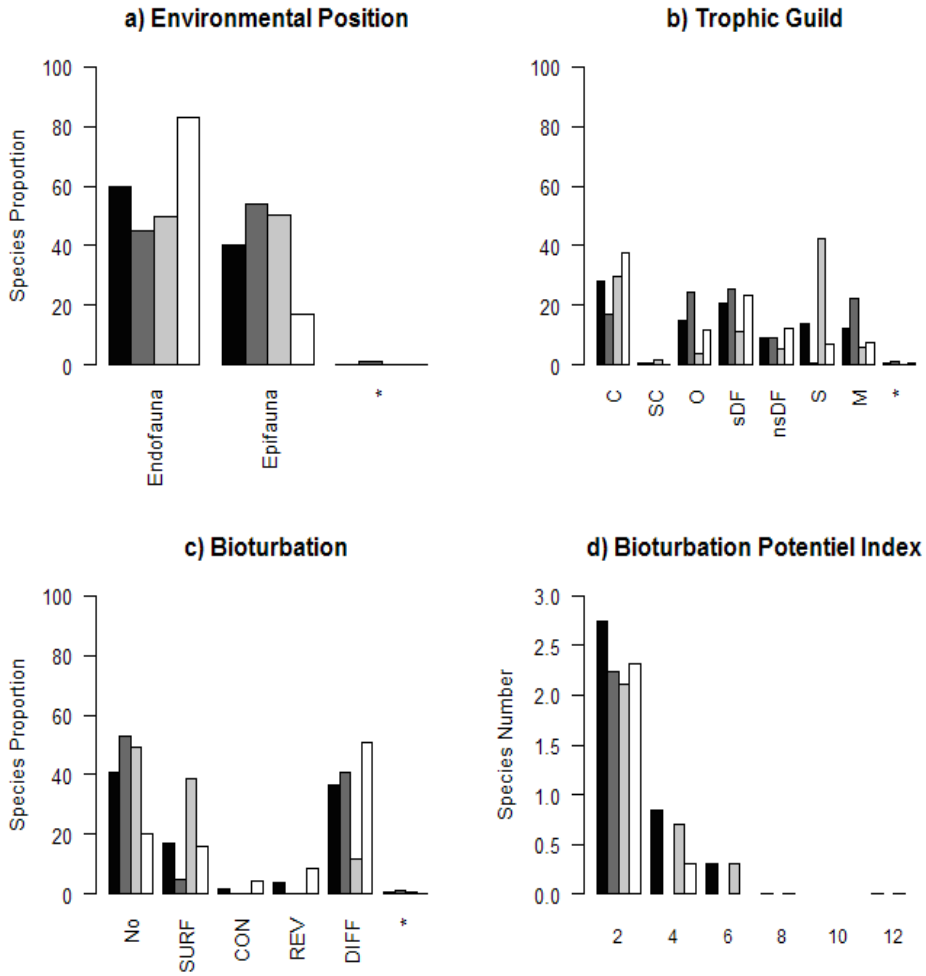


Figure V.8 : Distribution of behavioural traits among the main taxonomic groups. All taxonomic groups (■); Crustacea (■); Mollusca (■); Polychaeta (□).

It appears impossible to completely describe traits for all taxa because of gaps in species knowledge (Marchini *et al.* 2008). We faced this problem. As the English Channel and the North Sea have been heavily studied since the early days of zoology in Europe (i.e., (Lacaze-Duthier (de) 1858, Giard 1974)), this kind of information is available for very common species;. On the contrary missing value on rare or sensitive species is the rule (i.e., species that cannot stand controlled conditions in aquarium).

Trait-based approach is widely used in ecological studies ranging from level of organisms to that of ecosystems (Violle *et al.* 2007). In ecological field such as plant biology, authors have been worked on trait analysis since the mid-1980ies (Ref). Plant scientists have mainly based their functional trait on measurements of some established criteria (i.e., Leaf dry matter content, Seed mass…). These previous traits are considered as “soft” trait (e.g., Biomass, Size…), they are easy to measure for a large number of species and sites, but are not necessarily explicitly related to a specific functional

mechanism; on the contrary the “hard” trait (e.g., Response to disturbance, Competition…) are usually less accessible but with a direct functional role (Hodgson *et al.* 1999). In order to allow relevant comparisons among studies in different environment and/or geographical area, handbooks of standardized methodology for measurement of plant functional “soft” trait have been published (Cornelissen *et al.* 2003, Garnier *et al.* 2006). Such an approach appears much more difficult to apply in benthic ecology because of sampling difficulties. We therefore propose to build a common biological “soft” trait database available for all marine scientists interested in analyzing the functional aspect of a benthic community through biological trait.

In this paper, the biological traits have been divided in life history and morpho-ecological categories. Other “functional” classifications have been developed such as “response” trait and “effect” trait (Lavorel *et al.* 1998). “Effect” traits are considered as traits that act on one or more ecosystems function whereas “response” traits are considered as the expression of the species to a particular environmental factor (e.g., disturbance, resources availability…) (Lavorel *et al.* 1998). This “effect” and “response” ideas are also strongly connected with ecological niche concept. In their review (Devictor *et al.* 2010) link it to the two classical concept of ecological niche: (i) The Grinellian niche that describes the response of species to a given set of variables and (ii) the Eltonian niche focusing on the impact of species on the environment. Given these definitions, one can understand that functional groups such biological traits are very helpful in assessing ecological niches breadth of benthic invertebrates species. Even if (Devictor *et al.* 2010) precised that sometimes the classification into “effect” or “response” traits may be highly subjective. (Snelgrove & Butman 1994) pointed out that to be useful, the concept of functional group must include considerations of benthic organism behavior within the context of the flow and sediment transport regime in which they reside. For instance (Rosenberg 1993) experimentally demonstrated that the deposit-feeder Bivalve *Abra alba* can show suspension-feeding activity, the feeding mode varying with current speed and food concentration. The consequence for biological traits is that there are often several informations on a given trait for one single species and thus several attributes for that species (Table 2b) (Violle *et al.* 2007). Intraspecific variability cannot be ruled out. Fuzzy coding of biological trait appears strongly helpful in that matter.

Data provided in our work can easily and directly be used for assessing functioning of benthic assemblages in several approaches recently proposed by (Petchey & Gaston 2006) and (Laliberté & Legendre 2010) and in the “Biological Trait Analysis” (BTA). This last method, initially developed in freshwater systems (Dolédec & Statzner 1994, Charvet *et al.* 1998, Charvet *et al.* 2000), was applied in marine benthic ecology by (Bremner *et al.* 2003a, Bremner *et al.* 2003b). BTA uses multivariate ordination to describe patterns of biological trait over entire assemblages. The most widely used

ordination tools (based on fuzzy coding tables) are fuzzy correspondence analysis (FCA, (Chevenet *et al.* 1994)) and co-inertia analysis (CoI, (Dolédec & Chessel 1994)).

This work is only the start of an ongoing process of gathering new traits and new species. We also hope that this common base of biological trait attributes will be improved in a near future by incorporating new information and corrections to fill the gap in species knowledge.

References

Bremner J, Frid CLJ, Rogers SI (2003a) Assessing marine ecosystem health: The long-term effects of fishing on functional biodiversity in North Sea benthos. Aquatice Ecosystem Health & Management 6:131-137

Bremner J, Rogers SI, Frid CLJ (2003b) Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. Marine Ecology Progress Series 254:11-25

Bremner J, Rogers SI, Frid CLJ (2006) Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA). Ecological Indicators 6:609-622

Charvet S, Kosmala A, Statzner B (1998) Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: perpectives for a general tool in stream management. Archiv für Hydrobilogie 142:415-432

Charvet S, Statzner B, Usseglio-Polatera P, Dumont B (2000) Traits of benthic macroinvertebrates in semi-natural French streams: an initial application to biomonitoring in Europe. Freshwater BIology 43:277-296

Chevenet F, Dolédec S, Chessel D (1994) A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. Freshwater BIology 31:295-309

Coleman FC, Williams SL (2002) Overexploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity. Trends in Ecology and Evolution 17:40-44

Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany 51:335-380

Devictor V, Clavel J, Julliard R, Lavergne S, Mouillot D, Thuiller W, Venail P, Villéger S, Mouquet N (2010) Defining and measuring ecological specialization. Journal of Applied Ecology 47:15-25

Diaz S, Cabido M (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology and Evolution 16:646-655

Diaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y, Band SR, Basconcelo S, Castro-Díez P, Funes G, Hamzehee B, Khoshnevi M, Pérez-Harguindeguy N, Pérez-Rontomé MC, Shirvany FA, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, de Torres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martínez M, Romo-Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak MR (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. Journal of Vegetation Science 15:295-304

Dolédec S, Chessel D (1994) Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. Freshwater BIology 31:277-294

Dolédec S, Statzner B (1994) Theoretical habitat templets, species traits, and species richness: 548 plant and animal species in the Upper Rhône River and its floodplain. Freshwater Biology 31:523-538

Duffy JE, Stachowicz JJ (2006) Why biodiversity is important to oceanography: potential roles of genetic, species, and trophic diversity in pelagic ecosystem processes. Marine Ecology Progress Series 311:179-189

Frid CLJ, Rogers SI, Nicholson M, Ellis JR, Freeman S (2000) Using biological characteristics to develop new indices of ecosystem health Mini-symposium on defining the role of ICES in supporting biodiversity conservation

Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Dolezal J, Eriksson O, Fortunel C, Freitas H, Golodets C, Grigulis K, Jouany C, Kazakou E, Kigel J, Kleyer M, Lehsten V, Leps J, Meier T, Pakeman R, Papadimitriou M, Papanastasis VP, Quested H, Quétier F, Robson M, Roumet C, Rusch G, Skarpe C, Stenberg M, Theau J-P, Thébault A, Vile D, Zarovali MP (2006) Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 european sites. Annals of Botany:1-19

Giard A (1974) Note sur quelques points de l'embryogénie des ascidies. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris 79:432-458

Giller PS, Hillebrand H, Berninger U-G, Gessner MO, Hawkins S, Inchausti P, Inglis C, Leslie H, Malmqvist B, Monaghan MT, Morin PJ, O'Mullan G (2004) Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. Oikos 104:423-436

Hewitt JE, Thrush SF, Dayton PD (2008) Habitat variation, species diversity and ecological functioning in a marine system. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 366:116-122

Hodgson JG, Wilson PJ, Hunt R, Grime JP, Thompson K (1999) Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. Oikos 85:282-294

Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecological Monographs 75:3-35

Lacaze-Duthier (de) H (1858) Histoire de l'organisation, du développement, des moeurs et des rapports zoologiques du dentale, Vol. Librairie de Victor Masson, Paris

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 TDA (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. Trends in Ecology & Evolution 12:474-478

Lavorel S, Touzard B, Lebreton J-D, Clément B (1998) Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. Acta Oecologia 19:227-240

Marchini A, Munari C, Mistri M (2008) Functional and ecological status of eight italian lagoons examined using biological trait analysis (BTA). Marine Pollution Bulletin 56:1076-1085

McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology and Evolution 21:178-185

Norling K, Rosenberg R, Hulth S, Grémare A, Bonsdorff E (2007) Importance of functional biodiversity and species-specific traits of benthic fauna for ecosystem functions in marine sediment. Marine Ecology Progress Series 332:11-23

Pearson TH (2001) Functional group ecology in soft-sediment marine benthos: the role of bioturbation. Oceanographie Marine Biology Annual Review 39:233-267

Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. Ecology Letters 9:741-758

Posey MH (1990) Functional approaches to soft-substrate communities: How useful are they? Reviews in Aquatic Science 2/3

Rosenberg R (1993) Suspension feeding in *Abra alba* (Mollusca). Sarsia 78:119-121

Snelgrove PVR, Butman CA (1994) Animal-sediment relationships revisited: cause versus effect. Oceanography and Marine Biology an Annual Review 32:111-117

Solan M, Cardinale BJ, Downing AL, Engelhardt KAM, Ruesink JL, Srivastava DS (2004) Extinction and ecosystem function in the marine benthos. Science 306:1177-1180

Statzner B, Dolédec S, Hugueny B (2004) Biological trait composition of European stream invertebrate communities: assessing the effects of various trait filter types. Ecography 27:470-488

Usseglio-Polatera P, Bournaud M, Richoux P, Tachet H (2000) Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: how to use species trait databases? Hydrobiologia 422/423:153-162

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

Westoby M, Leishman MR (1997) Categorizing plant species into functional types. In: Smith TM, Shugart HH, Woodward FI (eds) Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge University Press, p 104-121

Chapitre VI : Discussion générale et perspectives

Ce travail de thèse s'inscrit dans un corpus de deux documents dont l'objectif était de faire une étude aussi exhaustive que possible des communautés macrobenthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord. Le premier document intitulé : Habitats et communautés macrobenthiques du bassin oriental de la Manche état des lieux au début du XXIème siècle (Foveau 2009) avait pour but d'établir une bionomie récente et globale des communautés macrobenthiques de la zone d'étude et d'évaluer d'éventuelles modifications par comparaison avec les études antérieures. Le but de ce présent travail, quant à lui, était d'évaluer l'organisation fonctionnelle des communautés benthiques. Il a fallu s'affranchir dans une certaine mesure de la notion d'espèces et d'organisation bio-sédimentaire pour se focaliser sur le rôle que possèdent les espèces benthiques au sein du fonctionnement de l'écosystème dans son ensemble.

VI.1/Les communautés macrobenthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord au début du XXIe siècle

Les pressions anthropiques sont nombreuses et fortes en Manche, il s'agit d'une des zones où le trafic maritime est le plus intense et un secteur très riche pour la pêche professionnelle, à cela s'ajoute l'aquaculture, les câbles sous-marins, le tourisme, l'urbanisation forte, les rejets dus à l'agriculture, les extractions de granulats etc. (voir le chapitre introductif de Foveau (2009) et Dauvin & Lozachmeur (2006) pour une liste plus exhaustive des différents forçages anthropiques présents en Manche). Il s'agit aussi d'une zone très riche d'un point de vue biologique et environnemental, on y trouve de nombreuses espèces, des zones de nourricerie et de frayère (ponte), des voies de migration, liées à des conditions environnementales caractéristiques. Dans ce cadre, des programmes d'intégrations et de synthèses des connaissances sur les écosystèmes et le développement de nouvelles recherches sont indispensables à la mise en œuvre d'une démarche écosystémique de la gestion des ressources marines et l'amélioration de la qualité des conseils de gestion. Une connaissance approfondie de la zone marine est donc indispensable à la préservation de cet écosystème soumis à de fortes pressions anthropiques.

C'est dans cette optique que se sont inscrites les trois phases du projet CHARM (Channel Habitat Atlas for marine Resource Management, Cf. chapitre I.2 pour de plus amples détails). L'approche de CHARM vise une étude multidisciplinaire impliquant, dans les premières phases essentiellement, différents compartiments biologiques (poissons, benthos) auxquels sont venues s'ajouter différentes disciplines dans les phases suivantes (droit, anthropologie, sciences sociales…). C'est dans ce contexte que ces deux travaux en écologie benthique ont été planifiés. L'objectif était tout d'abord de refaire un état de la distribution globale des communautés macrobenthiques qui n'avait pas été échantillonnées à une échelle spatiale aussi large depuis plus de 30 ans et d'y associer

une étude fonctionnelle dans le but d'avoir une vision la plus exhaustive possible de ses différents aspects dans le bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord.

Les premières caractérisations des peuplements macrobenthiques en Manche ont été initiées par Holme (1961, 1966) à la fin des années 1950 et au début des années 1960. Elles ont été basées sur 311 dragages couvrant l'ensemble de la Manche, il s'agit de la première bionomie à l'échelle de cette mer épicontinentale. Puis au début des années 1970 Louis Cabioch (Cabioch & Glaçon 1975, Cabioch *et al.* 1976, Cabioch & Glaçon 1977, Cabioch *et al.* 1978) et ses collaborateurs entreprennent un certain nombre de travaux d'exploration à l'échelle de l'ensemble de la Manche également mais avec un nombre de stations beaucoup plus élevé (1495 stations pour le seul bassin oriental) dans le but d'avoir une image synoptique de la répartition des principales unités biosédimentaires et des principales espèces macrobenthiques à l'échelle de la Manche en tant que modèle de mer épicontinentale, de mer à marée mégatidale. De ces travaux, il en est ressorti les grandes caractéristiques biosédimentaires benthiques de Manche décrites au chapitre I. Cette description générale des communautés de Manche a été suivie par des études dont le but était la description plus précise de certaines communautés ou de peuplements remarquables, à des échelles d'espace restreintes donc, notamment en sud mer du Nord (Souplet & Dewarumez 1980, Souplet *et al.* 1980a, 1980b, Dewarumez *et al.* 1992), dans le détroit du Pas-de-Calais (Davoult 1988, Davoult *et al.* 1990), en Manche orientale à proximité de Boulogne sur mer (Goasdoué 1982, Davoult & Richard 1988), en baie de Seine (Gentil 1976) en Manche occidentale dans le golfe Normano-Breton (Retière 1979) , en baie de Saint Brieuc (Allain *et al.* 1972) ou encore en baie de Morlaix (Dauvin 1979). Cette première vague d'études en écologie benthique (1960-1980) a été essentiellement descriptive et qualitative. Les résultats, à la suite de cette vingtaine d'années de travaux d'exploration, ont abouti aux premières cartes biologiques des fonds marins, aux descriptions des communautés dominantes, des principales espèces structurantes etc. Dans le courant des années 1970, les premières méthodes d'échantillonnage quantitatif ont fait leur apparition grâce à l'utilisation préférentielle des bennes à la place de la Drague Rallier du Baty et notamment l'utilisation de la benne Hamon utilisée pour la première fois par Dauvin (1979) en baie de Morlaix dont le gabarit permettait un échantillonnage dans des sédiments plus grossiers que des bennes plus petites comme la benne Van Veen ou Day par exemple. En parallèle de ces premiers échantillonnages quantitatifs, ont été initiés les premiers suivis à long terme. Les océanographes français se sont principalement concentrés sur des séries qui ne concernaient qu'un nombre limité de sites sur une longue période de temps mais sans interruptions de cette période (Dauvin 2010). Quatre principaux suivis à long terme ont été initiés à la fin des années 1970 – début des années 1980 et sont encore effectués de nos jours : deux sites en Baie de Morlaix (Pierre-Noire et Rivière de Morlaix) (Dauvin 1979, 1984a, 1998a, Dauvin 2000), un site en

Baie de Seine (Gentil 1984) et un site dans la partie sud de la mer du Nord à Gravelines (Dewarumez *et al.* 1986, Carpentier *et al.* 1997, Fromentin *et al.* 1997a, Fromentin *et al.* 1997b). Cette nouvelle approche des communautés benthiques a permis des progrès considérables dans la compréhension de la dynamique temporelle des communautés benthiques. Cette deuxième vague d'études restait dans un esprit descriptif mais plus complète car quantitatif, intégrant des notions de densité et de biomasse par m² et dans le même temps permettait une évaluation du comportement des communautés à l'échelle interannuelle. Au milieu des années 1990, parallèlement à la continuité de ces quatre suivis temporels (Gravelines, Pierre Noire, Rivière de Morlaix et la partie orientale de la baie de Seine), un nouveau type d'approche dans les études des peuplements benthiques de Manche et du sud de la mer du Nord a été entrepris: les approches fonctionnelles. Les études ont porté sur des propriétés fonctionnelles des espèces et non plus « simplement » sur une organisation spécifique ou une dynamique temporelle de cette dernière. Dans le détroit du Pas-de-Calais par exemple, beaucoup d'études ont concerné les propriétés de la communauté de cailloutis à *Ophiothrix fragilis*, celles-ci concernaient l'espèce *Ophiothrix fragilis* elle-même (Migné & Davoult 1997b, Davoult *et al.* 1998a, Migné *et al.* 1998), d'autres espèces de la même communauté (Migné & Davoult 1995, 1997a) ou l'intégralité de la communauté (Migné & Davoult 1998). Ces évaluations du fonctionnement benthique ne se sont pas faites qu'au niveau de mesures de flux spécifiques ou communautaires ; certains auteurs ont également commencé à ce moment à envisager le compartiment benthique dans sa globalité au travers de relations trophiques qui existent en son sein. Ainsi avec les études de Chardy (1987), Chardy & Dauvin (1992), Améziane *et al.* (1996), les premières modélisations du réseau trophique benthique étaient publiées ce qui permettait entre autre une intégration des connaissances accumulées jusqu'alors. Depuis le début des années 2000, les modélisations de réseau trophique, benthique entre autre, se sont multipliées en Manche (Rybarczyk & Elkaim 2003, Rybarczyk *et al.* 2003, Araujo *et al.* 2008) et de nouvelles techniques d'évaluation du fonctionnement en relation avec la diversité fonctionnelle notamment sont apparues (Bremner *et al.* 2003a, Bremner *et al.* 2003b).

Ce nouvel état des lieux inclus dans le programme CHARM avait pour but de cumuler différents aspects des études benthiques présentés plus haut. Le principe de la campagne MABEMONO était une utilisation préférentielle de la benne Hamon pour chaque station et de la Drague Rallier du Baty lorsque la benne ne pouvait vraiment pas fonctionner du fait de la structure du fond. Malgré cela, cette campagne a permis la collecte d'informations quantitatives benthiques à une très large échelle spatiale et finalement les stations échantillonnées seulement à la drague étaient en minorité. De plus, des données quantitatives précédemment acquises étaient également disponibles dans des zones qui n'avaient pas été échantillonnées dans les campagnes MABEMONO

comme en baie de Seine (Ghertsos 2002, Dauvin & Ruellet 2008) ou bien dans des zones dont la résolution des répartitions des stations de la campagne MABEMONO étaient relativement faibles comme à proximité de la côte de Manche orientale ou du sud de la mer du Nord (Desroy *et al.* 2003). Les données récentes permettaient à la fois de faire un nouvel état des lieux purement descriptif mais également de comparer ce dernier aux résultats de (Cabioch & Glaçon 1975, 1977, Cabioch *et al.* 1978) une trentaine d'années plus tôt malgré toutes les difficultés liées à cette comparaison (méthodes et stratégies d'échantillonnage différentes, peu de données entre ces deux périodes à l'échelle de la Manche) (Foveau 2009). Quoi qu'il en soit il a été possible d'évaluer à large échelle spatiale et temporelle les communautés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord (Foveau 2009). De plus, la disponibilité en grand nombre d'informations quantitatives à l'échelle du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord permettait une étude fonctionnelle au travers de la modélisation de réseau trophique par équilibre des masses à une échelle très large, échelle à laquelle seules les études descriptives étaient autorisées pour des questions de logistiques jusqu'à maintenant. Mon travail a donc eu pour but d'une part d'évaluer le fonctionnement de l'écosystème benthique en relation avec ses proies et ses prédateurs, c'est-à-dire l'étude du réseau trophique benthiques intégré dans l'écosystème global du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord mais également d'autre part de prospecter de nouvelles méthodes d'analyses intégrant de plus amples informations fonctionnelles qu' « uniquement » les comportements trophiques des espèces. Ceci afin de déterminer si, de la même manière que les communautés, l'organisation fonctionnelle peut être scindée en plusieurs « unités fonctionnelles » à la manière des unités biosédimentaires ou si la zone d'étude est indivisible sur plan de son fonctionnement.

Les modèles de réseaux trophiques benthiques sont de première importance et principalement ceux permettant la mise en relation du compartiment benthique et du compartiment pélagique. En effet, le lien entre ces deux compartiments n'est pas des plus évidents et malgré la riche documentation les relations ne sont pas clairement établies et des incertitudes persistent entre autre quant aux liens existant entre la production primaire pélagique et la production secondaire benthique. Il est d'un côté bien établi et confirmé, maintes fois par les modèles pélagiques, que les dynamiques phytoplanctoniques en Manche orientale présentent comme forçages principaux les disponibilités en sels nutritifs et les décharges de fleuves ou de rivières, la Seine principalement (Guillaud & Menesguen 1998, Hoch 1998, Hoch & Garreau 1998). D'un autre côté, il est également relativement bien connu que les communautés benthiques dépendent de la sédimentation pélagique et principalement celle du phytoplancton que ce soit au travers d'études expérimentales (Buhr 1976, Rosenberg 1993, Phillips & Pernet 1996), d'évaluations de la « demande benthique en sédimentation

pélagique » au travers d'un modèle (Chardy & Dauvin 1992, Blanchet 2004) ou bien encore d'analyses isotopiques (Le Loc'h & Hily 2005). A la nuance près qu'au sein des communautés benthiques cette dépendance est variable suivant les espèces, les suspensivores sont principalement dépendants des ressources pélagiques alors que les déposivores peuvent se contenter de matières plus réfractaires présentes sur le fond (Lopez *et al.* 1989, Pearson 2001). Au sein même des suspensivores, il existe des différences de préférences trophiques suivant l'espèce, le stade de développement et la disponibilité des ressources (Kang *et al.* 1999, Sauriau & Kang 2000). Suivant la composition en guilde trophique de la communauté concernée la dépendance du benthos envers le pélagos sera donc d'une importance variable. Ces considérations n'expliquent cependant pas certains cas de figure comme en baie de Seine où une population d'*Ophiothrix fragilis*, essentiellement suspensivore donc très dépendante de la sédimentation pélagique (Davoult *et al.* 1990) est présente en quantité dans une zone de l'estuaire globalement pauvre en phytoplancton (Dauvin, données non publiées). Les modèles de réseaux trophiques benthiques peuvent entre autre mettre en évidence d'éventuelles sources de nourriture qui n'auraient pas forcément été envisagées autrement et potentiellement aider à la résolution de ce genre de paradoxe.

VI.2/Limites de l'approche employée et des données utilisées

Un des problèmes centraux dans les analyses de réseaux trophiques est de savoir si les informations issues de ces études, telles que les valeurs de connectance ou la longueur des chaînes trophiques, correspondent effectivement à des propriétés naturelles ou bien si elles sont juste le résultat de la résolution des données disponibles (Sugihara *et al.* 1997). En d'autres termes, les résultats issus de nos études ne sont-elles pas juste la résultante des stratégies d'échantillonnage ? En ce qui concerne la présente étude, la base de données initiale était composée d'une grille régulière de 5' par 5' (Cf. chapitre II.1) définie ainsi dans le but d'avoir une vision homogène de l'ensemble de la zone d'étude. Cependant, cette stratégie de l'homogénéité avait pour défaut de sur-échantillonner les communautés biosédimentaires les plus étendues (c'est-à-dire, les communautés grossières à cailloutis et graviers) et en contrepartie de négliger les communautés à sédiments plus fins, moins étendues et situées à proximité des côtes en Manche orientale et sud mer du Nord (vase et sable) (Dewarumez & Davoult 1997). Ce problème a été partiellement résolu lors de la campagne d'échantillonnage par l'ajout de stations en plus du quadrillage régulier notamment pour l'échantillonnage des bancs de sables dunaires, cependant le problème de la zone côtière restait. La base de données issues de la campagne Copale-Authie (Desroy *et al.* 2003) présentait les propriétés requises pour résoudre en partie ce problème. Elle présentait en effet des valeurs de biomasses quantitatives issues des mêmes méthodes d'échantillonnage que MABEMONO et était située intégralement à proximité de la côté française, là où nos données faisaient justement défaut.

Cependant, l'addition de cette base de données présentait deux inconvénients : d'une part la résolution des stations n'était plus du tout homogène (au quadrillage large de MABEMONO était ajouté les radiales dont les points étaient très proches les uns des autres dans Copale-Authie) et d'autre part l'idéal aurait été d'avoir une campagne équivalente couvrant la proximité des côtes anglaises. D'autant plus que les communautés biosédimentaires affiliées aux sédiments fins semblent beaucoup plus présentes à proximité des côtes anglaises que des côtes françaises. De plus, Martinez *et al.* (1999) ont étudié les effets des efforts d'échantillonnage sur les résultats des modèles de réseaux trophiques, il semble que la plupart des informations majeures qui en sont issues (connectance, longueur de la chaîne trophique, indice d'omnivorie) soit dans une certaine mesure robuste à la diminution de la résolution des données initiales. De plus, ils ont pu constater que d'une manière générale les modèles issus de conceptualisation basée sur les groupements établis sur des critères trophiques étaient plus robustes que ceux basés sur des considérations taxonomiques (Martinez *et al.* 1999) ; ceci est essentiellement dû au fait qu'ils semblent peu se modifier au gré de l'effort d'échantillonnage. En plus de ces considérations, il faut également prendre en compte que chaque valeur de biomasse d'une espèce est moyennée avec les autres membres de sa guilde trophique, ce qui a pour effet de diminuer encore le biais dû à une résolution différente de la grille d'échantillonnage.

Les considérations précédentes ne concernent que les groupes pour lesquels cette méthode d'échantillonnage était appliquée (c'est-à-dire les invertébrés macrobenthiques). Un autre problème concerne spécifiquement les données relatives aux biomasses des compartiments de poissons. Le principe de cette étude était de diviser la zone d'étude en différentes divisions ou sous-divisions sédimentaires et/ou géographiques afin d'évaluer et de comparer leurs propriétés. Etant sédentaires, peu mobiles (Bilyard 1987, Dauvin 1993) et très fortement dépendants de leurs sédiments préférentiels (Gray 1974), cette stratégie ne posait pas trop de problèmes pour l'évaluation des paramètres initiaux des compartiments macrobenthiques. En revanche, les poissons benthiques et démersaux sont, de fait, beaucoup plus mobiles et l'évaluation du stock de biomasse des quatre compartiments de poissons pour chaque division s'est révélée complexe. Néanmoins, l'atlas CHARM II (Carpentier *et al.* 2009b), présente des résultats qui se sont avérés très utiles. Il a été possible de déterminer la répartition en Manche de chacune des espèces de poissons grâce aux cartes de distributions présentées dans l'atlas. De plus, il existe une documentation importante en ce qui concerne l'alimentation des poissons (voir par exemple Dauvin (1988), Gerking (1994), Jobling (1995)) avec des informations portant notamment sur le type de sédiment sur lequel ils vivent ou bien sur leurs proies macrobenthiques préférentielles qui indirectement peut nous renseigner sur le sédiment sur lequel ils se nourrissent (dans le cas de poissons démersaux ne vivant pas en

permanence sur le fond). A quelques exceptions près, il a été possible d'évaluer les présences ou non de toutes les espèces de poissons prises en compte dans cette étude sur l'une des six divisions sédimentaires ou géographiques et d'évaluer l'ordre de grandeur des stocks présents sur chacune d'elles. Les valeurs initiales relatives aux compartiments des poissons à une résolution inférieure (celle des sous-divisions), sont à prendre avec beaucoup de précautions. Il a été, en effet, impossible d'évaluer précisément les biomasses de poissons à cette échelle car les données initiales ne permettaient pas d'obtenir une résolution aussi fine.

L'approche fonctionnelle d'une population naturelle au travers de son réseau trophique est fortement dépendante de la manière dont on se représente l'écosystème à étudier qui, à son tour, est fortement dépendante des connaissances acquises sur ce dernier (Pimm & Lawton 1977, Pimm 1979, 1980, 1982, Morin & Lawler 1995). Il s'agit de simplifier les relations pour pouvoir être capable de les modéliser mais sans pour autant omettre un processus capital. En pratique, tous les composants d'un réseau trophique ne bénéficient pas d'une connaissance équivalente. Mais ne prendre en compte que les groupes zoologiques pour lesquels une information suffisante est disponible serait une erreur car certains groupes ne seraient jamais inclus dans les modélisations. Il est préférable d'inclure un compartiment même en ayant que des informations parcellaires plutôt que de l'omettre complètement (Christensen & Pauly 1992). Il s'agit d'un trade-off entre le biais qu'implique de ne pas inclure un compartiment donné et celui d'associer directement des informations grossières et possiblement fausses sur celui-ci s'il est inclus dans l'étude. En ce qui concerne ce travail, les compartiments concernés s'avèrent être ceux situés à la base du réseau. Si l'on excepte le domaine pélagique, il s'agit essentiellement des détritus, des bactéries et de la méiofaune. Il est considérablement difficile d'évaluer la quantité de détritus présent sur le fond et donc disponible pour les invertébrés macrobenthiques, sa biomasse est souvent établie à partir de relations empiriques (Pauly *et al.* 1993) ou est justement un des objectifs du modèle : évaluer la demande benthique en sédimentation pélagique (Chardy *et al.* 1993b, Améziane *et al.* 1996). Néanmoins dans la mesure où les détritus ne sont pas une unité fonctionnelle cela prête moins à conséquence que les deux autres compartiments. Les valeurs physiologiques des bactéries sont extrêmement variables suivant les sources (Blanchet 2004). De plus, même en connaissant la biomasse bactérienne exacte, dans les sédiments côtiers certains auteurs ont montré que la fraction de bactéries actives dans le sédiment correspondait à 1,6 – 4,8% (Luna *et al.* 2002) ; ils ont montré également que cette fraction n'était pas stable et pouvait être stimulée par l'apport de sédiment. De la même manière, la connaissance faible associée à la méiofaune reste très problématique dans les modèles de réseaux trophiques benthiques, les communautés pouvant être très variables à la fois quantitativement et qualitativement d'une zone à une autre (Heip *et al.* 1990) ainsi que sur l'année à

la suite des blooms phytoplanctoniques par exemple (Vanaverbeke *et al.* 2004). Au travers de l'exemple de ces deux compartiments on peut aisément réaliser qu'une seule valeur pour l'ensemble de la zone et pour chaque division géographique ou sédimentaire est un résumé trop exagéré et ne rend clairement pas compte de la réalité biologique qu'ils représentent. Ce biais dû au principe de résumer l'écosystème ne concerne pas seulement les compartiments peu ou mal connus mais également ceux qui disposent d'une information suffisante. En ce qui concerne le macrobenthos, il s'agissait de trouver la meilleure méthode d'agrégation entre les deux principales, taxonomique ou trophique. La méthode taxonomique à l'avantage d'être clairement établie et on dispose de bases de données de référence (ERMS/WORMS) alors que la méthode d'agrégation trophique prête plus à confusion dans la mesure où tous les comportements trophiques des espèces d'invertébrés benthiques ne sont pas connues et que les sources peuvent être parfois divergentes pour une même espèce (Fauchald & Jumars 1979, Pearson 2001). Dans leur étude sur les effets des différentes méthodes d'agrégation, Sugihara *et al.* (1997) ont montré que les études de réseaux trophiques au travers de l'agrégation trophique apparaissaient plus robuste que les méthodes par agrégation taxonomique, ce qui, toujours pour ces auteurs, semble indiquer un meilleur reflet du fonctionnement naturel de l'écosystème (et non pas indirectement induit par les données initiales).

Cependant, dans sa revue de l'ensemble des processus écosystémiques dans lesquels le compartiment benthique est impliqué, (Snelgrove *et al.* 1997) avait indiqué que la production secondaire et le transfert de matière dans les échelons trophiques supérieurs n'étaientt qu'un des aspects du fonctionnement benthique (Cf. chapitre I). Les modèles de réseau trophique sont intéressants dans la mesure où ils résument l'écosystème et permettent de mieux comprendre la place et le rôle de chacun de ses composants. Ils n'expliquent néanmoins qu'une seule catégorie de fonctionnement, celle basée sur les attributs trophiques. Il est nécessaire d'y associer d'autres études fonctionnelles comme les relations de flux benthiques-pélagiques, les études d'espèces clés de voute ou encore l'analyse des traits biologiques pour avoir une vision plus exhaustive du fonctionnement de ce compartiment.

VI.3/Synthèse de la comparaison des modèles

Cette approche modélisatrice, au travers de divisions et/ou sous-divisions, n'a pas été beaucoup exploitée dans la bibliographie. A notre connaissance, seules deux études présentent des caractéristiques similaires à la nôtre. Blanchet (2004) a divisé son modèle en deux entités dans le bassin d'Arcachon, une entité intertidale et une subtidale. Améziane *et al.* (1996) avaient également divisé la baie de Morlaix en deux entités intertidales et subtidales mais également sous-divisé, de

manière assez similaire à cette étude ces dernières selon les différents types de sédiments et de communautés benthiques sur leur zone d'étude.

D'un point de vue général, les deux modèles utilisés lors de cette étude ont établi deux points essentiels dans le fonctionnement du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord. D'une part, au sein du macrobenthos, les suspensivores et majoritairement les suspensivores benthiques s'affichent comme la guilde trophique la plus importante car la plus efficace en termes de production secondaire et de transfert vers les échelons trophiques supérieurs et d'autre part, uniquement dans les sédiments les plus fins cette fois, les déposivores semblent s'affirmer comme une alternative aux suspensivores pour le transfert de matière au sein du macrobenthos. Le premier modèle suggérait, en effet, qu'ils remplaçaient les suspensivores en tant que producteur secondaire principal au sein des sédiments fins (Figure III.6). Le modèle Ecopath a cependant nuancé ces conclusions dans la mesure où les résultats du chapitre IV suggèrent que leur activité reste inférieure à celle des suspensivores même en division Sf tout en confirmant malgré tout qu'ils interviennent de manière plus significative dans le fonctionnement trophique au niveau des sédiments les plus fins (Figure IV.8, Tableau IV.37 et Tableau IV.43). Ce qui irait dans le sens de Rhoad et Young, (1970) qui indiquaientt que la présence d'espèces déposivores pourrait par leur activité biologique limiter l'installation et donc l'efficacité des suspensivores.

Les deux approches modélisatrices que nous avons effectuées lors de cette étude malgré leurs différences de fonctionnement ont permis de mettre en évidence qu'il existait des différences en termes de fonctionnement trophique au sein du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord. En conséquence, l'évaluation du fonctionnement trophique peut donner des résultats variables suivant l'échelle spatiale à laquelle on l'envisage. Le fonctionnement trophique de l'ensemble de la zone d'étude semble être l'intégration des fonctionnements présents à des échelles plus restreintes. Toute la difficulté est de pouvoir évaluer l'importance de ces facteurs. Dans cette étude nous nous sommes concentrés sur les deux forçages qui apparaissaient comme les facteurs de distribution dominants et qui présentaient également l'avantage d'être parmi les plus faciles à tester. Cette étude a ainsi permis d'apporter des éléments de réponses concernant les importances respectives de ces deux forçages, choisis *a priori,* sur l'organisation trophique. La méthode inverse avait clairement identifié le facteur sédimentaire comme étant le plus important des deux dans la mesure où on pouvait clairement identifier un chemin trophique préférentiel spécifique lié à chaque facteur sédimentaire, alors que les facteurs géographiques ne semblaient pas présenter de telles différences marquées. Cependant, l'importance des effets géographiques n'a pas été complètement écartée dans la mesure où si la division Manche Orientale (MO) et mer du Nord (MN) était très similaire, la division baie de Seine (BS), elle, s'en différenciait nettement. Par la suite, les résultats du

modèle ECOPATH sont restés dans le sens de ces conclusions préliminaires en les nuançant cependant. En effet, pour beaucoup de propriétés majeures des réseaux trophiques (capacité, maturité, flux…), un patron se distingue assez distinctement, les sédiments fins (Sf) présentent toujours les valeurs les plus élevées et les plus grossiers (G&C) présentent souvent les plus faibles à la différence des indices de recyclages où la tendance est inversée (figure IV.13), mais tout de même « gouvernée » par ces deux types sédimentaires. Ce qui va dans le sens des premières conclusions d'une dominance de l'influence des sédiments, en revanche les effets géographiques sont bien plus significatifs que ne le laissaientt penser les premiers modèles. La baie de Seine présente une distinction par rapport aux deux autres ; elle prend même le pas sur les effets sédimentaires pour certaines propriétés. Les valeurs des activités énergétiques totales par exemple vont dans ce sens : les trois plus grandes valeurs sont celles des sous-divisions de la baie de Seine ensuite les propriétés des sédiments semblent reprendre le dessus puis à nouveau le critère géographique (deux sous-divisions de MN ont les valeurs les plus faibles). Certaines propriétés semblent alterner entre une prépondérance des effets de BS ou de Sf. Comme pour le niveau des valeurs les plus faibles la tendance n'est pas nette entre un effet prépondérant de la division géographique MN et la division sédimentaire de G&C. Nous le voyons l'évaluation des effets respectifs de ces deux facteurs est loin d'être simple. Cependant, nous arguons que le fonctionnement trophique est premièrement contrôlé par des facteurs sédimentaires et deuxièmement par les facteurs géographiques qui ne se répercuteraient que principalement au travers de l'hydrodynamisme et donc de la sédimentation. Avec cependant dans certains cas certaines propriétés propres qui surpasseraient l'importance des caractéristiques sédimentaires. La baie de Seine est une entité particulière par rapport aux deux autres, c'est une baie semi-fermée à proximité d'un fleuve très important. La division baie de Seine serait donc en premier contrôlée par les propriétés globales de la zone géographique avant de l'être par les types sédimentaires dont elle est composée, ce qui la rend différente des autres séquences sédimentaires du même type dans le bassin oriental de la Manche et en sud mer du Nord. Par extension les propriétés de baie de Seine semblent plus proches des propriétés des autres estuaires que des autres divisions de la zone d'étude (Monaco & Ulanowicz 1997, Rybarczyk & Elkaim 2003, Rybarczyk *et al.* 2003). De plus Améziane *et al.* (1996) avaient également trouvé des différences suivant les sédiments en baie de Morlaix, la demande en carbone était plus importante pour les sédiments grossiers que pour les sédiments les plus fins pour soutenir les biomasses macrobenthiques en place. Ces différences semblent aller dans le sens de caractéristiques sédimentaires gouvernant la structure trophique également.

VI.4/Synthèse des résultats issus des approches descriptives et fonctionnelles

Ces deux travaux de thèse, (Foveau 2009) et le présent travail, apparaissent comme un état des lieux d'une distribution des communautés macrobenthiques à méso-échelle et de leur fonctionnement. Ils comportent en effet, une approche descriptive au travers d'une analyse sédimentaire et d'une analyse bionomique ainsi qu'une évaluation de leur dynamique sur le plan temporel par rapport aux années 1970 (Foveau 2009) associée à une approche fonctionnelle au travers de deux modèles de réseau trophique, modèle inverse et ECOPATH accompagnée d'une analyse préliminaire des traits biologiques benthiques.

Les conclusions de la première étude ont mis en évidence que la structure sédimentaire n'a, semble-t-il, pas beaucoup évolué depuis les années 1970. Au début des années 2000, (Foveau 2009) a considéré qu'il existait sept assemblages benthiques dans le bassin oriental de la Manche et dans la baie sud de la mer du Nord ce qui est supérieur aux cinq communautés biosédimentaires classiquement admises en Manche orientale (Dewarumez & Davoult 1997). Cependant, l'auteur montre que parmi tous les assemblages identifiés (à la fois issus des données de 1970 et du début des années 2000), seuls quatre semblent pérennes dans le temps : (i) l'assemblage des sables moyens dunaires, (ii) l'assemblage des cailloutis, (iii) l'assemblage des graviers plus ou moins ensablés et (iv) l'assemblage des sables grossiers. Or, l'assemblage (i) correspond à notre division sédimentaire la plus fine (Sf), l'assemblage (iv) à notre division intermédiaire (Sg) et les assemblages (ii) et (iii) à notre division la plus grossière (G&C). Ce qui pourrait indiquer que les propriétés que nous avons définies concernant l'organisation trophique pourraient être également pérennes dans le temps. Il faut cependant faire attention, car Foveau (2009) n'a considéré ces assemblages que d'un point de vue qualitatif. Pour s'assurer de la pérennité des différents fonctionnements trophiques, il faut également s'assurer que des changements d'ordre quantitatif n'ont pas eu lieu. Notamment l'augmentation de la biomasse d'une espèce au détriment d'une autre ou inversement. Ce qui de prime abord semble invérifiable dans la mesure où les données issues de Cabioch & Glaçon (1975, 1977) sont semi-quantitatives car les prélèvements ont été faits à la drague Rallier du Baty. Une comparaison quantitative des données passées et présentes s'avère de fait très ardue voire impossible.

Pour résumer, la synthèse de ces deux études montre que l'organisation biosédimentaire des communautés benthiques déjà identifiées semble aussi cohérente d'un point de vue descriptif que fonctionnel. Cependant, toutes les communautés biosédimentaires de la zone d'étude n'ont pas été étudiées et modélisées, seules les plus étendues sont concernées par ces conclusions. De plus il

faudrait également pouvoir s'assurer de la pérennité dans le temps des assemblages trophiques au même titre que les assemblages spécifiques.

VI.5/Perspectives

Fiabilité des données

Ce travail n'a été permis que grâce à l'acquisition de nouvelles données lors des campagnes MABEMONO et l'agrégation d'un certain nombre de bases de données disponibles. Il manque cependant une partie de l'information, en Manche centrale notamment (au nord de la baie de Seine) et le long des côtes britanniques. De plus, les données potentiellement utilisable n'ont pu être disponibles que dans la mesure où les études dont elles étaient issues s'étaient réalisées au sein du laboratoire. En effet, il existe un vrai problème de centralisation des données benthiques au sein de notre zone d'étude, c'est-à-dire le bassin oriental de la Manche et la baie sud de la mer du Nord. Ces dernières devraient pouvoir être recensées et mises à disposition des chercheurs en écologie benthique. Ceci est d'autant plus vrai que les campagnes en mer ont un coût significatif qui rentre en ligne de compte dans tout établissement de projet de recherche visant l'étude des communautés benthiques. Le manque de recensement a pu entraîner la perte de nombreuses données benthiques peu ou pas du tout utilisées qui auraient pu être fort utiles à une étude telle que celle-ci. Heureusement les travaux de recensements des données à l'échelle internationale se précisent, c'est notamment le travail d'un institut tel que le VLIZ (Vlaams Instituut voor de Zee ou Institut Marin des Flandres) basé en Belgique qui notamment recense des bases de données benthiques sur les mers européennes afin d'éviter aux scientifiques de faire des campagnes qui ont déjà été réalisées. Cela permet d'améliorer ainsi l'utilisation des fonds alloués à la recherche. En parallèle de cela, un effort de la communauté scientifique internationale doit être fait pour harmoniser et standardiser au maximum les méthodes et engins d'échantillonnage ou bien encore les terminologies scientifiques (Dauvin *et al.* 2007a, 2007b) qui portent sur les habitats, les étages... Tout spécialement entre les pays partageant le même domaine maritime mais pas seulement. Une standardisation des procédures augmenterait considérablement le champ d'utilisation des données, limiterait les confusions et permettrait de fournir une information plus fiable sur ce compartiment important de l'écosystème côtier, plus efficace et plus à même d'affronter les problèmes environnementaux dont souffrent les paysages maritimes mondiaux en ce début de XXIe siècle.

Changements majeurs

La biodiversité des organismes marins et particulièrement benthiques a de nombreux effets sur le fonctionnement des écosystèmes et donc les services fournis par celui-ci (Snelgrove *et al.* 1997,

Heip *et al.* 1999). Le tableau VI.1 montre les différentes fonctions, « services » et « biens » assurés par la biodiversité, parmi eux nombreux sont ceux où les écosystèmes benthiques sont impliqués (flux de carbone vers les niveaux trophiques supérieurs, recyclage des nutriments, régulation des perturbations, des pollutions…). Or il existe de nombreux facteurs qui ont pour conséquence l'érosion de cette biodiversité dont les effets sont encore mal cernés à plus forte raison sur les communautés benthiques. Ce travail peut être utile pour envisager des pistes de réponses à cette problématique.

Tableau VI.1 : Rôle de la biodiversité marine pour différent(e)s fonctions, services et biens écosystémiques (Heip *et al.* 1999).

Fonctions écosystémiques	Rôle de la biodiversité marine
Production primaire	Importante
Stockage du carbone	Faible
Flux de carbone vers les niveaux trophiques supérieurs	Importante
Cycle des nutriments	Importante
Services écosystémique	
Régulation des gaz, climat	Faible/moyenne
Régulation des perturbations	Importante
Contrôle de l'érosion/sédimentation	Moyenne/importante
Reminéralisation	Importante
Traitement des déchets	Importante
Contrôle biologique des espèces nuisibles	Importante
Gestion des changements globaux & bio-évaluation de la santé des écosystèmes	Importante
Plaisance, tourisme et éducation	Importante
Biens écosystémique	
Habitat et refuge	Importante
Ressource en nourriture	Importante
Matière première	Importante
Ressource génétique	Importante
Patrimoine naturel	Importante

En effet, la Manche est une mer fortement anthropisée soutenant énormément d'activités professionnelles dont la pêche est prépondérante. Les activités de pêche sont connues pour changer la structure des habitats benthiques et ainsi influencer la diversité, la composition, la biomasse et la productivité de la faune associée (Jennings & Kaiser 1998). Ces changements peuvent être quantitatifs (diminution de la biomasse principalement des bivalves ou des gros oursins (ordre Spatangoida notamment) ou de compositions spécifiques. L'analyse isotopique de ces mêmes communautés semble en revanche avoir montré que ni la structure trophique ni même les relations trophiques qui existent parmi eux ne semblent affecter et ce même, dans des zones maritimes subissant une pression de pêche depuis longtemps (Jennings *et al.* 2001). Ces auteurs suggèrent que la structure trophique des communautés benthiques, même dans un site régulièrement chaluté, apparaît comme une propriété robuste de ces écosystèmes marins, la production des animaux « épargnés » comblant celles des « pertes » (Jennings *et al.* 2001). Cet aspect reste encore incertain dans la mesure où, en parallèle, certains auteurs ont montré que sur des sites récemment chalutés une augmentation de la présence d'organismes nécrophages ou omnivores était constatée (Kaiser &

Spencer 1994). Ce type d'étude relatif à la modélisation des réseaux trophiques peut fournir un bon outil d'évaluation pour évaluer si à une plus grande échelle ces conclusions restent valables. Evaluer et comparer les deux images des réseaux trophiques benthiques à 30 ans d'intervalle grâce à l'utilisation des données de (Cabioch & Glaçon 1975, 1977) pourrait être d'une grande utilité. Le problème réside, comme il a déjà été précisé dans l'utilisation de la drague, cependant, en envisageant ces données de manière plus fine, il est possible d'aborder le problème plus subtilement. Il est en effet généralement admis que les principaux biais de la drague par rapport à la benne sont d'augmenter le nombre d'individus des espèces déjà présentes en grand nombre et de diminuer la présence des espèces rares de taille réduite par lessivage au travers de la drague. Or, une étude basée sur une bionomie descriptive et quantitative a pu montrer que la comparaison des engins d'échantillonnage benne et drague était possible lorsque l'on raisonnait de manière relative et qu'on était conscient des principaux biais que provoque l'utilisation de la drague (Luczak, données non publiées). A partir de là, il suffirait de considérer la comparaison des modèles passés (issus de données de drague) et actuels (issus de données de benne) de manière relative, en termes d'importance de flux par rapport à un autre au sein du même modèle et non d'importance de la valeur de tel ou tel flux (exemple le « total system throughput ») du modèle récent par rapport au modèle passé. Indépendamment des données passées, ce travail peut servir de base à des études futures voulant évaluer l'impact de la pêche sur les communautés benthiques et les conséquences indirectes que cela pourrait avoir sur les échelons trophiques supérieurs. Le gros avantage de ces deux études combinées est d'avoir à la fois un point de vue descriptif et fonctionnel à une très large échelle. Ces travaux pourraient ainsi être réutilisés à la même échelle, malgré les difficultés que cela implique, ou plus probablement à plus petite échelle (celle d'une communauté ou d'une aire géographique restreinte) pour évaluer les effets locaux des activités de pêche. Ainsi pouvoir proposer de meilleures solutions de gestion de pêche au travers d'un point de vue écosystémique intégrant à la fois les effets directs de la pêche sur les poissons et également les effets indirects, c'est-à-dire ceux sur les compartiments dont ils sont dépendant (source de nourriture, recyclage des nutriments…) les compartiments issus du benthos.

De telles considérations peuvent être aussi valables à propos des changements des communautés dans le temps liés à d'autres forçages anthropiques que la pêche et notamment liés à un problème très actuel : le changement global, dont les deux principales constituantes sont d'une part le changement climatique et d'autre part l'introduction d'espèces invasives, conséquence entre autre de la multiplication des transports maritimes de par le monde.

Changements climatiques. La Manche est considérée comme un carrefour biogéographique important entre deux provinces : lusitanienne au sud, boréal au nord (Castel *et al.* 1997) ce qui rend

de ce fait cette zone propice aux changements qui accompagneraient une diminution ou une augmentation de la température des eaux. De nombreux auteurs ont déjà envisagé la dynamique à long terme de certaines communautés benthiques en Manche et en sud mer du Nord (Davoult *et al.* 1993, Ibañez *et al.* 1993, Fromentin *et al.* 1997a, Dauvin 1997b, Fromentin *et al.* 1997b, Davoult *et al.* 1998b, Luczak 1999, Desroy & Retières 2001, Poggiale & Dauvin 2001, Timsit *et al.* 2004). Ceci a permis d'avoir une bonne connaissance sur la dynamique des communautés benthiques mais concernant essentiellement l'aspect taxonomique. Il y a eu, globalement, très peu d'évaluations de cette dynamique d'un point de vue fonctionnel et aucune à ma connaissance concernant le fonctionnement trophique.

Apparition d'espèces invasives. Il existe un grand nombre d'espèces invasives apparus en Manche ces dernières décennies, l'exemple le plus connu est celui du mollusque *Crepidula fornicata* ramené dans les années 50 et qui prolifère actuellement sur les côtes de la Manche (Blanchard 1995) ou bien du couteau américain *Ensis directus* arrivé près de l'Helgoland en mer de Wadden en 1978 et qui s'est rapidement étendu notamment vers le sud (Essink 1985, Armonies 2001) pour atteindre les côtes françaises de la mer du Nord en juin 1991 (Luczak *et al.* 1993) et en baie de Seine par la suite (Dauvin *et al.* 2007c). L'introduction de ces espèces crée souvent un déséquilibre écologique dans l'organisation des communautés en place (compétition pour la ressource, destruction d'habitat…) cependant cela reste des considérations descriptives, l'aspect fonctionnel de ces invasions restent encore mal connu.

Cette étude en association avec celle de Foveau (2009) permet d'avoir un double regard sur une situation « initiale » des communautés benthiques au début du XXIe siècle. Cela permet de mettre en regard les changements spécifiques et les changements trophiques que les différents forçages présentés plus haut (pêches, espèces invasives et changement climatique) considérés comme des problèmes centraux en écologie moderne pourront provoquer. Cette double approche pourra être utile pour mieux comprendre les notions de résistance notamment ou de résilience qui apparaissent comme des notions très importantes dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes (Frontier & Pichod-Viale 1998) ; par extension, de mieux comprendre comment la biodiversité agit sur le fonctionnement et les relations trophiques au sein des écosystèmes.

Modélisation des réseaux trophiques benthiques

Un des points préalablement évoqué dans cette partie dédiée aux perspectives éventuelles de cette étude est directement lié à l'agrégation (trophique ou taxonomique) inhérente à toute modélisation de réseau trophique. Comme il a en effet déjà été précisé, l'agrégation en compartiments, trophiques en ce qui concerne cette étude, mais cela est également vrai pour toute

sorte d'agrégation, a pour conséquence que seules les espèces les plus contributives à la biomasse du compartiment sont, en quelque sorte, « utiles » au modèle. Dans la mesure où, les résultats ont montré que pour la plupart des compartiments au maximum 20 espèces étaient suffisantes pour atteindre plus de 90% de contribution à la biomasse pour beaucoup de groupes également une dizaine d'espèces suffisent parfois même moins, la guilde des carnivores de baie de Seine par exemple atteint 90,3% de contribution à la biomasse dès le cumul de la cinquième espèce. De plus, les comportements trophiques servant à définir la matrice de préférences trophiques sont en conséquence souvent évaluer à partir de ces mêmes espèces. Il serait intéressant d'établir un niveau nécessaire de précision de biomasse à atteindre au-delà duquel les informations apportées ne seraient pas nécessaires pour obtenir un modèle de réseau trophique fiable. La notion de « suffisance biomassique » pourrait limiter le nombre d'espèces à prendre en compte par compartiment fonctionnel en fonction de sa contribution à la biomasse globale. Il est cependant nécessaire de faire attention à ce que cette simplification ne provoque pas une perte d'informations telle qu'elle aboutirait à des non-sens écologiques en sortie de modèle. Cette suffisance pourrait grandement faciliter le travail de mise en forme des données avant de les inclure dans le modèle. La mise en place des modèles seraient en ce sens moins fastidieuse.

Un autre point problématique dans la mise en place de modèle de réseau trophique se rapporte à la production et à la manière dont elle est calculée. Au-delà des données bibliographiques et des incertitudes qu'elles comportent, la production est souvent obtenue à partir de méthodes empiriques qui, bien que robustes, n'en sont pas moins basées principalement sur les valeurs de biomasse. Or les espèces dont les biomasses sont les plus importantes, les espèces les plus contributives ne sont pas forcément les plus productives, en ce sens il semble que cette manière de représenter les réseaux trophiques ne soient pas la plus écologiquement pertinente.

Il ne faut donc, bien sûr, pas pour autant abandonner les recherches expérimentales sur les comportements trophiques des espèces les moins contributives à la biomasse car il ne s'agit ici que de considérations sur l'outil « modèle de réseau trophique » et en aucun cas sur l'approche fonctionnelle du benthos d'une manière générale. Les espèces les moins contributives à la biomasse totale peuvent avoir une importance fondamentale qui ne sera pas mise en évidence par la modélisation des réseaux trophiques. Il s'agit ici d'une des critiques majeures au sujet de ce style de représentation de réseau trophique. Même s'ils admettent que les représentations des réseaux trophiques par le biais des flux d'énergie sont des outils utiles à la compréhension des systèmes naturels, certains auteurs considèrent que ces derniers manquent d'une information importante en étant incapable de pouvoir définir quelles interactions sont critiques pour maintenir l'écosystème dans un état stable (Trites 2003) en d'autres termes pouvoir évaluer les effets de cascade. Il y a ici

une mauvaise évaluation des pertes d'espèces sur le fonctionnement global. Trites (2003) donne pour exemple une communauté côtière où, hors de toutes considérations de transfert d'énergie, si on retire les patelles il y aura peu d'effets par comparaison à une omission des oursins qui affecte de manière drastique la structure de l'écosystème au travers de la consommation de laminaire.

Au-delà du fonctionnement trophique

Comme il a déjà été précisé dans les limites d'utilisation de l'outil modélisation, un des principaux défauts est qu'il ne se limite qu'à une seule propriété du fonctionnement des communautés, une propriété importante, certes, mais qui ne reste malgré tout qu'une parmi de nombreuses autres : le comportement trophique.

Une approche dont les principes ont été développés au chapitre V, s'avère très prometteuse. Les analyses au travers de traits biologiques ont l'énorme intérêt de pouvoir intégrer quasiment autant de propriétés fonctionnelles que l'on désire. En écologie benthique, les scientifiques sont malheureusement très rapidement limités par le nombre de données disponibles et c'est ce à quoi nous aimerions remédié avec la publication en Chapitre V (Macrozoobenthos of the Eastern English Channel and Southern North Sea : a biological trait handbook) qui vise à servir de base de données sur les traits biologiques des espèces benthiques de Manche et mer du Nord et a pour but d'être interactif au sein de la communauté des chercheurs en écologie benthique c'est-à-dire à la fois être disponible pour ceux qui voudraient se servir de la base pour analyser une communauté au travers de cet outil et également pour ceux qui voudraient la renchérir en nouvelles espèces, nouveaux traits et/ou également modifications d'informations dues à de nouvelles découvertes.

Les BTA apparaissent comme un principe novateur et très prometteur, non seulement au niveau de la compréhension du fonctionnement des écosystèmes benthiques mais également en termes de comparaison de différentes zones géographiques. En effet, vu que cette technique s'affranchit au moins en partie de l'aspect taxonomique la comparaison d'une communauté macrobenthique de Méditerranée (Marchini *et al.* 2008) et du nord de l'Europe (Bremner *et al.* 2003b) peut être facilitée. Par extension, des communautés benthiques naturelles situées aux antipodes l'une de l'autre pourraient être très facilement analysées de concert et ce même si elles ne présentent aucune espèce commune. Il y a également certaines techniques combinant les traits biologiques avec d'autres outils qui commencent à voir le jour, comme la mesure de spécialisation écologique qui met en regard la distribution et les traits biologiques, une nouvelle approche d'évaluation de la niche écologique intégrant les concepts Grinellien (réponse de l'espèce suite à différents forçages environnementaux) et Eltonien (impact de l'espèce sur l'environnement)

(Devictor *et al.* 2010). Certaines approches mettent également en regard la force d'une intéraction trophique et les traits biologiques (Rossberg *et al.* 2009).

Il y a cependant avant cela l'étape très longue, fastidieuse et difficile de recherche d'informations, d'analyse des différences, du choix du trait le plus vraisemblable lorsqu'il y a contradiction entre deux sources. Un travail commun et actif de la communauté des benthologues est indispensable pour mener à bien cette nouvelle approche du benthos marin qui s'est déjà révélée très utile à la compréhension globale du fonctionnement écologique dans deux des autres grands champs d'études environnementales : la botanique et la benthologie aquatique continentale.

Conclusion

Dans le cadre de l'approche intégrée de la gestion des ressources marines (vivantes, minérales et humaines) de la troisième phase du programme multidisciplinaire CHARM, cette étude a abordé les communautés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord selon une approche fonctionnelle sous différents aspects.

Ce travail a, tout d'abord, examiné les interactions trophiques des invertébrés benthiques entre eux et également vis-à-vis de leurs proies et de leurs prédateurs selon deux techniques modélisatrices. Puis elle a proposée de manière préliminaire, en tant qu'ouverture mais également dans une logique de complémentarité, une approche fonctionnelle différente des invertébrés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord au travers de l'analyse des traits biologiques. Cette double approche permet à la fois d'évaluer le rôle et l'importance du compartiment benthique au sein de son écosystème mais également d'envisager la diversité des fonctions qui lui sont propres.

Ce travail constitue une des premières études traitant de modélisation de réseau trophique centrée sur le compartiment benthique à une échelle spatiale aussi étendue. Elle est également, à notre connaissance, une des premières à évaluer la variation dans le fonctionnement trophique des communautés benthiques selon une logique de réduction d'échelle spatiale. Les résultats ont en premier lieu confirmé le rôle majeur des suspensivores benthiques dans la production secondaire et le transfert de matière vers les chaînons supérieurs sur la zone d'étude. En deuxième lieu ils ont mis en évidence que le benthos du bassin oriental de la Manche et le sud de la mer du Nord n'apparaît pas comme une seule unité fonctionnelle dans la mesure où des différences nettes ont pu être détectées à des échelles spatiales plus restreintes. Il semblerait que, à la manière des unités biosédimentaires, l'organisation trophique des communautés benthiques soit fortement dépendante des forçages imposés par leur sédiment. Cependant, l'exemple de la baie de Seine montre que les facteurs géographiques peuvent aussi avoir une influence significative sur cette organisation. Ainsi, les modèles ont montré qu'il était possible de distinguer quatre unités fonctionnelles majeures présentant des caractéristiques propres, une relative à la baie de Seine, deux aux sédiments les plus grossiers (G&C) et les plus fins (Sf) et une n'ayant pas de structure propre et réunissant les trois autres divisions considérées (MO, MN et Sg).

Les conclusions apportées par le premier travail de thèse de Foveau (2009) laisse suggérer que ces structures trophiques pourraient être pérennes au moins sur plusieurs décennies.

Pour finir, une approche fonctionnelle préliminaire au travers l'analyse des traits biologiques a également été effectuée. 21 traits (morphologiques, écologiques et d'histoire de vie) ont été réunis pour 651 espèces d'invertébrés benthiques. Ce qui a permis d'évaluer brièvement l'étendue de la

diversité fonctionnelle et également d'avoir une idée des traits dominants dans le bassin oriental de la Manche et le sud de la mer du Nord. Cette dernière partie n'est que le début d'un processus visant à réunir plus d'espèces et plus d'informations relatives à leurs traits fonctionnels afin de rendre ce type d'analyse plus accessible car elle nécessite un travail de recherche bibliographique considérable.

Encore trop peu d'études portant sur l'organisation fonctionnelle du benthos sont disponibles. Il apparaît crucial de continuer ce genre de travail afin d'envisager les modifications sur la structure trophique du benthos, dues à la pression anthropique croissante sur le milieu marin, et leurs éventuelles conséquences sur l'écosystème global.

La poursuite des études écologiques sur cet écosystème et ses composants est indispensable afin de pouvoir assurer une exploitation durable du milieu et assurer la pérennité de toutes les ressources naturelle que la Manche peut offrir.

Bibliographie

Alizier S (2005) Evolution spatio-temporelle de l'épifaune vagile et de l'endofaune du peuplement des cailloutis à épibiose sessile dans le Détroit du Pas-de-Calais. Université de Lille1
Allain JY, Ollivier MT, Petit P, Retière C (1972) Les peuplements benthiques de la baie de Saint-Brieuc, Dinard
Allen KR (1950) The computation of production in fish populations. New Zealand Science Review 8:89-91
Allesina S, Ulanowicz RE (2004) Cycling in ecological networks: Finn's index revisited. Computational Biology and Chemistery 28:227-233
Alongi DM (1997) Coastal ecosystem processes, Vol. CRC Press, Boca Raton
Améziane N, Chardy P, Dauvin J-C (1996) Modelling carbon flows in soft-bottom communities from the bay of Morlaix, western English Channel. In: Eleftheriou Aea (ed) Biology and Ecology of Shallow Coastal Waters, 28 EMBS Symposium. Olsen & Olsen, Denmark, p 215-224
Araujo JN, Mackinson S, Stanford RJ, Hart PJB (2008) Explofing fisheries strategies for the western English Channel using à ecosystem model. Ecological Modelling 210:465-477
Armonies W (2001) What an introduced species can tell us about the spatial extension of benthic populations. Marine Ecology Progress Series 209:289-294
Austen MC, Lambshead J, Hutchings P, Boucher G, Heip C, King G, Koike I, Smith C, Snelgrove PVR (2002) Biodiversity links above and below the marine sediment-water interface that may influence community stability. Biodiversity Conservation 11:113-136
Avoine J, Crevel L (1986) Influence des apports fluviatiles en Baie de Seine. Actes Colloques IFREMER 4:125-134
Baird D, McGlade JM, Ulanowicz RE (1991) The comparative ecology of six marine ecosystems. Philosophical Transactions: Biological Sciences 333:15-29
Bakalem A, Ruellet T, Dauvin J-C (2009) Benthic indices and ecological quality of shallow Algeria fine sand community. Ecological Indicators 9:395-408
Baretta JW, Ruardij P (1988) Carbon flows in the western Wadden Sea: model calculations. Scientia Marina 53:523-529
Barnsley MJ (2007) Environmental modeling: a pratical introduction, Vol. Taylor & Francis Group, Boca Raton
Bayne BL, Iglesias JIP, Hawkins AJS, Navarro E, Héral M, Dslous-Paoli J-M (1993) Feeding behaviour 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
Beaugrand G, Luczak C, Edwards M (2009) Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic ocean. Global Change Biology 15:1790-1803
Bellan-Santini D, Lacaze JC, Poizat C (1994) Les biocénoses marines et littorales de Méditerranée, synthèse, menaces et perspectives, Vol. MNHN, Paris
Bellan G, Bellan-Santini D, Picard J (1980) Mise en évidence de modèle éco-biologique dans des zones soumises à perturbations par matières organiques. Oceanologica Acta 3:383-390
Bilyard GR (1987) The value of benthic infauna in marine pollution monitoring studies. Marine Pollution Bulletin 18:581-585
Blanchard M (1995) Origine et état de la population de Crepidula fornicata (Gastropoda Prosobranchia) sur le littoral français. Haliotis 24:75-86
Blanchet H (2004) Structure et fonctionnement des peuplements benthiques du Bassin d'Arcachon. PhD, Université de Bordeaux1
Blegvad H (1914) Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrates animals found on or in the sea bottom in Danish waters. Rep Danish Biol Sta 22
Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML (2003) The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. American Naturalist 161:1-28
Bonsdorff E, Pearson TH (1997) The relative impact of physical disturbance and predation by *Crangon crangon* on population density in *Capitella capitata*: an experimental study. Ophelia 46:1-10

Borja A, Franco J, Perez V (2000) A marine biotic index to the establish ecology quality of soft-bottom benthos within European estuarine coastal environments. Marine Pollution Bulletin 40:1100-1114

Bremner J, Frid CLJ, Rogers SI (2003a) Assessing marine ecosystem health: The long-term effects of fishing on functional biodiversity in North Sea benthos. Aquatice Ecosystem Health & Management 6:131-137

Bremner J, Rogers SI, Frid CLJ (2003b) Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. Marine Ecology Progress Series 254:11-25

Bremner J, Rogers SI, Frid CLJ (2006a) Matching biological traits to environmental conditions in marine benthic ecosystems. Journal of Marine Systems 60:302-316

Bremner J, Rogers SI, Frid CLJ (2006b) Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA). Ecological Indicators 6:609-622

Brey T (1999) A collection of empirical relations for use in ecological modelling. Naga the ICLARM Quarterly 22:24-28

Brey T (2001) Population dynamics in benthic invertebrates - A virtual handbook

Brey T, Jarre-Teichmann A, Borlich O (1996) Artificial neural network versus multiple linear regression: predicting P/B ratios from empirical data. Marine Ecology Progress Series 140:251-256

Britton JC, Morton B (1994) Marine carrion and scavengers. Oceanography and Marine Biology an Annual Review 32:369-434

Brunel P, Besner M, Messier D, Poirier D, Granger L, Weinstein M (1978) Le traîneau suprabenthique Macer-GIROQ; appareil amélioré pour l'échantillonnage quantitatif étagé de la petite faune nageuse au voisinage du fond. Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie 63:815-829

Brylinsky J-M, Lagadeuc Y, Gentilhomme V, Dupont J-P, Lafite R, Dupeuble PA, Huault MF, Auger Y, Puskaric E, Wartel M, Cabioch L (1991) Le "fleuve côtier": un phénomène hydrologique important en Manche oriental. Exemple du Pas-de-Calais. Oceanologica Acta 11:197-203

Buhr K-J (1976) Suspension-feeding and assimilation efficiency in *Lanice conchilega* (Polychaeta). Marine Biology 38:373-383

Byren L, Ejdung G, Elmgren R (2002) Comparing rate and depth of feeding in benthic deposit-feeders: a test on two amphipods, *Monoporeia affinis* (Lindström) and *Pontoporeia femorata* Kröyer. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 281:109-121

Cabioch L (1968) Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. Cahiers de Biologie Marine 9:493-720

Cabioch L, Gentil F, Glaçon R, Retière C (1976) Le macrobenthos des fonds meubles de la Manche: distribution générale et écologie. In: Keegan BF, Ceidigh PO, Boaden PJS (eds) Biology of benthic organisms, 11th European Symposium on Marine Biology, Galway, p 115-128

Cabioch L, Gentil F, Glaçon R, Retières C (1978) Le bassin oriental de la Manche, modèle de distribution de peuplements benthiques dans une mer à fortes marées. Journal de Recherche Oceanographique 3:249-254

Cabioch L, Glaçon R (1975) Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, de la baie de Somme au Pas-de-Calais. CR Acad Sc Paris 280

Cabioch L, Glaçon R (1977) Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale. Du cap d'Antifer à la baie de Somme. CR Acad Sc Paris 285:493-720

Cammen LM (1980) The significance of microbial carbon in the nutrition of the deposit feeding Polychaete *Nereis succinea*. Marine Biology 61:9-20

Caron A, Desrosiers G, Olive PJW, Retière C, Nozais C (2004) Comparison of diet and feeding activity of two polychaetes, *Nephtys caeca* (Fabricius) and *Nereis virens* (Sars), in an estuarine intertidal environment in Québec, Canada. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 304:225-242

Carpentier A, Cook J, Coppin F, Delavenne J, Dupuis L, Engelhard G, Gardel L, Martin CS, Meaden GJ, Morin J, Rostiaux E, Vaz S, Vérin Y, Walton J (2009a) Chapitre/Chapter 4: Partie "Poissons et céphalopodes"/ Section "Fish and cephalopods". In: Carpentier A, Martin CS, Vaz S (eds)

Channel Habitat Atlas for marine Resource Management, final report (CHARM phase II) INTERREG 3a Programme. IFREMER, Boulogne-sur-mer, p 626

Carpentier A, Martin CS, Vaz S (2009b) Channel habitat atlas for marine Resource Management, final report / Atlas des habitats des ressources marine de Manche orientale, rapport final (CHARM phase II), Vol. INTERREG 3a Programme, IFREMER, Boulogne-sur-mer

Carpentier A, Vas S, Martin CS, Coppin F, Dauvin J-C, Desroy N, Dewarumez J-M, Eastwood PD, Ernande B, Harrop S, Kemp Z, Koubbi P, Leader-Williams N, Lefèbvre A, Lemoine M, Loots C, Meaden GJ, Ryan N, Walkey M (2005) Eastern Channel Habitat Atlas for Marine Resource Management (CHARM), Atlas des Habitats de Ressources Marines de la Manche Orientale, INTERREG IIIA.225pp.

Carpentier P, Dewarumez JM, Leprêtre A (1997) Long-term variability of the Abra alba community in the southern bight of the North Sea. Oceanologica Acta 20:283-290

Castel J, Dauvin J-C, Glémarec M (1997) Les conditions générales en Atlantique, Manche et Mer du Nord. In: MNHN (ed) Les biocoenoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord, Synthèse, menaces et perspectives, p 6-15

Castilla JC (1972) Responses of *Asterias rubens* to bivalve prey in a Y-maze. Marine Biology 12:222-228

Castilla JC, Crisp DJ (1970) Responses of *Asterias rubens* to olfactory stimuli. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 50:829-847

Chardy P (1987) Modèle de simulation du système benthique des sédiments grossiers du golfe normand-breton (Manche). Oceanologica Acta 10:421-434

Chardy P (1993) La modélisation du système benthique: niveau de représentation des processus biologiques. Oceanis 19:119-145

Chardy P, Dauvin J-C (1992) Carbon flows in a subtidal fine sand community from the western English Channel: a simulation analysis. Marine Ecology Progress Series 81:147-161

Chardy P, Dauvin J-C, Gros P, Monbet Y (1991) Dynamic simulation versus steady state model: An alternative strategy to model the benthic food web. In: Herman PMJ, Heip C (eds) Workshop Modelling the benthos. Delta Institute Communication, The Netherlands, p 43-54

Chardy P, Dauvin J-C, Lasserre P (1993a) Biodiversity and functional units in a coastal benthic food web Workshop Biodiversity, Guadeloupe, p 1-8

Chardy P, Gros P, Mercier H, Monbet Y (1993b) Benthic carbon budget for the Bay of Saint Brieuc (Western Channel). Application of the inverse method. Oceanologica Acta 16:687-694

Charvet S, Kosmala A, Statzner B (1998) Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: perpectives for a general tool in stream management. Archiv für Hydrobilogie 142:415-432

Charvet S, Statzner B, Usseglio-Polatera P, Dumont B (2000) Traits of benthic macroinvertebrates in semi-natural French streams: an initial application to biomonitoring in Europe. Freshwater BIology 43:277-296

Chassé C, Glémarec M (1976) Principes généraux de la classification des fonds pour la cartogaphie biosédimentaire. Journal de Recherche Océanographique 1:1-18

Chauvaud L, Jean F, Ragueneau O, Thouzeau G (2000) Long-term variation of the Bay of Brest ecosystem: benthic-pelagic coupling revisited. Marine Ecology Progress Series 200:35-48

Chevenet F, Dolédec S, Chessel D (1994) A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. Freshwater BIology 31:295-309

Christensen NL, Bartuska AM, Brown JH, Carpenter SR, D'Antonio C, Francis R, Franklin JF, MacMahon JA, Noss RF, Parsons DJ, Peterson CH, Turner MG, Woodmansee RG (1996) The report of the Ecological Society of America Committee on the Scientific Basis for Ecosystem Management. Ecological Application 6:665-691

Christensen V, Pauly D (1992) ECOPATH II-a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. Ecological Modelling 61:169-185

Christensen V, Pauly D (1993) Trophic models of aquatic ecosystems ICLARM Conference Proceedings, p 390

Christensen V, Walter CJ, Pauly D (2000) ECOPATH with ECOSIM: a user's guide, Vol. Fisheries Centre, University of British ColumbiaVancouver, Canada and ICLARM, Penang, Malaysia
Closs GP, Lake PS (1994) Spatial and temporal variation in the structure of an intermittant-stream food web. Ecological Monographs 64:1-21
Coggan RA, Populus J, White J, Sheehan K, Fitzpatrick F, Piel S (2007) Review of standard protocols for seabed habitat mapping
Cohen JE (1989) Ecologist co-operative web bank. Version 1.0. Machine-readable data base of food webs. Rockefeller University, New York
Cohen JE, Briand F (1984) Trophic links of community food webs. Proc Natl Acad Sci USA 81:4105-4109
Cohen JE, Briand F, Newman CM (1990) Community food webs: data and theory, Vol. Springer-Verlag, New York
Coll M, Palomera I, Tudela S, Sardà F (2006) Trophic flows, ecosystem structure and fishing impacts in the South Catalan Sea, Northwestern Mediterranean. Journal of Marine Systems 59:63-96
Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, van den Belt M (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature 387:253-260
Coull BC (1988) Ecology of the Marine Meiofauna. In: Higgins RP, Thiel H (eds) Introduction to the study of Meiofauna. Smithonian Institution Press, Washington, p 18-38
Covich AP, Austen MC, Bärlocher F, Chauvet E, Cardinale BJ, Biles CL, Inchausti P, Dangles O, Solan M, Gessner MO, Statzner B, Moss B (2004) The role of biodiversity on the functioning of freshwater and marine benthic ecosystems. BioScience 54:767-775
Covich AP, Palmer MA, Crowl TA (1999) The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems. BioScience 49:119-127
Cox SP, Essington TE, Kitchell JF, Martell SJD, Walters CJ, Boggs C, Kaplan I (2002) Reconstructing ecosystem dynamics in the central Pacific Ocean, 1952-1998.II. A preliminary assessment of the trophic impacts of fishing and effects on tuna dynamics. Canadian Journal of Fisheries and Aquatice Sciences 59:1736-1747
Crowder LB, Reagan DP, Freckman DW (1996) Food web dynamics and applied problems. In: Polis GA, Winemiller KO (eds) Food webs: integration of patterns and dynamics. Chapman and Hall, New York, p 327-336
Cusson M (2004) Etude critique des méthodes d'estimation de la production secondaire macrobenthique marine. Université Laval
Cusson M, Bourget E (2005) Global patterns of macroinvertebrate production in marine benthic habitats. Marine Ecology Progress Series 297:1-14
Dade WD, Nowell ARM (1991) Moving muds in the marine environment Coastal Sediments' 91 Proceedings Specialty Conference/WR Division. American Society of Civil Engineers, Seatlle, p 54-71
Dauer DM (1983) Functional morphology and feeding behavior of *Scolelepis squamata* (Polychaeta: Spionidae). Marine Biology 77:279-285
Dauer DM, Ewing RM, Sourbeer JW, Harlan WT, Stokes TL (1982a) Nocturnal movements of the macrobenthos of the Lafayette river, Virginia. Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie 67:761-775
Dauer DM, Ewing RM, Tourtellotte GH, Harlan WT, Sourbeer JW, Barker HR (1982b) Predation, resource limitation and the structure of benthic infaunal communities of the lower Chesapeake Bay. Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie 67:477-489
Dauvin J-C (1979) Recherches quantitatives sur le peuplements des sables fins de la Pierre Noire, baie de Morlaix, et sur la perturbation par les hydrocarbures de l'"AMOCO CADIZ". Université Pierre et Marie Curie
Dauvin J-C (1984a) Caractères du recrutement des principales especes d'Annélides polychetes des sédiments fins sublittoraux de la baie de Morlaix. Oceanis 10:747-760

Dauvin J-C (1988) Rôle du macrobenthos dans l'alimentation des poissons demersaux vivant sur les fonds de sédiments fins de la Manche occidentale. Cahiers de Biologie Marine 29:445-467
Dauvin J-C (1989) La meiofaune temporaire d'un peuplement subtidal de sédiment fin de la Manche occidentale. Echantillonnage, composition qualitative et quantitative. Annales de l'Institut Océanographique 65:37-55
Dauvin J-C (1998a) The fine sand *Abra alba* community of the bay of morlaix twenty years after the Amoco Cadiz oil spill. Marine Pollution Bulletin 36:669-676
Dauvin J-C (1998b) Typologie des données du macrobenthos en Manche et en mer du Nord. Oceanis 24:81-93
Dauvin J-C (2008) Effects of heavy metal contamination on the macrobenthic fauna in estuaries: The case of the Seine estuary. Marine Pollution Bulletin 57:160-169
Dauvin J-C (2010) Benthic time-series observations in North-eastern european marine station: is a european label needed? Marine Pollution Bulletin 60:483-488
Dauvin J-C, Bachelet G, Barillé A-L, Blanchet H, Xavier Md, Lavesque N, Ruellet T (2009) Benthic indicators and index approaches in the three main estuaries along the French Atlantic coast (Seine, Loire and Gironde). Marine Ecology 30:228-240
Dauvin J-C, Bellan G, Bellan-Santini D (2007a) The need for clear and comparable terminology in benthic ecology. Part I. Ecological concepts. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems
Dauvin J-C, Bellan G, Bellan-Santini D (2007b) The need for clear and comparable terminology in benthic ecology. Part II. Application of the European Directives. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems
Dauvin J-C, Dewarumez J-M (2002) Patrimoine naturel de la Manche orientale et du sud de la mer du Nord: invertébrés et peuplements macrobenthiques sublittoraux. Revue des travaux de la Station Marine de Wimereux 25:9-27
Dauvin J-C, Lorgeré J-C (1989) Modification du traîneau Macer-GIROQ pour l'amélioration de l'échantillonnage quantitatif étagé de la faune suprabenthique. Journal de Recherche Océanographique 14:65-67
Dauvin J-C, Lozachmeur O (2006) Mer côtière à forte pression anthropique propice au développement d'une gestion intégrée: exemple du bassin oriental de la Manche (Atlantique Nord-est). VertigO 17:1-14
Dauvin J-C, Ruellet T (2007) Polychaete/amphipod ratio revisited. Marine Pollution Bulletin 55:215-224
Dauvin J-C, Ruellet T (2008) Macrozoobenthic biomass in the Bay of Seine (eastern English Channel). Journal of Sea Research 59:320-326
Dauvin J-C, Ruellet T, Thiébaut E, Gentil F, Desroy N, Janson A-L, Duhamel S, Jourde J, Simon S (2007c) The presence of *Melinna palmata* (Annelida Polychaeta) and *Ensis directus* (Mollusca Bivalvia) related to sedimentary changes in the Bay of Seine (English Channel, France). Cahiers de Biologie Marine 48:391-401
Dauvin J-C, Vallet C (2000) Main characteristics of the boundary layer macrofauna in the English Channel. Hydrobiologia 426:171-186
Dauvin JC (1984b) Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. Université Pierre et Marie Curie
Dauvin JC (1993) Le benthos: témoin des variations de l'environnement. Oceanis 19:25-53
Dauvin JC (1997a) Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord, synthèses, menaces et perspectives, Vol 28. MNHN, Paris
Dauvin JC (1997b) Evolution à long terme des peuplements de sédiments fins sablo-vaseux de la Manche et de la mer deu Nord. Oceanis 23:113-144
Dauvin JC (2000) The muddy fine sand *Abra alba-Melinna palmata* community of the bay of Morlaix twenty years after the Amoco Cadiz oil spill. Marine Pollution Bulletin 40:529-536

Dauwe B, Herman PMJ, Heip CHR (1998) Community structure and bioturbation potential of macrofauna at four North Sea stations with contrasting food supply. Marine Ecology Progress Series 173:67-83

Davoult D (1988) Etude du peuplement des cailloutis à épibiose sessile et de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abilgaard) du détroit du Pas-de-Calais (France). PhD, Université de Lille

Davoult D, Dewailly F, Migné A (1998a) Carbon and nitrogen budget of a dense population of the suspension-feeding ophiuroid *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) in a macrotidal coastal ecosystem. In: Mooi R, Telford M (eds) Ninth International Echinoderm Conference. A.A. Balkema, San Francisco (USA), p 337-342

Davoult D, Dewarumez JM, Frontier S (1993) Long-term changes (1979-1990) in three benthic communities (eastern english channel): Use of factor analysis and rank-frequency diagrams for studying structural developments. Aquatic Ecology 27:415-426

Davoult D, Dewarumez JM, Migné A (1998b) Long-term changes (1979-1994) in two coastal benthic communities (English Channel): analysis of structural developments. Oceanologica Acta 21:609-617

Davoult D, Gounin F, Richard A (1990) Ecologie des bancs d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) var. pentaphyllum du détroit du Pas de Calais (France). In: Echinoderm research. Balkema, Rotterdam, p 159-164

Davoult D, Richard A (1988) Les Ridens, haut-fond rocheux isolé du Pas-de-Calais: un peuplement remarquable. Cahiers de Biologie Marine 29:93-107

DeAngelis DL, Gardner RH, Mankin JB, Post WM, Carney JH (1978) Energy flow and the number of trophic levels in ecological communities. Nature 273:406-407

Degré D, Leguerrier D, Armynot du Chatelet E, Rzeznick J, Auguet J-C, Dupuy C, Marquis E, Fichet D, Struski C, Joyeux E, Sauriau P-G, Niquil N (2006) Comparative analysis of the food webs of two intertidal mudflats during two seasons using inverse modelling: Aiguillon Cove and Brouage Mudflat, France. Estuarine and Coastal and Shelf Science 69:107-124

DeMaster DJ (1981) The supply and accumulation of silica in the marine environment. Geochimica et Cosmochimica Acta 45:1715-1732

Desroy N, Retières C (2001) Long-term changes in muddy fine sand community of the Rance Basin: role of recruitment. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 81:553-564

Desroy N, Warembourg C, Dewarumez J-M, Dauvin J-C (2003) Macrobenthic resources of the shallow soft-bottom sediments in the eastern English Channel and southern North Sea. ICES Journal of Marine Science 60:120-131

Devictor V, Clavel J, Julliard R, Lavergne S, Mouillot D, Thuiller W, Venail P, Villéger S, Mouquet N (2010) Defining and measuring ecological specialization. Journal of Applied Ecology 47:15-25

Dewarumez J-M, Davoult D (1997) Les biocoenoses subtidales macrobenthiques en Manche orientale et mer du Nord. In: MNHN (ed) Les biocoenoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et mer du Nord, Paris, p 79-82

Dewarumez J-M, Davoult D, Sanvicente Anorve LE, Frontier S (1992) Is the "Muddy heterogeneous sediment assemblage" an ecotone between the pebbles community and the Abra alba community in the Southern Bight of the North Sea? Neth J Sea Res 30:229-238

Dewarumez JM, Belgrano A, Craeymeersch JA, Duquesne S, Heip C, Hilde D, Vincx M (1993) Influence de la circulation des masses d'eaux dans la dynamique du peuplement à *Abra alba* de la baie sud de la mer du Nord. Journal de Recherche Oceanographique 18:1-4

Dewarumez JM, Quisthoudt C, Richard A (1986) Suivi pluriannuel du peuplement à *Abra alba* dans la partie méridionale de la mer du Nord (région de Dunkerque, France). Hydrobiologia 142:187-197

Diaz S, Fargione J, Chapin III FS, Tilman D (2006) Biodiversity loss threatens human well-being. PLOS Biology 4:1300-1305

Dolbeth M, Lillebo AI, Cardoso PG, Ferreira SM, Pardal MA (2005) Annual production of estuarine fauna in different environmental conditions: An evaluation of the estimation methods. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 326:115-127

Dolédec S, Phillips N, Scarsbrook M, Riley RH, Townsend CR (2006) Comparison of structural and functional approaches to determining landuse effects on grassland stream invertebrate communities. Journal of the North American Benthological Society 25:44-60

Du Buit MH (1982) Essai d'évaluation de la prédation de quelques téléostéens en Mer Celtique. J Cons int Explor Mer 40:37-46

Du Buit MH (1984) Prédation de la cardine (*Lepidorhombus whiffiagonis* W) au nord et à l'ouest de l'Ecosse. J Cons int Explor Mer 41:194-198

Duarte CM (2000) Marine biodiversity and ecosystem services: an elusive link. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 250:117-131

Duffy JE, Macdonald KS, Rhode JM, Parker JD (2001) Grazer diversity, functional redundancy, and productivity in sea grass beds: an experiment test. Ecology 82:2417-2434

Egerton FN (2001) A history of the ecological sciences. Bulletin of the Ecological Society of America 82:93-97

Eleftheriou A, Moore DC (2005) Macrofauna techniques. In: Eleftheriou A, McIntyre A (eds) Methods for the Study of Marine Benthos. Blackwell Science, Oxford, p 160-209

Ellien C, Thiébaut E, Barnay A-S, Dauvin J-C, Gentil F, Salomon J-C (2000) The influence of variability in larval dispersal on the dynamics of a marine metapopulation in the eastern Channel. Oceanologica Acta 23:423-442

Emmerson M, Huxham M (2002) How can marine ecology contribute to the biodiversity-ecosystem functioning debate? In: Loreau M, Naeem S, Inchausti P (eds) Biodiversity and ecosystem functioning. Oxford University Press, Oxford, p 139-146

Essink K (1985) On the occurence of the American jackknife clam *Ensis directus* (Conrad, 1843) (Bivalvia, Cultellidae) in the Dutch Wadden Sea. Basteria 49:73-80

Fauchald K, Jumars PA (1979) The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanography and Marine Biology an Annual Review 17:193-284

Finn JT (1976) Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. J Theor Biol 56:363-380

Folk RL (1954) The distinction between grain size and mineral composition sedimentary rock nomenclature Journal of Geology 62:344-359

Forbes TL (1989) The importance of size-dependent processes in the ecology of deposit-feeding benthos. In: Lopez G, Taghon GL, Levinton J (eds) Ecology of marine deposit feeders. Springer-Verlag, New York, p 171-200

Foveau A (2008) Long-term changes in the sessile epifauna of the Dover Strait pebble community. Journal of Oceanography Research and Data 1:1-11

Foveau A (2009) Habitats et communautés benthiques du bassin oriental de la Manche état des lieux au début du XXIème siècle. Université de Lille1

Fransz HG, Colebrook JM, Gamble JC, Krause M (1991a) The zooplancton of the North Sea. Netherlands Journal of Sea Research 28:1-52

Fransz HG, Gieskes WWC (1984) The unbalance of phytoplankton and copepods in the North Sea. Rapp P-v Réun Cons Int Explor Mer 183:218-225

Fransz HG, Mommaerts JP, Radach G (1991b) Ecological modelling of the North Sea. Netherlands Journal of Sea Research 28:67-140

Fretter V, Graham A (1962) British prosobranch molluscs, Vol 144, London

Fromentin JM, Dauvin JC, Ibañez F, Dewarumez JM, Elkaim B (1997b) Long-term variations of four macrobenthic community structures. Oceanologica Acta 20:43-53

Fromentin JM, Ibañez F, Dauvin JC, Dewarumez JM, Elkaim B (1997a) Long-term changes of four macrobenthic assemblages from 1978 to 1992. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 77:287-310

Frontier S (1999) Les écosystèmes, Vol. Presse Universitaire de France

Frontier S, Pichod-Viale D (1998) Ecosystèmes Structure Fonctionnement Evolution, Vol. Dunod, Paris
Garcia C (2006) Variations à long terme du peuplement benthique du Haut-fond des Ridens Université de Lille1
Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Dolezal J, Eriksson O, Fortunel C, Freitas H, Golodets C, Grigulis K, Jouany C, Kazakou E, Kigel J, Kleyer M, Lehsten V, Leps J, Meier T, Pakeman R, Papadimitriou M, Papanastasis VP, Quested H, Quétier F, Robson M, Roumet C, Rusch G, Skarpe C, Stenberg M, Theau J-P, Thébault A, Vile D, Zarovali MP (2006) Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 european sites. Annals of Botany:1-19
Gaston KJ (1996) Species richness: measure and measurement. In: Gaston KJ (ed) Biodiversity: a biology of numbers and difference. Blackwell Scientific, Oxford, p 77-113
Gentil F (1976) Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. Université Pierre et Marie Curie
Gentil F (1984) Etude de la dynamique du peuplement benthique à *Abra alba – Pectinaria koreni* de la baie de Seine
Gentil F, Cabioch L (1997) Les biocénoses subtidales macrobenthiques de la Manche, conditions écologiques et structure générale. In: Dauvin JC (ed) Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et mer du Nord, Vol 28. MNHN, Paris, p 68-79
George CL, Warwick RM (1985) Annual macrofauna production in a hard-bottom reef community. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 65:713-735
Gerking SD (1994) Feeding ecology of fish, Vol. Academic Press
Gerlach SA (1971) On the importance of marine meiofauna for benthos communities. Oecologia 6:176-190
Gessner MO, Inchausti P, Persson L, Raffaelli DG, Giller PS (2004) Biodiversity effects on ecosystem functioning: insight from aquatic systems. Oikos 104:419-422
Ghertsos K (2002) Structure spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques de la baie de Seine à plusieurs échelles d'observation. PhD, Université des Sciences et Technologies de Lille
Ghertsos K, Luczak C, Dauvin J-C (2001) Identification of global and local components of spatial structure of marine benthic communities: example from the Bay of Seine (Eastern English Channel). Journal of Sea Research 45:63-77
Ghertsos K, Luczak C, Dewarumez JM, Dauvin JC (2000) Influence of spatial scales of observation on temporal change in diversity and trophic structure of fine-sand communities from the English Channel and the southern North Sea. Journal of Marine Science 57:1481-1487
Giblin AE, Foreman KH, Banta GT (1995) Biogeochemical processes and marine benthic community stucture: which follows which? In: Jones CG, Lawton JH (eds) Linking Species and Ecosystems Chapman and Hall, New York, p 29-36
Giere O (1993) Meiobenthology, Vol. Springer-Verlag, Berlin
Glémarec M, Hily C (1981) Perturbations apportées à la macrofaune benthique de la baie de Concarneau par les effluents urbains et portuaires. Acta Oecologia 2:139-150
Goasdoué G (1982) Bionomie benthique des Ridens Haut-Fond du Pas-de-Calais, Approche qualitative par dragage et observation en scaphandre autonome. DEA, Université Pierre et Marie Curie Paris VI
Goldwasser L, Roughgarden J (1997) Sampling effects and the estimation of food-web properties. Ecology 78:41-54
Gourbault N, Dauvin J-C (1997) Les biocoenoses benthiques, definition de la macrofaune. In: MNHN (ed) Les biocoenoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord, synthèse, menaces et perspectives, p 47-48
Grall J, Glémarec M (1997) Using Biotic Indices to estimate macrobenthic community perturbations inthe Bay of Brest. Estuarine, Coastal and Shelf Science 44:43-53
Gray JS (1974) Animal-sediment relationship. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 12:223-261

Gray JS (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

Gros P (1999) Fonctionnement des écosystèmes marins côtiers: enjeux et stratégies d'étude. Université de Bretagne Occidentale

Guillaud JF, Menesguen A (1998) Modélisation sur vingt ans (1976-1995) de la production phytoplanctonique en baie de Seine. Oceanologica Acta 21:887-906

Hall SJ, Raffaelli DG (1991) Food-web patterns: lessons from a species-rich web. Journal of Animal Ecology 60:823-842

Hannon B, Joiris C (1989) A seasonal analysis of the southern North Sea ecosystem. Ecology 70:1916-1934

Hardy AC (1924) The herring in relation to its animate environment. Part 1. The food and feeding habits of the herring with special reference to the east coast of England. Fisheries Investigation 7:1-53

Harvey CJ, Cox SP, Essington E, Hansson S, Kitchell JF (2003) An ecosystem model of food web and fisheries interactions in the Baltic Sea. ICES Journal of Marine Science 60:939-950

Havens K (1992) Scale and structure in natural food webs. Science 257:1107-1109

Heip C, Basford D, Craeymeersch JA, Dewarumez J-M, Dörjes J, de Wilde P, Duineveld G, Eleftheriou A, Herman PMJ, Niermann U, Kingston P, Künitzer A, Rachor E, Rumohr H, Soetaert K, Soltwedel T (1992) Trends in biomass, density and diversity of North Sea macrofauna. Journal of Marine Science 49:13-22

Heip C, Craeymeersch JA (1995) Benthic community structures in the North Sea. Helgoländer Meeresunters 49:313-328

Heip C, Herman PMJ, Coomans A (1982) The productivity of marine meiobenthos. Academiae Analecta 44:1-20

Heip C, Herman R, Vincx M (1983) Subtidal meiofauna of the North Sea: A review. Biol Jb Dodonaea 51:116-170

Heip C, Huys R, Vincx M, Vanreusel A, Smol N, Herman R, Herman PMJ (1990) Composition, distribution, biomass and production of North Sea meiofauna. Netherlands Journal of Sea Research 26:333-342

Heip C, Warwick RM, Ozouville (d') L (1999) A european science plan on marine biodiversity, European Science Foundation, Strasbourg

Herman PMJ, Heip C (1983) The respiration of five brackish-water harpacticoid copepod species. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 71:249-256

Herman PMJ, Heip C (1985) Secondary production of the harpacticoid copepod *Paronychocampus nanus* in a brackish-water habitat. Limnol Oceanogr 30:1060-1066

Hickel W, Gunkel W (1968) Untersuchungen über die Haufigheit der bakterien in der obersten sedimentschicht des Deutschen bucht in beziehung zu den substrteigenschafen. Helgolander wiss Meeresunters 18:213-231

Hicks GRF, Coull BC (1983) The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. Oceanography and Marine Biology an Annual Review 21:67-175

Hicks GRF, Grahame J (1979) Mucus production and its role in the feeding behaviour of *Diarthrodes nobilis* (Copepoda: Harpacticoida). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 59:321-330

Higgins RP, Thiel H (1988) Introduction to the study of Meiofauna, Vol. Smithonian Institution Press, Washington

Hily C (1991) Is the activity of benthic suspnsion feeders a factor controlling water quality in the Bay of Brest? Marine Ecology Progress Series 69:179-188

Hily C, Glémarec M (1990) Dynamique successionnelle des peuplements des fonds meubles au large de la Bretagne. Oceanologica Acta 13:107-115

Hoch T (1998) Modélisation du réseau trophique pélagique et de la production primaire en Manche. Ocenologica acta 21:871-885

Hoch T, Garreau P (1998) Phytoplankton dynamics in the English Channel: a simplified three-dimensional approach. Journal of Marine Systems 16:133-150
Holme NA (1961) The bottom fauna of the English Channel. Part I. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 41:397-461
Holme NA (1964) Methods of sampling the benthos. Advances in Marine Biology 2:171-260
Holme NA (1966) The bottom fauna of the English Channel. Part II. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 46:401-493
Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecological Monographs 75:3-35
Hughes RN, Peer DL, Mann KH (1972) Use of multivariate analysis to identify functional components of the benthos in St. Margaret's Bay, Nova Scotia. Limnology and Oceanography 17
Hummel H (1985) Food intake of *Macoma balthica* (Mollusca) in relation to seasonal changes in its potential food on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. Netherlands Journal of Sea Research 19:52-76
Hunt OD (1925) The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing ground. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 13:560-597
Hynes HBN, Coleman MJ (1968) A simple method of assessing the annual production of stream benthos. Limnology and Oceanography 13:569-573
Ibañez F, Dauvin JC, Etienne M (1993) Comparaison des évolutions à long terme (1977-1990) de deux peuplements macrobenthiques de la baie de Morlaix (Manche occidentale): relations avec les facteurs hydroclimatiques. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 169:181-214
Iglesias JIP, Navarro E, Alvarez-Jorna P, Armentia I (1992) Feeding, particle selection and absorption in cockles *Cerastoderma edule* (L.) exposed to variable conditions of food concentration and quality. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 162:177-198
Ingle RW (1996) Shallow-water Crabs, Vol 25. Field Studies Coucil, London
Ingle RW, Christiansen ME (2004) Lobsters, Mud Shrimps and Anomuran Crabs, Vol 55. Field Studies Council, London
ISO (2005) Qualité de l'eau-Lignes directrices pour l'échantillonnage quantitatif et le traitement d'échantillons de la macrofaune marine des fonds meubles, Norme internationale
Jean F (1994) Modélisation à l'état stable des transferts de carbone dans le réseau trophique benthique de la Rade de Brest (France). Université de Bretagne Occidentale
Jennings S, Kaiser MJ (1998) The effects of fishing on marine ecosystems. Advances in Marine Biology 34:201-351
Jennings S, Pinnegar JK, Polunin NVC, Warr KJ (2001) Impacts of trawling disturbance on the trophic structure of benthic invertebrate communities. Marine Ecology Progress Series 213:127-142
Jobling M (1995) Evironmental biology of fishes, Vol 16. Chapman & Hall, London
Jolly MT, Guyard P, Ellien C, Viard F, Thiébaut E, Jollivet D (2009) Population genetics and hydrodynamic modeling of larval dispersal dissociate contemporary patterns of connectivity from historical expansion into European shelf seas in the polychaete *Pectinaria koreni*. Limnol Oceanogr 54:2089-2106
Jorgensen SE, Bendoricchio G (2001) Fundamentals of ecological modelling, Vol. Elsevier, Amsterdam
Kaiser MJ, Spencer BE (1994) Fish scavenging behaviour in recently trawled areas. Marine Ecology Progress Series 112:41-49
Kang C-K, Sauriau P-G, Richard P, Blanchard GF (1999) Food sources of the infaunal suspension-feeding bivalve *Cerastoderma edule* in a muddy sandflat of Marennes-Oléron Bay, as determined by analyses of carbon and nitrogen stable isotopes. Marine Ecology Progress Series 187:147-158
Kavanagh P, Newlands N, Christensen V, Paul D (2004) Automated parameter optimization for Ecopath ecosystem models. Ecological Modelling 172:141-149

Kirby RR, Beaugrand G (2009) Trophic amplification of climate warming. Proc R Soc B 276:4095-4103
Koop K, Griffith CL (1982) The relative significance of bacteria, meio- and macrofauna on an exposed sandy beach. Marine Biology 66:295-300
Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology 91:299-305
Larsonneur C (1971) Manche centrale et baie de Seine: géologie du substratum et des dépôts meubles. Université Caen
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 TDA (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. Trends in Ecology & Evolution 12:474-478
Lavorel S, Touzard B, Lebreton J-D, Clément B (1998) Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. Acta Oecologia 19:227-240
Lawrence JM (1975) On the relationships between plants and sea-urchins. Oceanography and Marine Biology an Annual Review 13:213-286
Lawton JH (1989) Food webs. In: Cherrett JM (ed) Ecological concepts. Blackwell Scientific, Oxford, p 43-78
Le Loc'h F (2004) Structure, fonctionnement, évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental Nord Gascogne. PhD, Université de Bretagne Occidentale
Le Loc'h F, Hily C (2005) Stable carbon and nitrogen isotope analysis of *Nephrops norvegicus*/Merluccius merluccius fishing grounds in the Bay of Biscay (NE Atlantic). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62:123-132
Le Pape O, Baulier L, Cloarec A, Martin J, Le Loc'h F, Désaunay Y (2007) Habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France): A quantitative description using indicators based on epibenthic fauna. Journal of Sea Research 57:126-136
LeBaron P, Servais P, Agogué H, Courties C, Joux F (2001) Does the high nucleic acid content of individual bacterial cells allox us to discriminate between active cells and inactive cells in aquatic systems? Applied and Environmental Microbiology 67:1775-1782
Lees K, Mackinson S (2007) An Ecopath model of the Irish Sea: ecosystems properties and sensitivity analysis. Report No. 138, Cefas, Lowestoft
Lefebvre A, Ellien C, Davoult D, Thiébaut E, Salomon J-C (2003) Pelagic dispersal of the brittle-star *Ophiothrix fragilis* larvae in a megatidal area (English Channel, France) examined using an advection/diffusion model. Estuarine, Coastal and Shelf Science 57:421-433
Leguerrier D, Niquil N, Boileau N, Rzeznik J, Sauriau P-G, Le Moine O, Bacher C (2003) Numerical analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France. Marine Ecology Progress Series 246:17-37
Leguerrier D, Niquil N, Petiau A, Bodoy A (2004) Modeling the impact of oyster culture on a mudflat food web in Marennes-Oléron Bay (France). Marine Ecology Progress Series 273:147-162
Leontief WW (1951) The Structure of the U.S. economy, Vol. Oxford University Press, New York
Lindeman RL (1942) The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23:399-418
Lindley JA, Beaugrand G, Luczak C, Dewarumez J-M, Kirby RR (Submitted) Warm-water decapods are associated with the trophic amplification of climate warming in the North Sea. Biology Letters xx:xxx-xxx
Link J (2002) Does food web theory work for marine ecosystems? Marine Ecology Progress Series 230:1-9
Lobry J, David V, Pasquaud S, Lepage M, Sautour B, Rochard E (2008) Diversity and stability of an estuarine trophic network. Marine Ecology Progress Series 358:13-25
Lohrer AM, Thrush SF, Gibbs MM (2004) Bioturbators enhance ecosystem function through complex biogeochemical interactions. Nature 431:1092-1095

Long ER, Hong CB, Severn CG (2001) Relationships between acute sediment toxicity in laboratory tests and abundance and diversity of benthic infauna in marine sediments: a review. Environmental Toxicology and Chemistery 20:46-60

Lopez G, Taghon GL, Levinton J (1989) Ecology of marine deposit feeders, Vol. Springer-Verlag, New York

Loreau M (2000) Are communities saturated? On the relationship between α, β and γ diversity. Ecology Letters 3:73-76

Loreau M, Naeem S, Inchausti P (2002) Biodiversity and ecosystem functioning, Vol. Oxford University Press, Oxford

Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. Science 294:804-808

Lu L, Wu RSS (2003) Recolonization and succession of subtidal macrobenthic infauna in sediments contaminated with cadmium. Environmental Pollution 121:27-38

Luczak C (1999) Les changements à long terme de la diversité spécifique dans les séries macrobenthiques subtidales: quelle interprétation? Exemple du site de Gravelines (baie sud de la mer du Nord). Oceanis 25:377-393

Luczak C, Dewarumez J-M, Essink K (1993) First record of the american jack knifs clam *Ensis directus* on the french coast of the North Sea. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 73:233-235

Luna GM, Manini E, Danovaro R (2002) Large fraction of dead and inactive bacteria in coastal marine sediments: comparison of protocols for determination and ecological significance. Applied and Environmental Microbiology 68:3509-3513

Mackinson S, Daskalov G (2007) An ecosystem model of the North Sea to support an ecosystem approach to fisheries management: description and parameterisation. Report No. 142, Cefas, Lowestoft

Manuel RL (1988) British Anthozoa, Vol 18. E.J. Brill/Dr. W. Backhuys, London

Marchini A, Munari C, Mistri M (2008) Functional and ecological status of eight italian lagoons examined using biological trait analysis (BTA). Marine Pollution Bulletin 56:1076-1085

Martinez ND (1991) Artifacts or attributes? Effect of resolution on the Little Rock Lake food web. Ecological Monographs 61

Martinez ND, Hawkins BA, Dawah HA, Feifarek BP (1999) Effects of sampling effort on characterization of food-web structure. Ecology 80:1044-1055

Maurer D, Leathem W, Kinner P, Tinsman J (1979) Seasonal fluctuations in coastal benthic invertebrates assemblages. Estuarine and Coastal Marine Science 8:181-193

McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology and Evolution 21:178-185

McIntyre AD (1978) The benthos of the western North Sea. Rapp P-v Réun Cons Int Explor Mer 172:405-417

Migné A, Davoult D (1995) Oxygen consumption in two benthic cnidarians: *Alcyonium digitatum* (Linnaeus, 1758) and *Urticina felina* (Linnaeus, 1767) 6th International Conference on Coelenterate Biology, p 321-328

Migné A, Davoult D (1997a) Ammonium excretion in two benthic cnidarians: *Alcyonium digitatum* (Linnaeus, 1758) and *Urticina felina* (Linnaeus, 1767). Journal of Sea Research 37:101-107

Migné A, Davoult D (1997b) Carbon-dioxide production and metabolic parameters in the ophiurid *Ophiothrix fragilis*. Marine Biology 127:699-704

Migné A, Davoult D (1997c) Distribution quantitative de la macrofaune benthique du peuplement des cailloutis dans le détroit du Pas de Calais (Manche orientale, France). Oceanologica Acta 20:453-460

Migné A, Davoult D (1998) Macrobenthic metabolism as carbon and nitrogen fluxes in a coastal area exposed to strong tidal currents (Dover Strait, eastern English Channel). Hydrobiologia 375/376:307-315

Migné A, Davoult D, Gattuso J-P (1998) Calcium carbonate production of a dense population of the brittle star Ophiothrix fragilis (Echinodermata: Ophiuroidea): role in the carbon cycle of a temperate coastal ecosystem. Marine Ecology Progress Series 173:305-308

Monaco ME, Ulanowicz RE (1997) Comparative ecosystem trophic structure of three U.S. mid-Atlantic estuaries. Marine Ecology Progress Series 161:239-254

Mooney HA (2002) The debate on the role of biodiversity in ecosystem functioning. In: Loreau M, Naeem S, Inchausti P (eds) Biodiversity and ecosystem functioning. Oxford Press, Oxford, p 12-17

Morin PJ, Lawler SP (1995) Food web architecture and population dynamics: Theory and empirical evidence. Annual Review of Ecology and Systematics 26:505-529

Naeem S, Bunker DE, Hector A, Loreau M, Perrings C (2009) Biodiversity, Ecosystem functioning, and human wellbeing: An ecological and economic perspective, Vol. Oxford University Press, Oxford

Naeem S, Loreau M, Inchausti P (2002) Biodiversity and ecosystem functioning, the emergence of a synthetic ecological framework. In: Loreau M, Naeem S, Inchausti P (eds) Biodiversity and ecosystem functioning. Oxford Press, Oxford, p 3-11

Navarro E, Iglesias JIP, Ortega MM (1992) Natural sediment as a food source for the cockle *Cerastoderma edule* (L.): effect of variable particle concentration on feeding, digestion and the scope for growth. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 156:69-87

Newell RC, Lindley EAS (1984) Significance of microheterotrophs in the decomposition of phytoplankton: estimates of carbon and nitrogen flow based on the biomass of plankton communities. Marine Ecology Progress Series 16:105-119

Norman CP, Jones MB (1992) Influence of depth, season and moult stage on the diet of the velvet swimming crab *Necora puber* (Brachyura: Portunidae). Estuarine, Coastal and Shelf Science 34:71-83

Odum EP (1969) The strategy of ecosystem development. Science 164:262-270

Odum EP (1971) Fundamentals of Ecology, Vol. W.B. Sanders Co, Philadelphia

Odum WE, Heald EJ (1975) The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. In: Cronin LE (ed) Estuarine research, Vol 1. Academic Press, New York, p 265-286

Paine RT (1966) Food web complexity and species diversity. American Naturalist 100:65-75

Pasquaud S, Lobry J, Elie P (2007) Facing the necessity of describing estuarine ecosystems: a review of food web ecology study techniques. Hydrobiologia 588:159-172

Pauly D, Soriano-Bartz ML, Palomares MLD (1993) Improved construction, parametrisation and interpretation of steady-state ecosystem models. In: Christensen V, Pauly D (eds) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc., p 1-13

Pearson TH (1970) The benthic ecology of Loch Linnhe and Loch Eil, a sea-Loch system on the west coast of Scotland. I. The physical environment and distribution of the macrobenthic fauna. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 5:1-34

Pearson TH (1971) Studies on the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs Linnhe and Eil, west coast of Scotland. 2.Analysis of the macrobenthic fauna by comparison of feeding groups. Vie et Milieu, Supplément 22 1:53-91

Pearson TH (2001) Functional group ecology in soft-sediment marine benthos: the role of bioturbation. Oceanographie Marine Biology Annual Review 39:233-267

Pearson TH, Rosenberg R (1978) Macrobenthique succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 16:229-311

Pearson TH, Rosenberg R (1992) Energy flow through the SE Kattegat: a comparative examination of the eutrophication of coastal marine ecosystem. Netherlands Journal of Sea Research 28:317-334

Peterson CGJ (1913) Determination of the quantity of animal life of the sea-bottom, its communities and their geographical importance (Valuations of the sea II). Annales de l'Institut Océanographique 6:1-14

Phillips NE, Pernet B (1996) Capture of large particles by suspension-feeding scaleworm larvae (Polychaeta: Polynoidae). Biological Bulletin 191:199-208
Pierce WD, Cushman RA, Hood CE (1912) The insect enemies of the cotton boll weevil. US Department of Agriculture Bureau of Entomology Bulletin 100:99
Pimm SL (1979) The structure of food webs. Theoretical Population Biology 16:144-158
Pimm SL (1980) Properties of food webs. Ecology 61:219-225
Pimm SL (1982) Food Webs, Vol. Chapman and Hall, London
Pimm SL, Lawton JH (1977) Numbers of trophic levels in ecological communities. Nature 268:329-331
Pimm SL, Lawton JH (1978) On feeding on more than one trophic level. Nature 275:542-544
Pimm SL, Lawton JH (1980) Are food webs divided into compartments? Journal of Animal Ecology 49:879-898
Pimm SL, Lawton JH, Cohen JE (1991) Food web patterns and their consequences. Nature 350:669-674
Platt T, Irving B (1973) Caloric content of phytoplankton. Limnol Oceanogr 18:306-310
Poggiale J-C, Dauvin J-C (2001) Long-term dynamics of three benthic *Ampelisca* (Crustacea-Amphipoda) populations from the Bay of Morlaix (Western English Channel) related to their disappearance after the "Amoco Cadiz" oil spill. Marine Ecology Progress Series 214:201-209
Polis GA (1991) Complex trophic interactions in deserts: An empirical critique of food web theory. American Naturalist 138:123-155
Polovina JJ (1984) Model of a coral reef ecosystem. The Ecopath model and its application to French Frigate Shoals. Coral Reefs 3:1-11
Power ME, Tilman D, Estes JA, Menge BA, Bond WJ, Mills LS, Daily G, Castilla JC, Lubchenco J, Paine RT (1996) Challenges in the quest for keystones. Bioscience 46:609-620
Quéro J-C, Vayne J-J (1997) Les poissons de mer des pêches françaises, Vol. Delachaux et Niestlé, Paris
Rasmussen E (1973) Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). Ophelia 13:1-507
Ratsimbazafy RA (1998) Spectres de taille des peuplements benthiques de sables grossiers de la Manche. MNHN
Reagan DP, Camilo GR, Waide RB (1996) The community food web: major properties and patterns of organization. In: Reagan DP, Waide RB (eds) The food web of tropical rain forest. Univ of Chicago Press, Chicago, p 461-510
Renaud-Mornant J, Bodin F, Bodiou JY, Boucher G, Bovée (de) F, Castel J, Coineau N, Courties C, Gourbault N, Guidi L, Lasserre P, Soyer J, Tournié T (1982) Estimation du rôle énergétique et dynamique spatio-temporelle du meiobenthos en milieu littoral: échantillonnage et méthodologie
Retière C (1979) Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe Normano-Breton. Université de Rennes
Rieman F, Schrage M (1978) The mucus-trap hypothesis of feeding of aquatic nematodes and implicationsfor biodegradation and sediment texture. Oecologia 34:75-88
Romeyn K, Bouwman LA, Admiraal W (1983) Ecology and cultivation of the herbivorous Brackish-Water nematode *Eudiplogaster paramatus*. Marine Ecology Progress Series 12:145-153
Rosenberg R (1993) Suspension feeding in *Abra alba* (Mollusca). Sarsia 78:119-121
Rossberg AG, Brännström A, Dieckmann U (2009) How trophic interaction strength depends on traits. A conceptual framework for representing multidimensional trophic niche spaces. Theoretical Ecology 3:13-24
Rybarczyk H, Elkaim B (2003) An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France). Estuarine, Coastal and Shelf Science 58:775-791
Rybarczyk H, Elkaim B, Ochs L, Loquet N (2003) Analysis of the trophic network of a macrotidal ecosystem: the Bay of Somme (Eastern Channel). Estuarine, Coastal and Shelf Science 58:405-421

Sala O, Chapin III FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, LeRoy Poff N, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the years 2100. Science 287:1770-1774

Salomon J-C, Breton M (1991) Courants résiduels de marée dans la Manche. Oceanologica Acta 11:47-53

Sanvicente-Añorve LE (1995) Détermination des structures benthiques spatiales en Manche Orientale au moyen de méthodes d'analyse multivariable et de techniques d'interpolation (exemple de gestion et de traitement d'une base de données en écologie marine). Paris VI

Sauriau P-G, Kang C-K (2000) Stable isotope evidence of benthic microalgae-based growth and secondary production in the suspension feeder *Cerastoderma edule* (Mollusca, Bivalvia) in Marennes-Oléron Bay. Hydrobiologia 440:317-329

Schläpfer F, Schmid B (1999) Ecosystem effects of biodiversity: A classification of hypotheses and cross-system exploration of empirical results. Ecological Application 9:893-912

Schoenly K, Beaver RA, Heumier TA (1991) On the trophic relations of insects: a food web approach. American Naturalist 137:597-638

Schulze ED, Mooney HA (1993) Biodiversity and ecosystem function, Vol. Springer-Verlag, Berlin

Schwinghamer P, Hargrave B, Peer D, Hawkins CM (1986) Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. Marine Ecology Progress Series 31:131-142

Simboura N, Zenetos A (2002) Benthic indicators to use in Ecological Quality classificaiton of Mediterranean soft bottom marine ecosystems, including a new Biotic Index. Mediterranean Marine Science 3:77-11

Snelgrove P (1998) The biodiversity of macrofaunal organisms in marine sediments. Biological Conservation 7:1123-1132

Snelgrove P (1999) Getting to the bottom of marine biodiversity: sedimentary habitats. BioScience 49:129-138

Snelgrove PVR, Blackburn T, Hutchings PA, Alongi DM, Grassle JF, Hummel H, King G, Koike I, Lambshead PJD, Ramsing NB, Solis-Weis V (1997) The importance of marine sediment biodiversity in ecosystem processes. Ambio 26:578-583

Solan M, Cardinale BJ, Downing AL, Engelhardt KAM, Ruesink JL, Srivastava DS (2004) Extinction and ecosystem function in the marine benthos. Science 306:1177-1180

Sorbe J-C (1981) Rôle du benthos dans le régime alimentaire des poissons démersaux du secteur sud Gascogne. Kieler Meeresforsch Sonderh 5:479-479

Sorokin YI, Giovanardi O (1995) Trophic characteristics of the Manila clam (*Tapes philippinarum* Adams and Reeve). ICES Journal of Marine Science 52:853-862

Souplet A, Dewarumez J-M (1980) Les peuplements benthiques du littoral de la région de Dunkerque. Cahiers de Biologie Marine 21:23-39

Souplet A, Glaçon R, Dewarumez J-M, Smigielski F (1980a) Distribution des peuplements benthiques littoraux en mer du Nord du cap Blanc-Nez à la frontière de Belgique. CR Acad Sc Paris 290

Souplet A, Glaçon R, Dewarumez J-M, Smigielski F (1980b) Distribution des peuplements benthiques littoraux en Mer du Nord, du Cap Blanc-Nez à la frontière de Belgique. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris 290:627-630

Sprules WG, Bowerman JE (1988) Omnivory and food chain length in zooplancton food webs. Ecology 69:418-426

Stachowicz JJ, Whitlatch RB, Osman RW (1999) Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. Science 286:1577-1579

Strong DR (1992) Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. Ecology 73:747-754

Stronkhorst J, Ariese F, van Hattum B, Postma JF, de Kluijver M, Den Besten PJ, Bergman MJN, Daan R, Murk AJ, Vethaak AD (2003) Environmental impact and recovery at two dumping sites for dredged material in the North Sea. Environmental Pollution 124:17-31

Sugihara G, Bersier L-F, Schoenly K (1997) Effects of taxonomic and trophic aggregation on food web properties. Oecologia 112:272-284

Tarantola A, Valette B (1982) Generalized nonlinear inverse problems solved using the least squares criterion. Reviews of Geophysics and Space Physics 20:219-232

Tavares-Cromar AF, Williams DD (1996) The importance of temporal resolution in food web analysis: Evidence from a detritus based stream. Ecological Monographs 66:91-113

Taylor J (1978) The diet of *Buccinum undatum* and *Neptunea antiqua* (Gastropoda: Buccinidea). Journal of Conchology 29:309-318

Tenore KR, Rice DL (1980) A review of trophic factors affecting secondary production of deposit-feeders. In: Tenore KR, Coull BC (eds) Marine Benthic Dynamics. University of South Carolina Press, p 325-340

Thiébaut E, Cabioch L, Dauvin JC, Retières C, Gentil F (1997) Spatio-temporal persistence of the *Abra alba-Pectinaria koreni* muddy-fine sans community of the eastern bay of Seine. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 77:1165-1185

Thorson G (1946) Reproduction and larval development of danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the sound (Oresund). Meddelelser Fra Kommissionen for Danmarks fiskeri- Og Havundersogelser, Serie: Plankton 4:1-523

Thorson GE (1957) Sampling the benthos. Memoirs of the Geological Society of America 67:61-73

Thouzeau G, Grall J, Clavier J, Chauvaud L, Jean F, Leynaert A, ni Longphuirt S, Amice E, Amouroux D (2007) Spatial and temporal variability of benthic biogeochemical fluxes associated with macrophytic and macrofaunal distributions in the Thau lagoon (France). Estuarine, Coastal and Shelf Science 72:432-446

Timsit O, Sylvand B, Lefeuvre JC (2004) Evolution du macrozoobenthos intertidal de la baie des Veys de 1985 à 2000. CR Biologies 327:51-64

Trannum HC, Olsgard F, Skei JM, Indrehus J, Overas S, Eriksen J (2004) Effects of copper, cadmium and contaminated harbour sédiments on recolonisation of soft-bottom communities. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 310:87-114

Trites AW (2003) Food webs in the ocean: Who eats whom and how much? In: Sinclair M, Valdimarsson G (eds) Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem. Rome and CABI Publishing, Wallingford, p 125-143

Ulanowicz RE (1986) Growth and development. Ecosystems phenomenology, Vol. Springer-Verlag, New York

Usseglio-Polatera P, Bournaud M, Richoux P, Tachet H (2000) Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: how to use species trait databases? Hydrobiologia 422/423:153-162

van der Meer J, Heip CH, Herman PMJ, Moens T, van Oevelen D (2005) Measuring the Flow of Energy and Matter in Marine Benthic Animal population. In: Eleftheriou A, McIntyre A (eds) Methods for the study of marine benthos. Blackwell Science, Oxford, p 326-407

Van Veen J (1933) Onderzoek naar het zandtransport von rivieren. De Ingenieur 48:151-159

Vanaverbeke J, Gheskiere T, Steyaert M, Vincx M (2002) Nematodes assemblages from subtidal sandbanks in the Southern Bight of the North Sea: effect of small sedimentological differences. Journal of Sea Research 48:197-207

Vanaverbeke J, Steyaert M, Soetaert K, Rousseau V, Van Gansbeke D, Parent J-Y, Vincx M (2004) Changes in structural and functional diversity of nematodes communities during a spring phytoplancton bloom in the southern North Sea. Journal of Sea Research 52:281-292

Vézina AF (1989) Construction of flow networks using inverse methods. In: Wulff F, Field JG, Mann KH (eds) Network analysis in marine ecology: methods and applications, Vol 32. Springer-Verlag, Berlin, p 62-81

Vézina AF, Platt T (1988) Food web dynamics in the ocean. I. Best-estimates of flow networks using inverse methods. Marine Ecology Progress Series 42:269-287

Villanueva C, Ernande B, Mackinson S (2009) Chapitre/ Chapter 6: Réseau Trophique/ Trophic Network. In: Carpentier A, Martin CS, Vaz S (eds) Channel Habitat Atlas for marine Resource

Management, final report (CHARM phase II) INTERREG 3a Programme. IFREMER, Boulogne-sur-mer, p 626
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
Vitousek PM, Hooper DU (1993) Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. In: Schulze ED, Mooney HA (eds) Biodiversity and Ecosystem function. Springer-Verlag, Berlin, p 3-14
Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. Science 277:494-499
Vranken G, Heip C (1986) The productivity of marine nematodes. Ophelia 26:429-442
Vranken G, Herman PMJ, Vincx M, Heip C (1986) A re-evaluation of marine nematode productivity. Hydrobiologia 135:193-196
Warembourg C (2000) Distributions des peuplements macrobenthiques de la frange côtière en Manche Orientale (zone de Dieppe - Boulogne sur Mer). Université de Lille1
Warren PH (1989) Spatial and temporal variation in the structure of a freshwater food web. Oikos 55:299-311
Warwick RM (1980) Population Dynamics and secondary production of benthos. In: Tenore KR, Coull BC (eds) Marine Benthic Dynamics, Vol 11. The Belle W. Baruch Library in Marine Science, Columbia, p 1-24
Warwick RM (1984) Species size distributions in marine benthic communities. Oecologia 61:32-41
Warwick RM, George CL (1980) Annual macrofauna production in an *Abra* community. In: Collins MB (ed) Industrialized Embayments and their Environmental Problems. Pergamon, Oxford
Warwick RM, George CL, Davies JR (1978) Annual macrofauna production in a Venus community. Estuarine and Coastal Marine Science 7:215-241
Warwick RM, Price R (1975) Macrofauna production in an estuarine mud-flat. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 55:1-18
Warwick RM, Price R (1979) Ecological and metabolic studies on free-living Nematodes from an estuarine Mud-flat. Estuarine and Coastal Marine Science 9:257-271
Watzin MC (1983) The effects of meiofauna on settling macrofauna: meiofauna may structure macrofaunal communities. Oecologia 59:163-166
Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21:213-251
Wieser W (1953) Die beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei feilebenden marinen Nematoden. Ark Zool Ser 2:439-484
Wieser W (1959) The effect of grain size on the distribution of small invertebrates inhabiting the beaches of Pudget Sound. Limnology and Oceanography 4:181-194
Wieser W (1964) Biotopstruktur und besiedlungsstruktur. Helgoländer wiss Meeresunters 10:359-376
Wilson EO (1985) The crisis of biological diversity Issues in Science and Technology 2:20-29
Wilson JG, Parkes A (1998) Network analysis of the energy flow through the Dublin Bay ecosystem. Proceedings of the Royal Irish Academy 98B:179-190
Winberg GG (1956) Rate of metabolism and food requirements of fishes. Transl Fish Res Board Can 194:1-253
Winemiller KO (1990) Spatial and temporal variation in tropical fish trophic network Ecological Monographs 60:27-55
Winemiller KO, Polis GA (1996) Food webs: what can they tell us about the world? In: Polis GA, Winemiller KO (eds) Food webs: integration of patterns and dynamics. Chapman and Hall, New York, p 1-22
Yonge C (1928) Feeding mechanisms in the invertebrates. Biological Reviews 3:21-76

ANNEXES

Annexe I : Espèces les plus contributives à la biomasse du compartiment des carnivores pour le modèle Ecopath général et ses six divisions

Général	%B	BS	%B	MO	%B	MN	%B	G&C	%B
Nephtys caeca	11.33	*Nephtys caeca*	66.59	*Sagartia troglodytes*	11.07	*Sagartia troglodytes*	29.46	*Nephtys caeca*	38.43
Sagartia troglodytes	20.51	*Sthenelais boa*	80.87	*Nephtys caeca*	20.67	*Urticina felina*	48.62	*Sagartia troglodytes*	56.03
Nassarius reticulatus	27.77	*Nephtys assimilis*	89.02	*Nassarius reticulatus*	29.19	*Nephtys caeca*	59.95	*Crepidula fornicata*	65.56
Urticina felina	34.20	*Sagartia troglodytes*	90.33	*Pelogenia arenosa*	34.35	*Nephtys hombergii*	70.89	*Pelogenia arenosa*	71.24
Pelogenia arenosa	39.29	*Sigalion mathildae*	91.52	*Urticina felina*	38.91	*Nephtys assimilis*	75.43	*Fimbriosthenelais minor*	73.86
Nephtys hombergii	43.70	*Upogebia deltaura*	92.65	*Cereus pedunculatus*	43.33	*Nassarius reticulatus*	78.53	*Epitonium clathrus*	75.88
Nephtys assimilis	48.12	*Callianassa subterranea*	93.77	*Nephtys assimilis*	47.69	*Thelepus setosus*	81.28	*Upogebia deltaura*	77.56
Cereus pedunculatus	52.48	*Nephtys cirrosa*	94.87	*Nassarius reticulatus*	51.76	*Nephtys longosetosa*	83.36	*Nephtys hombergii*	79.06
Nassarius reticulatus	56.49	*Nassarius reticulatus*	95.93	*Nephtys hombergii*	55.29	*Sthenelais boa*	85.43	*Sthenelais boa*	80.49
Amphitrite johnstoni	59.72	*Gattyana cirrhosa*	96.71	*Amphitrite johnstoni*	58.58	*Gattyana cirrhosa*	86.99	*Nephtys assimilis*	81.88
Sg	**%B**	**Sf**	**%B**						
Amphitrite johnstoni	13.59	*Nassarius reticulatus*	15.78						
Nephtys caeca	23.41	*Nephtys hombergii*	27.79						
Urticina felina	31.55	*Sagartia troglodytes*	39.26						
Nassarius reticulatus	39.63	*Nephtys assimilis*	48.81						
Sagartia troglodytes	47.10	*Nephtys caeca*	57.46						
Nephtys assimilis	52.14	*Sthenelais boa*	65.93						
Cereus pedunculatus	56.74	*Sigalion mathildae*	72.31						
Nassarius reticulatus	60.97	*Nephtys longosetosa*	75.54						
Pelogenia arenosa	65.16	*Trivia monacha*	78.49						
Nephtys hombergii	68.81	*Callianassa subterranea*	80.93						

Annexe II : Espèces les plus contributives à la biomasse du compartiment des omnivores pour le modèle Ecopath général et ses six divisions

Total	**%B**	**BS**	**%B**	**MO**	**%B**	**MN**	**%B**	**G&C**	**%B**
Psammechinus miliaris	27.08	*Buccinum undatum*	32.88	*Asterias rubens*	28.30	*Asterias rubens*	67.35	*Necora puber*	37.46
Asterias rubens	50.91	*Necora puber*	53.99	*Psammechinus miliaris*	53.59	*Ophiura ophiura*	75.49	*Asterias rubens*	57.02
Buccinum undatum	61.18	*Marphysa sanguinea*	61.79	*Buccinum undatum*	64.73	*Psammechinus miliaris*	81.59	*Psammechinus miliaris*	69.43
Necora puber	66.19	*Sthenelais boa*	69.14	*Nassarius reticulatus*	69.97	*Diogenes pugilator*	86.22	*Buccinum undatum*	77.85
Nassarius reticulatus	71.04	*Lumbrineris fragilis*	74.46	*Marphysa sanguinea*	74.41	*Nassarius reticulatus*	89.50	*Atelecyclus rotundatus*	83.53
Atelecyclus rotundatus	74.10	*Ophiura ophiura*	79.09	*Atelecyclus rotundatus*	77.47	*Lumbrineris fragilis*	91.13	*Psammechinus miliaris*	85.63
Nassarius reticulatus	76.78	*Asterias rubens*	83.67	*Nassarius reticulatus*	79.98	*Lumbrineris latreilli*	92.50	*Nassarius reticulatus*	87.37
Lumbrineris latreilli	79.15	*Atelecyclus rotundatus*	87.26	*Lumbrineris latreilli*	82.19	*Liocarcinus holsatus*	93.45	*Ophiura ophiura*	88.91
Marphysa sanguinea	81.50	*Nassarius reticulatus*	89.69	*Ophiura ophiura*	83.97	*Atylus swammerdami*	94.23	*Lumbrineris fragilis*	90.20
Ophiura ophiura	83.31	*Liocarcinus depurator*	91.07	*Psammechinus miliaris*	85.49	*Upogebia deltaura*	94.87	*Pelogenia arenosa*	91.11
Sg	**%B**	**Sf**	**%B**						
Buccinum undatum	23.62	*Nassarius reticulatus*	26.21						
Marphysa sanguinea	35.00	*Lumbrineris fragilis*	40.50						
Nassarius reticulatus	46.17	*Asterias rubens*	52.27						
Nassarius reticulatus	52.02	*Ophiura ophiura*	62.38						
Lumbrineris latreilli	57.20	*Diogenes pugilator*	71.87						
Liocarcinus holsatus	62.17	*Thia scutellata*	75.89						
Ophiura ophiura	66.87	*Pagurus bernhardus*	79.78						
Atelecyclus rotundatus	70.67	*Sthenelais boa*	82.91						
Diogenes pugilator	74.22	*Liocarcinus holsatus*	85.66						
Lumbrineris fragilis	77.67	*Sigalion mathildae*	88.01						

Annexe III : Espèces les plus contributives à la biomasse du compartiment des déposivores sélectifs pour le modèle Ecopath général et ses six divisions

Total	**%B**	**BS**	**%B**	**MO**	**%B**	**MN**	**%B**	**G&C**	**%B**
Echinocardium cordatum	29.71	Nephtys caeca	16.75	Echinocardium cordatum	32.34	Arcopagia crassa	56.74	Necora puber	31.59
Arcopagia crassa	44.43	Ophiothrix fragilis	30.77	Arcopagia crassa	54.64	Echinocardium cordatum	63.33	Arcopagia crassa	43.64
Ophiothrix fragilis	50.21	Buccinum undatum	41.47	Buccinum undatum	60.58	Thelepus setosus	67.14	Asterias rubens	54.64
Buccinum undatum	55.88	Necora puber	51.76	Ophiothrix fragilis	65.96	Chaetopterus variopedatus	70.42	Psammechinus miliaris	65.10
Necora puber	60.02	Abra alba	60.22	Amphitrite johnstoni	69.20	Diogenes pugilator	73.45	Ophiothrix fragilis	72.97
Amphitrite johnstoni	63.59	Echinocardium cordatum	66.51	Marphysa sanguinea	71.57	Cirriformia tentaculata	76.37	Nephtys caeca	78.18
Tellina tenuis	65.66	Arcopagia crassa	70.82	Tellina tenuis	73.48	Ophiura ophiura	78.15	Sagartia troglodytes	80.56
Cirriformia tentaculata	67.39	Sthenelais boa	74.41	Tellina fabula	75.22	Polygordius lacteus	79.92	Buccinum undatum	82.93
Tellina fabula	68.95	Thyone fusus	77.95	Ophiothrix fragilis	76.48	Nephtys caeca	81.66	Chaetopterus variopedatus	84.18
Diogenes pugilator	70.41	Marphysa sanguinea	80.49	Diogenes pugilator	77.69	Nephtys hombergii	83.34	Golfingia (Golfingia) elongata	85.42
Sg	**%B**	**Sf**	**%B**						
Echinocardium cordatum	18.86	Echinocardium cordatum	63.29						
Arcopagia crassa	37.14	Cirriformia tentaculata	66.35						
Amphitrite johnstoni	51.29	Diogenes pugilator	68.96						
Buccinum undatum	57.22	Tellina tenuis	70.88						
Thyone fusus	60.97	Tellina fabula	72.73						
Ophiothrix fragilis	64.69	Owenia fusiformis	74.22						
Tellina fabula	67.68	Magelona mirabilis	75.59						
Marphysa sanguinea	70.54	Macoma balthica	76.89						
Tellina tenuis	73.32	Nephtys hombergii	78.11						
Ophiothrix fragilis	75.77	Ophiothrix fragilis	79.24						

Annexe IV : Espèces les plus contributives à la biomasse du compartiment des déposivores non sélectifs pour le modèle Ecopath général et ses six divisions

Total	**%B**	**BS**	**%B**	**MO**	**%B**	**MN**	**%B**	**G&C**	**%B**
Echinocardium cordatum	57.77	Echinocardium cordatum	27.64	Echinocardium cordatum	65.66	Arcopagia crassa	34.30	Necora puber	31.59
Cirriformia tentaculata	64.50	Ophiothrix fragilis	48.21	Arcopagia crassa	75.72	Echinocardium cordatum	52.22	Cirriformia tentaculata	43.64
Arcopagia crassa	70.87	Necora puber	58.28	Ophiothrix fragilis	79.37	Cirriformia tentaculata	68.13	Arcopagia crassa	54.64
Ophiothrix fragilis	74.61	Abra alba	66.55	Amphitrite johnstoni	80.83	Euclymene lumbricoides	71.91	Ophiothrix fragilis	65.10
Necora puber	76.40	Arcopagia crassa	70.77	Atelecyclus rotundatus	81.93	Ophiura ophiura	75.13	Psammechinus miliaris	72.97
Amphitrite johnstoni	77.95	Thyone fusus	74.24	Echinocardium cordatum	83.01	Thelepus setosus	77.43	Buccinum undatum	78.18
Echinocardium cordatum	79.09	Nucula hanleyi	76.74	Golfingia (Golfingia) elongata	83.94	Notomastus latericeus	79.72	Echinocardium cordatum	80.56
Atelecyclus rotundatus	80.18	Ophiura ophiura	78.95	Tellina tenuis	84.80	Chaetopterus variopedatus	81.71	Euclymene lumbricoides	82.93
Euclymene lumbricoides	81.26	Echiurus echiurus	80.94	Ophiothrix fragilis	85.66	Petaloproctus terricolus	83.67	Golfingia (Golfingia) elongata	84.18
Ophiothrix fragilis	82.17	Owenia fusiformis	82.67	Arenicola marina	86.45	Diogenes pugilator	85.50	Notomastus latericeus	85.42
Sg	**%B**	**Sf**	**%B**						
Echinocardium cordatum	44.67	Echinocardium cordatum	80.03						
Arcopagia crassa	54.29	Cirriformia tentaculata	87.75						
Cirriformia tentaculata	62.45	Arenicola marina	88.69						
Amphitrite johnstoni	69.89	Ophiura ophiura	89.48						
Ophiothrix fragilis	72.83	Notomastus latericeus	90.26						
Echinocardium cordatum	75.57	Diogenes pugilator	90.99						
Thyone fusus	77.54	Tellina tenuis	91.53						
Ophiothrix fragilis	79.48	Tellina fabula	92.05						
Tellina fabula	81.05	Ophiothrix fragilis	92.52						
Tellina tenuis	82.52	Owenia fusiformis	92.94						

Annexe V : Espèces les plus contributives à la biomasse du compartiment des suspensivores benthiques pour le modèle Ecopath général et ses six divisions

Total	**%B**	**BS**	**%B**	**MO**	**%B**	**MN**	**%B**	**G&C**	**%B**
Ensis directus	30.80	Venerupis senegalensis	33.22	Ensis directus	34.31	Arcopagia crassa	23.12	Laevicardium crassum	16.25
Laevicardium crassum	44.03	Mya arenaria	44.80	Laevicardium crassum	50.84	Ensis directus	42.20	Glycymeris glycymeris	31.59
Glycymeris glycymeris	49.68	Aequipecten opercularis	51.96	Glycymeris glycymeris	56.33	Lutraria angustior	58.39	Mytilus edulis	41.69
Acanthocardia (Rudicardium) tuberculata	54.31	Ophiothrix fragilis	58.75	Spisula solida	60.49	Ensis arcuatus	67.25	Paphia rhomboides	48.41
Spisula solida	58.66	Lutraria lutraria	65.25	Acanthocardia (Rudicardium) tuberculata	64.25	Sagartia troglodytes	72.80	Aequipecten opercularis	54.29
Solecurtus scopula	61.48	Laevicardium crassum	71.71	Arcopagia crassa	67.69	Urticina felina	78.20	Mya arenaria	59.64
Mytilus edulis	64.28	Lutraria angustior	75.93	Ensis arcuatus	70.45	Venerupis senegalensis	80.90	Laevicardium crassum	64.20
Aequipecten opercularis	66.90	Paphia rhomboides	79.30	Aequipecten opercularis	72.83	Sabellaria spinulosa	83.55	Arcopagia crassa	68.31
Arcopagia crassa	69.43	Abra alba	82.03	Solecurtus scopula	75.12	Paphia rhomboides	86.01	Ophiothrix fragilis	72.33
Laevicardium crassum	71.93	Glycymeris glycymeris	84.10	Paphia rhomboides	77.40	Chaetopterus variopedatus	87.34	Crepidula fornicata	76.29
Sg	**%B**	**Sf**	**%B**						
Ensis directus	44.92	Ensis directus	30.89						
Laevicardium crassum	66.65	Spisula solida	42.58						
Spisula solida	69.95	Acanthocardia (Rudicardium) tuberculata	52.82						
Solecurtus scopula	73.04	Venerupis senegalensis	58.67						
Arcopagia crassa	75.86	Mya arenaria	64.14						
Glycymeris glycymeris	78.59	Donax vittatus	69.21						
Ensis arcuatus	81.04	Ensis arcuatus	74.26						
Mya arenaria	83.25	Lutraria angustior	79.06						
Aequipecten opercularis	85.15	Spisula elliptica	82.33						
Solen marginatus	86.73	Lutraria lutraria	85.40						

Annexe VI : Espèces les plus contributives à la biomasse du compartiment des suspensivores supra benthiques pour le modèle Ecopath général et ses six divisions

Total	**%B**	**BS**	**%B**	**MO**	**%B**	**MN**	**%B**	**G&C**	**%B**
Branchiostoma lanceolatum	58.19	Branchiostoma lanceolatum	76.64	Branchiostoma lanceolatum	61.87	Gastrosaccus spinifer	18.13	Branchiostoma lanceolatum	51.40
Urothoe brevicornis	64.29	Ampelisca typica	84.72	Urothoe brevicornis	68.92	Urothoe brevicornis	35.35	Gattyana cirrhosa	69.80
Branchiostoma lanceolatum	69.58	Ampelisca spinipes	91.85	Branchiostoma lanceolatum	73.87	Ampelisca spinipes	47.02	Venerupis senegalensis	87.72
Haustorius arenarius	73.53	Abludomelita obtusata	95.95	Haustorius arenarius	77.56	Urothoe poseidonis	58.30	Tellina (Moerella) donacina	91.59
Gastrosaccus spinifer	75.85	Photis longicaudata	100	Gastrosaccus spinifer	79.73	Jasmineira elegans	67.73	Ampelisca spinipes	92.50
Urothoe poseidonis	77.93			Urothoe poseidonis	81.77	Urothoe marina	75.36	Gastrosaccus spinifer	93.19
Gastrosaccus spinifer	79.77			Ampelisca spinipes	83.22	Siriella armata	82.48	Urothoe marina	93.80
Ampelisca spinipes	81.30			Leptocheirus hirsutimanus	84.57	Bathyporeia guilliamsoniana	88.18	Urothoe brevicornis	94.39
Leptocheirus hirsutimanus	82.75			Gastrosaccus spinifer	85.71	Bathyporeia pelagica	93.47	Abludomelita obtusata	94.88
Leptocheirus pectinatus	83.90			Leptocheirus pectinatus	86.78	Abludomelita obtusata	96.58	Siriella armata	95.35
Sg	**%B**	**Sf**	**%B**						
Abludomelita obtusata	45.09	Branchiostoma lanceolatum	53.67						
Stenothoe marina	71.33	Urothoe brevicornis	66.31						
Stenothoe marina	85.95	Haustorius arenarius	75.56						
Apherusa jurinei	92.08	Urothoe poseidonis	81.10						
Pariambus typicus	98.08	Gastrosaccus spinifer	85.17						
Apherusa jurinei	100	Ampelisca spinipes	88.91						
		Bathyporeia guilliamsoniana	91.15						
		Bathyporeia pelagica	92.61						
		Diastylis bradyi	93.67						
		Ampelisca brevicornis	94.61						

Annexe VII : Valeurs des différents indices d'efficacité pour chaque compartiment trophique et pour chaque sous divisions. a) Flux aux détritus et Efficacité Ecotrophique et b) Respiration/biomasse et Assimilation. BS : Baie de Seine, MO : Manche Orientale, MN : Mer du Nord, G&C : Gravier et Cailloutis, Sg : Sable grossier, Sf : Sable fin.

a)	BS G&C	BS Sg	BS Sf	MO G&C	MO Sg	MO Sf	MN G&C	MN Sg	MN Sf	BS G&C	BS Sg	BS Sf	MO G&C	MO Sg	MO Sf	MN G&C	MN Sg	MN Sf
	FD	FD	FD	FD	FD	FD	FD	FD	FD	EE	EE	EE	EE	EE	EE	EE	EE	EE
ppF	0.001	0.001	0	0.003	0.003	0.003	0.001	0.001	0.002	0.96	0.84	0.93	0.96	0.96	0.79	1.00	0.65	0.67
pbF	0.008	0.005	0.002	0.019	0.019	0.012	0.006	0.003	0.007	0.74	0.90	0.91	0.95	0.95	1.00	0.83	0.97	0.93
sbbF	0.018	0.013	0.006	0.048	0.048	0.035	0.017	0.01	0.02	0.84	0.86	0.95	0.98	0.98	0.86	0.84	0.83	0.86
bbF	0.005	0.006	0.002	0.016	0.016	0.012	0.005	0.005	0.007	0.99	0.77	1.00	1.00	1.00	0.97	0.94	0.71	0.92
O	0.069	0.093	0.04	0.161	0.161	0.055	0.176	0.036	0.072	0.28	0.81	1.00	0.35	0.35	0.76	0.29	0.85	0.68
C	0.029	0.238	0.171	0.073	0.073	0.104	0.104	0.096	0.127	0.26	0.05	0.04	0.27	0.27	0.12	0.13	0.06	0.08
sbS	0.027	0.074	0.046	0.071	0.071	0.049	0.061	0.032	0.05	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99
bS	0.221	0.135	0.493	0.654	0.654	1.001	0.209	0.698	0.316	0.38	1.00	0.31	0.36	0.36	0.19	0.70	0.16	0.47
sDF	0.05	0.152	0.084	0.054	0.054	0.17	0.136	0.074	0.107	0.24	0.19	0.21	0.96	0.96	0.14	0.22	0.18	0.20
nsDF	0.035	0.058	0.073	0.022	0.022	0.274	0.099	0.109	0.096	0.35	0.59	0.36	0.94	0.94	0.12	0.28	0.18	0.29
M	5.974	5.921	10.064	4.3	4.3	8.529	11.435	11.739	15.758	0.05	0.13	0.06	0.15	0.15	0.09	0.06	0.04	0.04
Zpk	14.273	14.145	14.191	9.474	9.474	9.447	6.791	7.004	6.972	0.18	0.19	0.18	0.20	0.20	0.21	0.24	0.20	0.20
B	95.836	107.77	185.762	54.86	54.86	144.79	2.769	13.315	91.419	0.09	0.08	0.06	0.12	0.12	0.07	0.97	0.52	0.14
Ppk	220.218	216.46	192.356	153.964	153.964	126.165	207.444	204.318	180.774	0.20	0.21	0.30	0.19	0.19	0.34	0.08	0.10	0.20
Det	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.22	0.23	0.33	0.20	0.20	0.37	0.13	0.15	0.30

b)	RB	RB	RB	RB	RB	RB	RB	RB	RB	A	A	A	A	A	A	A	A	A
ppF	2.386	2.386	2.386	2.386	2.386	2.386	2.386	2.386	2.386	2.386	0.003	0.001	0.003	0.001	0.002	0	0.013	0.003
pbF	2.988	3.468	3.724	2.988	2.988	3.724	2.988	2.636	3.148	2.988	0.025	0.008	0.017	0.005	0.009	0.002	0.071	0.019
sbbF	3.646	3.646	3.646	3.646	3.646	3.646	3.646	3.646	3.646	3.646	0.064	0.018	0.045	0.013	0.023	0.006	0.191	0.048
bbF	3.592	3.672	4.082	3.592	3.592	4.082	3.708	3.778	4.21	3.592	0.018	0.005	0.019	0.006	0.008	0.002	0.064	0.016
O	4.62	4.41	5.22	6.09	6.09	5.79	6.87	3.72	3.87	4.62	0.16	0.069	0.312	0.093	0.159	0.04	0.39	0.161
C	5.01	5.37	6.12	7.92	7.92	6.93	7.56	5.49	5.52	5.01	0.067	0.029	0.487	0.238	0.348	0.171	0.169	0.073
sbS	3.317	3.367	3	6.15	6.15	4.567	5.867	6.783	7.367	3.317	0.106	0.027	0.29	0.074	0.181	0.046	0.281	0.071
bS	3.99	5.25	4.77	6.39	6.39	4.95	5.82	6.06	4.8	3.99	0.548	0.221	0.539	0.135	1.167	0.493	1.593	0.654
sDF	4.77	5.37	4.74	9.12	9.12	7.02	6.96	7.14	8.46	4.77	0.114	0.05	0.337	0.152	0.187	0.084	0.207	0.054
nsDF	7.17	6.54	6.75	9.12	9.12	7.38	8.61	6.93	6.75	7.17	0.086	0.035	0.166	0.058	0.179	0.073	0.085	0.022
M	45	45	45	45	45	45	45	45	45	45	12.241	5.974	12.66	5.921	20.76	10.064	9.3	4.3
Zpk	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	25.536	14.273	25.536	14.145	25.52	14.191	17.248	9.474
B	81.3	81.3	81.3	81.3	81.3	81.3	81.3	81.3	81.3	81.3	116.85	95.836	130.73	107.77	222.22	185.76	68.292	54.86
Ppk	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	220.22	-	216.46	-	192.36	-	153.96
D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-	0	-	0	-	0

Annexe VIII : Valeurs des niveaux trophiques et des indices d'omnivories pour chaque compartiment du modèle et pour chaque division de la zone d'étude. NT : Niveau Trophique, IO : Indice d'omnivorie, BS : Baie de Seine, MO : Manche Orientale, MN : Mer du Nord, G&C : Gravier et Cailloutis, Sg : Sable grossier, Sf : Sable fin.

	BS G&C	BS Sg	BS Sf	MO G&C	MO Sg	MO Sf	MN G&C	MN Sg	MN Sf	BS G&C	BS Sg	BS Sf	MO G&C	MO Sg	MO Sf	MN G&C	MN Sg	MN Sf
	NT	**NT**	**NT**	**NT**	**NT**	**NT**	**NT**	**NT**	**NT**	**IO**	**IO**	**IO**	**IO**	**IO**	**IO**	**IO**	**IO**	**IO**
ppF	3.23	3.24	3.24	3.23	3.24	3.24	3.23	3.24	3.24	0.72	0.73	0.73	0.72	0.73	0.73	0.73	0.73	0.73
pbF	3.25	3.26	3.25	3.26	3.25	3.25	3.25	3.25	3.25	0.29	0.29	0.29	0.30	0.29	0.29	0.28	0.29	0.29
sbbF	3.03	3.03	3.03	3.05	3.03	3.03	3.02	3.03	3.03	0.41	0.42	0.42	0.41	0.41	0.41	0.41	0.41	0.41
bbF	2.93	2.93	2.93	2.94	2.93	2.93	2.92	2.93	2.93	0.38	0.38	0.38	0.35	0.38	0.38	0.38	0.38	0.38
O	2.79	2.79	2.79	2.79	2.79	2.79	2.79	2.79	2.79	0.34	0.34	0.34	0.34	0.34	0.34	0.33	0.34	0.34
C	3.15	3.15	3.15	3.18	3.15	3.15	3.14	3.15	3.15	0.17	0.17	0.17	0.17	0.17	0.17	0.17	0.17	0.17
sbS	2.32	2.32	2.32	2.32	2.32	2.32	2.32	2.32	2.32	0.24	0.24	0.24	0.24	0.24	0.24	0.24	0.24	0.24
bS	2.21	2.21	2.21	2.21	2.21	2.21	2.2	2.21	2.21	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18
sDF	2.22	2.22	2.22	2.22	2.22	2.22	2.21	2.22	2.22	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19
nsDF	2.22	2.22	2.22	2.22	2.22	2.22	2.21	2.22	2.22	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19	0.19
M	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.17	2.2	2.2	0.16	0.16	0.16	0.16	0.16	0.16	0.14	0.16	0.16
Zpk	2.16	2.16	2.16	2.16	2.16	2.16	2.14	2.16	2.16	0.14	0.14	0.14	0.14	0.14	0.14	0.13	0.14	0.14
B	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10
Ppk	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Det	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.24	0.25	0.26	0.24	0.25	0.26	0.12	0.15	0.26

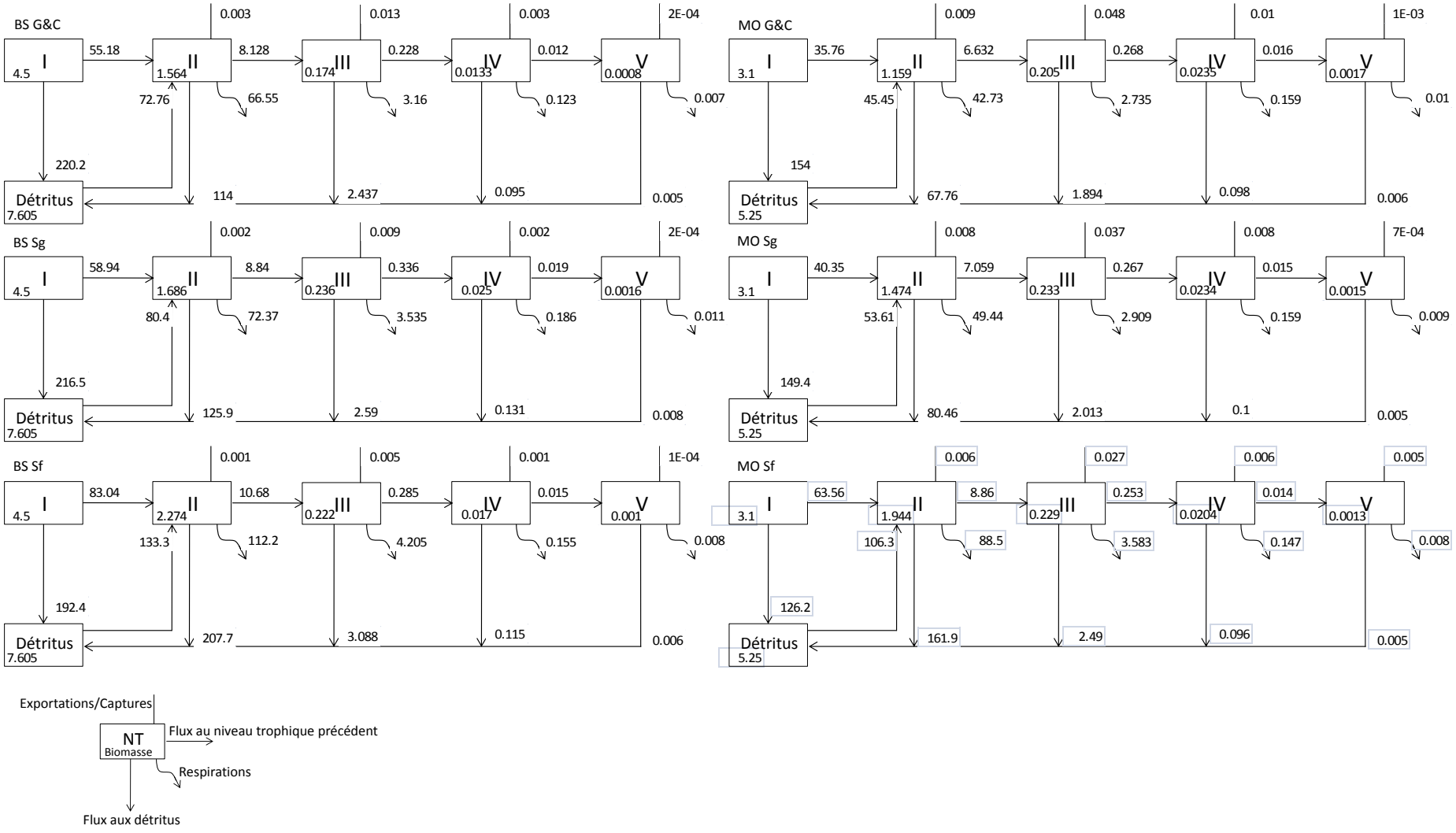


Figure IX : Représentation simplifiée de la structure du réseau trophique de chaque sous divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord. Les flux, exportations et respiration sont en $gC.m^{-2}.an^{-1}$ et les biomasses en $gC.m^{-2}$.

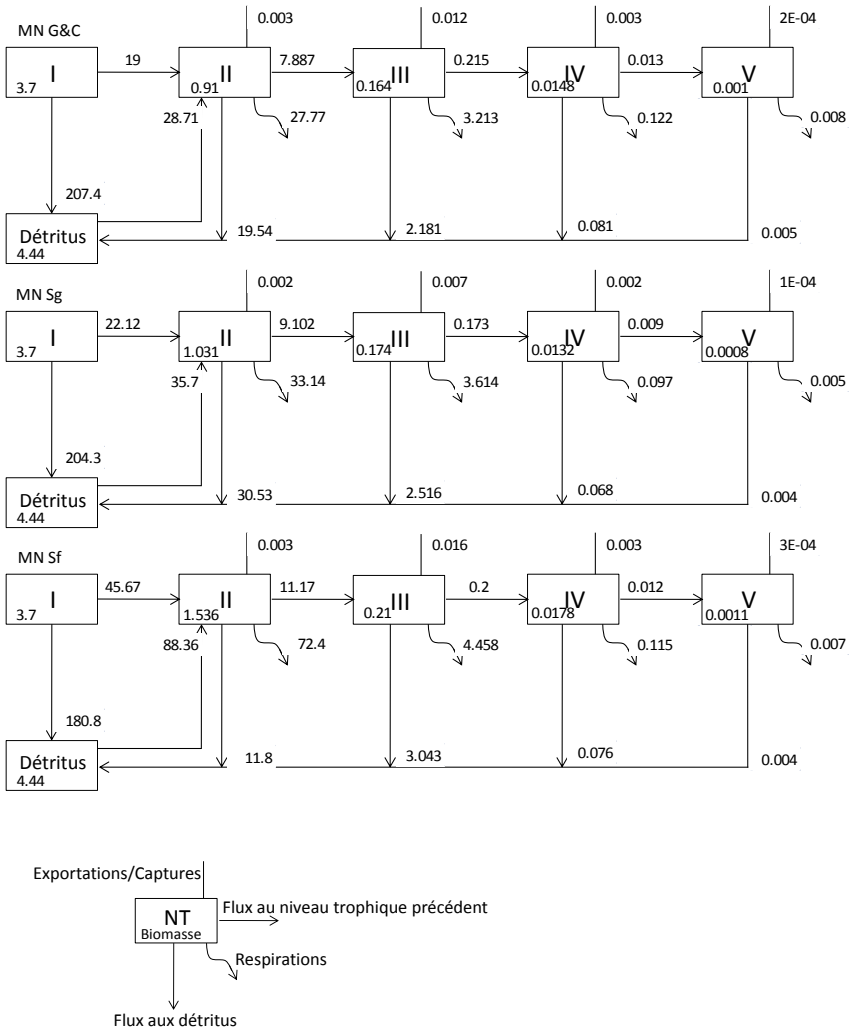


Figure IX (suite et fin) : Représentation simplifiée de la structure du réseau trophique de chaque sous divisions du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord. Les flux, exportations et respiration sont en $gC.m^{-2}.an^{-1}$ et les biomasses en $gC.m^{-2}$.

Appendix X : Life cycle and life history trait in various benthic invertebrates. [1]=Class; [2]=Ordre; [3]=Super-ordre; [4]=Phylum; [5]=Sub-phylum

Species	Taxa	Egg diameter	Fecundity	Egg fate	Development mode	Larval life duration	Breeding season	Adult life duration
Mollusca								
Abra alba	Bivalvia[1]	1	4	1	3	5	2	2
Abra nitida	Bivalvia[1]	2	2	1	2	2/3	2	2
Acanthocardia (Rudicardium) tuberculata	Bivalvia[1]	1	4/5	2	3	4	3	5
Acanthocardia echinata	Bivalvia[1]	1	4/5	2	3	4	1	5
Aequipecten opercularis	Bivalvia[1]	1	5	1	3	4	2	4
Arcopagia crassa	Bivalvia[1]	1	4	1	3	4	2	3
Astarte montagui	Bivalvia[1]	2	***	2	1	1	***	***
Barnea candida	Bivalvia[1]	1	***	1	3	5/6	2	5
Cerastoderma edule	Bivalvia[1]	1	4/5	2	3	4	1	4
Chlamys varia	Bivalvia[1]	1	5	1	3	4	2	4
Clausinella fasciata	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	***	4
Corbula gibba	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	6	2	2
Diplodonta rotundata	Bivalvia[1]	1	***	1	3	4	***	***
Donax vittatus	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	***	2
Dosinia exoleta	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	4	2
Dosinia lupinus	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	***	2
Ensis arcuatus	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	5	***	5
Ensis directus	Bivalvia[1]	1	5	1	3	4	1	5
Ensis ensis	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	5	2	5
Gari depressa	Bivalvia[1]	2	4/5	1	1	1	***	***
Gari fervensis	Bivalvia[1]	2	4/5	1	1	1	***	***
Gari tellinella	Bivalvia[1]	2	4/5	1	1	1	2	***
Gastrochaena dubia	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	4	***
Glycymeris glycymeris	Bivalvia[1]	***	***	1	3	4	4	***
Goodallia triangularis	Bivalvia[1]	2	***	2	1	1	***	4
Gouldia minima	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	***	2
Hiatella arctica	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	2	***
Kellia suborbicularis	Bivalvia[1]	1	4/5	4	3	6	2	4
Kurtiella bidentata	Bivalvia[1]	2	2	4	2	3/4	2	***
Laevicardium crassum	Bivalvia[1]	1	4/5	2	3	4	1/2/3/4	4
Lepton squamosum	Bivalvia[1]	1	4/5	4	3	4	***	4
Limatula gwyni	Bivalvia[1]	1	3/4/5	1	3	4	2	***
Limatula subauriculata	Bivalvia[1]	1	3/4/5	1	3	4	***	***
Lucinoma borealis	Bivalvia[1]	2	***	1	2	3	2	4
Lutraria angustior	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	***	4
Lutraria lutraria	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	2	4
Lyonsia norwegica	Bivalvia[1]	***	***	1	***	***	***	***

Macoma balthica	Bivalvia[1]	1/2	4	2	3	5/6	2	4
Mactra glauca	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	***	4
Mactra stultorum	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	***	4
Modiolus barbatus	Bivalvia[1]	1	5	2	3	4	***	5
Modiolus modiolus	Bivalvia[1]	1	5	2	3	4	1	5
Musculus discors	Bivalvia[1]	3	5	4	1	1	3/4	3
Mya arenaria	Bivalvia[1]	1	5	1	3	4	2	4
Mya truncata	Bivalvia[1]	1	5	1	3	4	2	4
Mysia undata	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	***	***
Mytilus edulis	Bivalvia[1]	1	5	2	3	4	1	5
Nucula hanleyi	Bivalvia[1]	1/2	5	1	2	3	1/2	4
Nucula nitidosa	Bivalvia[1]	1/2	5	1	2	3	***	4
Nucula nucleus	Bivalvia[1]	2	5	1	2	2/3	1/2	4
Nucula sulcata	Bivalvia[1]	1	5	1	2	3	***	4
Nucula turgida	Bivalvia[1]	1/2	5	1	2	3	4	4
Ostrea edulis	Bivalvia[1]	2	5	4	3	4	2	5
Palliolum tigerinum	Bivalvia[1]	1	5	1	3	4	***	4
Panomya norvegica	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	***	***
Paphia rhomboides	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	4	4
Parvicardium scabrum	Bivalvia[1]	1	4/5	2	3	4	***	4
Pecten maximus	Bivalvia[1]	1	5	1	3	4	1/2	5
Petricola pholadiformis	Bivalvia[1]	***	5	1	3	3	2	4
Phaxas pellucidus	Bivalvia[1]	2	4/5	1	3	5/6	3/4	5
Pododesmus patelliformis	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	2	1/2/3/4	***
Pododesmus squama	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	2	***	***
Rhomboidella prideauxi	Bivalvia[1]	1	5	***	***	***	***	2/3
Solecurtus scopula	Bivalvia[1]	1	***	1	3	4	2	2
Solen marginatus	Bivalvia[1]	***	***	1	3	4	***	***
Sphenia binghami	Bivalvia[1]	1	5	1	3	4	1	***
Spisula elliptica	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	5	***	4
Spisula solida	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	5	4	4
Spisula subtruncata	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	5	3/4	4
Striarca lactea	Bivalvia[1]	***	***	1	3	4	***	***
Tellimya ferruginosa	Bivalvia[1]	2	2	4	2	3	3	***
Tellina (Moerella) donacina	Bivalvia[1]	1	4	2	3	4	***	3
Tellina fabula	Bivalvia[1]	1	4	2	3	4	1	3
Tellina pygmaea	Bivalvia[1]	1	4	2	3	4	***	3
Tellina tenuis	Bivalvia[1]	1	4	2	3	4	2	3
Thracia papyracea	Bivalvia[1]	***	***	1	1	1	***	***
Thracia villosiuscula	Bivalvia[1]	***	***	1	1	1	***	***
Timoclea ovata	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	1/2	2

Venerupis saxatilis	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4/5	***	4
Venerupis senegalensis	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	2	4
Venus casina	Bivalvia[1]	1	4/5	1	3	4	***	4
Acanthodoris pilosa	Gastropoda[1]	1	4/5	2	3	3	2/3	1
Acteon tornatilis	Gastropoda[1]	2	***	1	3	4	1	1
Aeolidia papillosa	Gastropoda[1]	1	***	2	3	3	***	1
Archidoris pseudoargus	Gastropoda[1]	2	5	2	3	4	1	2
Buccinum undatum	Gastropoda[1]	3	4	3	1	1	4	5
Caecum glabrum	Gastropoda[1]	1	1	3	3	4/5	2	***
Calliostoma granulatum	Gastropoda[1]	2/3/4	2	2	1	1	***	5
Calliostoma zizyphinum	Gastropoda[1]	3	2	2	1	1	***	5
Chauvetia brunnea	Gastropoda[1]	3	4	3	1	1	***	5
Coryphella gracilis	Gastropoda[1]	1	3	2	1	1	***	1
Crepidula fornicata	Gastropoda[1]	2	4	3	3	5	1/2	5
Dendronotus frondosus	Gastropoda[1]	3	4	2	2	4/5	***	1
Diodora graeca	Gastropoda[1]	2	3	2	1	1	4	***
Doto coronata	Gastropoda[1]	1	4	2	3	3	***	1
Doto cuspidata	Gastropoda[1]	1	4	2	3	3	***	1
Doto dunnei	Gastropoda[1]	1	4	2	3	3	***	1
Doto fragilis	Gastropoda[1]	1	4	2	3	4	***	1
Doto maculata	Gastropoda[1]	1	4	2	3	3	***	1
Doto pinnatifida	Gastropoda[1]	1	4	2	3	4	***	1
Doto tuberculata	Gastropoda[1]	1	4	2	3	3	***	1
Emarginula fissura	Gastropoda[1]	2	3	2	3	3	***	***
Emarginula rosea	Gastropoda[1]	2	3	2	3	3	***	***
Epitonium clathrus	Gastropoda[1]	4	***	3	1	1	2	***
Epitonium trevelyanum	Gastropoda[1]	4	***	3	1	1	***	***
Eubranchus	Gastropoda[1]	1	2	2	3	3	***	1
Eulima bilineata	Gastropoda[1]	1	3	3	3	4/5	2	***
Euspira catena	Gastropoda[1]	2	2/3	2	1	1	1	2
Euspira montagui	Gastropoda[1]	2	2/3	2	3	5	1	2
Euspira pulchella	Gastropoda[1]	2	2/3	3	3	5	3	2
Gibbula cineraria	Gastropoda[1]	2	2	1	3	3	1	3
Gibbula magus	Gastropoda[1]	2	2	1	3	3	1	3
Gibbula tumida	Gastropoda[1]	2	2	2	1	1	1	3
Gibbula umbilicalis	Gastropoda[1]	2	2	1	3	3	2	3
Goniodoris castanea	Gastropoda[1]	1/2	4	2	3	3	***	1
Jujubinus montagui	Gastropoda[1]	2	2	2	1	1	1	5
Limacia clavigera	Gastropoda[1]	1	***	2	2	***	***	1
Liomesus ovum	Gastropoda[1]	3	4	3	1	1	***	5
Mangelia coarctata	Gastropoda[1]	***	***	***	***	***	***	***

Melanella alba	Gastropoda[1]	1	3	3	3	6	1/2	***
Melanella frielei	Gastropoda[1]	1	3	3	3	6	***	***
Melanella lubrica	Gastropoda[1]	1	3	3	3	6	***	***
Nassarius incrassatus	Gastropoda[1]	2	2	3	3	4/5	1/2	2
Nassarius pygmaeus	Gastropoda[1]	2	2	3	3	4/5	2	2
Nassarius reticulatus	Gastropoda[1]	2	3	3	3	4/5	1/2	5
Nucella lapillus	Gastropoda[1]	2	3	3	1	1	1/2/3/4	3
Ocenebra erinacea	Gastropoda[1]	2	3	3	1	1	1/2	***
Odostomia scalaris	Gastropoda[1]	2	2	3	1/2	1/2	***	***
Onchidoris bilamellata	Gastropoda[1]	1	4	2	3	5	4	1
Onchidoris depressa	Gastropoda[1]	1	4	2	3	5	***	1
Pleurobranchus membranaceus	Gastropoda[1]	***	***	2	***	***	***	***
Puncturella noachina	Gastropoda[1]	2	3	2	3	3	***	***
Raphitoma linearis	Gastropoda[1]	2	2	3	***	***	4	***
Raphitoma purpurea	Gastropoda[1]	2	2	3	***	***	***	***
Retusa	Gastropoda[1]	2/3	1	2	1	1	1	1
Rissoa parva	Gastropoda[1]	1	3/4	3	3	***	2	***
Trapania pallida	Gastropoda[1]	1/2	***	2	2	2/3	***	1
Tritonia hombergi	Gastropoda[1]	2/3	4	2	2	5	1	2
Tritonia plebeia	Gastropoda[1]	1	3	2	3	3	***	1
Trivia arctica	Gastropoda[1]	2	***	3	3	3/4	4	***
Trivia monacha	Gastropoda[1]	2	***	3	3	3/4	4	***
Turritella communis	Gastropoda[1]	1	2/3	3	3	3	1	4
Velutina velutina	Gastropoda[1]	4	***	3	3	3/4	2	***
Antalis entalis	Scaphopoda[1]	***	***	1	3	3	***	***
Antalis vulgaris	Scaphopoda[1]	***	***	1	3	3	***	***
Acanthochitona crinita	Polyplacophora[1]	3	3	2	3	5	***	3
Ischnochiton albus	Polyplacophora[1]	3	3	2	2	2/3	***	3
Lepidochitona cinerea	Polyplacophora[1]	3	3	2	2	2/3	2	3
Leptochiton asellus	Polyplacophora[1]	3	3	2	2	2/3	***	3
Leptochiton cancellatus	Polyplacophora[1]	3	3	2	2	2/3	***	3
Leptochiton scabridus	Polyplacophora[1]	3	3	2	2	2/3	***	3
Tonicella marmorea	Polyplacophora[1]	3	3	2	2	2/3	2	3
Neomenia carinata	Solenogastres[1]	***	***	1	3	***	***	***
Arthropoda								
Achelia echinata	Pycnogonida[1]	2	***	2	1	1	***	***
Callipallene brevirostris	Pycnogonida[1]	2	***	2	1	1	***	***
Endeis spinosa	Pycnogonida[1]	2	***	2	1	1	2	***
Nymphon brevirostre	Pycnogonida[1]	2	***	2	1	1	***	***
Nymphon gracile	Pycnogonida[1]	2	***	2	1	1	1	***
Nymphon rubrum	Pycnogonida[1]	2	***	2	1	1	3	***

Phoxichilidium femoratum	Pycnogonida[1]	2	***	2	1	1	***	***
Pycnogonum litorale	Pycnogonida[1]	2	***	2	1	1	2	***
Nyctiphanes couchii	Euphosiacea[2]	***	1	4	3	5/6	1/2	2
Nebalia bipes	Leptostraca[3]	***	1	4	1	1	***	***
Rissoides desmaresti	Stomatopoda[2]	***	***	4	1	1	2	***
Alpheus glaber	Decapoda[2]	4	***	4	3	4	1	3
Alpheus macrocheles	Decapoda[2]	4	***	4	3	4	2	3
Anapagurus hyndmanni	Decapoda[2]	4	4	4	3	4	2	3
Anapagurus laevis	Decapoda[2]	4	4	4	3	4	1/2	3
Atelecyclus rotundatus	Decapoda[2]	4	***	4	3	4/5	1	4
Athanas nitescens	Decapoda[2]	4	***	4	3	4	2	3
Axius stirhynchus	Decapoda[2]	4	5	4	***	***	1	***
Callianassa subterranea	Decapoda[2]	4	5	4	3	5	2	***
Callianassa tyrrhena	Decapoda[2]	4	5	4	3	5	***	***
Cancer pagurus	Decapoda[2]	4	5	4	3	4	4	4
Carcinus maenas	Decapoda[2]	4	5	4	3	4	1/2/3/4	4
Corystes cassivelaunus	Decapoda[2]	4	5	4	3	4	2	3
Crangon allmanni	Decapoda[2]	4	4	4	3	5	1	4
Crangon crangon	Decapoda[2]	4	3/4	4	3	5	2	2
Diogenes pugilator	Decapoda[2]	1	4	4	3	5	2	2
Ebalia granulosa	Decapoda[2]	4	3	4	3	5	2	2
Ebalia tuberosa	Decapoda[2]	4	3	4	3	5	1/2/3/4	2
Ebalia tumefacta	Decapoda[2]	4	3	4	3	5	1	2
Eualus cranchii	Decapoda[2]	4	4	4	3	5	***	3
Eualus occultus	Decapoda[2]	4	4	4	3	5	2	3
Eualus pusiolus	Decapoda[2]	4	4	4	3	5	1/2	3
Eurynome aspera	Decapoda[2]	4	2	4	3	5	1	***
Eurynome spinosa	Decapoda[2]	4	2	4	3	5	1	***
Galathea intermedia	Decapoda[2]	4	3	4	3	5	2	3
Galathea nexa	Decapoda[2]	4	3	4	3	5	1/4	3
Galathea squamifera	Decapoda[2]	4	3	4	3	5	4	3
Galathea strigosa	Decapoda[2]	4	3	4	3	5	1	3
Hippolyte varians	Decapoda[2]	3/4	4	4	3	4	1/2/3/4	3
Hyas araneus	Decapoda[2]	4	3	4	3	4	1	***
Hyas coarctatus	Decapoda[2]	4	3	4	3	5	1/2	***
Inachus dorsettensis	Decapoda[2]	4	4	4	3	4	1/2/3/4	***
Inachus leptochirus	Decapoda[2]	4	4	4	3	4	1/2/3/4	***
Inachus phalangium	Decapoda[2]	4	4	4	3	4	1/2/3/4	***
Liocarcinus depurator	Decapoda[2]	4	4/5	4	3	5	1/2	4
Liocarcinus holsatus	Decapoda[2]	3	4/5	4	3	5	1	4
Liocarcinus marmoreus	Decapoda[2]	4	4/5	4	3	5	1	4

Liocarcinus navigator	Decapoda[2]	4	4/5	4	3	5	1	4
Liocarcinus pusillus	Decapoda[2]	3/4	4/5	4	3	5	1	4
Macropodia deflexa	Decapoda[2]	4	3	4	3	4	1/2/3/4	***
Macropodia linaresi	Decapoda[2]	4	3	4	3	4	1	***
Macropodia longirostris	Decapoda[2]	4	3	4	3	4	***	***
Macropodia rostrata	Decapoda[2]	4	3	4	3	4	1/2/3/4	***
Macropodia tenuirostris	Decapoda[2]	4	3	4	3	4	1/2/3/4	***
Necora puber	Decapoda[2]	4	4/5	4	3	5	1/2	4
Nepinnotheres pinnotheres	Decapoda[2]	4	***	4	3	4	2	***
Pagurus bernhardus	Decapoda[2]	4	4	4	3	4	4	3
Pagurus cuanensis	Decapoda[2]	4	4	4	3	4	1	3
Pagurus prideaux	Decapoda[2]	4	4	4	3	4	1/2	3
Pagurus pubescens	Decapoda[2]	4	4	4	3	4	4	3
Pandalina brevirostris	Decapoda[2]	4	2	4	3	4	1/2	2
Pandalus montagui	Decapoda[2]	2/3	2/3	4	3	6	4	2
Pestarella tyrrhena	Decapoda[2]	4	5	4	3	5	2	***
Philocheras bispinosus	Decapoda[2]	4	4	4	3	5	1/2	3
Philocheras sculptus	Decapoda[2]	4	4	4	3	5	1/2	3
Philocheras trispinosus	Decapoda[2]	4	4	4	3	5	2	3
Pilumnus hirtellus	Decapoda[2]	4	3/4	4	3	4	1	3
Pinnotheres pinnotheres	Decapoda[2]	4	***	4	3	4	2	***
Pinnotheres pisum	Decapoda[2]	4	***	4	3	4	2	***
Pisa armata	Decapoda[2]	4	3	4	3	4	1	***
Pisidia longicornis	Decapoda[2]	4	2	4	3	5	1/2	3
Porcellana platycheles	Decapoda[2]	4	2	4	3	4	1/4	3
Portumnus latipes	Decapoda[2]	4	4/5	4	3	5	1/2	***
Processa canaliculata	Decapoda[2]	4	***	4	3	5	1/3	2
Processa edulis crassipes	Decapoda[2]	4	***	4	3	5	2	2
Processa nouveli holthuisi	Decapoda[2]	4	***	4	3	5	2	2
Processa parva	Decapoda[2]	4	***	4	3	5	***	2
Thia scutellata	Decapoda[2]	4	***	4	3	5	2	***
Thoralus cranchii	Decapoda[2]	4	4	4	3	4/5	1	3
Upogebia deltaura	Decapoda[2]	4	3	4	3	4	2	***
Abludomelita gladiosa	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Abludomelita obtusata	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	2	***
Acidostoma obesum	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Allomelita pellucida	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Ampelisca aequicornis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1/2	2
Ampelisca brevicornis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	2	2
Ampelisca diadema	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	2
Ampelisca pectenata	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	2

Ampelisca spinipes	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	2
Ampelisca tenuicornis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	2	1
Ampelisca typica	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	2
Amphilochus manudens	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Amphilochus neapolitanus	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Anchialina agilis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	4	2
Anthura gracilis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	2
Apherusa bispinosa	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1/2/3/4	***
Apherusa cirrus	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Apherusa jurinei	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Apherusa ovalipes	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Apseudes latreillii	Peracarida[3]	***	1	4	1	1	1/2	***
Apseudes talpa	Peracarida[3]	***	1	4	1	1	1/2	***
Astacilla longicornis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	2
Atylus falcatus	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Atylus swammerdami	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Atylus vedlomensis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Bathyporeia elegans	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Bathyporeia gracilis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Bathyporeia guilliamsoniana	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	1
Bathyporeia pelagica	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1/2	1
Bathyporeia sarsi	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Bathyporeia tenuipes	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Bodotria arenosa	Peracarida[3]	1/2	1	4	1	1	***	1
Bodotria pulchella	Peracarida[3]	1/2	1	4	1	1	***	1
Bodotria scorpioides	Peracarida[3]	1/2	1	4	1	1	***	1
Bopyridae	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	***
Caprella acanthifera	Peracarida[3]	3	1	4	1	1	***	***
Caprella linearis	Peracarida[3]	3	1	4	1	1	4	***
Caprella tuberculata	Peracarida[3]	3	1	4	1	1	***	***
Ceradocus semiserratus	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Cheirocratus assimilis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Cheirocratus intermedius	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Cheirocratus sundevallii	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	2/3	***
Cirolana cranchii	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	2
Colomastix pusilla	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Conilera cylindracea	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	2
Corophium bonnellii	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Corophium crassicorne	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Corophium curvispinum	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Corophium sextonae	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1

Corophium volutator	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	2	1
Cressa dubia	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Cymodoce truncata	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	2
Diastylis bradyi	Peracarida[3]	1	2	4	1	1	2	1
Diastylis laevis	Peracarida[3]	1	2	4	1	1	***	1
Diastylis rathkei	Peracarida[3]	1	2	4	1	1	***	2
Diastylis rugosa	Peracarida[3]	1	2	4	1	1	***	2
Dynamene bidentata	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	2	1/2
Ericthonius punctatus	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Eurydice pulchra	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	2
Eurydice spinigera	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	2	2
Eurydice truncata	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	2
Eusirus longipes	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Gammaropsis lobata	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Gammaropsis maculata	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Gammaropsis nitida	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Gastrosaccus normani	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	3	2
Gastrosaccus spinifer	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	2	2
Gnathia dentata	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	2
Gnathia maxillaris	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	2
Gnathia oxyuraea	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	2
Gnathia vorax	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	2
Haustorius arenarius	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Heteromysis norvegica	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	3	2
Hippomedon denticulatus	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	3	1
Hyale prevosti	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Idotea balthica	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	2
Idotea linearis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	2
Idotea pelagica	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	2
Iphimedia eblanae	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Iphimedia minuta	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Iphimedia obesa	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Iphinoe trispinosa	Peracarida[3]	2	1	4	1	1	2/4	1
Janira maculosa	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	2
Jassa falcata	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1/2/3/4	1
Jassa pusilla	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1/2/3/4	1
Leptocheirus bispinosus	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Leptocheirus hirsutimanus	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Leptocheirus pectinatus	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Leucothoe incisa	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Leucothoe procera	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***

Leucothoe spinicarpa	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Liljeborgia kinahani	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Liljeborgia pallida	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Lysianassa ceratina	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Maera grossimana	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Maera othonis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Maerella tenuimana	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Megaluropus agilis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Mesopodopsis slabberi	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	2	2
Metaphoxus fultoni	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Metopa borealis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Metopa pusilla	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Metopa tenuimana	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Microprotopus maculatus	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Natatolana borealis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	2
Orchomenella nana	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Paragnathia formica	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	2	2
Parapleustes bicuspis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Pariambus typicus	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Perioculodes longimanus	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Perrierella audouiniana	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Photis longicaudata	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Phtisica marina	Peracarida[3]	3	1	4	1	1	2	***
Pontocrates altamarinus	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Pontocrates arenarius	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1/2/3/4	***
Pseudocuma (Pseudocuma) longicorne	Peracarida[3]	2	1	4	1	1	1/2/3/4	1
Pseudoprotella phasma	Peracarida[3]	3	1	4	1	1	1/2	***
Siphonoecetes kroyeranus	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Siriella armata	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1	2
Siriella jaltensis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	1/2	2
Socarnes erythrophthalmus	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Sphaeroma	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	2	2
Stenothoe marina	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Stenothoe monoculoides	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Synchelidium maculatum	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Tmetonyx similis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Tritaeta gibbosa	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Tryphosella sarsi	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Unciola crenatipalma	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	***
Urothoe brevicornis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	2	1
Urothoe elegans	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1

Urothoe marina	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Urothoe poseidonis	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Urothoe pulchella	Peracarida[3]	4	1	4	1	1	***	1
Vaunthompsonia cristata	Peracarida[3]	1/2	1	4	1	1	***	1
Annelida								
Alentia gelatinosa	Polychaeta[1]	1	5	1	3	4	2	3
Amaeana trilobata	Polychaeta[1]	3	4	1	2	3	***	3
Ampharete acutifrons	Polychaeta[1]	2	5	1	1	1	2	2
Ampharete baltica	Polychaeta[1]	1	5	1	1	1	***	2
Amphicteis gunneri	Polychaeta[1]	3	5	1	1	1	2	2
Amphitrite figulus	Polychaeta[1]	1	4/5	1	2	3	2	3
Amphitrite johnstoni	Polychaeta[1]	2	4/5	1	2	3	2	3
Amphitritides gracilis	Polychaeta[1]	1/2	4/5	1	2	3	***	1
Anobothrus gracilis	Polychaeta[1]	1	5	1	1	1	3	2
Aonides oxycephala	Polychaeta[1]	4	2/3	1	2	3	4	1/2
Aonides paucibranchiata	Polychaeta[1]	4	2/3	1	2	3	3	1/2
Aphelochaeta marioni	Polychaeta[1]	3	1/2	2	2	3	3	3
Aphrodita aculeata	Polychaeta[1]	1	4/5	1	2	2	4	3
Arabella (Arabella) iricolor	Polychaeta[1]	***	***	***	2	***	2	***
Arenicola marina	Polychaeta[1]	2	4	4	1	1	2	3
Asclerocheilus intermedius	Polychaeta[1]	2	***	1	2	***	***	2
Branchiomma bombyx	Polychaeta[1]	1/2	2/3	2	2	3	2	***
Brania pusilla	Polychaeta[1]	1	1	4	1	1	***	1
Capitella capitata	Polychaeta[1]	2/3	2	4	1/2	1/4	1/2/3/4	1
Caulleriella alata	Polychaeta[1]	2	3	5	1	1	***	3
Chaetopterus variopedatus	Polychaeta[1]	1	3	1	3	4	4/1	***
Chaetozone gibber	Polychaeta[1]	2	3	1	1	1	***	3
Chaetozone setosa	Polychaeta[1]	1	3	1	1	1	2	2
Chone filicaudata	Polychaeta[1]	2	3	2	2	3	***	***
Cirratulus cirratus	Polychaeta[1]	2	3	2	2	2/3	2	3
Cirriformia tentaculata	Polychaeta[1]	2	3	1	2	4	***	3
Clymenella cincta	Polychaeta[1]	2	1	1	2	3/4	***	3
Clymenura clypeata	Polychaeta[1]	3	1	1	2	3	***	3
Demonax branchyona	Polychaeta[1]	2	3	2	2	3	***	***
Demonax langerhansi	Polychaeta[1]	2	3	2	2	3	***	***
Diplocirrus glaucus	Polychaeta[1]	1	***	1	1	1	2	***
Dipolydora coeca	Polychaeta[1]	2	2/3	4	3	5	1	1/2
Dipolydora giardi	Polychaeta[1]	1/2/3	2/3	1	3	5	***	1/2
Drilonereis filum	Polychaeta[1]	***	***	***	***	***	***	***
Ephesiella peripatus	Polychaeta[1]	3	***	1	2	2	3	***
Eteone flava	Polychaeta[1]	1/2	4	1	3	3/4	***	3

Eteone foliosa	Polychaeta[1]	1/2	4	1	3	3/4	2	3
Eteone longa	Polychaeta[1]	1/2	4	2	2	3/4	1	3
Euclymene lumbricoides	Polychaeta[1]	3/4	1	4	1	1	***	3
Euclymene oerstedi	Polychaeta[1]	3/4	1	4	2	3	***	3
Eulalia bilineata	Polychaeta[1]	1/2	4	1	3	6	1	3
Eulalia expusilla	Polychaeta[1]	1/2	4	1	3	6	***	3
Eulalia mustela	Polychaeta[1]	2	4	1	3	6	1/2	3
Eulalia tripunctata	Polychaeta[1]	2	4	1	3	6	***	3
Eulalia viridis	Polychaeta[1]	2	4	2	3	6	4	3
Eumida bahusiensis	Polychaeta[1]	1/2	4	1	3	6	***	3
Eumida minuta	Polychaeta[1]	1/2	4	1	3	6	***	3
Eumida punctifera	Polychaeta[1]	2	4	1	3	6	1/2	3
Eumida sanguinea	Polychaeta[1]	1	4	1	3	6	1	3
Eunereis longissima	Polychaeta[1]	2/3	4	1	2	3	1/2	1/2
Eunice pennata	Polychaeta[1]	3	***	1	3	3	1/2/3	3
Eunice vittata	Polychaeta[1]	3	***	1	3	3	***	3
Eunoe nodosa	Polychaeta[1]	1/2	5	1	3	5	***	3
Euphrosine foliosa	Polychaeta[1]	***	***	***	***	***	***	***
Eupolymnia nebulosa	Polychaeta[1]	2	4	2	2	3	1	3
Eurysyllis tuberculata	Polychaeta[1]	1	1	1	1	1	1	2
Eusyllis assimilis	Polychaeta[1]	1	1	2	2	2	1	1
Eusyllis blomstrandi	Polychaeta[1]	1	1	2	2	2	***	1
Exogone (Exogone) verugera	Polychaeta[1]	1/2	1	4	1	1	***	1
Filograna implexa	Polychaeta[1]	1	3	4	3	3/4	2	***
Fimbriosthenelais minor	Polychaeta[1]	2	4/5	1	3	4/5	***	3
Flabelligera affinis	Polychaeta[1]	1	***	1	1	1	2	***
Gattyana cirrhosa	Polychaeta[1]	1/2	5	1	3	5	3	3
Glycera alba	Polychaeta[1]	2	5	1	3	5	4	3
Glycera capitata	Polychaeta[1]	2	5	1	3	5	4	3
Glycera celtica	Polychaeta[1]	2	5	1	3	5	4	3
Glycera convoluta	Polychaeta[1]	2	5	1	3	5	4	3
Glycera gigantea	Polychaeta[1]	2	5	1	3	5	4	3
Glycera lapidum	Polychaeta[1]	2	5	1	3	5	4	3
Glycera oxycephala	Polychaeta[1]	2	5	1	3	5	4	3
Glycinde nordmanni	Polychaeta[1]	2	3	1	2	5	2	2
Goniada maculata	Polychaeta[1]	2	3	1	1/2	1/5	2	2
Goniadella bobrezkii	Polychaeta[1]	2	3	1	2	5	***	2
Gyptis rosea	Polychaeta[1]	1	3/4	1	2	3	***	2
Haplosyllis spongicola	Polychaeta[1]	1	1	1	1	1	***	2
Harmothoe extenuata	Polychaeta[1]	1	5	1	3	5	3	3
Harmothoe fragilis	Polychaeta[1]	2	5	1	3	5	***	3

Harmothoe imbricata	Polychaeta[1]	1	4/5	1	3	5	1	3
Harmothoe impar	Polychaeta[1]	1	5	1	3	5	2	3
Harmothoe pagenstecheri	Polychaeta[1]	2	5	1	3	5	***	3
Hediste diversicolor	Polychaeta[1]	3	4	1	2	4	1	2
Hesionura elongata	Polychaeta[1]	1/2	4	1	2/3	6	3	3
Heteromastus filiformis	Polychaeta[1]	2	2/3	1	3	5	1/2	2
Jasmineira elegans	Polychaeta[1]	2	2	1	2	3	***	3
Kefersteinia cirrata	Polychaeta[1]	1	3/4	1	3	3	1	2
Lacydonia miranda	Polychaeta[1]	***	***	1	***	***	***	***
Laetmonice hystrix	Polychaeta[1]	1	4/5	4	2	2	***	3
Lanice conchilega	Polychaeta[1]	2	5	1	3	5	4	3
Laonice bahusiensis	Polychaeta[1]	1	2/3	1	3	3/4/5	4	1/2
Lepidonotus squamatus	Polychaeta[1]	1/2	5	1	3	5	2	3
Leucia nivea	Polychaeta[1]	1/2	5	1	3	5	***	3
Lumbrineriopsis paradoxa	Polychaeta[1]	3	2	1	2	4	***	3
Lumbrineris fragilis	Polychaeta[1]	3	2	4	1	1	2	2
Lumbrineris gracilis	Polychaeta[1]	2/3	2	1	2	4	2	3
Lumbrineris latreilli	Polychaeta[1]	4	2	2	1	1	2	3
Lygdamis muratus	Polychaeta[1]	1	4	1	3	6	***	4
Lysidice ninetta	Polychaeta[1]	3	***	1	3	3	1	3
Macrochaeta helgolandica	Polychaeta[1]	***	***	***	***	***	***	***
Magelona alleni	Polychaeta[1]	2	2	1	3	4/5	2	3
Magelona filiformis	Polychaeta[1]	1	2	1	3	4/5	2	3
Magelona johnstoni	Polychaeta[1]	2	2	1	3	4/5	2	3
Magelona mirabilis	Polychaeta[1]	2	2	1	3	4/5	2	3
Malacoceros fuliginosa	Polychaeta[1]	2	2/3	1	3	3/4/5	2	2
Malmgreniella arenicolae	Polychaeta[1]	1/2	5	1	3	5	***	3
Malmgreniella castanea	Polychaeta[1]	1/2	5	1	3	5	***	3
Malmgreniella glabra	Polychaeta[1]	1/2	5	1	3	5	***	3
Malmgreniella ljungmani	Polychaeta[1]	1/2	5	1	3	5	***	3
Malmgreniella lunulata	Polychaeta[1]	1	5	1	3	5	***	3
Malmgreniella marphysae	Polychaeta[1]	1	5	1	3	5	2	3
Marenzelleria viridis	Polychaeta[1]	2/3	4	1	3	5/6	2/3	2
Marphysa bellii	Polychaeta[1]	3	***	2	2	2	1	3
Marphysa fallax	Polychaeta[1]	3	***	2	2	2	***	3
Marphysa sanguinea	Polychaeta[1]	3	***	4	2	2	***	3
Mediomastus fragilis	Polychaeta[1]	2	2/3	2	3	4	1	2
Megalomma vesiculosum	Polychaeta[1]	2	3	1	2	3	***	3
Melinna palmata	Polychaeta[1]	3	5	1	1	1	1	2
Myrianida	Polychaeta[1]	1	1	4	2	2	***	***
Myriochele oculala	Polychaeta[1]	2	4	1	3	3/4	2	3

Mysta picta	Polychaeta[1]	2	4	2	3	6	1	3
Neanthes fucata	Polychaeta[1]	2/3	4	1/5	1/2	1/2	***	1/2
Neanthes irrorata	Polychaeta[1]	2/3	4	1/5	1/2	1/2	3	1/2
Nematonereis hebes	Polychaeta[1]	3	***	1	2/3	***	***	3
Neoamphitrite edwardsi	Polychaeta[1]	3	4/5	1	2	3	***	1
Nephtys assimilis	Polychaeta[1]	2	3	1	3	4/5	***	4
Nephtys caeca	Polychaeta[1]	2	3	1	3	4	1	4
Nephtys cirrosa	Polychaeta[1]	2	3	1	3	4/5	1/3	4
Nephtys hombergii	Polychaeta[1]	2	3	1	3	5	2	3
Nephtys longosetosa	Polychaeta[1]	2	3	1	3	4/5	2	4
Nereimyra punctata	Polychaeta[1]	1	3/4	1	2	3	1/3	2
Nereiphylla lutea	Polychaeta[1]	1/2	4	1	3	6	***	3
Nereis pelagica	Polychaeta[1]	2	4	1	2	4	1	1/2
Nereis rava	Polychaeta[1]	3	4/5	1	2	4	***	1
Nereis zonata	Polychaeta[1]	2/3	4	1	2	4	***	2
Nicolea venustula	Polychaeta[1]	4	2	2	1	1	1	3
Nicomache lumbricalis	Polychaeta[1]	4	1	4	1	1	***	3
Notomastus latericeus	Polychaeta[1]	1	3	1	2	3	2	2
Notophyllum foliosum	Polychaeta[1]	1/2	4	2	1	1	2	3
Odontosyllis gibba	Polychaeta[1]	2	1	1	2	2	***	1
Ophelia borealis	Polychaeta[1]	2	3/4/5	1	2	3	***	4
Ophelia celtica	Polychaeta[1]	2	3/4/5	1	2	3	***	4
Ophelia roscoffensis	Polychaeta[1]	2	3/4/5	1	2	3	***	4
Ophiodromus flexuosus	Polychaeta[1]	2	4	1	3	5	2	2
Orbinia (Orbinia) sertulata	Polychaeta[1]	3	3	1	1/2	1/3	***	2
Orbinia cuvieri	Polychaeta[1]	3	3	2	2	3	1	2
Orbinia latreillii	Polychaeta[1]	3	3	1	2	3	***	2
Owenia fusiformis	Polychaeta[1]	1/2	4	1	3	3/4	1	3
Paradoneis lyra	Polychaeta[1]	2	1	1	1	1	1	1
Paranaitis kosteriensis	Polychaeta[1]	1/2	4	2	3	6	***	3
Paranaitis wahlbergi	Polychaeta[1]	1/2	4	2	3	6	***	3
Paraonis fulgens	Polychaeta[1]	2	1	1	1	1	1	1
Parathelepus collaris	Polychaeta[1]	3	5	4	1	1	***	1
Pectinaria (Lagis) koreni	Polychaeta[1]	1	***	1	3	6	2	1
Pelogenia arenosa	Polychaeta[1]	2	4/5	1	3	4/5	***	3
Perinereis cultrifera	Polychaeta[1]	2/3	4	1	2	4	***	1/2
Petaloproctus terricolus	Polychaeta[1]	3/4	1	***	1	1	***	3
Pherusa plumosa	Polychaeta[1]	1	***	1	1	1	***	***
Pholoe baltica	Polychaeta[1]	1/2	4	1	3	4	***	3
Pholoe inornata	Polychaeta[1]	1	4	1	3	4	1	3
Pholoe minuta	Polychaeta[1]	2	4	1	3	4	2	3

Phyllodoce (Anaitides) groenlandica	Polychaeta[1]	1	3	2	3	6	2	3
Phyllodoce (Anaitides) lineata	Polychaeta[1]	1	4	2	3	6	1	3
Phyllodoce (Anaitides) maculata	Polychaeta[1]	2	4	2	3	6	1	3
Phyllodoce (Anaitides) mucosa	Polychaeta[1]	1	4	2	3	6	1	3
Phyllodoce (Anaitides) rosea	Polychaeta[1]	1	4	2	3	6	2	3
Phyllodoce laminosa	Polychaeta[1]	1	4	1	3	6	3	3
Phyllodoce longipes	Polychaeta[1]	1	4	1	3	6	1	3
Pisione remota	Polychaeta[1]	2	4	5	3	6	1	3
Pista cristata	Polychaeta[1]	3	5	***	2	3	***	3
Pista elongata	Polychaeta[1]	3	5	***	2	3	***	3
Platynereis dumerilii	Polychaeta[1]	2	4	1	3	4	2	1/2
Poecilochaetus serpens	Polychaeta[1]	2	2	1	3	5	1/2	***
Polycirrus medusa	Polychaeta[1]	2	5	1	2	3	***	3
Polydora caeca	Polychaeta[1]	2	2/3	4	3	4/5	1	1/2
Polydora ciliata	Polychaeta[1]	2	2/3	3/4	3	4/5	2	1/2
Polygordius lacteus	Polychaeta[1]	***	3	5	3	3	2	2
Polynoe scolopendrina	Polychaeta[1]	1/2	5	1	3	5	2	3
Pomatoceros lamarcki	Polychaeta[1]	1	3	1	3	3/4	***	2/3
Pomatoceros triqueter	Polychaeta[1]	1	3	1	3	3/4	1	2/3
Potamilla torelli	Polychaeta[1]	4	2	5	2	3	***	3
Protodorvillea kefersteini	Polychaeta[1]	2	1/2	***	1	1	2	2
Protomystides exigua	Polychaeta[1]	1/2	4	1	3	6	***	3
Pseudomalacoceros tridentata	Polychaeta[1]	1/2/3	2/3	4	3	4/5	***	1/2
Pseudomystides limbata	Polychaeta[1]	1	4	1	3	6	1	3
Pseudopolydora antennata	Polychaeta[1]	1	2	4	3	3/4/5	2	1/2
Pseudopotamilla reniformis	Polychaeta[1]	2	4	1	2	3	***	3
Pterocirrus macroceros	Polychaeta[1]	1	4	1	3	6	1/2	3
Pygospio elegans	Polychaeta[1]	1	2	4	1/3	1/3/4/5	1	1
Sabella pavonina	Polychaeta[1]	2	2/3	1	2	3	2	3
Sabella penicillus	Polychaeta[1]	2	2/3	1	2	3	2	3
Sabellaria spinulosa	Polychaeta[1]	1	4	1	3	6	1	4
Salvatoria clavata	Polychaeta[1]	1/2	1	4	1	1	***	1
Scalibregma celticum	Polychaeta[1]	2	***	1	2/3	***	3/4	2
Scalibregma inflatum	Polychaeta[1]	2	***	1	1	1	3/4	2
Schistomeringos caeca	Polychaeta[1]	2	1/2	***	2	3	***	2
Schistomeringos neglecta	Polychaeta[1]	2	1/2	***	2	3	***	2
Schistomeringos rudolphii	Polychaeta[1]	2	1/2	***	2	3	2	2
Scolelepis (Scolelepis) foliosa	Polychaeta[1]	1/2/3	2/3	1	3	3/4/5	1	2
Scolelepis (Scolelepis) squamata	Polychaeta[1]	3	2/3	1	3	3	3	2
Scolelepis bonnieri	Polychaeta[1]	2	2/3	1	3	3/4/5	***	2
Scolelepis cantabra	Polychaeta[1]	2	2/3	1	3	3/4/5	***	2

Scolelepis ciliata	Polychaeta[1]	2	2/3	2	3	3/4/5	2	2
Scolelepis fuliginosa	Polychaeta[1]	2	2/3	1	3	3/4/5	1	1
Scolelepis tridentata	Polychaeta[1]	2	2/3	1	3	3/4/5	4/1	2
Scoletoma tetraura	Polychaeta[1]	3	2	4	2	4	2	3
Scoloplos (Scoloplos) armiger	Polychaeta[1]	3	3	2	1	1	1	3
Serpula vermicularis	Polychaeta[1]	1	3	1	3	3/4/5	2	3
Sigalion mathildae	Polychaeta[1]	2	4/5	1	3	4/5	***	3
Sphaerodorum gracilis	Polychaeta[1]	3	***	1	1	1	3	***
Sphaerosyllis bulbosa	Polychaeta[1]	1/2	1	4	1	1	***	1
Sphaerosyllis hystrix	Polychaeta[1]	1/2	1	4	1	1	2	1
Sphaerosyllis ovigera	Polychaeta[1]	1/2	1	4	1	1	***	1
Spinther arcticus	Polychaeta[1]	***	***	***	***	***	***	***
Spinther oniscoides	Polychaeta[1]	***	***	***	***	***	***	***
Spio filicornis	Polychaeta[1]	2	2	2/4	3	3	4	1
Spio martinensis	Polychaeta[1]	2	2/3	2/4	1/3	1/3	1	1
Spiophanes bombyx	Polychaeta[1]	2/3	2/3	1	3	3/4/5	4	1
Spirorbis	Polychaeta[1]	2/3	1	4	1/2	1/2	2	1
Sthenelais boa	Polychaeta[1]	2	4/5	1	3	4/5	1	3
Sthenelais limicola	Polychaeta[1]	2	4/5	1	3	4/5	***	3
Streblospio benedicti	Polychaeta[1]	1/2	1/2	4	2/3	3/5	***	1
Streptosyllis bidentata	Polychaeta[1]	1	1	1	2	2	***	1
Subadyte pellucida	Polychaeta[1]	2	5	1	3	5	2	3
Syllis armillaris	Polychaeta[1]	1	1	1	2	3	2	2
Syllis cornuta	Polychaeta[1]	1	1	1	2	3	***	2
Syllis gracilis	Polychaeta[1]	1	1	1	2	3	3	2
Syllis hyalina	Polychaeta[1]	1	1	1	2	3	***	2
Syllis krohni	Polychaeta[1]	1	1	1	2	3	***	2
Syllis prolifera	Polychaeta[1]	1	1	1	2	3	***	1
Syllis variegata	Polychaeta[1]	1	1	4	2	3	***	2
Syllis vittata	Polychaeta[1]	1	1	1	2	3	***	2
Terebellides stroemi	Polychaeta[1]	1/2	***	2	1	1	1/2/3/4	2
Thelepus cincinnatus	Polychaeta[1]	4	5	4	1	1	2	1
Thelepus setosus	Polychaeta[1]	3	5	4	1	1	2	1
Travisia forbesii	Polychaeta[1]	3	3/4/5	1	1	1	***	4
Trypanosyllis (Trypanosyllis) coeliaca	Polychaeta[1]	1	1	1	2	2	***	2
Trypanosyllis zebra	Polychaeta[1]	1	1	1	2	2	***	2
Websterinereis glauca	Polychaeta[1]	3	4	1	2	4	***	1/2
Divers								
Acrocnida brachiata	Echinodermata[4]	2	***	1	2	4	1	***
Amphipholis squamata	Echinodermata[4]	1	1	5	1	1	1/2/3/4	***
Amphiura (Ophiopeltis) securigera	Echinodermata[4]	2	4	1	3	3	***	4

Amphiura filiformis	Echinodermata[4]	2	4	1	3	5/6	2	3/5
Antedon bifida	Echinodermata[4]	4	***	1	2	3	2	***
Asterias rubens	Echinodermata[4]	2	***	1	2/3	3	1	***
Anseropoda placenta	Echinodermata[4]	2	5	1	3	6	4	4
Asterina gibbosa	Echinodermata[4]	4	2	1	2	***	2	4
Pawsonia saxicola	Echinodermata[4]	4	3	1	3	3	1	5
Thyone fusus	Echinodermata[4]	2	5	1	3	4	2	5
Henricia oculata	Echinodermata[4]	2	***	1	3	5	2	***
Henricia sanguinolenta	Echinodermata[4]	1	2	1	2	2/3	1	***
Psammechinus miliaris	Echinodermata[4]	1	1	5	1/2	1/2/3	4	***
Echinocyamus pusillus	Echinodermata[4]	2	***	1	2	3	1	***
Echinocardium cordatum	Echinodermata[4]	1	5	1	3	4	2	4
Ophiothrix fragilis	Echinodermata[4]	1	3	1	3	4/5	2	4
Ophiura albida	Echinodermata[4]	1	3	1	3	4/5	2	3
Ophiura ophiura	Echinodermata[4]	1	3	1	3	4/5	1	4
Ophiura robusta	Echinodermata[4]	2/3/4	***	1	***	***	1	***
Crossaster papposus	Echinodermata[4]	2	4/5	1	3	4/5	2	4
Spatangus purpureus	Echinodermata[4]	2	5	1	3	4	1	5
Leptosynapta inhaerens	Echinodermata[4]	2/3/4	***	1	***	***	***	***
Echiurus echiurus	Echiura[4]	1/2	***	1	3	5	3	***
Golfingia (Golfingia) elongata	Sipuncula[4]	3	1/2	4	1	1	2	***
Golfingia (Golfingia) margaritacea	Sipuncula[4]	3	1/2	4	2	3	3	***
Golfingia vulgaris	Sipuncula[4]	3	1/2	4	2	3	2	***
Nephasoma minutum	Sipuncula[4]	3	1/2	4	1	1	3	***
Phascolion (Phascolion) strombi	Sipuncula[4]	3	1/2	4	2	3	2	***
Cerebratulus marginatus	Nemertina[4]	***	5	2	1	1	***	2
Lineus bilineatus	Nemertina[4]	***	2	2	1	1	***	1
Tubulanus annulatus	Nemertina[4]	***	***	2	3	3	2	2
Tubulanus polymorphus	Nemertina[4]	***	***	2	3	3	***	2
Tubulanus superbus	Nemertina[4]	***	***	2	3	3	***	2
Branchiostoma lanceolatum	Cephalochordata[5]	2	1	1	3	5/6	2	3
Actinia equina	Cnidaria[4]	***	***	1/5	***	***	***	***
Adamsia carciniopados	Cnidaria[4]	***	***	2	2	3	***	***
Aureliana heterocera	Cnidaria[4]	***	***	2	***	***	***	***
Cereus pedunculatus	Cnidaria[4]	3	***	2	1	1	1/2/3/4	***
Cerianthus lloydii	Cnidaria[4]	3	***	2	3	6	1	5
Edwardsiidae	Cnidaria[4]	2	***	2	2	3	***	***
Epizoanthus couchii	Cnidaria[4]	1/2	***	1	3	3	2	***
Metridium senile	Cnidaria[4]	1	***	1	3	3	2	***
Sagartia elegans	Cnidaria[4]	1	1	2/5	1/3	1/3	***	***
Sagartia troglodytes	Cnidaria[4]	1	1	2/5	1/3	1/3	***	***

Sarcodictyon roseum	Cnidaria[4]	4	***	1	2	3	***	***
Urticina felina	Cnidaria[4]	4	***	2	2	3	4	5

Appendix 1b : Ecological and morphological trait in various benthic invertebrates. [1]=Class; [2]=Ordre; [3]=Super-ordre; [4]=Phylum; [5]=Sub-phylum;

Species	Taxa	Mobility	Environmental position	Bioturbation	Trophic guild	Size	Biomass	B.P.I.
Mollusca								
Abra alba	Bivalvia[1]	2	1	2	7	2	4	0.02717
Abra nitida	Bivalvia[1]	2	1	2	7	1	2	0.00729
Acanthocardia (Rudicardium) tuberculata	Bivalvia[1]	2	1	2	6	3	6	7.79387
Acanthocardia echinata	Bivalvia[1]	2/5	1	2	6	3	***	***
Aequipecten opercularis	Bivalvia[1]	3/5	2	1	6	3	6	0.00000
Arcopagia crassa	Bivalvia[1]	2	1	2	7	3	6	5.56730
Astarte montagui	Bivalvia[1]	2	1	2	6	1	3	0.02000
Barnea candida	Bivalvia[1]	1	2	1	5	3	1	0.00002
Cerastoderma edule	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	4	0.03147
Chlamys varia	Bivalvia[1]	1/5	2	1	6	3	6	0.00000
Clausinella fasciata	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	***	***
Corbula gibba	Bivalvia[1]	2	1	2	6	1	5	0.08520
Diplodonta rotundata	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	4	0.02745
Donax vittatus	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	6	0.41550
Dosinia exoleta	Bivalvia[1]	2	1	2	6	3	6	0.27642
Dosinia lupinus	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	6	0.59708
Ensis arcuatus	Bivalvia[1]	2	1	2	6	4	6	1.89880
Ensis directus	Bivalvia[1]	2	1	2	6	***	6	3.88814
Ensis ensis	Bivalvia[1]	2	1	2	6	4	6	1.32537
Gari depressa	Bivalvia[1]	2	1	2	6	3	4	0.03709
Gari fervensis	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	3	0.01288
Gari tellinella	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	4	0.02439
Gastrochaena dubia	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	3	0.01560
Glycymeris glycymeris	Bivalvia[1]	2	1	2	6	3	6	0.00000
Goodallia triangularis	Bivalvia[1]	2	1	2	6	1	3	0.01473
Gouldia minima	Bivalvia[1]	2	1	2	6	1	2	0.00327
Hiatella arctica	Bivalvia[1]	1	2	1	7	2	3	0.00000
Kellia suborbicularis	Bivalvia[1]	2	1	2	6	1	1	0.00140
Kurtiella bidentata	Bivalvia[1]	2	1	2	6	1	1	0.00187
Laevicardium crassum	Bivalvia[1]	2	1	2	6	3	6	10.16817
Lepton squamosum	Bivalvia[1]	2	1	2	6	1	4	0.02992
Limatula gwyni	Bivalvia[1]	2	1	2	6	1	2	0.00292

Limatula subauriculata	Bivalvia[1]	2	1	2	6	1	1	0.00098
Lucinoma borealis	Bivalvia[1]	2	1	4	5	2	***	***
Lutraria angustior	Bivalvia[1]	2	1	2	6	4	6	2.07190
Lutraria lutraria	Bivalvia[1]	2	1	2	6	4	6	1.16784
Lyonsia norwegica	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	1	0.00004
Macoma balthica	Bivalvia[1]	2	1	2	7	2	5	0.06800
Mactra glauca	Bivalvia[1]	2	1	2	6	4	***	***
Mactra stultorum	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	6	0.26520
Modiolus barbatus	Bivalvia[1]	1	2	1	6	3	3	0.00000
Modiolus modiolus	Bivalvia[1]	1	2	1	6	4	5	0.00000
Musculus discors	Bivalvia[1]	1	2	1	6	1	2	0.00000
Mya arenaria	Bivalvia[1]	2	1	2	6	4	6	4.16092
Mya truncata	Bivalvia[1]	2	1	2	6	3	1	0.00040
Mysia undata	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	***	***
Mytilus edulis	Bivalvia[1]	1	2	1	6	2	6	0.00000
Nucula hanleyi	Bivalvia[1]	2	1	4	5	1	4	0.10353
Nucula nitidosa	Bivalvia[1]	2	1	4	5	1	5	0.17033
Nucula nucleus	Bivalvia[1]	2	1	4	5	1	3	0.03994
Nucula sulcata	Bivalvia[1]	2	1	4	5	1	5	0.21333
Nucula turgida	Bivalvia[1]	2	1	4	5	1	***	***
Ostrea edulis	Bivalvia[1]	1	2	1	6	4	***	***
Palliolum tigerinum	Bivalvia[1]	2/5	2	1	6	2	***	***
Panomya norvegica	Bivalvia[1]	2	1	2	6	3	3	0.01557
Paphia rhomboides	Bivalvia[1]	2	1	2	6	3	6	0.85471
Parvicardium scabrum	Bivalvia[1]	2	1	2	6	1	4	0.03808
Pecten maximus	Bivalvia[1]	2/5	2	2	6	4	6	0.00000
Petricola pholadiformis	Bivalvia[1]	2	1	2	6	3	***	***
Phaxas pellucidus	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	3	0.01538
Pododesmus patelliformis	Bivalvia[1]	1	2	1	6	2	5	0.00000
Pododesmus squama	Bivalvia[1]	1	2	1	6	2	3	0.00000
Rhomboidella prideauxi	Bivalvia[1]	1	2	1	6	1	4	0.00000
Solecurtus scopula	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2/3	6	2.83277
Solen marginatus	Bivalvia[1]	2	1	2	6	4	6	2.70849
Sphenia binghami	Bivalvia[1]	1	2	1	6	1	2	0.00000
Spisula elliptica	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	6	0.33619
Spisula solida	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	6	3.71979
Spisula subtruncata	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	5	0.11469
Striarca lactea	Bivalvia[1]	2	1	2	6	1	5	0.04194
Tellimya ferruginosa	Bivalvia[1]	2	1	2	6	1	5	0.06644
Tellina (Moerella) donacina	Bivalvia[1]	2	1	2	7	2	4	0.03569
Tellina fabula	Bivalvia[1]	2	1	2	7	1	6	0.20434

Tellina pygmaea	Bivalvia[1]	2	1	2	7	1	3	0.01348
Tellina tenuis	Bivalvia[1]	2	1	4	4	1	6	0.77892
Thracia papyracea	Bivalvia[1]	2	1	2	6	1	2	0.00333
Thracia villosiuscula	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	2	0.00615
Timoclea ovata	Bivalvia[1]	2	1	2	6	1	5	0.07748
Venerupis saxatilis	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	6	0.80475
Venerupis senegalensis	Bivalvia[1]	2	1	2	6	2	6	0.21707
Venus casina	Bivalvia[1]	2	1	2	6	3	***	***
Acanthodoris pilosa	Gastropoda[1]	3	2	1	1	3	2	0.00000
Acteon tornatilis	Gastropoda[1]	2/3	1/2	1/4	1	2	1	0.00000
Aeolidia papillosa	Gastropoda[1]	3	2	1	1	4	6	0.00000
Archidoris pseudoargus	Gastropoda[1]	3	2	1	1	4	6	0.00000
Buccinum undatum	Gastropoda[1]	3	2	1	3	3	6	0.00000
Caecum glabrum	Gastropoda[1]	2	1	4	5	1	2	0.01189
Calliostoma granulatum	Gastropoda[1]	3	2	1	1/4	2	4	0.00000
Calliostoma zizyphinum	Gastropoda[1]	3	2	1	1/4	2	6	0.00000
Chauvetia brunnea	Gastropoda[1]	3	2	1	3	1	***	***
Coryphella gracilis	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	1	0.00000
Crepidula fornicata	Gastropoda[1]	1	2	1	6	2	6	0.00000
Dendronotus frondosus	Gastropoda[1]	3	2	1	1	3	2	0.00000
Diodora graeca	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	5	0.00000
Doto coronata	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	2	0.00000
Doto cuspidata	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	4	0.00000
Doto dunnei	Gastropoda[1]	3	2	1	1	2	6	0.00000
Doto fragilis	Gastropoda[1]	3	2	1	1	2	4	0.00000
Doto maculata	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	***	0.00000
Doto pinnatifida	Gastropoda[1]	3	2	1	1	2	2	0.00000
Doto tuberculata	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	***	***
Emarginula fissura	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	2	0.00000
Emarginula rosea	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	2	0.00000
Epitonium clathrus	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	6	0.00000
Epitonium trevelyanum	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	***	***
Eubranchus	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1/2	1	0.00000
Eulima bilineata	Gastropoda[1]	2	1	4	1	1	2	0.01890
Euspira catena	Gastropoda[1]	3	2	1	1	2	5	0.00000
Euspira montagui	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	3	0.00000
Euspira pulchella	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	4	0.00000
Gibbula cineraria	Gastropoda[1]	3	2	1	4	1	5	0.00000
Gibbula magus	Gastropoda[1]	3	2	1	4	2	3	0.00000
Gibbula tumida	Gastropoda[1]	3	2	1	4	1	4	0.00000
Gibbula umbilicalis	Gastropoda[1]	3	2	1	4	2	***	***

Goniodoris castanea	Gastropoda[1]	3	2	1	1	2	2	0.00000
Jujubinus montagui	Gastropoda[1]	3	2	1	4	1	***	***
Limacia clavigera	Gastropoda[1]	3	2	1	3	1	3	0.00000
Liomesus ovum	Gastropoda[1]	3	2	***	3	2	***	***
Mangelia coarctata	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	***	***
Melanella alba	Gastropoda[1]	2	1	4	1	1	4	0.10859
Melanella frielei	Gastropoda[1]	2	1	4	1	1	***	***
Melanella lubrica	Gastropoda[1]	2	1	4	1	1	***	***
Nassarius incrassatus	Gastropoda[1]	3	2	1	2	1	5	0.00000
Nassarius pygmaeus	Gastropoda[1]	3	2	1	2	1	***	***
Nassarius reticulatus	Gastropoda[1]	3	2	1	2	2	6	0.00000
Nucella lapillus	Gastropoda[1]	3	2	1	1	2	***	***
Ocenebra erinacea	Gastropoda[1]	3	2	1	1	2	6	0.00000
Odostomia scalaris	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	1	0.00000
Onchidoris bilamellata	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	3	0.00000
Onchidoris depressa	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	2	0.00000
Pleurobranchus membranaceus	Gastropoda[1]	3	2	1	1	4	2	0.00000
Puncturella noachina	Gastropoda[1]	3	2	1	4	1	5	0.00000
Raphitoma linearis	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	2	0.00000
Raphitoma purpurea	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	***	***
Retusa	Gastropoda[1]	2	1	4	1	1	4	0.07992
Rissoa parva	Gastropoda[1]	3	2	1	4	1	2	0.00000
Trapania pallida	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	1	0.00000
Tritonia hombergi	Gastropoda[1]	3	2	1	3	4	4	0.00000
Tritonia plebeia	Gastropoda[1]	3	2	1	3	2	3	0.00000
Trivia arctica	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	5	0.00000
Trivia monacha	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	5	0.00000
Turritella communis	Gastropoda[1]	2/3	1/2	1/4	7	2	***	***
Velutina velutina	Gastropoda[1]	3	2	1	1	1	5	0.00000
Antalis entalis	Scaphopoda[1]	2	1	4	1	2	4	0.09618
Antalis vulgaris	Scaphopoda[1]	2	1	4	1	3	3	0.05068
Acanthochitona crinita	Polyplacophora[1]	3	2	1	4	2	5	0.00000
Ischnochiton albus	Polyplacophora[1]	3	2	1	4	1	3	0.00000
Lepidochitona cinerea	Polyplacophora[1]	3	2	1	4	2	4	0.00000
Leptochiton asellus	Polyplacophora[1]	3	2	1	4	1	3	***
Leptochiton cancellatus	Polyplacophora[1]	3	2	1	4	1	3	0.00000
Leptochiton scabridus	Polyplacophora[1]	3	2	1	4	2	***	0.00000
Tonicella marmorea	Polyplacophora[1]	3	2	1	4	2	***	***
Neomenia carinata	Solenogastres[1]	2	1	4	1	2	***	***
Arthropoda								
Achelia echinata	Pycnogonida[1]	4	2	1	1	1	1	0.00000

Callipallene brevirostris	Pycnogonida[1]	4	2	1	1	1	1	0.00000
Endeis spinosa	Pycnogonida[1]	4	2	1	1	1	1	0.00000
Nymphon brevirostre	Pycnogonida[1]	4	2	1	1	1	2	***
Nymphon gracile	Pycnogonida[1]	4	2	1	1	1	2	0.00000
Nymphon rubrum	Pycnogonida[1]	4	2	1	1	1	2	0.00000
Phoxichilidium femoratum	Pycnogonida[1]	4	2	1	1	1	1	0.00000
Pycnogonum litorale	Pycnogonida[1]	4	2	1	1	3/4	3	0.00000
Nyctiphanes couchii	Euphosiacea[2]	5	2	1	3/6	1	1	0.00000
Nebalia bipes	Leptostraca[3]	2/5	1	4	6	1	2	0.01133
Rissoides desmaresti	Stomatopoda[2]	2/5	1	4	***	3	***	***
Alpheus glaber	Decapoda[2]	5	2	1	1	3	3	0.00000
Alpheus macrocheles	Decapoda[2]	5	2	1	1	2	4	0.00000
Anapagurus hyndmanni	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	1	3	0.00000
Anapagurus laevis	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	1	4	0.00000
Atelecyclus rotundatus	Decapoda[2]	4	2	1	3	2	6	0.00000
Athanas nitescens	Decapoda[2]	5	2	1	1	1	2	0.00000
Axius stirhynchus	Decapoda[2]	2	1	4	1/7	2	1	0.00016
Callianassa subterranea	Decapoda[2]	2	1	4	1/7	2	5	0.67852
Callianassa tyrrhena	Decapoda[2]	2	1	4	1/7	3	6	0.89952
Cancer pagurus	Decapoda[2]	4	2	1	1	3/4	1	0.00000
Carcinus maenas	Decapoda[2]	4	2	1	3	3	***	0.00000
Corystes cassivelaunus	Decapoda[2]	2/4	2	1	1	2	5	0.00000
Crangon allmanni	Decapoda[2]	5	2	1	1	3	3	0.00000
Crangon crangon	Decapoda[2]	5	2	1	1	3	3	0.00000
Diogenes pugilator	Decapoda[2]	2/4	2	1/4	3/4	1	6	1.84211
Ebalia granulosa	Decapoda[2]	4	2	1	3	1	***	***
Ebalia tuberosa	Decapoda[2]	4	2	1	3	1	5	0.00000
Ebalia tumefacta	Decapoda[2]	4	2	1	3	1	5	0.00000
Eualus cranchii	Decapoda[2]	5	2	1	1	2	3	0.00000
Eualus occultus	Decapoda[2]	5	2	1	1	2	3	0.00000
Eualus pusiolus	Decapoda[2]	5	2	1	1	2	2	0.00000
Eurynome aspera	Decapoda[2]	4	2	1	3	1	6	0.00000
Eurynome spinosa	Decapoda[2]	4	2	1	3	1	5	0.00000
Galathea intermedia	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	1	3	0.00000
Galathea nexa	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	2	5	0.00000
Galathea squamifera	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	3	6	0.00000
Galathea strigosa	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	3	2	0.00000
Hippolyte varians	Decapoda[2]	5	2	1	1	2	2	0.00000
Hyas araneus	Decapoda[2]	4	2	1	3	3	6	0.00000
Hyas coarctatus	Decapoda[2]	4	2	1	3	1/2	6	0.00000
Inachus dorsettensis	Decapoda[2]	4	2	1	3	1/3	6	0.00000

Inachus leptochirus	Decapoda[2]	4	2	1	3	2	5	0.00000
Inachus phalangium	Decapoda[2]	4	2	1	3	1	4	0.00000
Liocarcinus depurator	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	2	6	***
Liocarcinus holsatus	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	1/2	6	0.00000
Liocarcinus marmoreus	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	1/2	6	0.00000
Liocarcinus navigator	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	1/2	6	0.00000
Liocarcinus pusillus	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	1/2	5	0.00000
Macropodia deflexa	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	2	6	0.00000
Macropodia linaresi	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	1	3	0.00000
Macropodia longirostris	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	1/2	3	0.00000
Macropodia rostrata	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	1/2	5	0.00000
Macropodia tenuirostris	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	1/2	6	0.00000
Necora puber	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	3	6	0.00000
Nepinnotheres pinnotheres	Decapoda[2]	4	2	1	4	1	1	0.00000
Pagurus bernhardus	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	1	5	0.00000
Pagurus cuanensis	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	1	6	0.00000
Pagurus prideaux	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	1	6	0.00000
Pagurus pubescens	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	1	1	0.00000
Pandalina brevirostris	Decapoda[2]	5	2	1	1	2	4	0.00000
Pandalus montagui	Decapoda[2]	5	2	1	1	3	5	0.00000
Pestarella tyrrhena	Decapoda[2]	2	1	4	1/7	1	***	***
Philocheras bispinosus	Decapoda[2]	5	2	1	1	2	***	***
Philocheras sculptus	Decapoda[2]	5	2	1	1	2	1	0.00000
Philocheras trispinosus	Decapoda[2]	5	2	1	1	2	3	0.00000
Pilumnus hirtellus	Decapoda[2]	4	2	1	7	1	5	0.00000
Pinnotheres pinnotheres	Decapoda[2]	4	2	1	4	1	***	***
Pinnotheres pisum	Decapoda[2]	4	2	1	4	1	5	0.00000
Pisa armata	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	2/3	6	0.00000
Pisidia longicornis	Decapoda[2]	4	2	1	6	1	3	0.00000
Porcellana platycheles	Decapoda[2]	4	2	1	7	1	***	***
Portumnus latipes	Decapoda[2]	4	2	1	3/4	1/2	***	***
Processa canaliculata	Decapoda[2]	5	2	1	1	3	5	0.00000
Processa edulis crassipes	Decapoda[2]	5	2	1	1	2	4	0.00000
Processa nouveli holthuisi	Decapoda[2]	5	2	1	1	3	3	0.00000
Processa parva	Decapoda[2]	5	2	1	1	2	4	0.00000
Thia scutellata	Decapoda[2]	2	1	4	3	2	5	0.54221
Thoralus cranchii	Decapoda[2]	5	2	1	1	1	3	0.00000
Upogebia deltaura	Decapoda[2]	2	1	4	1/4	4	6	1.18349
Abludomelita gladiosa	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	2	0.00760
Abludomelita obtusata	Peracarida[3]	4/5	2	1	7	1	1	0.00000
Acidostoma obesum	Peracarida[3]	2	1	4	3	1	2	0.00644

Allomelita pellucida	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	2	0.00744
Ampelisca aequicornis	Peracarida[3]	2/5	1	2	7	1	2	0.00227
Ampelisca brevicornis	Peracarida[3]	2/5	1	2	7	1	2	0.00370
Ampelisca diadema	Peracarida[3]	2/5	1	2	7	1	2	0.00350
Ampelisca pectenata	Peracarida[3]	2/5	1	2	7	1	2	0.00305
Ampelisca spinipes	Peracarida[3]	2/5	1	2	7	1	2	0.00340
Ampelisca tenuicornis	Peracarida[3]	2/5	1	2	7	1	2	0.00153
Ampelisca typica	Peracarida[3]	2/5	1	2	7	1	2	0.00284
Amphilochus manudens	Peracarida[3]	4	2	1	5	1	1	0.00000
Amphilochus neapolitanus	Peracarida[3]	4	2	1	5	1	1	0.00000
Anchialina agilis	Peracarida[3]	4/5	2	1	4	1	1	0.00000
Anthura gracilis	Peracarida[3]	4/5	2	1	5	1	3	0.00000
Apherusa bispinosa	Peracarida[3]	4/5	2	1	7	1	1	0.00000
Apherusa cirrus	Peracarida[3]	4/5	2	1	7	1	***	0.00000
Apherusa jurinei	Peracarida[3]	4/5	2	1	7	1	1	0.00000
Apherusa ovalipes	Peracarida[3]	4/5	2	1	7	1	***	***
Apseudes latreillii	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	2	0.01234
Apseudes talpa	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	2	0.01224
Astacilla longicornis	Peracarida[3]	4	2	1	5	2	2	0.00000
Atylus falcatus	Peracarida[3]	2	1	4	3	1	1	0.00060
Atylus swammerdami	Peracarida[3]	2	1	4	3	1	3	0.05805
Atylus vedlomensis	Peracarida[3]	2	1	4	3	1	2	0.00621
Bathyporeia elegans	Peracarida[3]	2/5	1	4	5	1	2	0.00757
Bathyporeia gracilis	Peracarida[3]	2/5	1	4	5	1	1	0.00126
Bathyporeia guilliamsoniana	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	2	0.01682
Bathyporeia pelagica	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	2	0.00744
Bathyporeia sarsi	Peracarida[3]	2/5	1	4	5	1	1	0.00600
Bathyporeia tenuipes	Peracarida[3]	2/5	1	4	5	1	1	0.00384
Bodotria arenosa	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	1	0.00423
Bodotria pulchella	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	***	***
Bodotria scorpioides	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	2	0.00780
Bopyridae	Peracarida[3]	4	2	1	1	***	3	0.00000
Caprella acanthifera	Peracarida[3]	4	2	1	3	1	***	***
Caprella linearis	Peracarida[3]	4	2	1	3	1/2	1	0.00000
Caprella tuberculata	Peracarida[3]	4	2	1	3	1	2	0.00000
Ceradocus semiserratus	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	1	0.00423
Cheirocratus assimilis	Peracarida[3]	2	1	4	5	1	2	0.00891
Cheirocratus intermedius	Peracarida[3]	2	1	4	5	1	1	0.00312
Cheirocratus sundevallii	Peracarida[3]	2	1	4	5	1	1	0.00305
Cirolana cranchii	Peracarida[3]	4	2	1	3	1	***	0.00000
Colomastix pusilla	Peracarida[3]	4	2	1	5	1	1	0.00000

Conilera cylindracea	Peracarida[3]	4	2	1	3	1	4	0.00000
Corophium bonnellii	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	1	0.00119
Corophium crassicorne	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	1	0.00256
Corophium curvispinum	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	1	0.00096
Corophium sextonae	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	1	0.00348
Corophium volutator	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	***	***
Cressa dubia	Peracarida[3]	2	1	4	4	1	***	***
Cymodoce truncata	Peracarida[3]	2	1	4	5	1	2	0.00000
Diastylis bradyi	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	2	0.01021
Diastylis laevis	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	***	***
Diastylis rathkei	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	2	2	0.00816
Diastylis rugosa	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	***	***
Dynamene bidentata	Peracarida[3]	4	2	1	4	1	2	0.00000
Ericthonius punctatus	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	1	0.00000
Eurydice pulchra	Peracarida[3]	2/5	1/2	1/4	1	1	2	0.00000
Eurydice spinigera	Peracarida[3]	2/5	1/2	1/4	1	1	2	0.00000
Eurydice truncata	Peracarida[3]	2/5	1/2	1/4	1	1	2	0.00000
Eusirus longipes	Peracarida[3]	2/5	1	4	3	1	2	0.00715
Gammaropsis lobata	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	1	0.00112
Gammaropsis maculata	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	1	0.00260
Gammaropsis nitida	Peracarida[3]	4/5	2	1	4	1	1	0.00000
Gastrosaccus normani	Peracarida[3]	2/5	1	4	1/7	1	2	0.02103
Gastrosaccus spinifer	Peracarida[3]	2/5	1	4	1/7	2	3	0.03026
Gnathia dentata	Peracarida[3]	4/5	2	1	1	1	1	0.00000
Gnathia maxillaris	Peracarida[3]	4/5	2	1	1	1	2	0.00000
Gnathia oxyuraea	Peracarida[3]	4/5	2	1	1	1	1	0.00000
Gnathia vorax	Peracarida[3]	4	2	1	1	1	***	***
Haustorius arenarius	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	4	0.11808
Heteromysis norvegica	Peracarida[3]	4/5	2	1	7	1	1	0.00000
Hippomedon denticulatus	Peracarida[3]	2/5	1	4	5	1	3	0.03691
Hyale prevosti	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	***	1	0.00282
Idotea balthica	Peracarida[3]	4/5	2	1	1/4	1	2	***
Idotea linearis	Peracarida[3]	4/5	2	1	1/4	1	2	0.00000
Idotea pelagica	Peracarida[3]	4/5	2	1	1/4	1	1	0.00000
Iphimedia eblanae	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	1	0.00464
Iphimedia minuta	Peracarida[3]	4/5	2	1	7	1	1	0.00000
Iphimedia obesa	Peracarida[3]	4/5	2	1	7	1	1	0.00000
Iphinoe trispinosa	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	2	0.01162
Janira maculosa	Peracarida[3]	4/5	2	1	5	1	1	0.00000
Jassa falcata	Peracarida[3]	4/5	2	1	7	1	1	0.00000
Jassa pusilla	Peracarida[3]	4/5	2	1	7	1	1	0.00000

Leptocheirus bispinosus	Peracarida[3]	2/5	1	2	7	1	3	***
Leptocheirus hirsutimanus	Peracarida[3]	2/5	1	2	7	1	3	0.00430
Leptocheirus pectinatus	Peracarida[3]	2/5	1	2	7	1	3	0.00508
Leucothoe incisa	Peracarida[3]	2	1	4	3	1	2	0.00794
Leucothoe procera	Peracarida[3]	2	1	4	3	1	2	0.00704
Leucothoe spinicarpa	Peracarida[3]	4	2	1	3	1	1	0.00000
Liljeborgia kinahani	Peracarida[3]	***	***	***	***	1	2	***
Liljeborgia pallida	Peracarida[3]	***	***	***	***	1	1	***
Lysianassa ceratina	Peracarida[3]	4/5	2	1	3	1	2	0.00000
Maera grossimana	Peracarida[3]	2/5	1	4	5	1	1	0.00342
Maera othonis	Peracarida[3]	2/5	1	4	5	1	2	0.00898
Maerella tenuimana	Peracarida[3]	2/5	1	4	5	1	1	0.00423
Megaluropus agilis	Peracarida[3]	2	1	4	7	1	1	0.00535
Mesopodopsis slabberi	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	1	0.00012
Metaphoxus fultoni	Peracarida[3]	2/5	1	4	5	1	1	0.00042
Metopa borealis	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	2	0.00636
Metopa pusilla	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	1	0.00093
Metopa tenuimana	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	1	0.00147
Microprotopus maculatus	Peracarida[3]	2/5	1	4	3	3	***	***
Natatolana borealis	Peracarida[3]	4	2	***	2	2	2	***
Orchomenella nana	Peracarida[3]	2/5	1	4	2	1	1	0.00382
Paragnathia formica	Peracarida[3]	4/5	2	1	1	1	1	0.00000
Parapleustes bicuspis	Peracarida[3]	4	2	1	5	1	1	0.00000
Pariambus typicus	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	1	0.00000
Perioculodes longimanus	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	2	0.00660
Perrierella audouiniana	Peracarida[3]	4/5	2	1	2	1	1	0.00000
Photis longicaudata	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	2	0.00212
Phtisica marina	Peracarida[3]	4/5	2	1	3	1	2	0.00000
Pontocrates altamarinus	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	4	0.07077
Pontocrates arenarius	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	1	0.00483
Pseudocuma (Pseudocuma) longicorne	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	1	0.00330
Pseudoprotella phasma	Peracarida[3]	4	2	1	3	2	1	0.00000
Siphonoecetes kroyeranus	Peracarida[3]	2/5	1	4	7	1	1	0.00288
Siriella armata	Peracarida[3]	4/5	2	1	7	2	2	0.00000
Siriella jaltensis	Peracarida[3]	4/5	2	1	7	1	2	***
Socarnes erythrophthalmus	Peracarida[3]	2/5	1	4	2	1	1	0.00514
Sphaeroma	Peracarida[3]	4	2	1	4	1	3	0.00000
Stenothoe marina	Peracarida[3]	4/5	2	1	7	1	1	0.00000
Stenothoe monoculoides	Peracarida[3]	4/5	2	1	7	1	2	0.00000
Synchelidium maculatum	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	1	0.00148
Tmetonyx similis	Peracarida[3]	2/5	1	4	2	1	***	***

Tritaeta gibbosa	Peracarida[3]	4	2	1	5	1	3	0.00000
Tryphosella sarsi	Peracarida[3]	2	1	4	3	1	1	0.00532
Unciola crenatipalma	Peracarida[3]	2	1	4	5	1	1	0.00340
Urothoe brevicornis	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	3	0.03354
Urothoe elegans	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	2	0.01528
Urothoe marina	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	2	0.00938
Urothoe poseidonis	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	2	0.01741
Urothoe pulchella	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	2	0.02388
Vaunthompsonia cristata	Peracarida[3]	2/5	1	4	4	1	2	0.01724
Annelida								
Alentia gelatinosa	Polychaeta[1]	3	2	1	1/4	3	4	0.00000
Amaeana trilobata	Polychaeta[1]	2	1	2	4	3	3	0.00916
Ampharete acutifrons	Polychaeta[1]	2	1	3'	4	2	1	0.00018
Ampharete baltica	Polychaeta[1]	2	1	3'	4	1	2	0.01163
Amphicteis gunneri	Polychaeta[1]	2	1	3'	4	3	1	0.00006
Amphitrite figulus	Polychaeta[1]	2	1	2	4	4	***	***
Amphitrite johnstoni	Polychaeta[1]	2	1	2	4	4	6	1.03138
Amphitritides gracilis	Polychaeta[1]	2	1	2	4	4	3	0.00412
Anobothrus gracilis	Polychaeta[1]	2	1	3'	4	2	1	0.00152
Aonides oxycephala	Polychaeta[1]	2	1	2/4	4	3	2	0.01671
Aonides paucibranchiata	Polychaeta[1]	2	1	2/4	4	1	1	0.00564
Aphelochaeta marioni	Polychaeta[1]	2	1	3'	5	3	1	0.00210
Aphrodita aculeata	Polychaeta[1]	2	1	4	3	4	4	0.10278
Arabella (Arabella) iricolor	Polychaeta[1]	2	1	4	***	4	4	0.10578
Arenicola marina	Polychaeta[1]	2	1	2	5	4	6	0.10458
Asclerocheilus intermedius	Polychaeta[1]	2	1	1	5	1	1	0.00000
Branchiomma bombyx	Polychaeta[1]	2	1	1	6	2	4	0.00547
Brania pusilla	Polychaeta[1]	2/3	1/2	1	1	1	***	***
Capitella capitata	Polychaeta[1]	2	1	3	5	2/3	1	0.00086
Caulleriella alata	Polychaeta[1]	2	1	3'	5	4	2	0.00410
Chaetopterus variopedatus	Polychaeta[1]	2	1	2	7	4	6	0.22409
Chaetozone gibber	Polychaeta[1]	2	1	3'	5	4	2	0.01111
Chaetozone setosa	Polychaeta[1]	2	1	3'	5	4	2	0.00558
Chone filicaudata	Polychaeta[1]	2	1	1	6	1	1	0.00050
Cirratulus cirratus	Polychaeta[1]	2	1	3'	5	4	2	0.00522
Cirriformia tentaculata	Polychaeta[1]	2	1	3'	5	4	***	***
Clymenella cincta	Polychaeta[1]	2	1	3	5	4	***	0.00000
Clymenura clypeata	Polychaeta[1]	2	1	3	5	4	1	0.00251
Demonax branchyona	Polychaeta[1]	2	1	1	6	2	3	0.00460
Demonax langerhansi	Polychaeta[1]	2	1	1	6	1	***	***
Diplocirrus glaucus	Polychaeta[1]	2	1	2	4	2	2	0.00229

Dipolydora coeca	Polychaeta[1]	2	1	2	4	2	***	***
Dipolydora giardi	Polychaeta[1]	2	1	2	4	1	***	***
Drilonereis filum	Polychaeta[1]	2	1	4	1	4	***	0.00000
Ephesiella peripatus	Polychaeta[1]	3	2	1	5	1	***	***
Eteone flava	Polychaeta[1]	2	1	4	1/4	1	1	0.00238
Eteone foliosa	Polychaeta[1]	2	1	4	1/4	3	3	0.04542
Eteone longa	Polychaeta[1]	2	1	4	1/4	2	2	0.01645
Euclymene lumbricoides	Polychaeta[1]	2	1	3	5	4	5	0.09929
Euclymene oerstedi	Polychaeta[1]	2	1	3	5	2/3	5	0.00710
Eulalia bilineata	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	2	0.00822
Eulalia expusilla	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	1	0.00285
Eulalia mustela	Polychaeta[1]	2	1	4	1	2	1	0.00212
Eulalia tripunctata	Polychaeta[1]	3	1	4	1	2	1	***
Eulalia viridis	Polychaeta[1]	2	1	4	1/4	3	1	0.00749
Eumida bahusiensis	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	1	0.00513
Eumida minuta	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	1	0.00208
Eumida punctifera	Polychaeta[1]	2	1	4	1	2	3	0.04959
Eumida sanguinea	Polychaeta[1]	2	1	4	1	2	2	0.01904
Eunereis longissima	Polychaeta[1]	2	1	4	3/4	4	4	0.13284
Eunice pennata	Polychaeta[1]	2	1	4	1	4	3	0.07178
Eunice vittata	Polychaeta[1]	2	1	4	1	3	3	0.05955
Eunoe nodosa	Polychaeta[1]	3	2	1	1	3	***	0.00000
Euphrosine foliosa	Polychaeta[1]	3	2	1	1	2	2	0.00000
Eupolymnia nebulosa	Polychaeta[1]	2	1	2	7	4	3	0.00584
Eurysyllis tuberculata	Polychaeta[1]	3	2	1	1	1	2	0.00000
Eusyllis assimilis	Polychaeta[1]	3	2	1	1	1	1	0.00000
Eusyllis blomstrandi	Polychaeta[1]	3	2	1	1	3	1	0.00000
Exogone (Exogone) verugera	Polychaeta[1]	2	1	4	1/4	1	1	0.00072
Filograna implexa	Polychaeta[1]	3	2	1	6	1	2	0.00053
Fimbriosthenelais minor	Polychaeta[1]	2	1	4	1	4	5	0.26880
Flabelligera affinis	Polychaeta[1]	3	2	1	7	3	3	0.00000
Gattyana cirrhosa	Polychaeta[1]	2	1	4	1/7	2	5	0.42077
Glycera alba	Polychaeta[1]	2	1	4	1	2/3	4	0.10592
Glycera capitata	Polychaeta[1]	2	1	4	4	3/4	***	***
Glycera celtica	Polychaeta[1]	2	1	4	1	3/4	5	0.26561
Glycera convoluta	Polychaeta[1]	2	1	4	1	3	4	0.10592
Glycera gigantea	Polychaeta[1]	2	1	4	4	4	4	0.11204
Glycera lapidum	Polychaeta[1]	2	1	4	1	4	2	0.02607
Glycera oxycephala	Polychaeta[1]	2	1	4	1	3/4	3	0.06323
Glycinde nordmanni	Polychaeta[1]	2	1	4	1	2/3	4	0.08420
Goniada maculata	Polychaeta[1]	2	1	4	1	3/4	3	0.03533

Goniadella bobrezkii	Polychaeta[1]	2	1	4	1	2	3	0.04733
Gyptis rosea	Polychaeta[1]	2	1	4	3/4	1	2	0.02336
Haplosyllis spongicola	Polychaeta[1]	3	2	1	1	2	2	0.00000
Harmothoe extenuata	Polychaeta[1]	2	1	4	1	3	2	0.01860
Harmothoe fragilis	Polychaeta[1]	2	1	4	1	2	2	0.00827
Harmothoe imbricata	Polychaeta[1]	2	1	4	1	3	5	0.13128
Harmothoe impar	Polychaeta[1]	2	1	4	1	2	3	0.03094
Harmothoe pagenstecheri	Polychaeta[1]	2	1	4	1	2	3	0.04693
Hediste diversicolor	Polychaeta[1]	2	1	4	3/7	3/4	4	0.08139
Hesionura elongata	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	1	0.00164
Heteromastus filiformis	Polychaeta[1]	2	1	3	5	4	3	0.00698
Jasmineira elegans	Polychaeta[1]	2/5	1	1	6	4	1	0.00027
Kefersteinia cirrata	Polychaeta[1]	2	1	4	1	2/3	1	0.00674
Lacydonia miranda	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	***	***
Laetmonice hystrix	Polychaeta[1]	2	1	4	3	3	***	***
Lanice conchilega	Polychaeta[1]	2	1	2	7	4	5	0.02269
Laonice bahusiensis	Polychaeta[1]	2	1	4	4	3/4	3	0.03147
Lepidonotus squamatus	Polychaeta[1]	3	2	1	3	2	3	0.00000
Leucia nivea	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	4	0.09612
Lumbrineriopsis paradoxa	Polychaeta[1]	2	1	4	3	1	2	0.02099
Lumbrineris fragilis	Polychaeta[1]	2	1	4	3	2	6	0.84851
Lumbrineris gracilis	Polychaeta[1]	2	1	4	3	3	2	0.02193
Lumbrineris latreilli	Polychaeta[1]	2	1	4	3	4	3	0.07892
Lygdamis muratus	Polychaeta[1]	2	1	2	6	4	1	0.00056
Lysidice ninetta	Polychaeta[1]	2	1	4	3	4	2	0.02846
Macrochaeta helgolandica	Polychaeta[1]	2	1	3'	4	1	1	0.00071
Magelona alleni	Polychaeta[1]	2	1	3'	4	2	2	0.00705
Magelona filiformis	Polychaeta[1]	2	1	3'	4	3	3	0.01420
Magelona johnstoni	Polychaeta[1]	2	1	3'	4	2/3	2	0.01103
Magelona mirabilis	Polychaeta[1]	2	1	3'	4	4	3	0.01456
Malacoceros fuliginosa	Polychaeta[1]	2	1	4	4	4	***	0.00012
Malmgreniella arenicolae	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	3	0.02446
Malmgreniella castanea	Polychaeta[1]	3	2	1	1	1	2	0.00000
Malmgreniella glabra	Polychaeta[1]	2	1	4	1	2	3	0.05205
Malmgreniella ljungmani	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	1	0.00529
Malmgreniella lunulata	Polychaeta[1]	2	1	4	1	2	2	0.02338
Malmgreniella marphysae	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	3	0.02986
Marenzelleria viridis	Polychaeta[1]	2	1	3'/4	7	4	***	***
Marphysa bellii	Polychaeta[1]	2	1	4	3	4	4	0.14129
Marphysa fallax	Polychaeta[1]	2	1	4	3	2	4	0.08032
Marphysa sanguinea	Polychaeta[1]	2	1	4	3	4	6	1.86607

Mediomastus fragilis	Polychaeta[1]	2	1	3	5	3	1	0.00206
Megalomma vesiculosum	Polychaeta[1]	2	1	2	6	4	4	0.01495
Melinna palmata	Polychaeta[1]	2	1	3'	4	2	1	0.00006
Myrianida	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	1	0.00455
Myriochele oculala	Polychaeta[1]	2	1	2	7	2	***	***
Mysta picta	Polychaeta[1]	2	1	4	1/4	2	1	0.00545
Neanthes fucata	Polychaeta[1]	3	2	1	3	4	4	0.00000
Neanthes irrorata	Polychaeta[1]	2	1	4	1	4	2	0.03092
Nematonereis hebes	Polychaeta[1]	2	1	4	3	4	2	0.02543
Neoamphitrite edwardsi	Polychaeta[1]	2	1	2	4	4	1	0.00092
Nephtys assimilis	Polychaeta[1]	2	1	4	1	4	6	1.27631
Nephtys caeca	Polychaeta[1]	2	1	4	1	4	6	3.85759
Nephtys cirrosa	Polychaeta[1]	2	1	4	1	3	3	0.06809
Nephtys hombergii	Polychaeta[1]	2	1	4	1	4	6	0.87243
Nephtys longosetosa	Polychaeta[1]	2	1	4	1	3	5	0.54720
Nereimyra punctata	Polychaeta[1]	2	1	4	1/4	2/3	1	0.00382
Nereiphylla lutea	Polychaeta[1]	2	1	4	1	2	1	0.00208
Nereis pelagica	Polychaeta[1]	2	1	4	3	3/4	3	0.04912
Nereis rava	Polychaeta[1]	2	1	4	3	1/2	***	***
Nereis zonata	Polychaeta[1]	2	1	4	3	2/3	3	0.07691
Nicolea venustula	Polychaeta[1]	2	1	2	4	3	2	0.00385
Nicomache lumbricalis	Polychaeta[1]	2	1	3	5	3/4	5	0.07722
Notomastus latericeus	Polychaeta[1]	2	1	3	5	4	4	0.03472
Notophyllum foliosum	Polychaeta[1]	3	2	1	1	2	3	0.00000
Odontosyllis gibba	Polychaeta[1]	3	2	1	1	1/2	1	0.00000
Ophelia borealis	Polychaeta[1]	2	1	4	5	1/2	3	0.04790
Ophelia celtica	Polychaeta[1]	2	1	4	5	1	2	0.01002
Ophelia roscoffensis	Polychaeta[1]	2	1	4	5	3	***	***
Ophiodromus flexuosus	Polychaeta[1]	2	1	4	3/4	4	2	0.02331
Orbinia (Orbinia) sertulata	Polychaeta[1]	2	1	4	5	4	4	0.09120
Orbinia cuvieri	Polychaeta[1]	2	1	4	5	4	***	***
Orbinia latreillii	Polychaeta[1]	2	1	4	5	4	3	0.05167
Owenia fusiformis	Polychaeta[1]	2	1	2	7	2/3	5	0.03028
Paradoneis lyra	Polychaeta[1]	2	1	4	4	1	***	***
Paranaitis kosteriensis	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	1	0.00264
Paranaitis wahlbergi	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	2	0.02064
Paraonis fulgens	Polychaeta[1]	2	1	4	5	2	3	0.04086
Parathelepus collaris	Polychaeta[1]	2	1	2	4	2	***	***
Pectinaria (Lagis) koreni	Polychaeta[1]	2	1	3	4	2	4	0.01842
Pelogenia arenosa	Polychaeta[1]	2	1	4	1	4	6	2.96426
Perinereis cultrifera	Polychaeta[1]	2	1	4	3	4	1	0.00107

Petaloproctus terricolus	Polychaeta[1]	2	1	3	5	4	5	0.12358
Pherusa plumosa	Polychaeta[1]	2	1	2	4	4	2	0.00592
Pholoe baltica	Polychaeta[1]	3	2	1	1	1	1	0.00000
Pholoe inornata	Polychaeta[1]	3	2	1	1	1	1	0.00000
Pholoe minuta	Polychaeta[1]	3	2	1	1/4	1	1	0.00000
Phyllodoce (Anaitides) groenlandica	Polychaeta[1]	2	1	4	1	4	3	0.07075
Phyllodoce (Anaitides) lineata	Polychaeta[1]	2	1	4	1	4	2	0.02399
Phyllodoce (Anaitides) maculata	Polychaeta[1]	2	1	4	3	2	2	0.01472
Phyllodoce (Anaitides) mucosa	Polychaeta[1]	2	1	4	1	3	2	0.02660
Phyllodoce (Anaitides) rosea	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	1	0.00453
Phyllodoce laminosa	Polychaeta[1]	3	2	1	1	4	2	0.00443
Phyllodoce longipes	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	1	0.00675
Pisione remota	Polychaeta[1]	2	1	4	1/4	1	1	0.00360
Pista cristata	Polychaeta[1]	2	1	2	4	3	3	0.00450
Pista elongata	Polychaeta[1]	2	1	2	4	3/4	***	***
Platynereis dumerilii	Polychaeta[1]	2	1	4	3	2/3	***	***
Poecilochaetus serpens	Polychaeta[1]	2	1	3'	7	3	2	0.00276
Polycirrus medusa	Polychaeta[1]	2	1	2	4	2/3	4	0.01042
Polydora caeca	Polychaeta[1]	2	1	1	7	2	***	***
Polydora ciliata	Polychaeta[1]	2	1	1	7	2	2	0.00051
Polygordius lacteus	Polychaeta[1]	2	1	3'	7	3	2	0.00572
Polynoe scolopendrina	Polychaeta[1]	3	2	4	3	4	4	0.08938
Pomatoceros lamarcki	Polychaeta[1]	1	2	1	6	1/2	2	0.00061
Pomatoceros triqueter	Polychaeta[1]	1	2	1	6	1/2	2	0.00074
Potamilla torelli	Polychaeta[1]	2	1	1	6	2/3	***	***
Protodorvillea kefersteini	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	1	0.00295
Protomystides exigua	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	***	0.00016
Pseudomalacoceros tridentata	Polychaeta[1]	2	1	1	4	1	***	***
Pseudomystides limbata	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	2	0.00954
Pseudopolydora antennata	Polychaeta[1]	2	1	1	4	2	***	***
Pseudopotamilla reniformis	Polychaeta[1]	2	1	1	6	3	2	0.00063
Pterocirrus macroceros	Polychaeta[1]	2	2	4	1	2/3	1	0.00671
Pygospio elegans	Polychaeta[1]	2/5	1	2	7	1	***	0.00002
Sabella pavonina	Polychaeta[1]	2	1	3'	6	4	4	0.01694
Sabella penicillus	Polychaeta[1]	2	1	3'	6	4	1	0.00026
Sabellaria spinulosa	Polychaeta[1]	1	2	2	6	2	3	0.00826
Salvatoria clavata	Polychaeta[1]	2	1	4	1	1	***	0.00012
Scalibregma celticum	Polychaeta[1]	2	1	4	5	1	2	0.01349
Scalibregma inflatum	Polychaeta[1]	2	1	4	5	3	2	0.00946
Schistomeringos caeca	Polychaeta[1]	2	1	4	3	1	2	0.01168
Schistomeringos neglecta	Polychaeta[1]	2	1	4	1	2	2	0.00615

Schistomeringos rudolphii	Polychaeta[1]	2	1	4	3	2	1	0.00360
Scolelepis (Scolelepis) foliosa	Polychaeta[1]	2	1	2/4	4	4	***	***
Scolelepis (Scolelepis) squamata	Polychaeta[1]	2	1	2/4	7	3	2	0.01885
Scolelepis bonnieri	Polychaeta[1]	2	1	2/4	7	3	3	0.02563
Scolelepis cantabra	Polychaeta[1]	2	1	2/4	4	3	2	0.01297
Scolelepis ciliata	Polychaeta[1]	2	1	2/4	4	2	3	0.02662
Scolelepis fuliginosa	Polychaeta[1]	2	1	2/4	4	3	***	0.00030
Scolelepis tridentata	Polychaeta[1]	2	1	1/4	4	1	2	0.00694
Scoletoma tetraura	Polychaeta[1]	2	1	4	3	4	4	0.11598
Scoloplos (Scoloplos) armiger	Polychaeta[1]	2	1	4	5	3/4	3	0.03243
Serpula vermicularis	Polychaeta[1]	1	2	1	6	3	4	0.00647
Sigalion mathildae	Polychaeta[1]	2	1	4	1	4	5	0.30538
Sphaerodorum gracilis	Polychaeta[1]	3	2	1	5	1/2/3	3	0.00000
Sphaerosyllis bulbosa	Polychaeta[1]	2	1	4	4	1	1	0.00391
Sphaerosyllis hystrix	Polychaeta[1]	2	1	4	4	1	1	0.00168
Sphaerosyllis ovigera	Polychaeta[1]	2	1	4	4	1	1	0.00601
Spinther arcticus	Polychaeta[1]	3	2	1	3	1	2	0.00000
Spinther oniscoides	Polychaeta[1]	3	2	1	3	1	2	0.00000
Spio filicornis	Polychaeta[1]	2	1	2	7	2	2	0.00332
Spio martinensis	Polychaeta[1]	2	1	2	4	2	2	0.00332
Spiophanes bombyx	Polychaeta[1]	2	1	2	7	3	2	0.00182
Spirorbis	Polychaeta[1]	1	2	1	6	1	***	0.00000
Sthenelais boa	Polychaeta[1]	2	1	4	1	4	5	0.22624
Sthenelais limicola	Polychaeta[1]	2	1	4	1	3	5	0.37872
Streblospio benedicti	Polychaeta[1]	2	1	2	7	1	***	***
Streptosyllis bidentata	Polychaeta[1]	2	1	4	1	***	***	0.00000
Subadyte pellucida	Polychaeta[1]	3	1	4	1	2	2	0.00906
Syllis armillaris	Polychaeta[1]	3	2	1	1	2	1	0.00000
Syllis cornuta	Polychaeta[1]	3	2	1	1	1	2	0.00000
Syllis gracilis	Polychaeta[1]	3	2	1	1	2	1	0.00000
Syllis hyalina	Polychaeta[1]	3	2	1	1	1/2	2	0.00000
Syllis krohni	Polychaeta[1]	3	2	1	1	1/2	1	0.00000
Syllis prolifera	Polychaeta[1]	3	2	1	1	4	2	0.00000
Syllis variegata	Polychaeta[1]	3	2	1	1	1/2	1	0.00000
Syllis vittata	Polychaeta[1]	3	2	1	1	1/2	6	0.00000
Terebellides stroemi	Polychaeta[1]	2	1	2	4	3	3	0.00491
Thelepus cincinnatus	Polychaeta[1]	2	1	2	4	4	5	0.02556
Thelepus setosus	Polychaeta[1]	2	1	2	4	4	5	0.03071
Travisia forbesii	Polychaeta[1]	2	1	4	5	2	***	***
Trypanosyllis (Trypanosyllis) coeliaca	Polychaeta[1]	3	2	1	1	1	1	0.00000
Trypanosyllis zebra	Polychaeta[1]	3	2	1	1	1	1	0.00000

Websterinereis glauca	Polychaeta[1]	2	1	4	3	4	2	0.01167
Miscellaneous								
Acrocnida brachiata	Echinodermata[4]	3	2	1	4	1/2/3/4	5	0.00000
Amphipholis squamata	Echinodermata[4]	3	2	1	4	1/2	1	0.00000
Amphiura (Ophiopeltis) securigera	Echinodermata[4]	2/3	1/2	1/4	7	1/2/3	4	0.00000
Amphiura filiformis	Echinodermata[4]	2	1	2	7	3	3	0.01506
Antedon bifida	Echinodermata[4]	3	2	1	3	4	5	0.00000
Asterias rubens	Echinodermata[4]	3	2	1	6	3	2	0.00000
Anseropoda placenta	Echinodermata[4]	3	2	1	3	4	6	0.00000
Asterina gibbosa	Echinodermata[4]	3	2	1	3	3	3	0.00000
Pawsonia saxicola	Echinodermata[4]	3	2	1	3	4	2	0.00000
Thyone fusus	Echinodermata[4]	2	1	4	5	3	6	0.23115
Henricia oculata	Echinodermata[4]	2	1	4	4	1	2	0.00012
Henricia sanguinolenta	Echinodermata[4]	3	2	1	3	4	***	***
Psammechinus miliaris	Echinodermata[4]	3	2	1	3	4	***	0.00000
Echinocyamus pusillus	Echinodermata[4]	2	1	4	5	4	5	0.01403
Echinocardium cordatum	Echinodermata[4]	3	2	1	6	2/3	6	0.00000
Ophiothrix fragilis	Echinodermata[4]	3	2	1	3	1/2/3	3	0.00000
Ophiura albida	Echinodermata[4]	3	2	1	3	2/3/4	6	0.00000
Ophiura ophiura	Echinodermata[4]	3	2	1	3	1/2	4	0.00000
Ophiura robusta	Echinodermata[4]	2	1	4	7	4	3	0.07296
Crossaster papposus	Echinodermata[4]	3	2	1	3	2	6	0.00000
Spatangus purpureus	Echinodermata[4]	2	1	4	5	4	2	0.02208
Leptosynapta inhaerens	Echinodermata[4]	2	1	4	7	3	5	0.15795
Echiurus echiurus	Echiura[4]	2	1	2	7	4	6	0.36881
Golfingia (Golfingia) elongata	Sipuncula[4]	2	1	3'	4	4	5	0.09552
Golfingia (Golfingia) margaritacea	Sipuncula[4]	2	1	3'	4	4	5	0.23808
Golfingia vulgaris	Sipuncula[4]	2	1	3'	7	4	4	0.04909
Nephasoma minutum	Sipuncula[4]	2	1	4	7	1	1	0.00221
Phascolion (Phascolion) strombi	Sipuncula[4]	2	1	2	5	2	4	0.03652
Cerebratulus marginatus	Nemertina[4]	2	1	4	1/4	2	5	0.45328
Lineus bilineatus	Nemertina[4]	2	1	4	1/4	4	***	0.00672
Tubulanus annulatus	Nemertina[4]	2	1	4	1/4	4	5	0.32423
Tubulanus polymorphus	Nemertina[4]	2	1	4	1/4	4	3	0.04590
Tubulanus superbus	Nemertina[4]	2	1	4	1/4	2	3	0.06112
Branchiostoma lanceolatum	Cephalochordata[5]	2	1	4	6	4	5	0.22932
Actinia equina	Cnidaria[4]	1	2	1	6	2	1	0.00000
Adamsia carciniopados	Cnidaria[4]	1	2	1	1/6	3	***	0.00000
Aureliana heterocera	Cnidaria[4]	1	2	1	6	3	1	0.00000
Cereus pedunculatus	Cnidaria[4]	1	1/2	1	1/6	4	6	0.30989
Cerianthus lloydii	Cnidaria[4]	1	1	2	1	4	5	0.06301

Edwardsiidae	Cnidaria[4]	1	1	2	6	2/3	1	0.00105
Epizoanthus couchii	Cnidaria[4]	1	2	1	6	1	2	0.00000
Metridium senile	Cnidaria[4]	1	2	1	6	4	5	0.00000
Sagartia elegans	Cnidaria[4]	1	2	1	1/6	2	6	***
Sagartia troglodytes	Cnidaria[4]	1	2	1	1/6	2	6	0.00000
Sarcodictyon roseum	Cnidaria[4]	1	2	1	6	1	2	0.00000
Urticina felina	Cnidaria[4]	1	2	1	6	4	6	0.00000

Résumé : Approche fonctionnelle des communautés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord

Les communautés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord ont été abondamment documentées en termes de composition spécifique et de répartition spatiale. En revanche, les études portant sur leur fonctionnement n'ont été conduites que récemment dû à la difficulté d'obtention des différents paramètres biologiques des différents composants du benthos (bactérie, méiofaune, macrofaune…) indispensables à ce type d'analyses. L'objectif principal était de déterminer si la zone d'étude devait être considérée comme une entité ou bien au contraire comme plusieurs unités fonctionnelles. Une étude du réseau trophique au travers de deux techniques de modélisation, inverse et Ecopath, a été réalisée. La zone d'étude a premièrement été divisée *a priori* selon les deux facteurs supposés influencer le plus l'organisation trophique des communautés benthique : géographiques (Baie de Seine, Manche orientale et mer du Nord) et sédimentaires (graviers et cailloutis, sables grossiers et sables fins). La comparaison des deux types de modèles, appliqués sur chaque division, a mis en évidence le rôle clé des suspensivore dans le transfert de matière ainsi que des différences de fonctionnement entre les divisions. Le fonctionnement trophique du benthos semble apparaitre comme dépendant du type de sédiment auquel il appartient. Pour finir, une approche préliminaire évaluant la diversité des traits biologiques des invertébrés benthiques dans la zone d'étude a été effectuée. Les renseignements sur 21 traits biologiques concernant 631 espèces d'invertébrés benthiques ont été réunis permettant d'avoir une information sur les attributs fonctionnels dominant la zone d'étude.

Mots clés : Bassin oriental de la Manche, Communautés benthiques, Fonctionnement, Réseau trophique, Modélisation

Abstract : Functional approach of the benthic communities of the eastern part of the English Channel and the southern part of the North Sea

Most of the studies concerning benthic communities in the eastern part of the English Channel and southern North Sea are descriptive, serving primarily to illustrate the specific changes in the diversity and structure of benthic communities. Only recently studies have examined benthic ecosystem functions, mainly due to difficulties in obtaining sufficient functional parameters for each benthic component (bacteria, meiofauna, macrofauna...). This work investigated whether the benthic communities of the studied area have to be considered as a single unit or as a juxtaposition of functional entities. An approach through two trophic modelling methods, inverse and Ecopath has been performed. In order to test and assess relative importance of factors supposed to influence benthic trophic structure, the study area was subdivided into units defined *a priori* according to two main structural factors of community distribution: geographical (bay of Seine, eastern Channel and North Sea) and sedimentary patterns (gravel and pebbles, coarse sand and fine sand). Comparisons of model outputs of each division highlighted the key role of suspension organism in flow transfer among the trophic web. It also showed different properties between the divisions. Benthic trophic functioning seems to be strongly correlated with the sediment to which it belongs. Finally, a preliminary approach assessing biological trait diversity of benthic invertebrates has been performed. Information concerning 21 biological traits on 631 species has been gathered. It allowed us to have a global view of diversity and dominance of the functional attributes in the study area.

Keywords : Eastern part of the English Channel, Benthic communities, Functioning, Trophic web, Modelling