

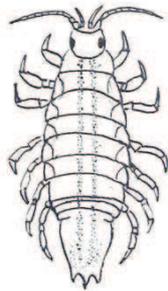


Université de Liège



Faculté des Sciences
Laboratoire d'Océanologie

Structure trophique et diversité des macro-organismes associés aux litières de *Posidonia oceanica* (L.) Delile, dans la baie de Calvi en Corse.



Mémoire présenté par

François REMY

en vue de l'obtention du diplôme

de Master en Biologie des Organismes et Ecologie.

Année Académique 2009-2010.

Illustrations de la page de garde (de droite à gauche) : Jena F. Friedrich, Wikipedia, Kristin Tessmar-Raible.

Résumé

Le but de ce travail était d'évaluer la diversité et la variabilité à petite échelle des macro-invertébrés associés à la litière de feuilles mortes de *Posidonia oceanica*, ainsi que de caractériser les relations trophiques existant entre ces organismes. Le volet trophique du travail a été étudié en utilisant deux méthodes : l'examen de contenus stomacaux et la mesure des rapports isotopiques du carbone et de l'azote.

La campagne de prélèvements a eu lieu en novembre 2009, à deux stations situées dans la Baie de la Revellata à proximité de la station STARESO (Calvi, Corse). Les prélèvements ont été effectués sur deux taches de litière, c'est-à-dire de feuilles mortes de posidonie associées à des macroalgues arrachées et à des pousses vivantes de posidonie.

Les crustacés, et plus particulièrement les Amphipodes Gammaridés dominent largement les prélèvements. L'espèce *Gammarella fucicola* représente à elle seule 55% des organismes prélevés. Les espèces trouvées dans nos prélèvements sont également souvent présentes au sein de l'herbier de posidonie. Nous pensons que les différences existant entre les deux sites de prélèvements du point de vue de l'abondance, la densité et la diversité des organismes sont principalement dues aux caractéristiques physicochimiques de la litière et à son état de stabilité. En effet, il est probable que l'état de dégradation influence l'assemblage d'espèces présentes dans la litière.

La combinaison des contenus stomacaux et des rapports isotopiques nous ont permis de confirmer le régime alimentaire détritivore des Amphipodes et *Idotea baltica*, et donc leur rôle dans la fragmentation de la litière. Nous avons également pu mettre en évidence pour *Athanas nitescens* et *Liocarcinus arcuatus*, deux Décapodes, un niveau trophique intermédiaire entre consommateur primaire et détritivore. *Palaemon adspersus*, un autre Décapode, semble être le seul consommateur secondaire vrai que nous ayons pu analyser et les données suggèrent qu'il se nourrisse principalement d'Amphipodes.

Bien qu'ils ne l'assimilent pas tous de la même façon, la plupart des organismes ingèrent une quantité non-négligeable de litière, ce qui suggère que ces animaux jouent tous un rôle plus ou moins important dans la fragmentation des feuilles, et donc dans le flux de carbone de la litière vers les niveaux supérieurs du réseau trophique.

Remerciements

Après la réalisation de ce mémoire, je tiens à remercier le professeur **Jean-Marie Bouquegneau** de m'avoir accueilli dans son laboratoire et permis de réaliser ce travail dans les meilleures conditions.

Je remercie également tout particulièrement le **Dr. Gilles Lepoint** pour son aide, ses conseils, sa patience, sa présence quasi constante, la confiance et la liberté qu'il m'a accordée lors de la réalisation de ce travail. Je le remercie surtout de nous avoir supportés pendant cette année, toutes les « mauvaises graines » et moi, qui hantions le laboratoire.

Je tiens aussi à remercier le **Dr. Sylvie Gobert** (alias « Mme Chef ») pour sa disponibilité et ses conseils, notamment lors de la relecture du mémoire.

J'aimerais remercier l'ensemble des membres du laboratoire d'Océanologie pour leur aide précieuse, et plus particulièrement **Loïc** pour ses conseils lors des déterminations, de l'analyse statistique et la finalisation du mémoire ainsi que **Marco** pour son aide (toujours matinale) lors des dissections et de l'analyse statistique.

Je voudrais aussi remercier :

Le professeur **Patrick Dauby** pour ses conseils lors de la finalisation du mémoire, et son aide lors de la recherche de bibliographie.

Le professeur **Mathieu Poulicek** pour son aide lors de la détermination des mollusques.

Mélissa et **Amandine** pour nos longues discussions, pas toujours scientifiques mais néanmoins très utiles.

Et pour terminer, je remercie chaleureusement toute ma famille de m'avoir soutenu, encouragé et supporté tout au long de ce travail et pendant mes 5 années d'études. Je tiens à remercier plus particulièrement mon chat pour ses conseils avisés, ses encouragements et sa présence tout au long de la réalisation de ce mémoire. Sans lui, rien n'aurait été possible !!

Cette étude a bénéficié du soutien du Fonds National pour la Recherche Scientifique (FNRS) (contrat FRFC 2.4511.09).

| | |
|--|-----------|
| 1. Avant-propos | |
| 2. Introduction | 1 |
| 1. L’herbier à <i>Posidonia oceanica</i> | 1 |
| 1.1 Généralités | 1 |
| 1.2 Les épiphytes | 3 |
| 2. La litière | 4 |
| 2.1 Caractéristiques de la litière de feuilles mortes de posidonie | 4 |
| 2.2 Importance de la litière | 5 |
| 2.3 Faune associée à la litière | 9 |
| 3. Biomasse, productivité et dynamique | 10 |
| 3.1 L’herbier de posidonie | 10 |
| 3.2 La litière de feuilles mortes de posidonie | 11 |
| 3.3 Les banquettes de feuilles mortes de <i>P. oceanica</i> | 12 |
| 4. Réseaux trophiques et isotopes stables | 12 |
| 4.1 Généralités et importance des isotopes stables | 12 |
| 4.2 Isotopes stables et réseaux trophiques | 13 |
| 5. Objectifs de l’étude | 15 |
| | |
| 3. Matériel et méthodes | 16 |
| 1. Les sites de prélèvement | 16 |
| 1.1 Caractéristiques des deux sites | 17 |
| 2. Techniques de prélèvement | 17 |
| 3. Traitement des échantillons | 18 |
| 3.1 Conservation | 18 |
| 3.2 Identification des espèces | 18 |
| 3.3 Examen des contenus stomacaux | 19 |
| 3.4 Préparation des échantillons pour les mesures isotopiques | 20 |
| 3.5 Mesure des rapports isotopiques | 20 |
| 4. Mesure des caractéristiques de la litière | 20 |
| 5. Traitement des données | 21 |
| 5.1 Descripteurs généraux de la structure de la communauté | 21 |
| 5.2 Indices de diversité univariés | 21 |
| 5.2.1 Indice de richesse spécifique de Margalef (d) | 22 |
| 5.2.2 Indice de diversité de Shannon-Wiener (H') | 22 |
| 5.2.3 Indice d’équitabilité de Simpson ($1-\lambda'$): | 23 |
| 5.3 Analyse de clustering agglomératif hiérarchisé | 24 |
| 5.4 Analyse SIMPER | 24 |
| 5.5 Analyse statistique | 25 |

| | |
|---|----|
| 4. Résultats | 26 |
| 1. Caractéristiques de la litière | 27 |
| 2. Descripteurs généraux et indices univariés | 28 |
| 3. Clustering agglomératif hiérarchisé | 29 |
| 4. Mise en évidence des espèces dominantes et typiques | 30 |
| 5. Comparaison des abondances entre les deux taches | 31 |
| 6. Analyse des contenus stomacaux | 32 |
| 7. Rapports isotopiques | 33 |
| 7.1 Rapports isotopiques des sources de nourriture potentielles | 33 |
| 7.2 Rapports isotopiques des animaux récoltés | 33 |
| 5. Discussion | 36 |
| 1. Diversité des organismes rencontrés | 36 |
| 1.1 Technique de prélèvement | 36 |
| 1.2 Variabilité spatiale du prélèvement | 37 |
| 1.3 Comparaison avec d'autres écosystèmes | 40 |
| 2. Le réseau trophique | 41 |
| 6. Conclusions et perspectives | 48 |

Références

Annexes

1. Avant-propos



Posidonia oceanica est une Magnoliophyte marine bien adaptée au milieu marin côtier. Cette espèce protégée endémique de Méditerranée peut couvrir de vastes étendues (Pasqualini et al. 1998) et former un écosystème appelé herbier. Ces herbiers peuvent avoir des rôles majeurs en Méditerranée en tant que source de nourriture, comme nurserie pour un grand nombre d'espèces d'organismes (Heck and Valentine 2006), pour leurs rôles d'habitat pour une communauté importante de vertébrés (Hyndes and Lavery 2005) et d'invertébrés, ou encore pour leurs rôles de piègeurs de sédiment (C.F. Boudouresque and A. Meinesz 1982, Gacia and Duarte 2001), de stabilisateur de fond et de producteur d'oxygène.

Les feuilles de *P. oceanica*, soit arrachées par les courants ou les vagues, soit tombées à l'automne forment la litière de feuilles mortes de posidonie. Cette litière s'accumule au sein de l'herbier, à l'extérieur de celui-ci ou est exportée vers d'autres écosystèmes où ces débris peuvent constituer une source de matière organique non négligeable pour de nombreux organismes (Cardona et al. 2007). Dans les zones adjacentes à l'herbier, la litière forme des accumulations parfois importantes de macrophytodétritus et supporte une communauté d'organismes particulière (Gallmetzer et al. 2005). Les détritivores dont certaines espèces d'Amphipodes et d'Isopodes sont des constituants importants de la communauté d'organismes associée à la litière. Cette communauté fait, jusqu'à ce jour, l'objet de peu d'études globales (mais voir Cox 2003 et Gallmetzer et al. 2005) et les études concernant le régime alimentaire et les liens trophiques qui lient ces organismes sont également peu nombreuses (mais voir Lepoint et al. 2006).

Ce travail est une contribution à une meilleure compréhension de la communauté des organismes de la litière de *P. oceanica*, des variations à petite échelle de cette communauté ainsi qu'à la modélisation du réseau trophique lié à ces organismes. La connaissance de la dynamique et de la variabilité de cet écosystème est importante pour avoir une meilleure idée globale de l'importance de la litière en tant que source de matière organique pour de nombreux écosystèmes marins et terrestres (Cardona and Garcia 2008, Orr et al. 2005) de Méditerranée.

2. Introduction



1. L'herbier à *Posidonia oceanica* :

1.1 Généralités :

Posidonia oceanica (L.) Delile, la posidonie, est une Magnoliophyte (anciennement appelées Phanérogames) marine qui appartient à la famille des *Posidoniaceae* (C.denHartog and J.Kuo 2006). Cette famille de plantes à fleurs monocotylédones comprend exclusivement des espèces marines. Le genre *Posidonia* comprend 9 espèces (den Hartog, 1970), dont *Posidonia oceanica*. C'est la seule espèce rencontrée en Europe, et les 8 autres se trouvent dans les eaux tempérées de la région australienne (C.denHartog and J.Kuo 2006). *P. oceanica* est strictement endémique de Méditerranée. D'après certaines estimations, elle pourrait recouvrir une surface comprise entre 2,5 et 4,5 millions d'hectares, soit 25000 à 45000 km² (Pasqualini et al. 1998). Selon les données actuelles de la phylogénie du genre *Posidonia* il apparait que *P. oceanica* est isolée des espèces australiennes depuis très longtemps (C.denHartog and J.Kuo 2006). Selon den Hartog et Kuo (2006), les Magnoliophytes marines partagent cinq adaptations communes au milieu marin : (i) la tolérance à la salinité, (ii) la capacité de croître en étant submergées, (iii) le développement d'un système racinaire résistant aux vagues et aux marées, (iv) une pollinisation hydrophile et (v) la nécessité de dispersion des graines en milieu marin. Ce sont ces caractères propres qui font des Magnoliophytes marines des colonisateurs importants des milieux marins côtiers.

L'écosystème de l'herbier de posidonie est extrêmement important pour la vie en Méditerranée (C.F.Boudouresque and A.Meinesz 1982) que ce soit en tant que source de nourriture, comme nurserie pour un grand nombre d'espèces d'organismes (Heck and Valentine 2006), pour son rôle d'habitat pour une communauté importante de vertébrés (Hyndes and Lavery 2005) et d'invertébrés, ou encore pour son rôle de piègeur de sédiment (C.F.Boudouresque and A.Meinesz 1982, Gacia and Duarte 2001) et de stabilisateur de fond (C.F.Boudouresque and A.Meinesz 1982). L'herbier de posidonie se retrouve en Méditerranée sur fond sableux, par faible profondeur, depuis la surface jusqu'à 40 m de profondeur (D.Bay 1984). Les posidonies tolèrent une large gamme de températures, entre 9°C et 29°C, mais ne supportent en aucun cas la dessalure (C.F.Boudouresque and A.Meinesz 1982).

En effet, l'optimum de salinité est de 37 à 38, ce qui explique qu'on ne trouve pas d'herbier de posidonie devant les embouchures de fleuves. La présence ou l'absence des herbiers dépend donc de facteurs écologiques divers qui sont les suivants : la turbidité de l'eau, la quantité de lumière reçue, la dessalure, la température, l'hydrodynamisme (C.F.Boudouresque 2006, Short, Coles and Pergent-Martini 2001). La lumière est un des facteurs les plus importants pour la survie des posidonies (Elkalay et al. 2003) et donc la turbidité influence grandement ce paramètre.

L'importance des herbiers de posidonie pour l'homme n'est pas négligeable car il supporte une vaste communauté de poissons, il diminue la turbidité de l'eau, il protège les côtes et les plages en dissipant l'énergie de la houle (Gacia and Duarte 2001). De plus, les feuilles mortes détachées participent également à cette protection sous forme de ce que l'on appelle des banquettes qui sont des empilements de feuilles mortes sur les plages, pouvant s'avérer très épaisses par endroits et atteindre une épaisseur de 1 mètre voire plus (Mateo, Sanchez-Lizaso and Romero 2003).

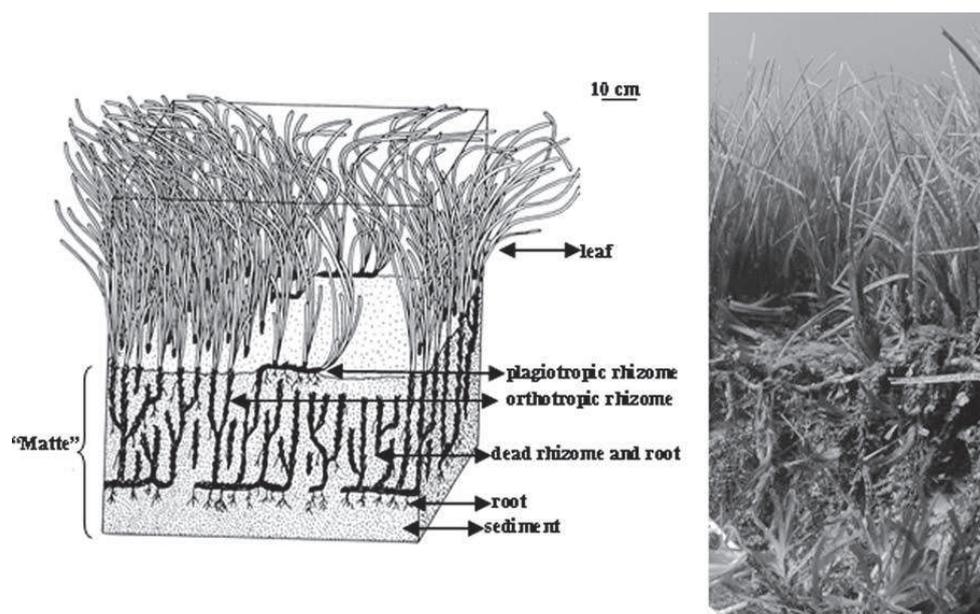


Figure 1 : cette coupe schématique dans un herbier redessiné de Boudouresque et Meinez, 1982 montre la canopée constituée des feuilles, et la matte constituée de racines, rhizomes morts et de sédiments piégés.

L'herbier de posidonie est une structure complexe, un bâtisseur d'écosystème, constitué de différents compartiments (voir Fig 1) distincts mais interconnectés. On trouve une partie « aérienne », la canopée et une partie souterraine, la « matte » (C.F.Boudouresque and A.Meinez 1982).

Ajoutons à cela les rhizomes nus et les litières de feuilles mortes et nous sommes en présence d'une mosaïque de niches écologiques différentes, de micro habitats, qui seront le support d'une communauté variée (voir Fig 2). La matre, constituée de sédiments piégés, de rhizomes morts, d'écaillés et de racines, constitue une structure compacte et résistante (Mateo et al. 1997), dont la vitesse d'élévation sur le fond est très lente, entre 0,18 et 1 mètre par siècle.

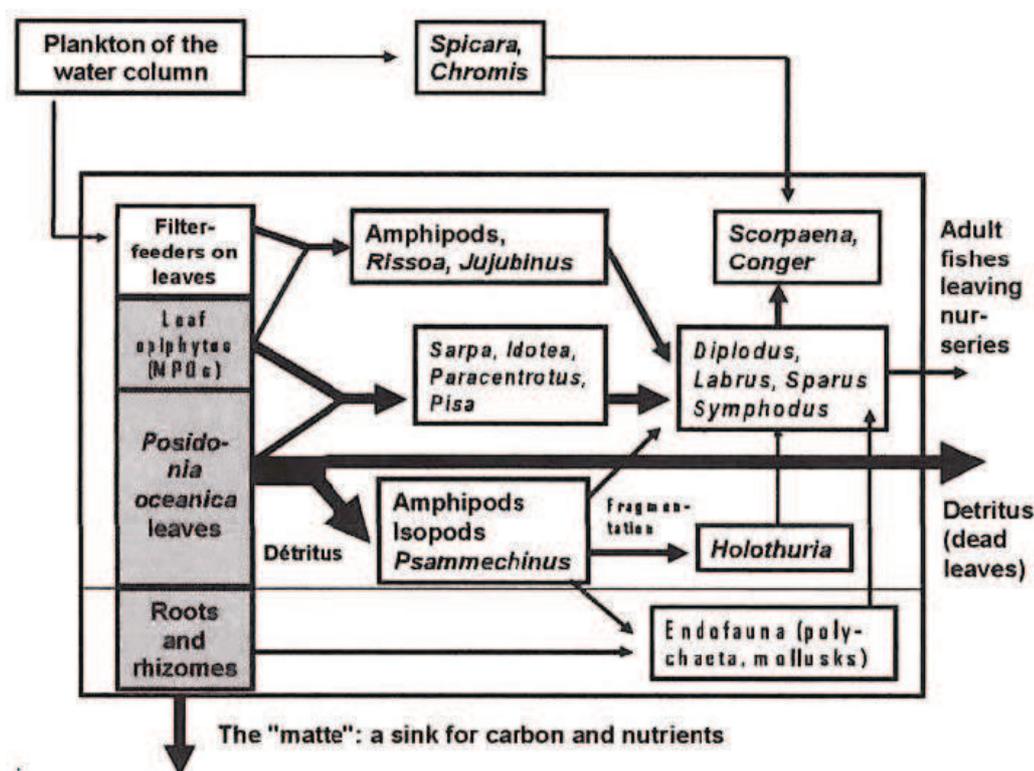


Figure 2 : modèle simplifié du fonctionnement des différents compartiments de l'herbier à *P. oceanica*, d'après Boudouresque et al. 2006. L'épaisseur des flèches représente l'importance des flux.

1.2 Les épiphytes :

Si la posidonie est une plante capitale pour la vie en Méditerranée, ses feuilles ont également un rôle très important. En effet, en mer, toute surface disponible est rapidement colonisée par toute une série d'organismes (M.A.Borowitzka, P.S.Lavery and M.vanKeulen 2006, Lepoint et al. 1999). Ces épiphytes sont essentiels du point de vue de la diversité de l'herbier ainsi que du point de vue de la productivité primaire (Nesti, Piazzini and Balata 2009). Les feuilles de posidonie sont donc un excellent substrat pour ces organismes épiphytes, d'autant plus que les feuilles de *P. oceanica* ont une durée de vie assez longue, jusqu'à 130 jours (M.A.Borowitzka et al. 2006). La posidonie est une

plante à haute productivité primaire et les épiphytes qu'elle porte peuvent eux aussi apporter une contribution importante à la productivité de l'écosystème (M.A.Borowitzka et al. 2006, Michael et al. 2008, D.W.Klumpp, R.K.Howard and D.A.Pollard 1989a, D.W.Klumpp, R.K.Howard and D.A.Pollard 1989b) . Les organismes épiphytes sont des algues brunes ou rouges, des champignons, des diatomées, des cyanobactéries, mais aussi des invertébrés tels que des bryozoaires, hydraires, polychètes sédentaires ou des éponges (M.A.Borowitzka et al. 2006, C.F.Boudouresque and A.Meinesz 1982, D.W.Klumpp et al. 1989b). Souvent laissés de côté, les épiphytes animaux ne sont pas négligeables de par leur abondance. En effet, ils peuvent représenter 50% de la biomasse épiphyte totale par faible profondeur (Lepoint et al. 1999). Il faut savoir que ces épiphytes sont la source de nourriture de beaucoup d'organismes. Ceux-ci ingèrent les feuilles de posidonie sans pour autant les assimiler entièrement (Lepoint et al. 2006).

2. La litière :

Dans tous les écosystèmes, terrestres ou aquatiques, dont la production primaire est constituée principalement de macro végétaux, on retrouve au moins à un moment donné, de la litière, c'est-à-dire des débris végétaux morts ou vivants pouvant constituer des accumulations parfois importantes. Ces macrophytodétritus jouent un rôle structurant pour les écosystèmes où on les retrouve (Moore et al. 2004). En effet, ces débris végétaux affectent la structure des réseaux trophiques des communautés présentes en autorisant une plus grande diversité, des chaînes trophiques plus longues et une biomasse de prédateurs plus importante que ce que les végétaux vivants eux-mêmes pourraient supporter (Moore et al. 2004). Ce travail se concentre sur un type de litière particulier : la litière de feuilles mortes de *P. oceanica* en Méditerranée.

2.1 Caractéristiques de la litière de feuilles mortes de Posidonie :

Comme de nombreuses plantes à fleurs, *Posidonia oceanica* perd ses feuilles chaque année. C'est en automne, en septembre-octobre (Gallmetzer et al. 2005) que la chute des feuilles est maximale. Ces feuilles mortes vont s'accumuler dans l'herbier lui-même ou sur les zones sableuses voisines et y être en partie dégradées (Pergent et al. 1994), ou être exportées, par les mouvements d'eau, vers d'autres milieux, vers les

écosystèmes adjacents (Cardona et al. 2007, Pergent et al. 1994). En réalité, il n'y a que le limbe de la feuille qui se détache car le pétiole reste attaché au rhizome et prend le nom d'écaille basale (Pergent et al. 1994) et pourra contribuer à former la matre avec les organes souterrains (Mateo et al. 1997). La litière ainsi formée contient principalement des feuilles mortes de posidonie plus ou moins dégradées, mais également des débris de macro et micro algues, des champignons (voir Fig 3) et des bactéries (Anesio, Abreu and Biddanda 2003, Lemke, Lemke and Benke 2007, C.F.Boudouresque 2006).

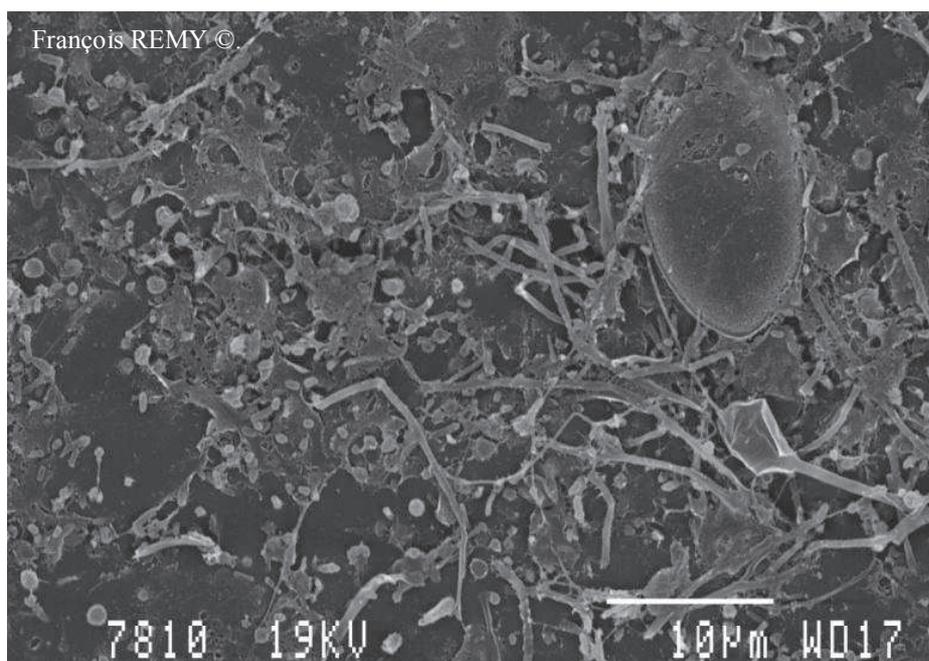


Figure 3 : Image en SEM (x 2000) montrant la surface d'un fragment de litière prélevé à la Punta Oscelluccia en 2009 et montrant la couverture de bactéries, microalgues et champignons présente en abondance sur la litière.

2.2 Importance de la litière :

L'écosystème de l'herbier à *Posidonia oceanica* est extrêmement productif. Cependant, comme dans de nombreux écosystèmes basés sur les Magnoliophytes marines, seule une part de cette imposante production primaire (Valentine and Heck 1999) est consommée sur la plante vivante par des herbivores (Walker, Pergent and Fazi 2001, Cardona et al. 2007, Moore et al. 2004, Mateo and Romero 1997, Pergent et al. 1994). Ces auteurs signalent également que dans cet écosystème, la voie détritique, « detrital pathway » est la principale entrée de la production primaire de la posidonie dans les chaînes alimentaires. Cette voie détritique passe bien entendu par la litière et sa

dégradation par divers micro-organismes et invertébrés détritiques. Cependant, l'importance de la consommation des Magnoliophytes marines vivantes a été récemment réévaluée à la hausse (Valentine and Duffy 2006, Valentine and Heck 1999, Heck and Valentine 2006). D'après ces auteurs, la faible consommation des posidonies par les herbivores n'est pas un phénomène constant, ni dans le temps, ni dans l'espace. Malgré ces études récentes, les interactions « seagrass-herbivore » ne sont pas encore tout à fait bien comprises. Concernant l'aspect spatial, selon ces études, il existe certains endroits, dans divers océans du monde, où la consommation des feuilles vivantes est tout à fait significative, et surtout, non négligeable. On peut noter par exemple qu'en Floride, dans le nord du Golfe du Mexique, un oursin (*Lytechinus variegates*) peut ingérer de 50 à 100% de la biomasse foliaire totale de *Thalassia testudinum*. On trouve le même genre de résultats à certains endroits dans le Pacifique et l'Océan Indien. Cette consommation par les herbivores peut même conduire dans certains cas à l'extinction locale complète de l'espèce végétale concernée (Heck and Valentine 2006). Concernant *P. oceanica*, ces phénomènes de consommation, voire de surconsommation sont aussi observables à certains endroits. On estime que par endroits, la saupe, *Sarpa salpa*, l'un des grands consommateurs (Tomas, Turon and Romero 2005) de feuilles vivantes de posidonie, pourrait brouter jusqu'à 70% de la production primaire foliaire (Heck and Valentine 2006). Cependant certaines études montrent à d'autres endroits une consommation de seulement 2% de cette production primaire (Tomas et al. 2005), et même s'il semble difficile de généraliser, il apparaît assez clair actuellement que l'impact des herbivores a été sous-estimé à de nombreux endroits. Attention cependant à rester prudent, car si la part ingérée par les herbivores peut être importante, l'assimilation n'est pas complète. Certains herbivores ne digèrent que 50% de la matière foliaire ingérée (Pergent et al. 1994), voire 20% dans le cas de la Saupe, *Sarpa salpa* (Vélimirov 1984, Havelange et al. 1997).

Mais les litières ne sont pas importantes que pour l'écosystème herbier lui-même. En effet, si la litière peut se déposer dans l'herbier ou à proximité et y être recyclée, les courants et mouvements d'eau peuvent emporter cette matière foliaire loin du lieu d'origine (Heck et al. 2008). Cette part exportée peut être importante, jusqu'à 50% (Romero et al. 1992) de la production foliaire totale. Des milieux ne supportant quasi aucune production primaire végétale sont ainsi considérés comme dépendant de l'importation de la production primaire depuis les milieux adjacents (Hyndes and Lavery 2005, Cardona et al. 2007).

La présence de ces macrophytodétritus près des côtes ne supportant aucune végétation marine complexifie les chaînes trophiques déjà présentes, fournit des habitats supplémentaires et plus complexes et apporte un surplus de matière (voir Fig 4) disponible comme nourriture (Hyndes and Lavery 2005).

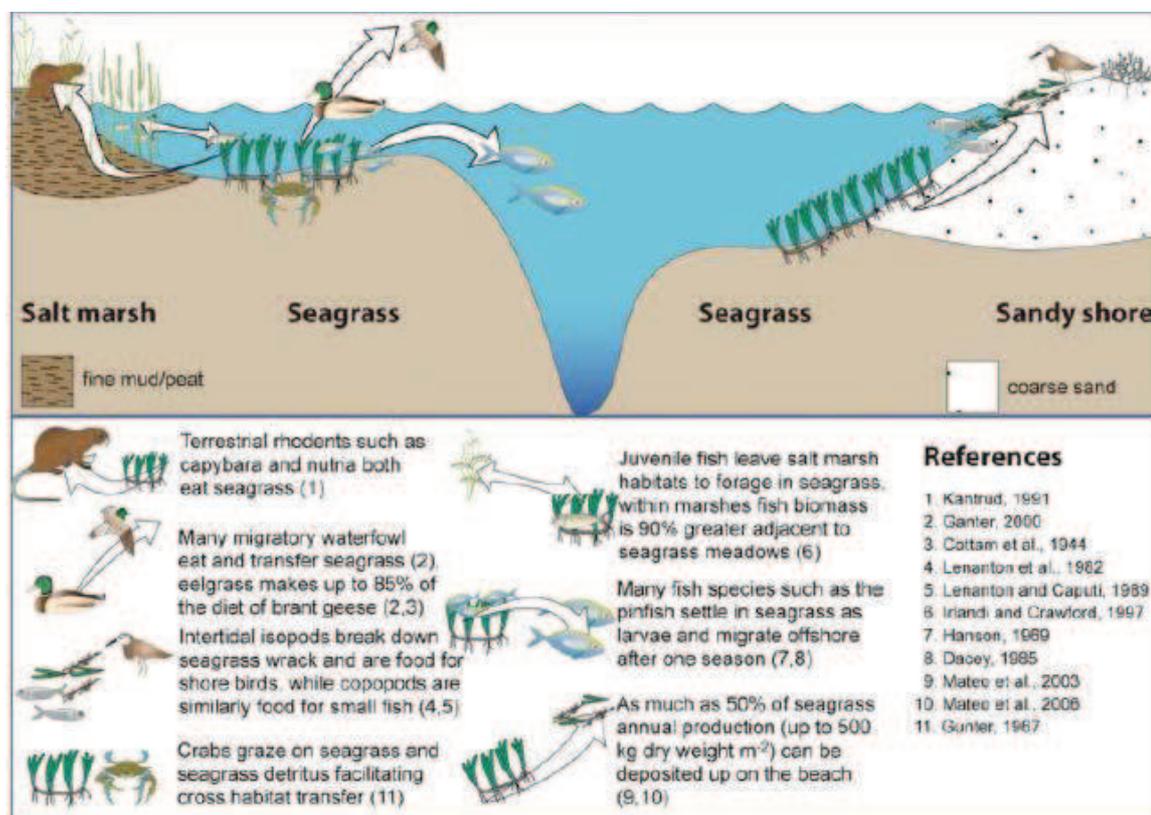


Figure 4 : schéma général de transfert trophique de matière entre les herbiers à Magnoliophytes marines (pas uniquement *P. oceanica*) et les écosystèmes adjacents en milieux tempérés. De Heck et al., 2008

Des études réalisées en Méditerranée ainsi qu'en région australienne, montrent que, si d'autres sources de nourriture sont utilisées par les organismes, comme par exemple les débris d'algues ou le phytoplancton, les détritits de posidonies sont une source importante de nourriture pour différents écosystèmes, que ce soit les herbiers eux-mêmes mais aussi les côtes sans végétaux, ou même le milieu pélagique ou benthique (Hyndes and Lavery 2005, Cardona et al. 2007), tels que des canyons sous-marins profonds (Heck et al. 2008). Mais les études ne concernent pas que *Posidonia oceanica* et la Méditerranée. En effet, l'ensemble des Magnoliophytes marines sont en relation avec de nombreux écosystèmes adjacents ou lointains, par l'intermédiaire de la litière. Les herbiers sont en relation avec, par exemple : les récifs coralliens, les mangroves, le plateau continental et des milieux beaucoup plus profonds (Heck et al. 2008).

Donc, bien que les études concernant les exportations et les flux de litière soient peu nombreuses, tous s'accordent sur une chose : les herbiers sont importants du point de vue du transfert de matière organique vers les autres écosystèmes. Autre remarque importante, ces relations pourraient se réduire, voire même être stoppées dans un futur plus ou moins proche. En effet, les herbiers sont en régression un peu partout dans le monde, et parfois dans des proportions dramatiques. Si les herbiers sont dégradés, le flux de feuilles mortes vers la litière va diminuer, et s'il y a moins de litière disponible, il y aura moins d'exportation de cette matière organique vers les autres écosystèmes. Cela pourrait donc perturber profondément les relations existantes entre les écosystèmes marins (Heck et al. 2008).

Mais les milieux marins ne sont pas la seule destination des exportations de litière de feuilles de posidonie. En effet, ces feuilles mortes, emportées par les courants, les marées et les mouvements d'eau, sont exportées vers les plages et forment ce qu'on appelle les banquettes (C.F.Boudouresque and A.Meinesz 1982). Les utilisations par l'homme de ces banquettes ont été diverses par le passé. Par exemple, le remplissage des matelas, la fabrication de chaussures en feutrage, l'utilisation comme isolant thermique ou comme compost (G.Diviacco, L.Tunesi and C.F.Boudouresque 2006). Du point de vue écologique et environnemental, ces banquettes de feuilles mortes participent à la protection des plages contre l'érosion, mais leur rôle ne se limite pas à cela. Un autre rôle important de ces banquettes est de supporter toute une communauté d'organismes. En effet, malgré leur présence relativement transitoire, les banquettes servent d'habitat et de source de nourriture à une grande variété d'invertébrés ainsi que des oiseaux côtiers (Cardona and Garcia 2008, Orr et al. 2005). Il faut aussi noter qu'au sein des banquettes, au fil de leur dégradation par l'effet des vagues ainsi que divers microorganismes et bactéries, les feuilles mortes libèrent leurs nutriments, N, P et C qui retournent la plupart du temps dans l'océan ou la mer toute proche (Cardona and Garcia 2008). Ces nutriments peuvent modifier considérablement la chimie du sédiment de la plage (Orr et al. 2005), et même servir de source de N assez importante, non plus pour les invertébrés, mais pour les plantes vivant dans les dunes (Cardona and Garcia 2008). Les banquettes, même si elles sont beaucoup moins importantes actuellement qu'il y a quelques décennies, peuvent atteindre des épaisseurs impressionnantes, entre 0,5 et 2,2 mètres à certains endroits comme en Corse (C.F.Boudouresque 2006, observation personnelle 2010), ou dans la rade d'Hyères à la Presqu'île de Giens (observation personnelle 2008).

Pour conclure, les litières sont importantes pour toute une série d'écosystèmes, qu'ils soient marins ou terrestres, mais aussi pour les activités humaines en protégeant les plages de l'érosion par les vagues et en retenant le sédiment. Concernant les flux de carbone et de nutriments de l'écosystème herbier, il semble que les banquettes ne soient qu'un puits temporaire, car au final, la plus grande partie de ces composés retourne à la mer (Mateo et al. 2003, Cardona and Garcia 2008).

2.3 Faune associée à la litière :

Les feuilles mortes qui constituent la litière sont un refuge, un habitat et une source de nourriture importante pour toute une communauté d'êtres vivants. On peut même dire que les litières présentes sur les taches de sable à côté de l'herbier sont un système écologique très important, étroitement lié à l'écosystème de l'herbier à *Posidonia oceanica* (Gallmetzer et al. 2005). Les organismes habitant la litière qui nous intéressent le plus dans le cadre de ce travail sont les macro-invertébrés benthiques, et ce sont ces derniers que l'on trouve généralement le plus fréquemment au sein de la litière (Gallmetzer et al. 2005, M.Dimech, J.A.Borg and P.J.Schembri 2006). La majorité de ces invertébrés sont considérés comme étant des espèces détritivores et/ou omnivores (M.Dimech et al. 2006, Como et al. 2008). Les études décrivant la diversité des invertébrés trouvés dans la litière sont peu nombreuses mais celles qui ont déjà été menées nous donnent certaines informations. Tout d'abord, les Crustacés détritivores dominent, en terme de diversité spécifique mais aussi en terme d'abondance (Gallmetzer et al. 2005). Dans ces Crustacés, ce sont les Amphipodes qui dominent (~82%), et plus particulièrement les *Gammaridea* (M.Dimech et al. 2006). Les *Gammaridea* sont eux-mêmes dominés par une seule espèce appelée *Gammarella fucicola*, qui représente à elle seule environ 89% des *Gammaridea* trouvés (Gallmetzer et al. 2005). Les Décapodes sont aussi assez nombreux tant par leur nombre d'espèces que par leur diversité. Viennent ensuite les Mollusques peu abondants mais présentant une assez grande diversité spécifique et dominés par l'espèce *Bittium reticulatum* (Gallmetzer et al. 2005). D'autres groupes tels que les annélides polychaetes ou les échinodermes sont également assez riches du point de vue de la diversité spécifique mais sont trouvés en petit nombre, de façon assez anecdotique. Chose importante : le degré de décomposition de la litière influence la communauté d'organismes présents.

En effet, plus la dégradation est importante, donc plus la litière est âgée, et plus la diversité d'organismes trouvés est importante. De plus, une étude montre que les assemblages d'organismes trouvés dans la litière sont très différents de ceux trouvés dans l'herbier de posidonie lui-même (Como et al. 2008). Les Amphipodes trouvés dans la litière en abondance, sont très occasionnels dans l'herbier, et le meilleur exemple est *Gammarella fucicola*, extrêmement abondant dans la litière et quasiment absent de l'herbier (Gallmetzer et al. 2005) alors que les espèces du genre *Apherusa* sont très abondantes dans l'herbier et plutôt rares dans la litière (Gallmetzer et al. 2005, Michel 2007). Cette grande diversité de décomposeurs est peut-être due au fait que la litière est bien plus riche en carbone organique, en azote, et contient bien plus de matière organique (MO) que l'herbier à *Posidonia oceanica* (Como et al. 2008). La litière contient donc une série d'organismes originaux qui lui sont associés, mais il faut ajouter que d'autres organismes peuvent y être trouvés. En effet, certains sont des visiteurs occasionnels, ou simplement des habitants de la canopée qui sont arrivés attachés aux feuilles mortes sénescents (Gallmetzer et al. 2005).

3. Biomasse, productivité et dynamique :

3.1 L'herbier de posidonie :

L'herbier à *P. oceanica* est un écosystème très productif (Mateo and Romero 1997, Gallmetzer et al. 2005, Duarte and Chiscano 1999), dont les taux de productions peuvent être comparés à ceux d'une forêt tropicale (Pergent, Rico-Raimondino and Pergent-Martini 1997). La posidonie est de plus l'une des Magnoliophytes marines les plus productives au monde. La production primaire foliaire totale a été évaluée, sur base des données de 22 sites en Méditerranée, entre 310 et 1540 mg poids sec (ps) faisceau⁻¹ an⁻¹, ou encore entre 300 et 2000 g ps m⁻² an⁻¹ (Pergentmartini, Ricoraimondino and Pergent 1994, Pergent et al. 1994). Ajoutons que la productivité des herbiers de Méditerranée est maximale en avril-mai, et que la chute des feuilles est la plus intense en septembre-octobre (Gallmetzer et al. 2005). La biomasse de la canopée quant à elle a été évaluée à 233,9 ± 17,5 g ps m⁻² (Duarte and Chiscano 1999).

Remarque importante : la « matte » stocke une grande quantité de biomasse, et ce, pendant des siècles.

Pour les herbiers, les épiphytes peuvent représenter environ 50% de la productivité primaire totale (M.A.Borowitzka et al. 2006). La biomasse est également importante car pour les herbiers de posidonie, les épiphytes des feuilles peuvent représenter jusqu'à 30% de la biomasse totale de la canopée (Lepoint et al. 1999). Souvent laissés de côté, les épiphytes animaux ne sont cependant pas négligeables de par leur abondance. En effet, ils peuvent représenter 50% de la biomasse épiphyte totale par faible profondeur (Lepoint et al. 1999).

3.2 La litière de feuilles mortes de posidonie :

Il a été démontré que le flux de matière entrant dans la litière est très important (Cebrian and Duarte 2001), représentant parfois jusqu'à 90 % de la production primaire foliaire et qu'il varie avec la profondeur. En effet, ce flux est plus important à faible profondeur qu'à profondeur plus grande. Une évaluation du flux donne des valeurs de 46 g C m⁻² an⁻¹ à 20 mètres et de 146 g C m⁻² an⁻¹ à 5 mètres (Pergent et al. 1994). La dégradation des feuilles mortes de posidonie commence dès la sénescence, avec la remobilisation de certains éléments dont N et P, mais aussi et surtout dans la litière. La remobilisation dans les feuilles sénescentes peut provoquer une perte de 30% du P et 11% du N (dénitrification, exsudation...) par rapport aux feuilles vivantes. La décomposition dans la litière induit de nouvelles pertes évaluées à 37% de N et 35% de P par rapport aux feuilles vivantes (Romero et al. 1992) après 100-120 jours. La décomposition des feuilles de *Posidonia oceanica* a déjà été évaluée expérimentalement, et selon les données, la dégradation est plutôt lente. En effet, on évalue que le pourcentage de dégradation n'est que de 11 à 35% après un mois d'expérience à 20 mètres, et après 6 mois, la dégradation atteint 64% à 5 mètres et 44 % à 20 mètres (Pergent et al. 1994).

Néanmoins, il reste ce que l'on appelle le matériel réfractaire, non dégradé et dans lequel aucune perte d'éléments ne se mesure plus. Ce matériel peut donc représenter une possibilité d'exportation nette de matière vers d'autres écosystèmes (Romero et al. 1992).

Concernant *Posidonia oceanica*, des estimations de l'exportation de litière ont été réalisées. Ces estimations donnent des valeurs comprises entre 5,00 g C m⁻² an⁻¹ et 682,55 g C m⁻² an⁻¹ ce qui correspond à des valeurs comprises entre 4,55% et 54,92% de NPP, production primaire nette (Heck et al. 2008).

Ces valeurs, bien que peu nombreuses, montrent une grande variabilité. Tout cela dépend de divers facteurs tels que les phénomènes physiques, mouvements d'eau ou topographie des fonds environnants. La valeur moyenne d'exportation pour les posidonies est de 16% de NPP, et il faut noter que les flux d'exportation les plus importants sont observés entre les herbiers et les zones sableuses proches (Heck et al. 2008).

3.3 Les banquettes de feuilles mortes de *P. oceanica* :

Le dépôt de matière morte sous forme de banquettes peut être très important. En termes de chiffres, les dépôts de banquettes en Méditerranée ont été évalués entre 18 et 500 kg ps m⁻² an⁻¹ ce qui peut représenter environ 50% de la production totale de matière sèche annuelle (Mateo et al. 2003, Heck et al. 2008, M.A.Mateo et al. 2006).

4. Réseaux trophiques et isotopes stables :

4.1 Généralités et importance des isotopes stables :

Pour caractériser le(s) réseau(x) trophique(s) au sein d'un écosystème, des moyens classiques sont disponibles tels que l'examen de contenus stomacaux, mais aussi des techniques qui ont également fait leurs preuves dans la compréhension des relations alimentaires : la mesure des rapports d'abondance des isotopes stables du carbone et de l'azote. Cette technique est considérée depuis un certain nombre d'années comme une méthode puissante pour comprendre et caractériser les relations trophiques de divers écosystèmes, notamment les écosystèmes marins (Carlier et al. 2007, Lepoint et al. 2006, Lepoint et al. 2004, Vizzini et al. 2003, Vizzini et al. 2002, Dauby 1989). Nous utiliserons, dans cette étude, les isotopes stables du carbone et de l'azote. Les différents isotopes d'un élément ont en commun leur nombre de protons, mais diffèrent par leur nombre de neutrons. Généralement, les isotopes légers (présentant le nombre de neutrons le plus faible) sont les plus abondants, alors que les isotopes dits lourds le sont beaucoup moins, et sont souvent présents sous forme de traces. Tous les isotopes ne sont pas stables, ceux qui ne le sont pas sont dits radioactifs, comme par exemple un isotope du carbone, le ¹⁴C. Dans la nature, on trouve deux isotopes stables du carbone et de l'azote :

^{12}C et ^{13}C dans des proportions respectivement de 98,89% et 1,11%, et ^{14}N et ^{15}N respectivement de 99,64% et 0,36% (Fry 2006).

Selon l'endroit où l'on se trouve dans la biosphère, les rapports (R) entre les isotopes lourds et légers ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) peuvent varier. Lors d'études comme celles-ci, ce ne sont pas les rapports isotopiques eux-mêmes qui sont utilisés mais la déviation du rapport mesuré dans l'échantillon par rapport à un standard international (Fry 2006). Cette déviation notée « δ », delta, est la plus utilisée. Ces standards ont leur propre rapport isotopique, et c'est par rapport à cette valeur que l'on calcule le delta, δ . En d'autres termes, si un échantillon possède une valeur de δ de 0 pour l'azote, cela ne veut pas dire qu'il ne contient pas de ^{15}N , mais qu'il possède le même rapport $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ que l'azote atmosphérique standard, et la déviation est donc nulle.

4.2 Isotopes stables et réseaux trophiques :

Dans ce travail, les rapports isotopiques nous permettront de mieux comprendre les relations trophiques complexes qui existent entre la litière et les consommateurs de premier et de second ordre. En effet, le rapport isotopique $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ permet de distinguer les différentes sources de carbone et donc les différentes sources de nourriture des consommateurs, pour autant que ces sources aient des signatures isotopiques différentes, et le rapport $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ permet quant à lui d'estimer la position trophique des différents organismes (Post 2002, Vizzini et al. 2002). Si les sources de carbone possèdent des signatures isotopiques propres, il est possible de différencier ces sources de nourriture en mesurant le rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ chez le consommateur potentiel. Cela s'avère possible car la transmission de la signature isotopique pour le ^{13}C est assez conservative d'un niveau trophique à l'autre, avec un enrichissement de seulement 1‰ environ (Vizzini et al. 2003, Vizzini et al. 2002), mais parfois bien plus faible avec 0,4‰ (Post 2002). Pour le ^{15}N , la situation est différente. En effet, d'un niveau trophique à l'autre, l'enrichissement moyen est de 3-5‰ (Vizzini et al. 2002), mais les valeurs les plus courantes sont de l'ordre de 3,4-3,5‰ (Schmidt et al. 2004, Vizzini et al. 2003, Post 2002, Vander Zanden et al. 2001). Toutefois dans cette étude, une précision doit être apportée. En effet, bien qu'il n'existe que peu de différences d'enrichissement entre des organismes se nourrissant de plantes et des organismes se nourrissant d'animaux, il n'en va pas toujours de même pour des organismes détritivores (Vanderklift & Ponsard 2003).

Des études récentes montrent que les organismes détritivores, dont font partie ceux qui se nourrissent de litière, présentent un enrichissement en ^{15}N significativement inférieur entre chaque niveau trophique par rapport aux autres régimes alimentaires (Lepoint et al. 2006, Vanderklift & Ponsard 2003). Cette valeur d'enrichissement est d'environ 0,53‰ par niveau trophique (Vanderklift & Ponsard 2003) et des valeurs comprises entre 0 et 1‰ sont acceptables (Lepoint et al. 2006). Il faut donc rester prudent lors des interprétations des résultats car la variabilité peut dépasser cette valeur de 1‰ et il est alors difficile de clairement séparer les niveaux trophiques. Il faut également garder à l'esprit que les valeurs de rapports isotopiques varient selon l'organe au sein du même individu (Lepoint 2009, Schmidt et al. 2004). Dans l'écosystème de l'herbier à *Posidonia oceanica*, la posidonie elle-même montre un des rapports isotopiques, $\delta^{13}\text{C}$, pour le carbone les plus élevés (Lepoint et al. 2004, Vizzini et al. 2002) de tous les producteurs primaires du milieu. Les valeurs mesurées sont comprises entre -8,2‰ et -13,9‰ (Lepoint et al. 2006, Lepoint et al. 2000, Vizzini et al. 2003, Vizzini et al. 2002, Dauby 1989). La litière possède une valeur de $\delta^{13}\text{C}$ de $-12,2 \pm 1,1\%$ (Lepoint et al. 2006). Tout le reste, que ce soit les épiphytes animaux et végétaux, les algues de la litière, les algues des milieux adjacents, la matière organique en suspension, le phytoplancton, possède un $\delta^{13}\text{C}$ plus négatif (Vizzini et al. 2002, Lepoint et al. 2000, Dauby 1989) que la litière de posidonie, ce qui permet de différencier la litière des autres sources de nourriture. Cette valeur plutôt élevée de $\delta^{13}\text{C}$ vient du fait que, comme les autres Magnoliophytes marines, la posidonie peut utiliser le bicarbonate, HCO_3^- , en plus du CO_2 dissout comme source inorganique de carbone lors de la photosynthèse. Le bicarbonate a un $\delta^{13}\text{C}$ moins négatif que le CO_2 , ces valeurs sont respectivement de l'ordre de 0‰ vs. -9‰ et donc le $\delta^{13}\text{C}$ final de la posidonie, après la photosynthèse est moins négatif (Lepoint et al. 2004, Raven et al. 2002). Concernant l'azote, il est important de signaler que certains consommateurs peuvent avoir des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ très basses, parfois même plus basses que les principaux producteurs primaires de l'écosystème. Ces valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ proches de 0‰ sont probablement dues à la présence d'organismes fixateurs de N_2 atmosphérique tels que des cyanobactéries. Ces microorganismes sont consommés par divers autres organismes qui ont donc une valeur de $\delta^{15}\text{N}$ proche du 0‰ (Borowitzka et al. 2006, Lepoint et al. 2004).

5. Objectifs de l'étude :

Cette étude s'intègre dans le projet FRCF : « Implications des accumulations de litière de posidonie et des communautés microbiennes et détritivores associées dans le cycle du carbone d'un milieu marin côtier oligotrophe » qui a pour but d'évaluer l'impact des accumulations de litière de posidonie dans le cycle du C d'un écosystème côtier oligotrophe, en Corse dans la Baie de Calvi, et d'étudier l'importance de facteurs endogènes (composition en éléments nutritifs de la litière) et exogènes (communautés microbiennes et détritivores) sur les vitesses de dégradation de la litière de *Posidonia oceanica*.

Ce travail consiste en la caractérisation *in situ* des macro organismes associés à la litière, de l'évaluation de leur diversité, et de l'évaluation de la variabilité à petite échelle au sein de la litière. Cette évaluation de la variabilité à petite échelle permettra de donner une idée de la dimension minimale du patch de litière à étudier et du nombre d'échantillons à prélever pour obtenir des données cohérentes et représentatives de la communauté entière.

Ensuite, le second volet de notre étude a pour thème la meilleure compréhension des relations trophiques au sein de la communauté d'organismes associés à la litière de posidonie. Le but de cette évaluation est de déterminer les différentes sources potentielles de nourriture des organismes de la litière, et de déterminer leur position dans ce réseau trophique. Cela permettra de savoir s'il y a assimilation directe de carbone provenant des feuilles mortes de posidonie mais également de savoir si oui ou non la voie des détritux est réellement la voie majeure de transfert de matière organique de l'herbier vers les consommateurs. Cette seconde partie nous permettra de savoir si les organismes associés aux litières l'utilisent en temps que source de nourriture et d'habitat, ou simplement comme refuge. Nous évaluerons les régimes alimentaires, transferts de carbone et les positions au sein du réseau trophique par examen de contenus stomacaux combiné à des analyses de rapports isotopiques pour l'azote et le carbone au moyen d'un spectromètre de masse, l'IRMS.

3. Matériel et méthodes



1. Les sites de prélèvement :

L'échantillonnage a été réalisé près de la station STARESO (STATION de REcherches Sous-marines et Océanographiques) (Université de Liège). Cette station se trouve en Corse (voir Fig 5) à proximité immédiate de Calvi, sur la Pointe de la Revellata ($8^{\circ}45'E, 42^{\circ}35'N$).

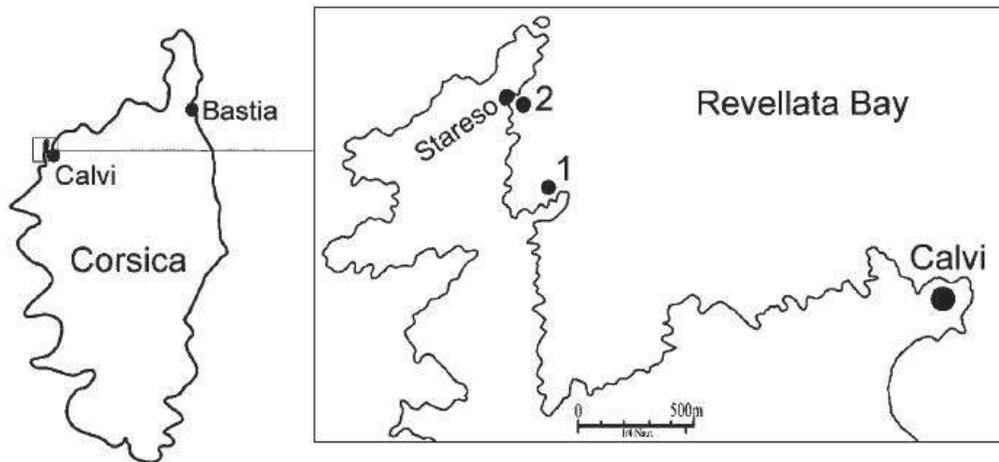


Figure 5 : Carte représentant la situation de Calvi en Corse (à gauche) et à droite le détail de la situation pointe de la Revellata par rapport à Calvi. Les points marqués -1- et -2- représentent les sites de prélèvements, respectivement appelés « Tache Oscelluccia » et « Tache STARESO ».

La baie est ouverte au nord-ouest et l'herbier de posidonie y est en très bon état, très productif et recouvre environ 2200 ha (Dauby 1989), soit 48% de la surface de la baie. Cette baie est soumise à des courants du sud vers le nord, plutôt lents de l'ordre de $4-5 \text{ cm.s}^{-1}$. L'eau est pauvre et pure dans la baie de Calvi, et la courbe des températures montre un maximum de 26° en août et un minimum de 13° en mars (Dauby 1989), ce qui est parfaitement dans la gamme de températures optimales pour la croissance des posidonies. Cet herbier est étudié depuis les années 1970, et les valeurs de densité calculées varient entre 400 pousses $\cdot \text{m}^{-2}$ à 10 mètres et 66 pousses $\cdot \text{m}^{-2}$ à 38 mètres (Dauby 1989, Gobert 2002). Les prélèvements ont été effectués sur deux sites à proximité de la station de STARESO, l'un à la pointe de l'Oscelluccia (Punta Oscelluccia) et l'autre immédiatement à la sortie du port de la station. La litière prélevée provient non pas de l'herbier lui-même, mais de taches de sable à proximité directe de l'herbier. C'est donc de la litière transportée et sa provenance nous est inconnue.

La campagne de prélèvements a été menée pendant la semaine du 16 au 23 novembre, le prélèvement 1 (pointe de l'Oscelluccia) a été effectué le 19 novembre, et le prélèvement 2 (sortie du port) a été effectué le 21 novembre.

1.1 Caractéristiques des deux sites :

- Entrée du port : la litière occupe environ 60 m² d'une tache de sable sur 9 à 14 cm d'épaisseur et est située à proximité immédiate de l'herbier par environ 8 m de fond, et se trouve contre les blocs de béton (tétrapodes) constituant la digue en face de la station.
- Pointe de l'Oscelluccia : la litière occupe environ 250 m² d'une tache de sable sur 5 à 10 cm d'épaisseur et est située par environ 12 m de fond à la face nord de la Pointe de l'Oscelluccia. Cette tache est entourée au sud par les rochers et le sable de la pointe et les autres côtés sont entourés par l'herbier.

2. Techniques de prélèvement :

Lors des plongées de prélèvement, deux méthodes différentes ont été appliquées pour la partie « diversité » et pour la partie « réseau trophique ». Pour la partie trophique, nous avons utilisé des sacs plastiques d'environ 100 litres pour prélever, à la main, de grandes quantités de litière sur chacun des deux sites. Au site 1 (Pointe de l'Oscelluccia), 3 sacs ont été prélevés tandis qu'au site 2 (entrée du port de STARESO), 1 sac a été prélevé, principalement en raison de la petite taille de la tache de litière. Ces sacs ont été ramenés en surface et déversés dans un aquarium. Pour la partie diversité, nous avons mesuré le périmètre de la tache de litière, son épaisseur à différents endroits, ainsi que sa longueur (le plus grand côté) et sa largeur (le plus petit côté). Ensuite, nous avons prélevé la litière de nouveau à la main, au moyen d'un tuyau d'environ 25 cm de diamètre (voir Fig 6) plaqué sur la litière, pour éviter le plus possible les pertes de litière et d'organismes pendant le prélèvement, mais aussi pour connaître le volume théorique de la litière prélevée. La litière récoltée était stockée dans des tonneaux étanches numérotés et ramenée en surface pour conditionnement.



Figure 6 : tuyau de 25 cm de diamètre ayant servi pour le prélèvement des échantillons de litière de la partie diversité du travail.

3. Traitement des échantillons :

3.1 Conservation :

Ces échantillons ont été conservés de deux façons différentes. Pour la partie trophique, les prélèvements ont été triés sur place et congelés (-28°C) en vue d'effectuer les mesures de rapports isotopiques et d'examiner les contenus stomacaux des invertébrés récoltés. Les échantillons de la partie diversité ont été fixés sur place au moyen de formol à 4% (eau de mer + formol 36%). Ce formol a été remplacé à l'Ulg par de l'éthanol à 99% pour la conservation.

3.2 Identification des espèces :

Tous les organismes récoltés, que ce soit pour la partie diversité ou pour la partie réseau trophique, ont été déterminés jusqu'à l'espèce dans la mesure du possible au moyen de diverses clés de détermination et guides appropriés. Les ouvrages consultés sont : la clé « Amphipoda of the Mediterranean » de S. Ruffo en 4 volumes, la clé « Handbook of the Marine Fauna of North-West Europe » de P.J. Hayward et J.S Ryland, la clé « British Marine Isopods » de E. Naylor, la clé « British Porsobranchs » d'A. Graham ainsi que différents guides des organismes de Méditerranée.

3.3 Examen des contenus stomacaux :

Des individus (n = 1 à X selon la fréquence des espèces) de chaque espèce ont été disséqués sous loupe binoculaire et le tube digestif complet (estomac+intestin) a été retiré dans la mesure du possible, en évitant d'emporter au passage les différents tissus de l'organisme. Ces tubes digestifs ont été vidés de leur contenu sur une lame porte-objet et ces contenus ont été étalés et homogénéisés dans une goutte de glycérine. Ensuite, une lamelle couvre-objet a été placée sur chaque lame, et les lames ainsi préparées ont été « scellées » par du vernis pour prévenir toute dessiccation et permettre un examen futur ou une vérification de certains contenus.

Chaque lame a ensuite été examinée au microscope optique sous des grossissements allant de 40 à 400 fois. L'abondance des différents composants des contenus stomacaux a été évaluée en utilisant une technique décrite par Wilson & Bellwood 1997. Cette technique a été adaptée à cette étude et surtout à la petite taille de nos organismes. Différentes grilles de 4 cm² contenant 100 carrés de 4 mm² a été tracée sur une feuille transparente découpée à la même dimension que les lames préparées précédemment. De ces 100 carrés, 25 ont été choisis aléatoirement et pour chaque carré, seule la catégorie dominante de matériel est prise en compte (Wilson & Bellwood 1997). Cette technique permet un examen rapide et une évaluation de l'abondance des grandes catégories de matériel rencontré, mais les constituants présents en faibles quantités ne sont pas pris en compte. L'examen de plusieurs individus permet de caractériser le régime alimentaire général de l'espèce. Pour cette étude, le matériel observé a été classé selon 5 catégories :

- Feuilles de posidonie (mortes ou vivantes)
- Matériel d'origine algale
- Matériel d'origine animale
- Sédiment
- Matériel détritique indéterminé ou biofilm

Une fois l'ensemble des 25 carrés observés, l'abondance en % de chaque catégorie a été calculée pour chaque individu (Wilson & Bellwood 1997).

3.4 Préparation des échantillons pour les mesures isotopiques :

Les individus dont le contenu digestif avait été examiné ont ensuite été conditionnés pour l'analyse de la composition isotopique. Après séchage (48h à 60°C), les individus sont broyés et la poudre obtenue a été divisée en deux parts égales quand l'organisme était calcifié. Une partie de l'échantillon est acidifiée (fumigation HCl 37% 24h) car le rapport isotopique ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) des carbonates diffère du rapport isotopique du carbone organique et n'est de plus pas lié au régime alimentaire des organismes (Soreide et al. 2006). L'aliquot non acidifié est destiné à la mesure du rapport $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ car des études montrent que l'acidification d'un échantillon modifie son rapport $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ (Pinnegar & Polunin 1999, Lepoint et al. 2006).

3.5 Mesure des rapports isotopiques :

Les mesures des rapports isotopiques du carbone et de l'azote des différents échantillons ont été effectuées au moyen d'un spectromètre de masse IR-MS (Optima, Isoprime, UK) couplé à un analyseur élémentaire C/N/S (Carlo Erba, Italie). Les compositions isotopiques sont exprimées sous forme de δ (‰) selon la formule :

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ou } \delta^{15}\text{N} = \left[\left(\frac{R \text{ standard}}{R \text{ standard}-1} \right) \right] * 1000 \quad \text{avec } R = \frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \text{ ou } R = \frac{^{15}\text{N}}{^{14}\text{N}}$$

(Fry 2006). Les standards internes utilisés pour ^{13}C et ^{15}N sont respectivement l'IAEA CH-6 (sucrose), calibré par rapport au standard international V-PDB (Vienna Pee Dee Belemnite), et l'IAEA-N2 (ammonium sulphate), calibré par rapport au standard international l'azote atmosphérique N_2 .

4. Mesure des caractéristiques de la litière :

Dans le but de déterminer les caractéristiques de la litière des deux sites de prélèvements différents, nous avons noté l'état de dégradation, l'odeur, et mesuré la longueur de 100 fragments récoltés sur chacune des taches.

Le choix de 100 fragments mesurés n'a pas été fait au hasard : en effet, ce n'est qu'à partir d'environ 70 fragments que la moyenne calculée tend à se stabiliser à sa valeur finale. Mesurer 100 fragments est donc un nombre suffisant pour avoir une bonne représentation de l'ensemble des fragments récoltés.

5. Traitement des données :

5.1 Descripteurs généraux de la structure de la communauté :

Le terme « descripteurs généraux » reprend différents paramètres tels que le nombre d'individus ou le nombre d'espèces trouvées dans chaque échantillon et à chaque site de prélèvement, mais aussi la densité des populations de chaque espèce récoltée (en nombre d'individus par m² de litière).

5.2 Indices de diversité univariés :

La diversité, la composition spécifique d'un assemblage est un phénomène complexe, régi par de nombreux facteurs, et donc multivarié. Les indices de diversité sont un moyen de réduire la composition spécifique en un nombre réduit d'indices univariés, ce qui permet d'évaluer la diversité propre d'un échantillon étudié. On peut généralement distinguer 3 grands types (JØRGENSEN et al. 2005) d'indices :

- **Richesse spécifique** : ce type d'indice se réduit à une mesure standardisée du nombre d'espèces présentes dans l'échantillon.
- **Diversité *sensu stricto*** : ce type d'indice prend en compte le nombre d'espèces présentes mais également le nombre d'individus qui les composent.
- **Equitabilité** : ce type d'indice tient compte du nombre d'espèces présentes, du nombre d'individus qui les composent, mais aussi de la façon dont les individus sont distribués au sein des différentes espèces (dominance ou non).

Dans ce travail, 3 indices ont été utilisés : l'indice de richesse spécifique de **Margalef** (d), l'indice de diversité de **Shannon-Wiener** (H') et l'indice d'équitabilité de **Simpson** ($1-\lambda'$).

5.2.1 Indice de richesse spécifique de Margalef (d):

Cet indice appartient à la première catégorie d'indices et consiste simplement en une mesure du nombre d'espèces présentes dans l'échantillon ramené au nombre total d'individus présents dans l'échantillon. Cela s'écrit :

$$d = \frac{S - 1}{\log(N)}$$

avec N l'effectif total de l'échantillon et S le nombre d'espèces présentes dans l'échantillon. Il faut noter que la valeur du « d » de Margalef varie de façon importante et non linéaire avec la taille de l'échantillon et donc il n'est pas possible de comparer les valeurs obtenues pour des échantillons de tailles différentes (Clarke & Warwick 2001).

5.2.2 Indice de diversité de Shannon-Wiener (H'):

Cet indice fait partie de la seconde catégorie d'indices et donc, en plus de tenir compte du nombre d'espèces présentes dans l'échantillon, il prend également en compte l'effectif de chaque espèce au sein de l'échantillon. Il s'écrit comme suit :

$$H' = \sum_i p_i \cdot \ln(p_i)$$

avec p_i qui représente la proportion de l'effectif total de l'échantillon appartenant à l'espèce i , c'est-à-dire le nombre d'individus de l'espèce i rapporté au nombre d'individus total de l'échantillon étudié. La valeur de cet indice est minimale ($H' = 0$) quand il n'y a qu'une seule espèce dans l'échantillon alors que la valeur maximale est théoriquement l'infini car elle est fonction du nombre d'espèces présentes au sein de l'échantillon. On peut noter que cette valeur maximale vaut $H'_{\max} = \ln(S)$, où S représente le nombre d'espèces que l'on trouve dans l'échantillon (Clarke & Warwick 2001).

Même remarque que pour l'indice de Margalef : pour être comparables, les échantillons doivent être de tailles similaires.

Dans le cadre de la DCE (Directive-Cadre Eau), une échelle générale donnant des « classes de valeurs » supposées universellement applicables et objectives a été créée. Cette échelle est reproduite dans le Tableau 1 (ci-dessous) :

| Limite inférieure | Limite supérieure | Qualificatif correspondant à la valeur de H' |
|-------------------|-------------------|--|
| 0 | 0,69 | Très faible |
| 0,69 | 1,39 | Faible |
| 1,39 | 2,08 | Moyen |
| 2,08 | 2,77 | Elevé |
| 2,77 | ln(S) | Très élevé |

Tableau 1 : classes de valeurs de H' telles qu'elles sont acceptées par la DCE (DE 2000/60), modifié d'après JØRGENSEN et al. 2005.

5.2.3 Indice d'équitabilité de Simpson (1-λ'):

Cet indice appartient à la troisième catégorie d'indices et prend donc en compte la manière dont sont distribuées les abondances parmi les différentes espèces. En d'autres termes, il permet d'évaluer la dominance ou non, d'une ou plusieurs espèces sur toutes les autres au sein d'un échantillon. Cet indice s'écrit :

$$1 - \lambda' = 1 - \left(\sum_i \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \right)$$

avec n_i qui correspond au nombre d'individus de l'espèce i et où N représente l'effectif total de l'échantillon étudié. La valeur maximale de l'indice est 1 et est atteinte si aucune espèce ne domine, et donc que toutes les espèces sont représentées par le même nombre d'individus. La valeur minimale possible est 0, et est atteinte lorsque la dominance est maximale. Remarque importante : cet indice, utilisé dans le cadre de ce travail apporte des valeurs souvent proches d'un autre indice d'équitabilité, celui de Pielou (J'). Nous avons choisi celui de Simpson plutôt que celui de Pielou car il présente un avantage considérable par rapport à ce dernier : il ne varie pas en fonction de la taille de l'échantillon (Clarke & Warwick 2001). Donc, bien que nos échantillons soient tous plus ou moins semblables, cet indice permet de supprimer cette source de variabilité possible.

5.3 Analyse de clustering agglomératif hiérarchisé :

Cette analyse a été réalisée au moyen de la routine CLUSTER du programme PRIMER© pour Windows© (v6.1.11). La base d'une analyse de clustering telle qu'elle a été réalisée dans ce travail est la similarité entre les échantillons. En effet, le principe même de ce genre d'analyse est de grouper les échantillons les plus similaires ensemble, et surtout, que la similarité entre des échantillons appartenant à un même cluster (groupe « naturel ») soit plus grande qu'entre des échantillons appartenant à des clusters différents. Dans une analyse de clustering « hiérarchisée », les différents échantillons sont groupés en clusters qui sont eux-mêmes groupés en clusters de niveau de similarité plus faibles, et ainsi de suite jusqu'à ce que l'ensemble des échantillons soit groupé dans un seul cluster de similarité faible. Le résultat de l'analyse de clustering agglomératif hiérarchisé est un dendrogramme dont l'axe des abscisses représente l'ensemble des échantillons, et dont l'axe des ordonnées représente la similarité entre les échantillons (Clarke & Warwick 2001). Dans ce travail, la matrice de similarité (basée sur le coefficient de similarité de Bray-Curtis) a été réalisée une fois sur base des données brutes, et une fois sur base des données standardisées (abondance relative). Dans le cas des données brutes, la taille de l'échantillon influence le résultat, et bien que souvent cet effet ne soit pas désiré, il s'agit tout de même d'une variable importante dans ce travail. Les prélèvements étant standardisés, cette variable est à prendre en compte pour les interprétations qui seront faites par la suite. Il faut ajouter que les données brutes et standardisées ont subi une même transformation : le remplacement de chaque valeur par sa racine carrée. C'est important dans le cas qui nous occupe car cela évite de ne tenir compte que des espèces les plus abondantes, voire d'une seule espèce la plus abondante (Clarke & Warwick 2001). Les dendrogrammes ont été construits sur base de la matrice de similarité de Bray-Curtis et sur base de l'agglomération des échantillons selon la valeur moyenne de similarité pour chaque groupe (« group-average linking »).

5.4 Analyse SIMPER :

Pour mettre en évidence les espèces dominantes de la litière et des deux prélèvements réalisés dans le cadre de ce travail, une analyse SIMPER a été réalisée au moyen de la routine SIMPER du programme PRIMER© pour Windows© (v6.1.11).

L'analyse SIMPER permet également de déterminer les espèces typiques de chacun des prélèvements sur base de leur contribution à la similarité entre les échantillons de ces prélèvements, ainsi que les espèces discriminatrices entre ces prélèvements, sur base cette fois de la dissimilarité entre les groupes d'échantillons. Une analyse SIMPER comprend deux parties : la première évalue la similarité intra-groupe pour chaque groupe sélectionné. Le pourcentage de similarité intra-groupe total est noté $\bar{\delta}_i$ tandis que l'autre valeur importante donnée par l'analyse SIMPER est notée $\bar{\delta}_i / \mathbf{SD}$ et permet de mettre en évidence les espèces typiques de chaque groupe (une espèce typificatrice possède un $\bar{\delta}_i / \mathbf{SD}$ de valeur élevée). La seconde partie de l'analyse SIMPER est tout à fait analogue à la première partie à ceci près que ce sont les espèces discriminatrices et la dissimilarité totale entre les groupes d'échantillons qui y est exprimée. Les espèces discriminatrices sont caractérisées par un $\bar{\delta}_i / \mathbf{SD}$ élevé, mais dans ce cas, $\bar{\delta}_i$ représente la valeur moyenne de contribution d'une espèce à la dissimilarité totale entre les groupes d'échantillons. Il faut préciser que pour ce travail, la limite choisie pour conserver les espèces dominantes a été : 90% de contribution totale. Autrement dit, les espèces qui, ensemble, contribuaient à au moins 90% du total d'organismes dénombrés étaient considérées comme dominantes pour l'ensemble du prélèvement.

5.5 Analyses statistiques :

Les données récoltées ne présentent pas une répartition normale (test de normalité de **Kolmogorov-Smirnov** avec $p > 0,05$ pour toutes les variables), seuls des tests non-paramétriques ont pu être effectués sur nos bases de données.

Les tests statistiques utilisés sont le test **U de Mann-Whitney** pour la comparaison de deux échantillons ($k=2$) et le test **ANOVA de Kruskal-Wallis** pour la comparaison de plusieurs échantillons ($k > 2$). Pour l'ensemble des tests statistiques, nous avons fixé la significativité des résultats obtenus à $p < 0,05$.

4. Résultats



Un total de 645 individus identifiés jusqu'à l'espèce appartenant à 37 espèces différentes ont été déterminés et répertoriés. Le Tableau 2 reprend la composition et les abondances pour chaque échantillon.

| | | | Tache 1 | | | | | Tache 2 | | | |
|------------------------------------|--------------------------|------------------------------------|---------|-------|-------|-------|-------|---------|-------|-------|-------|
| | | Espèce | Ech 1 | Ech 2 | Ech 3 | Ech 4 | Ech 5 | Ech 6 | Ech 7 | Ech 8 | Ech 9 |
| Crustacés | Amphipodes | <i>Gammarella fucicola</i> | 653 | 0 | 20 | 306 | 265 | 1020 | 2224 | 1510 | 1224 |
| | | <i>Gammarus aequicauda</i> | 20 | 20 | 0 | 429 | 41 | 41 | 0 | 20 | 0 |
| | | <i>Melita hergensis</i> | 143 | 20 | 0 | 143 | 41 | 224 | 41 | 20 | 0 |
| | | <i>Gammarus indéterminable</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 20 | 41 | 0 |
| | Isopodes | <i>Jaera nordmanni</i> | 122 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 102 | 0 | 0 |
| | | <i>Synisoma appendiculatum</i> | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Idotea baltica basteri</i> | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Sphaeroma serratum</i> | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 20 | 0 | 20 | 0 |
| | | <i>Anthuridae (Anthura sp.)</i> | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Leptostracés | <i>Nebalia bipes</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 367 | 82 | 837 |
| Décapodes | <i>Athanas nitescens</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 20 | 0 | |
| Mollusques | Gastéropodes | <i>Alvania lineata</i> | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 61 | 0 |
| | | <i>Arca noae</i> | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Bittium reticulatum</i> | 82 | 0 | 20 | 20 | 265 | 0 | 653 | 347 | 82 |
| | | <i>Clanculus cruciatus</i> | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Gibbula sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 41 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Gibbula varia</i> | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Haliotis tuberculata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 |
| | | <i>Jujubinus exasperatus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 20 | 0 | 0 |
| | | <i>Lepidopleurus cajetanus</i> | 41 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Elulinidae sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Rissoa guerini</i> | 0 | 20 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Rissoa variabilis</i> | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Rissoa ventricosa</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 20 | 0 |
| | | <i>Tricolia polla</i> | 0 | 20 | 0 | 0 | 20 | 41 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Tricolia speciosa</i> | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| <i>Tricolia tenuis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 61 | 0 | 0 | | |
| Annélides | Polychètes | <i>Kefersteina cirrata</i> | 163 | 0 | 0 | 0 | 41 | 0 | 20 | 41 | 61 |
| | | <i>Chrysopetalum debile</i> | 122 | 0 | 0 | 20 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Eulalia macrocerus</i> | 41 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Eumicidae sp</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 |
| | | <i>Glycera rouxi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 |
| | | <i>Platynereis dumerilii</i> | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 61 | 41 | 20 |
| | | <i>Spionidae sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 |
| | | <i>Polychaete indéterminable 1</i> | 82 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | <i>Polychaete indéterminable 2</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 |
| <i>Polychaete indéterminable 3</i> | 41 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| TOTAL | | | 1571 | 163 | 61 | 1020 | 796 | 1408 | 3653 | 2265 | 2224 |

Tableau 1 : détail des compositions faunistiques des différents échantillons prélevés. Chaque échantillon est désigné par le code « Ech x » qui correspond à chacun des 9 prélèvements. Il est indiqué si le prélèvement provient du site 1 ou du site 2 (désigné par les noms « Tache Oscelluccia & Tache STARESO »). Les valeurs sont des nombres d'individus par m².

1. Caractéristiques de la litière des deux taches :

Le Tableau 3 et l’histogramme de la Figure 7 reprennent les caractéristiques mesurées sur les fragments de litière provenant de la Tache STARESO et de la Tache Oscelluccia.

| | Odeur et état de dégradation des fragments | Longueur moyenne des fragments |
|-------------------|---|--------------------------------|
| Tache Oscelluccia | Litière peu dégradée, fortement épiphytée et ne possédant pas d'odeur particulière de décomposition | 14,8 ± 6,8 cm |
| Tache STARESO | Litière fortement dégradée, peu épiphytée et possédant une très forte odeur de décomposition | 2,9 ± 1,1 cm |

Tableau 2 : caractéristiques des fragments de litière prélevés sur les Taches STARESO et Oscelluccia comprenant l'état de décomposition, l'odeur, ainsi que les longueurs moyennes ± écart-types des fragments récoltés.

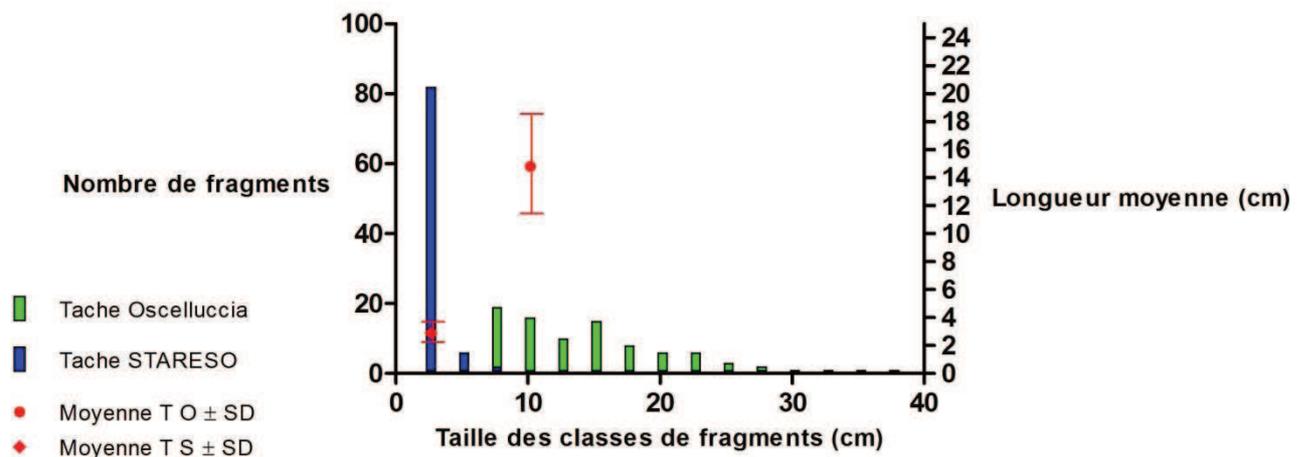


Figure 7 : histogramme combiné des longueurs des fragments de litière de posidonie prélevés sur les Taches Oscelluccia et STARESO (respectivement en vert et en bleu) et organisées par classes de longueurs les plus abondantes. Les moyennes ± écart-types de longueur des fragments de litière mesurés sont représentées à hauteur des médianes des longueurs les plus fréquemment mesurées de l’histogramme. L’axe gauche des ordonnées se réfère aux nombres de fragments entrant dans les différentes classes de longueurs, et l’axe droit des ordonnées se réfère aux longueurs moyennes mesurées des fragments de litière.

Les deux taches présentent des différences assez marquées du point de vue de leurs caractéristiques propres. Il faut ajouter qu’un test U de Mann-Whitney confirme que la moyenne des longueurs des fragments de la Tache Oscelluccia est significativement ($p < 0,05$) plus grande que la moyenne des longueurs des fragments de la Tache STARESO.

La Figure 7 montre une plus large répartition des longueurs de fragments à la Tache Oscelluccia qu'à la Tache STARESO.

2. Descripteurs généraux et indices univariés :

Le Tableau 4 reprend les valeurs des descripteurs généraux de la communauté ainsi que les valeurs des différents indices univariés de diversité. Les densités (id/m²) sont disponibles dans le Tableau 2.

| Tache | Echantillon | N | S | d | H' | 1-λ' |
|----------------------|-------------|------|----|------|------|------|
| Tache Oscelluccia | Ech 1 | 1571 | 14 | 1,77 | 2,03 | 0,79 |
| | Ech 2 | 163 | 8 | 1,37 | 2,08 | 0,88 |
| | Ech 3 | 61 | 3 | 0,49 | 1,10 | 0,68 |
| | Ech 4 | 1020 | 9 | 1,16 | 1,52 | 0,71 |
| | Ech 5 | 796 | 12 | 1,65 | 1,85 | 0,77 |
| | Ech 6 | 1408 | 8 | 0,97 | 0,98 | 0,45 |
| Tache STARESO | Ech 7 | 3653 | 14 | 1,59 | 1,33 | 0,59 |
| | Ech 8 | 2265 | 14 | 1,68 | 1,29 | 0,53 |
| | Ech 9 | 2224 | 5 | 0,52 | 0,96 | 0,55 |

Tableau 3 : nombre d'individus par mètre carré (N), nombre d'espèces (S) et valeurs de l'indice de richesse spécifique de Margalef (d), de l'indice de diversité de Shannon-Wiener (H') et de l'indice d'équitabilité de Simpson (1-λ') pour chaque échantillon prélevé dans le cadre de ce travail.

D'après les valeurs obtenues et exprimées dans le Tableau 4, on peut constater rapidement plusieurs choses : tout d'abord, nous trouvons une plus grande densité moyenne d'organismes dans les échantillons de la Tache STARESO (**2714 ± 813 id/m²**) que dans les échantillons de la Tache Oscelluccia (**837 ± 626 id/m²**). Ensuite, l'indice de Shannon-Wiener montre des valeurs moyennes plus élevées pour les échantillons de la Tache Oscelluccia (**1,59 ± 0,47**) que pour les échantillons de la Tache STARESO (**1,19 ± 0,2**). Nous pouvons donc dire, en nous référant à l'échelle présentée dans le Tableau 1 que la Tache Oscelluccia se trouve dans la catégorie « diversité moyenne » alors que la Tache STARESO se trouve dans la catégorie « diversité faible ». Et pour terminer nous voyons que les valeurs moyennes de l'indice de Simpson sont plus faibles pour les échantillons de la Tache STARESO (**0,56 ± 0,03**) que pour les échantillons de la Tache Oscelluccia (**0,71 ± 0,15**).

Aucune tendance ne ressort de l'examen de l'indice de richesse spécifique de Margalef ni du nombre d'espèces rencontrées dans les différents échantillons.

En d'autres termes, après l'examen de ces différents descripteurs et indices, nous pouvons remarquer qu'il existe une assez grande variabilité entre les échantillons, et que les échantillons de la Tache Oscelluccia présentent une diversité globalement plus élevée ainsi qu'une densité globalement plus faible que les échantillons de la Tache STARESO. Les échantillons de la Tache STARESO présentent également, globalement, une plus grande tendance à la dominance d'une ou plusieurs espèces (indice de Simpson plus faible) que les échantillons de la Tache Oscelluccia (indice de Simpson plus élevé).

3. Clustering agglomératif hiérarchisé :

La Figure 8 est le dendrogramme obtenu après les analyses de clustering agglomératifs hiérarchisés effectuées sur les données brutes (nombres d'individus). Les différents paramètres utilisés pour ces analyses ont déjà été détaillés au **point 3.5.3** de la **page 24**.

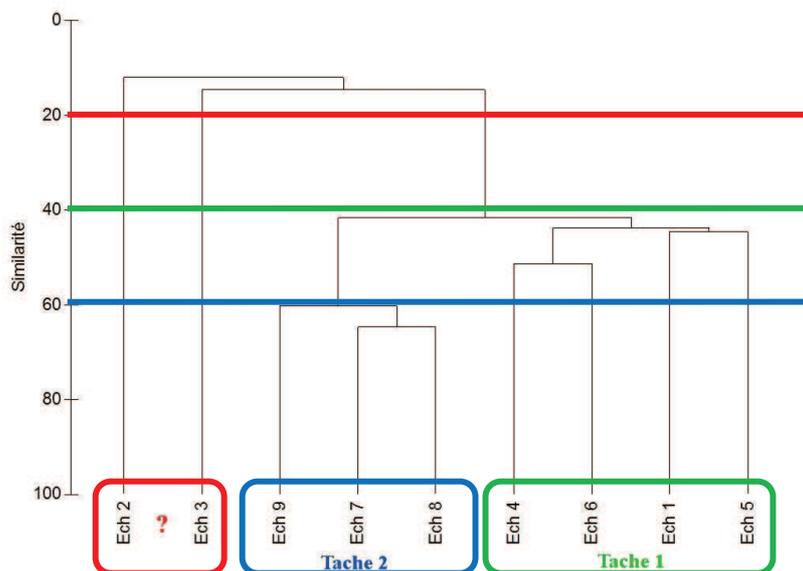


Figure 8: dendrogramme obtenu suite à l'analyse de clustering agglomératif hiérarchisé réalisé sur les données brutes. Les échantillons sont désignés par le code « Ech x ». L'axe des ordonnées représente les valeurs du coefficient de similarité de Bray-Curtis (%). Les barres de couleurs horizontales représentent des niveaux arbitraires de similarité (en bleu, 60% ; en vert, 40% et en rouge, 20%).

La Figure 8 montre que les différents échantillons prélevés sont regroupés en 3 clusters principaux. Le premier est constitué des échantillons 7, 8 et 9 avec une similarité

d'environ **60,4%** et constitue donc le cluster des échantillons de la Tache STARESO. Les deux autres sont constitués respectivement des échantillons 4 et 6, et des échantillons 1 et 5. Ces deux clusters forment un cluster de second niveau avec une similarité d'environ **43,9%**, et constituent le cluster des échantillons de la Tache Oscelluccia. Il faut ajouter que les échantillons 2 et 3, faisant également partie de la Tache Oscelluccia sont totalement en dehors de ces deux clusters, et ont moins de **15%** de similarité entre eux. Les échantillons 2 et 3 sont donc en dehors des clusters de la Tache STARESO et de la Tache Oscelluccia.

L'analyse réalisée sur base des données standardisées et dont nous avons retiré les données des échantillons 2 et 3 après avoir constaté des résultats analogues à ceux observés dans la figure 8, nous montre des résultats absolument semblables à 3-5% près. Les 3 clusters sont identiques, et on retrouve bien un cluster pour la Tache STARESO et un second, constitué de 2 clusters, pour la Tache Oscelluccia.

Il apparaît que les échantillons 2 et 3 sont les deux échantillons dans lesquels nous avons trouvé le moins d'espèces, et surtout, ceux où l'abondance des espèces était la plus faible.

4. Mise en évidence des espèces dominantes et typiques :

Les Crustacés dominent largement nos prélèvements et représentent 68% du total des individus récoltés. Ils sont suivis par les Mollusques qui n'en représentent que 25% et les Annélides qui n'en représentent que 7%. Les Crustacés sont largement dominés par les Amphipodes Gammaridés qui représentent pas moins de 95% des Crustacés récoltés. Dernière chose importante, une seule espèce domine très largement les Amphipodes Gammaridés. Il s'agit de l'espèce *Gammarella fucicola* qui représente 85% des Amphipodes Gammaridés récoltés. A elle seule, cette espèce représente 55% des 645 organismes récoltés et identifiés.

Huit espèces sont dominantes et contribuent à elles seules pour plus de 90% du total des organismes récoltés. Ces espèces sont, par ordre de contribution : *Gammarella fucicola*, *Nebalia bipes*, *Bittium reticulatum*, *Gammarus aequicauda*, *Melita hergensis*, *Kefersteinia cirrata*, *Jaera nordmanni* et *Platynereis dumerilii*.

Par contre, l'analyse SIMPER montre qu'aucune de ces espèces n'est clairement discriminatrice, à l'exception de *Gammarella fucicola* et *Platynereis dumerilii*, dont la valeur de $\bar{\delta}_i / SD$ est un peu plus élevée que pour les autres espèces.

Ces valeurs restant assez faibles (< 2,5), il s'agit uniquement de tendances. Le constat est identique concernant les espèces typificatrices de chacun des deux groupes d'échantillons, la seule espèce à présenter un $\bar{\delta}_i / \mathbf{SD}$ élevé (> 7,00) est *Gamarella fucicola*, pour le groupe 2, c'est-à-dire la Tache STARESO. Cette espèce est donc typique de la Tache STARESO. Les autres espèces présentent des valeurs de $\bar{\delta}_i / \mathbf{SD}$ faibles (< 1,5) et donc ne sont pas clairement typificatrices d'aucun des deux groupes d'échantillons

5. Comparaison des abondances entre les deux taches :

Le Tableau 5 donne les valeurs de **U** et de **p-value** du test non paramétrique U de Mann-Whitney qui compare les densités (id/m²) des différentes espèces dominantes des deux sites de prélèvements.

| | U | p |
|------------------------------|------|------|
| <i>Gamarella fucicola</i> | 0,00 | 0,02 |
| <i>Gammarus aequicauda</i> | 3,00 | 0,17 |
| <i>Melita hergensis</i> | 4,50 | 0,26 |
| <i>Jaera nordmanni</i> | 9,00 | 1,00 |
| <i>Nebalia bipes</i> | 0,00 | 0,02 |
| <i>Bittium reticulatum</i> | 1,50 | 0,05 |
| <i>Kefersteinia cirrata</i> | 4,50 | 0,26 |
| <i>Platynereis dumerilii</i> | 0,50 | 0,02 |

Tableau 4 : valeurs de U et de p-value pour le test U de Mann-Whitney réalisé sur base des densités des différentes espèces récoltées sur les deux sites de prélèvements.

Ce test nous révèle qu'il existe des différences, du point de vue des densités de population des espèces dominantes, entre la Tache STARESO et la Tache Oscelluccia. Le test précise également que sur les 8 espèces qualifiées de « dominantes » par l'analyse SIMPER (**point 4.4 page 30**), seules 4 expliquent de façon significative (**p < 0,05**) les différences de densités observées entre la Tache STARESO et la Tache Oscelluccia. Il s'agit des espèces : *Gamarella fucicola*, *Nebalia bipes*, *Bittium reticulatum* et *Platynereis dumerilii*. Ajoutons que ces 4 espèces sont présentes en densités significativement plus faibles dans la Tache Oscelluccia que dans la Tache STARESO.

6. Analyse des contenus stomacaux :

Sur l'ensemble des organismes disséqués, un pourcentage faible mais non négligeable (environ 15%) présentait des tubes digestifs vides. Sur les organismes restants, environ 5% présentaient un contenu stomacal insuffisamment abondant pour être analysé selon la méthode utilisée. En d'autres termes, environ 20% des tubes digestifs des organismes disséqués n'ont pas été analysés. Au final, 61 individus appartenant à 15 espèces différentes ont subi cette analyse. D'autres organismes tels que les Mollusques et les Annélides n'ont pas supporté la congélation à -28°C et ont été impossible à disséquer pour l'examen des contenus stomacaux.

Le Tableau 6 présente une estimation des contenus stomacaux moyens des différentes espèces dont le contenu stomacal a pu être analysé.

| | n | Posidonie morte | Matière végétale | Matière animale | Sédiment | Matière d'origine inconnue/BIOFILM | Présence dans le prélèvement diversité |
|--------------------------------|----|-----------------|------------------|-----------------|----------|------------------------------------|--|
| <i>Dexamine spniosa</i> | 1 | 96,0 | 4,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | NON |
| <i>Melita hergensis</i> | 3 | 49,0 | 8,0 | 13,0 | 0,0 | 30,0 | OUI |
| <i>Gammarus aequicauda</i> | 13 | 89,7 | 5,1 | 3,8 | 0,0 | 1,4 | OUI |
| <i>Gamarella fucicola</i> | 8 | 14,8 | 77,6 | 2,3 | 0,0 | 5,8 | OUI |
| <i>Idotea hectica</i> | 2 | 22,5 | 60,0 | 2,5 | 0,0 | 15,0 | NON |
| <i>Idotea baltica</i> | 4 | 50,5 | 13,0 | 33,2 | 0,0 | 3,2 | OUI |
| <i>Cirolana cranchii</i> | 1 | 9,1 | 0,0 | 81,8 | 0,0 | 9,1 | NON |
| <i>Synisoma appendiculatum</i> | 1 | 6,7 | 73,3 | 0,0 | 0,0 | 20,0 | OUI |
| <i>Zenobiana prismatica</i> | 1 | 13,3 | 26,7 | 0,0 | 0,0 | 60,0 | NON |
| <i>Cymodoce truncata</i> | 1 | 0,0 | 12,5 | 75,0 | 0,0 | 12,5 | NON |
| <i>Athanas nitescens</i> | 15 | 23,6 | 55,3 | 20,1 | 0,0 | 0,9 | OUI |
| <i>Palaemon adspersus</i> | 7 | 1,4 | 0,0 | 93,2 | 0,0 | 5,4 | NON |
| <i>Palaemon xiphias</i> | 2 | 0,0 | 45,0 | 6,3 | 0,0 | 48,8 | NON |
| <i>Pisa tetraodon</i> | 1 | 4,2 | 62,5 | 20,8 | 0,0 | 12,5 | NON |
| <i>Liocarcinus arcuatus</i> | 1 | 2,0 | 30,0 | 8,0 | 0,0 | 60,0 | NON |

Tableau 5 : estimation du pourcentage moyen de quadrats où chaque catégorie est dominante pour les différentes espèces dont le contenu stomacal a pu être analysé (voir **Matériel et Méthodes**). n représente le nombre d'individus analysés. Unité = %.

Nous pouvons voir dans le Tableau 6, que les grands groupes d'organismes (Gammars, Isopodes et Décapodes) sont différents à plusieurs niveaux.

Les **Gammars** consomment des proportions importantes mais variables de litière de posidonie morte, des proportions faibles mais variables de matière algale et globalement peu de matière d'origine animale.

Les **Isopodes** ont des contenus stomacaux assez variables, mais il s'en dégage une plus grande tendance à consommer des algues et une plus faible tendance à consommer de la litière de posidonie morte. La consommation de matière animale est très variable d'une espèce à l'autre.

Les **Décapodes** consomment tous peu de litière, certains consomment une grande proportion de matière algale, et TOUS consomment de la matière d'origine animale dans des proportions variées mais pouvant être très importantes.

Autres remarques importantes : une proportion variable du contenu stomacal de chaque espèce reste inconnue après analyse et il faut ajouter qu'aucune différence significative ($p > 0,05$) entre le contenu des organismes de la Tache STARESO et ceux de la Tache Oscelluccia n'est mise en évidence par un test U de Mann-Whitney.

7. Rapports isotopiques :

2.1 Rapports isotopiques des sources potentielles de nourriture:

Nous avons trouvé des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (en ‰) pour les sources potentielles de nourriture suivantes : feuilles vivantes de posidonie ($-13,87 \pm 1,63$), litière de posidonie morte ($-11,39 \pm 0,11$), algues sciaphiles ($-31,92 \pm 0,56$), algues photophiles ($-16,73 \pm 2,89$) et épiphytes ($-18,77 \pm 0,40$). Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ (en ‰) mesurées sont les suivantes : feuilles vivantes de posidonie ($1,04 \pm 0,30$), litière de posidonie morte ($1,44 \pm 0,84$), algues sciaphiles ($0,86 \pm 0,23$), algues photophiles ($1,80 \pm 0,66$) et épiphytes ($1,89 \pm 1,11$). Ces valeurs sont représentées dans la Figure 8. Certaines valeurs des $\delta^{15}\text{N}$ proviennent d'échantillons de Loïc Michel et Gilles Lepoint, prélevés à la même période de l'année (novembre).

2.2 Rapports isotopiques des animaux récoltés :

Dans la Figure 9, les rapports isotopiques des organismes dont le nombre d'exemplaires récoltés était supérieur ou égal à 3 sont présentés (excepté les Gastéropodes). Les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des autres organismes sont présentés en ANNEXE.

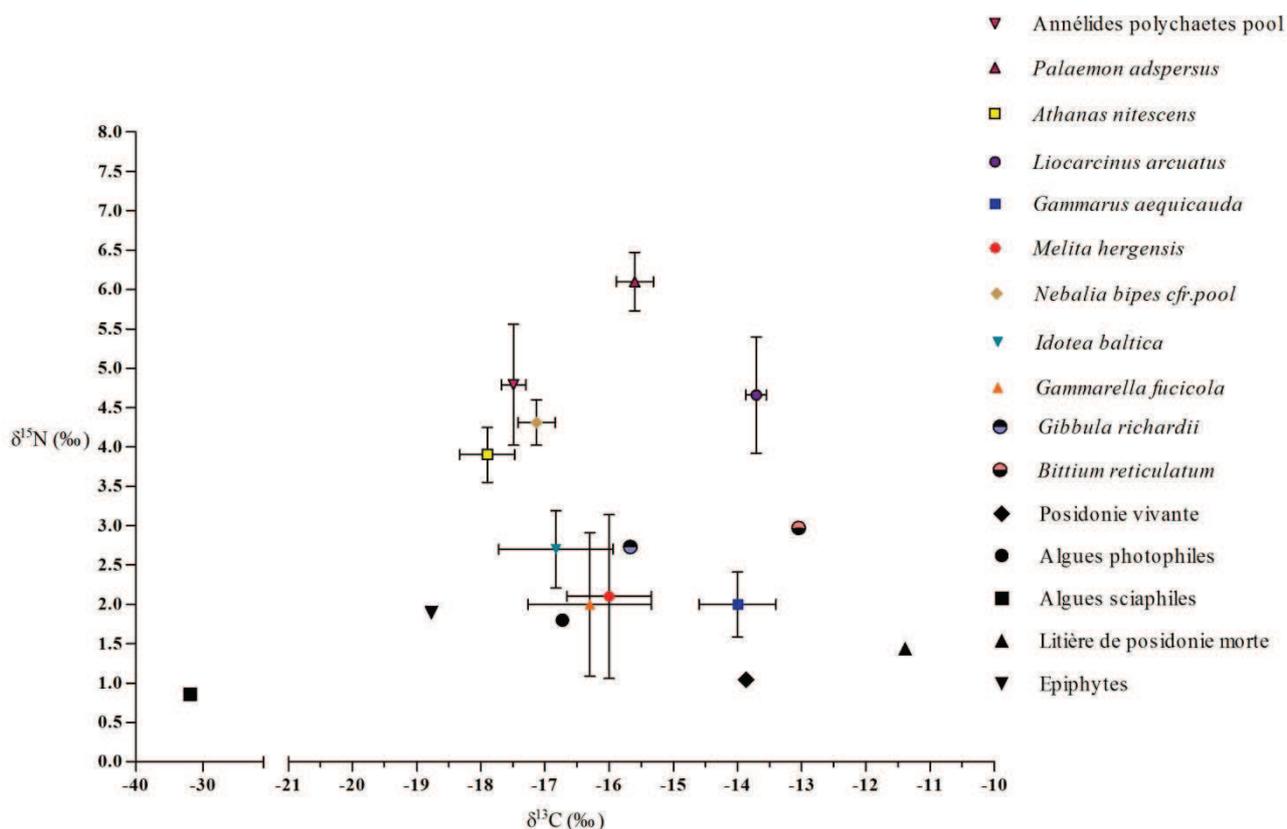


Figure 9 : $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des espèces chez qui $n > 3$ ainsi que des sources potentielles de nourriture (moyenne \pm écart-type). Toutes les valeurs ont été obtenues à partir des organismes récoltés en novembre 2009. Unités en ‰.

Les valeurs des rapports isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de ces 9 espèces sont présentées dans le Tableau 7.

| | n | $\delta^{13}\text{C}$ moyen | \pm SD | $\delta^{15}\text{N}$ moyen | \pm SD |
|-----------------------------------|----|-----------------------------|----------|-----------------------------|----------|
| <i>Melita hergensis</i> | 6 | -16 | 0,66 | 2,1 | 1,04 |
| <i>Gammarus aequicauda</i> | 20 | -14 | 0,6 | 2 | 0,41 |
| <i>Gammarella fucicola</i> | 23 | -16,3 | 0,96 | 2 | 0,91 |
| <i>Idotea baltica</i> | 5 | -16,83 | 0,89 | 2,7 | 0,49 |
| <i>Nebalia bipes cfr.pool</i> | 5 | -17,13 | 0,29 | 4,31 | 0,29 |
| <i>Liocarcinus arcuatus</i> | 3 | -13,71 | 0,16 | 4,66 | 0,74 |
| <i>Athanas nitescens</i> | 15 | -17,9 | 0,43 | 3,9 | 0,35 |
| <i>Palaemon adspersus</i> | 9 | -15,6 | 0,29 | 6,1 | 0,37 |
| <i>Annélides polychaetes pool</i> | 3 | -17,49 | 0,19 | 4,79 | 0,77 |

Tableau 6 : $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (moyenne \pm écart-type (SD)) des 9 espèces dont le $n > 3$. n représente le nombre d'individus récoltés pour chaque espèce.

Un test U de Mann-Whitney réalisé sur les données isotopiques de *Gammarella fucicola* et *Gammarus aequicauda* montre que les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de ces deux espèces ne sont pas significativement ($p > 0,05$) différentes entre la Tache STARESO et la Tache Oscelluccia.

Ces deux espèces ont été choisies car ce sont les deux seules qui présentent un nombre suffisant d'individus récoltés à chaque site de prélèvements. Les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des 9 espèces de la Tache STARESO et de la Tache Oscelluccia ne variant pas selon le site de prélèvement, les valeurs des deux sites de prélèvement ont été additionnées pour le calcul des moyennes et des écart-types.

Autre remarque : seules les espèces d'Amphipodes *Gammarus aequicauda* et *Gammarella fucicola* sont présentes en grande quantité dans les prélèvements de la Tache STARESO et de la Tache Oscelluccia. D'autres espèces sont également présentes en grande quantité mais uniquement dans un seul prélèvement comme par exemple *Athanas nitescens* et *Palaemon adspersus*, présents uniquement dans les prélèvements de la Tache STARESO.

Une ANOVA de Kruskal-Wallis montre que le $\delta^{13}\text{C}$ de *Gammarus aequicauda* est statistiquement moins négatif que celui de *Gammarella fucicola*, *Melita hergensis* et *Idotea baltica*.

Donc bien qu'aucun test statistique ne puisse être appliqué à ces données, les différences entre les deux sites de prélèvements du point de vue de la diversité des organismes qui y sont trouvés sont confirmées par les prélèvements destinés à l'analyse des réseaux trophiques. N'étant pas standardisés, il est malheureusement impossible de comparer ces prélèvements à ceux réalisés pour l'évaluation de la diversité des organismes présents.

5. Discussion



1. Diversité des organismes rencontrés :

1.1 Technique de prélèvements :

Bien que les prélèvements effectués pour évaluer la diversité des organismes de la litière aient été réalisés selon une méthode nouvelle n'ayant jamais été utilisée dans le cadre d'une étude sur la litière de feuilles mortes de posidonie, les résultats présentés sont analogues à ceux obtenus par d'autres études réalisées à ce sujet. En effet, les résultats que nous avons obtenus suivent le même schéma global au niveau de l'abondance des grands groupes d'organismes (Gallmetzer et al. 2005, M.Dimech et al. 2006). De plus, la valeur moyenne que nous avons obtenue ($H' = 1,24$) pour l'indice de Shannon-Wiener est identique à la valeur obtenue par M. Dimech en 2006 ($H' = 1,29$) à Malte.

Cependant, bien que le schéma global de diversité obtenu soit semblable à celui présenté par d'autres études similaires, les résultats ne sont pas analogues à tous points de vue. En ce qui concerne la diversité, nous avons systématiquement trouvé un nombre d'espèces plus faible que dans tous les travaux déjà réalisés dans ce domaine (Gallmetzer et al. 2005, M.Dimech et al. 2006). De plus, à surface de prélèvement similaire (environ 500 cm²) et à nombre de prélèvements égaux (extrapolés dans notre cas), Dimech et al. trouve, en 2006 à Malte, environ 4 quatre fois plus d'organismes que nous, toutes espèces confondues. Une raison possible est que notre échantillonnage a été effectué en automne, alors que la plupart des études se focalisent sur les mois d'été.

Il faut également constater que les espèces présentes dans nos prélèvements standardisés destinés aux analyses de diversité ne sont pas les mêmes que celles que nous avons capturées lors de l'échantillonnage destiné aux analyses du réseau trophique. Des espèces d'assez grande taille telles que *Athanas nitescens* et *Palaemon adspersus* sont totalement absentes des échantillons destinés à l'analyse de diversité alors qu'elles font partie des espèces dominantes du prélèvement destiné à l'analyse du réseau trophique.

Autre résultat important, le clustering agglomératif nous apprend que, si l'on ne prend pas en compte les échantillons 2 et 3 (**point 4.3 page 29-30**), l'ensemble des échantillons présente une similarité assez élevée (< 40%) ce qui pourrait s'expliquer en partie par le fait que nos prélèvements sont assez homogènes et que l'effort de prélèvement a été assez constant.

Donc, notre méthode permet d'appréhender de façon globale la diversité des organismes habitant la litière, et ce, de façon standardisée et constante. Elle permet d'avoir une bonne estimation de l'abondance des espèces les plus communes et les plus dominantes. Par contre, elle ne paraît pas aussi exhaustive (au vu du nombre assez faible d'échantillons prélevés) que d'autres techniques comme par exemple une suceuse à air comprimé, qui a fait ses preuves lors de prélèvements d'Amphipodes et de Décapodes (Sanchez-Jerez et al. 2000) mais pose problème car une grande quantité d'organismes du sédiment sont également prélevés. La question à se poser est donc la suivante : la précision actuelle de la technique suffit-elle dans le cadre d'une étude telle que la nôtre, ou est-il nécessaire d'adapter la technique de la suceuse à air comprimé pour obtenir un relevé faunistique plus exhaustif ?

1.2 Variabilité spatiale des prélèvements :

Au niveau de nos deux sites de prélèvements, nous avons mis en évidence une différence importante des caractéristiques de la litière elle-même. Les fragments de l'entrée sur port sont nettement plus dégradés que ceux de la Pointe de l'Oscelluccia. Nous pensons que cette différence de fragmentation de la litière est principalement due aux différences de paramètres physicochimiques entre les deux sites de prélèvements (voir Romero et al. 1992, Mateo and Romero 1997, Cox 2004). En effet, il est possible que la litière présente à l'entrée du port soit plus stable que celle présente à la Pointe de l'Oscelluccia (Cox 2004 et G. Lepoint com. pers). Les feuilles mortes de posidonie du port pourraient passer un temps plus long au sein même de l'herbier et y être dégradées. Ce n'est qu'ensuite qu'elles seraient exportées vers les taches de sable des environs. Les feuilles mortes de la Pointe de l'Oscelluccia passeraient peu de temps au sein de l'herbier et seraient directement exportées vers les taches de sable des environs. Nos prélèvements semblent confirmer cette hypothèse car aucun fragment de taille importante n'a été prélevé à l'entrée du port alors que le mois de novembre est le moment où la chute des feuilles se termine (Gallmetzer et al. 2005, Lepoint et al. 2006). Une autre hypothèse qui pourrait expliquer la dégradation plus avancée de la litière de l'entrée du port est l'enrichissement en nutriments de cette partie de la Pointe de la Revellata (émissaire de la station STARESO).

En effet, Greenwood et al. (2007) ont mis en évidence que la dégradation de litière en eau douce est stimulée par l'enrichissement du milieu par les nutriments. Il est possible que l'eau du port soit plus chargée en nutriments que l'eau de la Pointe de l'Oscelluccia et que la dégradation de la litière y soit plus rapide. Une dernière hypothèse pouvant expliquer en partie la différence de dégradation observée entre les deux sites est la différence de profondeur. En effet, il semble que la litière se dégrade plus rapidement à faible profondeur qu'à profondeur plus importante (Mateo and Romero 1997). Le site de l'entrée du port étant à plus faible profondeur (~8m) que le site de la Pointe de l'Oscelluccia (~12m) il est possible que cette différence de profondeur suffise à influencer la dégradation de la litière des deux sites. Il ne s'agit que d'hypothèses, mais il est probable que ces 3 facteurs jouent un rôle plus ou moins important dans la vitesse et l'état de dégradation de la litière sur nos deux sites de prélèvements.

Nos résultats nous ont également montré qu'il existait des différences entre nos deux sites de prélèvements du point de vue de l'abondance, de la densité et de la diversité des organismes rencontrés. Tout d'abord, étant donné la haute similitude entre les différents échantillons tant pour la Tache STARESO que pour la Tache Oscelluccia, nous pensons que nos prélèvements ont été effectués de façon assez homogène. Nous pensons donc que les différences obtenues proviennent majoritairement de la variabilité naturelle due aux conditions des différents milieux et non d'un biais provenant de l'échantillonnage. Notre principale hypothèse est que les différences faunistiques observées sont majoritairement dues à l'état physique de la litière elle-même (**voir ci-dessus**) et que cet état est le facteur qui influence l'abondance et la diversité des espèces rencontrées dans la litière. Une étude réalisée récemment en Corse à proximité de la station STARESO par Gallmetzer et al. expose des résultats proches de ceux obtenus dans ce travail concernant l'influence de la litière sur les organismes rencontrés. Nous pensons en effet que les organismes de la Tache Oscelluccia sont constitués principalement d'une grande variété d'organismes peu spécifiques de la litière et venant exploiter une source de nourriture nouvelle et abondante transitoirement. En effet, de nombreuses espèces de Gastéropodes, Crustacés et Annélides récoltées à la Tache Oscelluccia sont considérées comme faisant partie de la faune de l'herbier de posidonie (Gambi et al 1992, Sanchez-Jerez et al. 1999, Sanchez-Jerez et al. 2000, Como et al. 2008, Vázquez-Luis et al. 2009).

Ces espèces sont donc originaires de l'herbier, du sédiment ou d'un autre milieu proche, et se sont déplacées ou ont été transportées lors de la sénescence des feuilles (Gallmetzer et al. 2005), vers la litière nouvellement formée sur les taches de sable les plus proches. Pour la Tache STARESO, nous pensons que les espèces qui y ont été récoltées sont des colonisateurs plus anciens étant donné le caractère moins transitoire de cette tache de litière. Dans leur étude, Gallmetzer et al. (2005) ont trouvé une diversité d'organismes assez faible dans la litière très fragmentée et anoxique, mais cependant, quelques espèces telles que *Nebalia bipes*, *Gammarella fucicola* ou encore *Bittium reticulatum* y sont extrêmement dominantes. Nous trouvons des résultats analogues concernant ces espèces, et il est possible que la Tache STARESO soit dépourvue des organismes peu adaptés qui sont trouvés sur la Tache Oscelluccia. En effet, les conditions du milieu sont différentes dans la litière de la Tache STARESO car la dégradation des feuilles mortes par les bactéries et champignons peut provoquer une anoxie (Gallmetzer et al. 2005) de la litière (ou au moins d'une partie de cette litière). Cette tache de litière présentant un état plus avancé de stabilité, il est possible que les espèces que l'on y trouve soient plus adaptées à la vie dans une litière dégradée et stable au cours du temps. Par exemple, les Gastéropodes déplacés dans la litière par la chute des feuilles et trouvés à la Tache Oscelluccia sont pratiquement absents de la Tache STARESO, à l'exception de *Bittium reticulatum* d'ailleurs très largement dominant. On trouve 14 espèces de Gastéropodes dans les prélèvements de la Tache Oscelluccia alors que seulement 6 sont trouvées dans la Tache STARESO dont *B. reticulatum* qui représente environ 90% des individus de ces 6 espèces. Notre hypothèse est donc la suivante : la litière de la Tache Oscelluccia présente des organismes souvent trouvés dans différents milieux adjacents à cette tache (rocheux, sédiment, herbier) et qui s'y trouvent soit malgré eux (Gastéropodes et certains Isopodes (N.Sturaro 2005)) soit pour exploiter la matière organique en voie de décomposition et par conséquent mieux assimilable que la posidonie vivante (Dumay et al. 2002). Ces organismes laissent place, une fois que la dégradation de la litière est importante, aux espèces mieux adaptées à ces conditions nouvelles, et celles-ci dominent alors la communauté d'organismes rencontrée. Toutefois, une question subsiste : existe-t-il réellement une communauté spécifique à la litière, habitat transitoire par définition, ou est-on en présence d'un mélange d'organismes provenant des milieux adjacents mais bien adaptés à ces conditions nouvelles ?

1.3 Comparaison avec d'autres écosystèmes :

Un milieu directement adjacent à la litière déposée sur les taches de sable, l'herbier de posidonie, présente un schéma d'abondance et de diversité tout à fait différent de ce que nous avons pu observer pour la litière que nous avons prélevée. En effet, l'indice de diversité de Shannon-Wiener que nous obtenons ($H'=1,24$) est inférieur à celui déterminé par Borg et al. (2006) pour l'herbier de posidonie ($H'=3,45$). Nous pouvons constater que nos taches de litière sont dans la classe « diversité faible », tandis que l'herbier est classé dans « diversité très élevée ». Ceci est confirmé par le travail de Gambi et al. (1992) qui recense 312 espèces au sein de l'herbier entre 1 et 25 mètres tandis que nous recensons 37 espèces dans nos prélèvements destinés à l'évaluation de la diversité. Le nombre maximal d'espèces recensées que nous avons trouvé dans la littérature provient du travail de Gallmetzer et al. (2005) qui dénombre 80 espèces dans la litière, ce qui reste très inférieur aux 312 espèces trouvées dans l'herbier. D'après Gambi et al (1992), dans l'herbier, les classes d'organismes dominantes sont dans l'ordre : les Mollusques (30%), les Polychètes (27%), les Amphipodes (26%) puis viennent les Décapodes (7,6%) et les Isopodes (6,2%). Les résultats que nous obtenons pour la litière n'ont rien en commun (voir **point 4.4 page 30**) avec ces résultats concernant l'herbier de posidonie. Néanmoins, un nombre conséquent d'espèces présentes dans la litière récoltée, sont reconnues comme faisant également partie des espèces trouvées dans un herbier de posidonie.

Il faut également parler d'un autre milieu se rapprochant de la litière de posidonie de par sa structure : la litière de macroalgues. Ces algues peuvent former des accumulations importantes de phytodétritus qui peuvent supporter une communauté très dense d'organismes, jusqu'à $3,5 \cdot 10^6$ individus par mètre carré (Vetter 1997) pour la plupart, des détritivores (Tzetlin et al. 1997). Les données concernant l'abondance et la diversité des organismes présents dans ce type d'accumulation sont variables d'une étude et d'un endroit à l'autre. Vetter (1997) avance une domination très marquée des Amphipodes et des Leptostracés (99% des organismes) tandis que Tzetlin et al. 1997 expose une communauté variée, comptant plus de 50 espèces différentes. Cette communauté est dominée par les Amphipodes, et viennent ensuite les Annélides et les Mollusques. Ces études n'ayant pas été réalisées en Méditerranée, la comparaison des espèces est difficile.

Il ressort tout de même un constat important de ces études : les organismes trouvés dans ces accumulations de détritiques d'algues, sont pour la plupart, les mêmes que ceux qui sont régulièrement trouvés dans les macroalgues vivantes, toujours attachées à leur substrat. Ce serait un parallèle avec ce que nous avons observé dans ce travail, où un nombre non négligeable d'organismes prélevés sont également communs dans l'herbier de posidonie (voir aussi Como et al. 2008).

2. Le réseau trophique :

Tout d'abord, nous devons rappeler que seules 7 espèces ont pu être analysées pour leurs contenus stomacaux et pour leurs rapports isotopiques et c'est donc à leur sujet que seront posées les principales hypothèses.

Nous pouvons voir que les espèces *Melita hergensis*, *Gammarus aequicauda*, *Gammarella fucicola* et *Idotea baltica* ingèrent des quantités variables mais surtout non-négligeables de litière de posidonie. Cette valeur est même très importante pour *Gammarus aequicauda*. Les fragments de posidonie trouvés dans les contenus stomacaux sont toujours extrêmement dégradés, les cellules souvent vidées de leur contenu et jamais vertes. Cet état de dégradation avancé est un argument en faveur du rôle de ces espèces en tant que fragmenteurs mécaniques de la litière (voir aussi Lepoint et al. 2006). Cependant, bien que les données de contenus stomacaux montrent une ingestion importante de litière, les rapports isotopiques sont bien plus nuancés. En effet, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de *G. aequicauda* sont statistiquement différentes des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des autres Gammaridés et de *I. baltica*. Ceci est une indication importante : la nourriture assimilée par *G. aequicauda* est différente de celle assimilée par les autres Gammaridés et *I. baltica*. Dans notre étude, *G. aequicauda* pourrait assimiler du carbone provenant pour moitié des algues photophiles et des épiphytes ; et l'autre moitié pourrait provenir de la litière de posidonie. D'après les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, *G. fucicola*, *M. hergensis* et *I. baltica* semblent assimiler préférentiellement le carbone provenant des algues photophiles et des épiphytes des feuilles. Ces hypothèses sont en accord avec les articles de Sturaro et al (2010), Lepoint et al. (2006). Une nuance doit être apportée à cette hypothèse, car bien que la signature isotopique d'*I. baltica* suggère une consommation importante d'algues et/ou d'épiphytes, une quantité non négligeable de fragments de divers Crustacés (N. Sturaro 2005, Sturaro et al. 2010) a été trouvée dans le contenu de leurs tubes digestifs.

Nos résultats montrent également que ces espèces possèdent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ analogues et non statistiquement différentes, ce qui suggère qu'il s'agit de consommateurs primaires, principalement détritivores. La variabilité assez importante de ces valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ montre aussi le caractère opportuniste (Berezina et al. 2007) de ces organismes, ne refusant pas une certaine fraction de nourriture animale, et il est également possible que des phénomènes de cannibalisme (Lewis et al. 2010) soient courants.

Nos résultats sont également intéressants pour les 3 autres espèces dont les contenus stomacaux ainsi que les rapports isotopiques ont pu être analysés. En effet, ces organismes font partie des consommateurs de plus haut niveau que les Gammaridés et *I. baltica*.

Athanas nitescens présente un contenu stomacal varié, contenant à la fois des parts non-négligeables de fragments de posidonie morte, de matière algale et de matière animale. Nous avons remarqué que la matière animale était constituée exclusivement de foraminifères benthiques, faisant probablement partie de la microfaune épiphytique des feuilles de posidonie. Le $\delta^{13}\text{C}$ d'*A. nitescens* suggère que ce Décapode assimile du carbone provenant à la fois d'algues et d'épiphytes. Avec son $\delta^{15}\text{N}$ supérieur d'environ 1-1,5‰ (voir dans Vanderklift & Ponsard 2003) nous pouvons poser l'hypothèse qu'il s'agit donc d'un microherbivore-détrivore de niveau intermédiaire, dont le $\delta^{15}\text{N}$ est supérieur à celui des détritivores de premier niveau, probablement à cause de la consommation assez importante de foraminifères. Ce résultat est en accord parfait avec les résultats du travail de M. Coulonval (2003).

Liocarcinus arcuatus est une espèce dont l'identification des constituants du contenu stomacal a été problématique. En effet, 60% du contenu stomacal a été classé dans la catégorie de « matériel détritique indéterminé » tandis que 30% correspondait à du matériel d'origine algale. En effet, bien que ce matériel ne nous semblait pas d'origine algale, il ne nous a pas été possible d'affirmer de façon certaine qu'il s'agissait de matière d'origine animale. Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et de $\delta^{13}\text{C}$ nous permettent de poser une hypothèse. Nous pensons que *L. arcuatus* est un consommateur de niveau intermédiaire, consommant une quantité non-négligeable d'algues, et dont le reste du régime alimentaire pourrait être constitué d'organismes animaux de niveaux trophiques inférieurs. L'article de Freire et al. (1996) pose une hypothèse similaire à la nôtre et indique, de plus, que *L. arcuatus* se nourrit principalement d'algues et d'invertébrés ne possédant pas d'exosquelette.

Le $\delta^{13}\text{C}$ de l'espèce montrant une valeur similaire à celle que nous avons déterminée pour *B. reticulatum*, il est possible que les Gastéropodes constituent une partie du carbone animal assimilé par *L. arcuatus*. Les 60% inconnus du contenu stomacal pourraient être en partie constitués de tissus dégradés de Gastéropodes. Nous pensons donc que *L. arcuatus* est un prédateur possible de Gastéropodes, mais dont les algues constituent également une part importante du carbone assimilé.

Palaemon adspersus, un autre Décapode, présente un contenu stomacal très différent des 6 autres espèces présentées. En effet, plus de 90% du contenu stomacal est constitué de matière animale. Nous avons noté que cette matière animale est constituée exclusivement de morceaux de Crustacés. Nous avons reconnu des Hydracariens entiers, des morceaux d'Amphipodes, de Copépodes, mais également des morceaux de Crustacés indéterminables de taille supérieure. Les morceaux d'Amphipodes provenaient la plupart du temps de Gammaridés *G. fucicola* et *M. hergensis*. Ce constat est soutenu par les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ des deux espèces. En effet, le $\delta^{13}\text{C}$ de *P. adspersus* est proche de celui de *G. fucicola* et *M. hergensis*. Notre hypothèse est la suivante : *P. adspersus* est un consommateur de second niveau, qui consomme des Amphipodes et d'autres petits Crustacés. Cette hypothèse est en accord avec les articles de Guerao (1993-1994), Vizzini et al. (2002) et M. Coulonval (2003).

Les données isotopiques disponibles pour deux espèces de Gastéropodes, *Bittium reticulatum* et *Gibbula richardii* semblent indiquer que ces deux espèces assimilent leur carbone de différentes sources potentielles. En effet, *B. reticulatum* pourrait assimiler du carbone provenant à la fois des algues photophiles-épiphytes et de la litière de posidonie morte, tandis que dans le cas *G. richardii*, la litière semble être de moindre importance. Aucun contenu stomacal n'a pu être observé étant donné l'état de dégradation des organismes après congélation et donc aucune précision ne peut être apportée pour appuyer ces hypothèses. Il semble néanmoins possible, vu les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$, que ces organismes sont des herbivores ou des herbivores-détritivores. La nature précise (biofilm vs. macro organismes) de la nourriture reste inconnue.

Nous devons encore dire un mot sur *Nebalia bipes* et sur les annélides polychètes pour lesquels des mesures de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ont été réalisées. Tout d'abord, nous pensons d'après nos résultats qu'il est possible que *N. bipes* et les annélides polychètes (pool de différentes espèces probables) soient des consommateurs de second niveau ou de niveau intermédiaire. Leurs valeurs de $\delta^{15}\text{N}$, proches de celles de *L. arcuatus* et *A. nitescens*, vont dans le sens de cette hypothèse.

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ suggèrent que le carbone assimilé par ces deux taxons est primitivement d'origine algale et/ou épiphytique. Etant donné qu'aucun article traitant du régime alimentaire de *N. bipes* n'a été trouvé dans la littérature et que les espèces constituant le pool d'annélides polychètes sont inconnues, nous n'avons aucune autre interprétation fiable à faire au sujet de ces espèces.

La Figure 10 représente le modèle du réseau trophique constitué par les 7 espèces principales (et deux Gastéropodes) qui ont fait l'objet d'hypothèses dans ce travail.

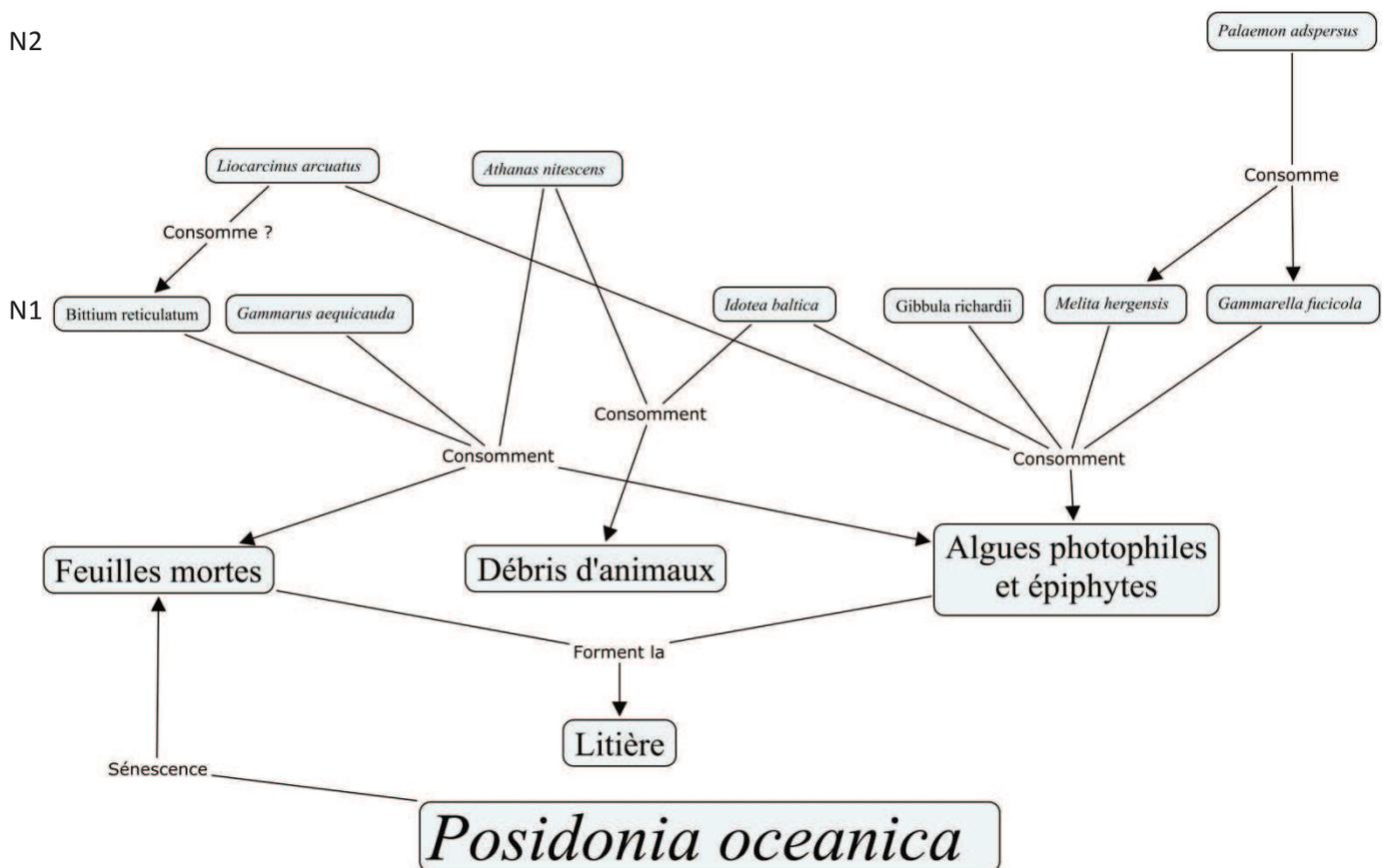


Figure 10 : représentation schématique du modèle de réseau trophique de la litière de feuilles mortes de posidonie basée sur les résultats correspondant aux 7 espèces dont des données sont disponibles pour les contenus stomacaux et les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$. Les codes N1 et N2 représentent le niveau trophique des organismes situés au même niveau sur le schéma.

Nous pouvons remarquer que la plupart des animaux (11/15) dont les contenus stomacaux ont été examinés ingèrent une fraction non négligeable de litière de posidonie morte, et bien que leurs $\delta^{13}\text{C}$ suggèrent dans certains cas une assimilation préférentielle du carbone provenant d'autres sources potentielles, la litière n'est jamais réellement exclue.

L'exemple de *G. fucicola* mis en évidence par Lepoint et al. (2006) résume bien cette situation. En effet, après la résolution des équations de mélange, il apparaît que, bien que le $\delta^{13}\text{C}$ soit en faveur d'une assimilation de carbone exclusivement provenant de matière algale et épiphyte, la litière représente tout de même environ 20% du carbone assimilé, ce qui n'est pas négligeable. Nous pouvons donc dire, au vu des valeurs similaires de $\delta^{13}\text{C}$ pour la plupart des organismes étudiés dans ce travail, que la litière ingérée n'est pas assimilée avec autant d'efficacité par toutes les espèces. Mais cette litière, bien qu'en partie non-assimilée, est tout de même fragmentée, dégradée mécaniquement (Lepoint et al. 2006) par ces organismes et cela participe donc à une augmentation de la surface disponible pour les micro-organismes qui pourront à leur tour dégrader la litière plus en profondeur. Ces quelques pourcents d'assimilation sont importants pour le flux de carbone au sein de la chaîne trophique, car additionnés, au fur et à mesure de la dégradation de la litière, cela peut représenter une fraction importante de carbone qui est transmis depuis l'herbier, vers les niveaux trophiques supérieurs, par les détritivores.

Suite à ce travail, nous avons pu mettre en évidence la complémentarité entre l'analyse des contenus stomacaux et la mesure des rapports isotopiques. En effet, ces deux techniques ont leurs avantages et leurs inconvénients et une utilisation complémentaire semble indispensable pour pouvoir proposer un modèle fiable de réseau trophique.

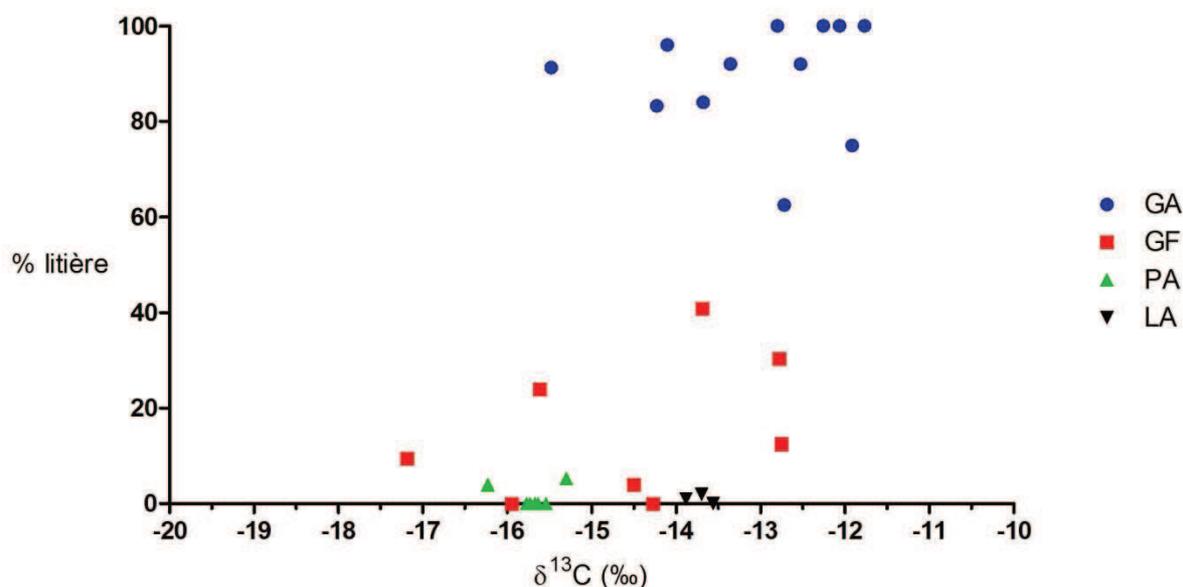


Figure 11 : % de quadrats dans lesquels la posidonie morte domine, en fonction du $\delta^{13}\text{C}$ pour différentes espèces d'invertébrés. Les codes GA, GF, PA et LA correspondent respectivement à *Gammarus aequicauda*, *Gammarella fucicola*, *Palaemon adspersus* et *Liocarcinus arcuatus*.

La Figure 11 montre que, comme l'avait déjà démontré N. Sturaro (2005) et Lepoint et al. (2006), la présence d'une source donnée de carbone dans le tube digestif d'un organisme n'est pas toujours reflétée par les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ mesurées. Nous voyons que, si le contenu stomacal semble être en accord avec les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de *G. fucicola* et *G. aequicauda*, cela ne fonctionne plus dans le cas d'organismes de niveaux trophiques différents. Nous voyons que *G. aequicauda* et *L. arcuatus* ont une valeur de $\delta^{13}\text{C}$ analogue, ce qui pourrait à première vue signifier un régime alimentaire similaire, mais l'analyse des contenus stomacaux montre que *L. arcuatus* est un carnivore consommateur probable de Gastéropodes. Donc, bien que la source de carbone primaire soit peut-être identique entre ces deux organismes, le $\delta^{13}\text{C}$ ne reflète pas un régime alimentaire similaire. Nous pouvons aussi noter que le $\delta^{13}\text{C}$ permet d'indiquer si une espèce est plutôt stricte ou plutôt diversifiée dans son assimilation de carbone. L'exemple de *G. fucicola* permet de remarquer que, bien que le pourcentage de quadrats dans lesquels la posidonie morte domine soit relativement constant (0-40%), le $\delta^{13}\text{C}$ présente une variabilité importante (5‰). C'est donc la combinaison des deux types d'analyses qui permet d'établir le lien trophique possible entre les différents organismes d'une communauté donnée.

. Pour pouvoir disposer d'une vision encore plus détaillée à ce sujet, l'utilisation d'un modèle de mélanges est conseillée, pour calculer les contributions (%) potentielles de chaque source de carbone pour chaque espèce. Une méthode informatique expliquée par Phillips & Gregg (2003) et Phillips et al. (2005) et basée sur la résolution d'équations de mélanges par le programme informatique (ISOSOURCE©) de leur conception (disponible sur <http://www.epa.gov/wed/pages/models/isosource/isosource.htm>) aurait permis d'estimer une valeur moyenne (%) de contribution de chaque source de nourriture potentielle, et ce, pour chaque espèce.

Nous avons ensuite remarqué qu'un effort de prélèvement plus important aurait sans doute permis de récolter plus d'organismes et de disposer de mesures pour plus de 7 espèces. En effet, nous ne posons ici d'hypothèses qu'au sujet de seulement 7 espèces sur les 26 que nous avons récoltées en vue des analyses de contenus stomacaux et de rapports isotopiques. Ces espèces sont les plus dominantes, mais le réseau trophique comprend également un grand nombre d'espèces moins abondantes mais tout aussi importantes.

C'est pourquoi, en vue de disposer d'une vision plus globale et plus complète, il serait intéressant de disposer d'assez de mesures pour pouvoir intégrer ces nombreuses espèces à de futures analyses.

Nous avons également noté que les résultats concernant les analyses de contenus stomacaux et les mesures de rapports isotopiques ne suivent pas le même schéma que les résultats du volet « diversité » de ce travail. En effet, aucune différence entre les mesures effectuées sur les organismes prélevés à la Tache STARESO et ceux prélevés à la Tache Oscelluccia ne peut être mise en évidence. Cela signifie donc que : bien que le milieu de vie (la litière) de ces organismes possède des propriétés physiques différentes d'une tache à l'autre, et bien que la diversité et l'abondance des organismes sont également modifiées, cela n'influencerait ni la nourriture ingérée, ni la(les) source(s) de carbone assimilée(s) par ces organismes. Nous pensons donc que la modification des propriétés de la litière qui engendre une modification de la communauté présente ne modifie pas l'abondance et la disponibilité des différentes sources de nourriture nécessaires à la survie des espèces. Cette hypothèse serait en accord avec Kaufman et al. (2008) qui démontre un changement des rapports isotopiques marqué dans le cas de modifications de l'abondance et du type de nourriture disponible pour peu que celle-ci possède un rapport isotopique différent.

6. Conclusion et perspectives



L'objectif de ce travail était de caractériser *in situ* la communauté d'organismes présente dans la litière de feuilles mortes de posidonie, d'évaluer leur diversité, leur abondance et d'évaluer la variabilité à petite échelle de ces paramètres. Le second objectif était de caractériser les relations trophiques existant entre les différents organismes constituant la communauté en place dans la litière.

Nous avons tout d'abord pu valider notre méthode de prélèvement standardisée en tant que moyen rapide et efficace d'obtenir un broyage global des espèces communes et les plus abondantes de la litière. Bien que cette méthode ne soit pas la plus exhaustive (voir **point 5.1.1 page 36**), elle permet d'obtenir des résultats globalement tout à fait analogues à ceux des études déjà menées dans le même domaine.

Nous estimons cependant qu'il est nécessaire d'augmenter le nombre d'échantillons prélevés et ce, pour chaque site d'échantillonnage. Cela permettrait de disposer de plus d'organismes présents en nombre suffisant pour être intégrés aux analyses et donc d'avoir une vision plus détaillée de la communauté des organismes de la litière.

Nous avons mis en évidence une forte dominance des organismes détritivores, et plus particulièrement des Amphipodes Gammaridés qui représentent environ 65% des 645 organismes récoltés pour la partie « diversité » de ce travail. L'espèce *Gamarella fucicola* est très largement dominante car représentant à elle seule environ 55% du total d'organismes récoltés. Nous avons également mis en évidence qu'une différence non-négligeable existe entre les échantillons de nos deux sites de prélèvements. Ces différences au niveau de la diversité des organismes rencontrés, de leur densité de population et du niveau de dominance de quelques espèces, nous paraissent expliquées, en partie au moins, par les différences des caractéristiques physiques de la litière elle-même aux deux sites de prélèvements. Nous pensons qu'une litière plus dégradée et plus stable dans laquelle les conditions physicochimiques peuvent être difficiles (anoxie,...) pourrait engendrer une diversité moindre, une abondance plus élevée des espèces présentes et une tendance plus grande à la dominance de la communauté par un faible nombre d'espèces, qu'une litière faiblement dégradée.

Nous estimons qu'un suivi des deux sites de prélèvements au cours de l'année serait nécessaire pour permettre de valider cette hypothèse de façon plus robuste. Cela nous permettrait également d'attester que nos hypothèses ne sont pas valables uniquement pendant une saison particulière, mais peuvent être vérifiées au fil de l'année de façon constante, et même, à d'autres sites de prélèvements.

Nous avons également confirmé le régime alimentaire détriticide des Amphipodes Gammaridés par les analyses de contenus stomacaux et les isotopes stables. Bien que peu d'espèces aient été assez abondantes pour prendre part aux analyses, nous avons pu mettre en évidence l'existence de niveaux trophiques supérieurs (voir Fig 11) au sein de la litière. Selon nos résultats et interprétations, deux espèces d'Amphipodes Gammaridés et probablement plusieurs espèces de Gastéropodes seraient consommées par au moins deux organismes différents de niveau trophique supérieur, deux Décapodes. Nous pouvons également mettre en évidence que bien que l'ingestion de feuilles de posidonie mortes soit fréquente, l'assimilation du carbone provenant de la litière est assez rare mais non-négligeable, parmi les espèces qui ont fait l'objet d'analyses. Nous sommes donc en présence d'une communauté assez complexe, constituée de diverses sources potentielles de nourriture, de consommateurs détritiques, d'organismes intermédiaires entre détritiques et prédateurs et d'organismes prédateurs vrais.

Dans le cadre de ce volet consacré aux relations trophiques existant entre les différents organismes de la communauté de la litière, nous pensons qu'il est important d'augmenter l'effort de prélèvement pour pouvoir intégrer un nombre bien plus important d'espèces à cette analyse et à nos hypothèses. En effet, cela nous permettra d'avoir une vision plus globale de l'origine et des transferts de carbone au sein de la communauté. L'utilisation d'un modèle de mélanges nous semble également une autre étape importante vers une connaissance plus approfondie de l'origine, l'assimilation et les flux de carbone au sein de la litière.

Références



- Anesio AM, Abreu PC, Biddanda BA (2003) The role of free and attached microorganisms in the decomposition of estuarine macrophyte detritus. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 56:197-201
- B.Fry (2006) *Stable isotope ecology*, Springer edn. Springer, New York
- Berezina N (2007) Food spectra and consumption rates of four amphipod species from the North-West of Russia. *Fundamental and Applied Limnology* 168:317-326
- Borg JA, Rowden AA, Attrill MJ, Schembri PJ, Jones MB (2006) Wanted dead or alive: high diversity of macroinvertebrates associated with living and 'dead' *Posidonia oceanica* matte. *Marine Biology* 149:667-677
- C.denHartog, J.Kuo (2006) Taxonomy and Biogeography of Seagrasses. In: Springer (ed) *Seagrasses : Biology, Ecology and Conservation*. Springer, pp 1-23
- C.F.Boudouresque (2006) Les herbiers à *Posidonia oceanica*. In: LIBERO S (ed) *Préservation et conservation des herbiers à Posidonia oceanica*. RAMOGE pub, pp 10-21
- C.F.Boudouresque, A.Meinesz (1982) Découverte de l'herbier de Posidonies. In, vol. 4, *Cahiers du Parc National de Port Cros* edn, pp 1-79
- Cardona L, Garcia M (2008) Beach-cast seagrass material fertilizes the foredune vegetation of Mediterranean coastal dunes. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 34:97-103
- Cardona L, Revelles M, Sales M, Aguilar A, Borrell A (2007) Meadows of the seagrass *Posidonia oceanica* are a significant source of organic matter for adjoining ecosystems. *Marine Ecology-Progress Series* 335:123-131
- Carlier A et al. (2007) A seasonal survey of the food web in the Lapalme Lagoon (northwestern Mediterranean) assessed by carbon and nitrogen stable isotope analysis. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 73:299-315
- Cebrian J, Duarte CM (2001) Detrital stocks and dynamics of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the Spanish Mediterranean. *Aquatic Botany* 70:295-309
- Clarke K. R. & Warwick R. M., 2001: *Change in marine communities : an approach to statistical analysis and interpretation* - 2nd edition. Primer-E, Plymouth, 165 pp.
- Como S, Magni P, Baroli M, Casu D, De Falco G, Floris A (2008a) Comparative analysis of macrofaunal species richness and composition in *Posidonia oceanica*, *Cymodocea nodosa* and leaf litter beds. *Marine Biology* 153:1087-1101
- Coulonval, M. (2003). Etude de l'ingestion et de l'assimilation de crustacés décapodes de la baie de Calvi par l'analyse comparative de contenus stomacaux et des isotopes stables. Mémoire de DES en Sciences naturelles pour les PVD, Faculté des Sciences, Ulg: 54 p.

- Cox, AS. (2004). Dynamique et composition faunistique de la litière et des banquettes de *Posidonia oceanica* en baie de Calvi. Etude préliminaire. Mémoire de DEA en Science, Faculté des Sciences, Ulg: 38 p.
- D.Bay (1984) A field study of the growth dynamics and productivity of *Posidonia oceanica* (L.) Delile in Calvi Bay, Corsica. In, vol. 20, Aquatic Botany edn, pp 43-64
- D.W.Klumpp, R.K.Howard, D.A.Pollard (1989) Trophodynamics and nutritional ecology of seagrass communities. In: Elsevier (ed) Biology of seagrasses. Elsevier, Amsterdam, pp 394-457
- Dauby P (1989) The stable isotope carbon ratios in benthic food webs of the gulf of Calvi, Corsica. Continental Shelf Research 9:181-195
- Den Hartog C., 1970: The seagrasses of the world. Verh. Kon. Ned. Akad. Wetens. Afd. Naturk.Ser. 2, 59 (1): 1-275.
- Duarte CM, Chiscano CL (1999) Seagrass biomass and production: a reassessment. Aquatic Botany 65:159-174
- Dumay O, Fernandez C, Pergent G (2002) Primary production and vegetative cycle in *Posidonia oceanica* when in competition with the green algae *Caulerpa taxifolia* and *Caulerpa racemosa*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 82:379-387
- Elkalay K et al. (2003) A model of the seasonal dynamics of biomass and production of the seagrass *Posidonia oceanica* in the Bay of Calvi (Northwestern Mediterranean). Ecological Modelling 167:1-18
- Freire J, Sampedro MP, GonzalezGurriaran E (1996) Influence of morphometry and biomechanics on diet selection in three portunid crabs. Marine Ecology-Progress Series 137:111-121
- G.Diviacco, L.Tunesi, C.F.Boudouresque (2006) Feuilles mortes de *Posidonia oceanica*, plages et réensablement. In: LIBERO S (ed) Préservation et conservation des herbiers à *Posidonia oceanica*. RAMOGE pub, pp 61-68
- Gacia E, Duarte CM (2001) Sediment retention by a mediterranean *Posidonia oceanica* meadow: The balance between deposition and resuspension. Estuarine Coastal and Shelf Science 52:505-514
- Gallmetzer I, Pflugfelder B, Zekely J, Ott JA (2005) Macrofauna diversity in *Posidonia oceanica* detritus: distribution and diversity of mobile macrofauna in shallow sublittoral accumulations of *Posidonia oceanica* detritus. Marine Biology 147:517-523
- Gambi MC, Lorenti M, Russo GF, Scipione MB, Zupo V (1992) Depth and seasonal distribution of some groups of the vagile fauna of the *Posidonia oceanica* leaf stratum: structural and trophic analyses. Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I 13:17-39

- Gobert S., 2002: Variations spatiale et temporelle de l'herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile (Baie de la Revellata - Calvi - Corse). Thèse de Doctorat en Sciences, Ulg, 207 pp.
- Greenwood JL, Rosemond AD, Wallace JB, Cross WF, Weyers HS (2007) Nutrients stimulate leaf breakdown rates and detritivore biomass: bottom-up effects via heterotrophic pathways. *Oecologia* 151:637-649
- Guerao, G., 1993-1994. Feeding habits of the prawns *Processa edulis* and *Palaemon adspersus* (Crustacea, Decapoda, Caridea) in the Alfacs Bay, Ebro Delta (NW Mediterranean). *Misc. Zool.*, 17: 115-122.
- Havelange S, Lepoint G, Dauby P, Bouquegneau JM (1997) Feeding of the sparid fish *Sarpa salpa* in a seagrass ecosystem: Diet and carbon flux. *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I* 18:289-297
- Heck KL et al. (2008) Trophic Transfers from Seagrass Meadows Subsidize Diverse Marine and Terrestrial Consumers. *Ecosystems* 11:1198-1210
- Heck KL, Valentine JF (2006) Plant-herbivore interactions in seagrass meadows. In, vol. 330. Elsevier Science Bv, pp 420-436
- Hyndes GA, Lavery PS (2005) Does transported seagrass provide an important trophic link in unvegetated, nearshore areas? *Estuarine Coastal and Shelf Science* 63:633-643
- JØRGENSEN S. E., XU F.-L., SALAS F. & MARQUES J. C., 2005: Application of indicators for the assessment of ecosystem health. In JØRGENSEN S. E., COSTANZA R. and XUF.-L. (Eds.): *Handbook of ecological indicators for assessment of ecosystem health*, pp 5-66.
- Kaufman MR, Gradinger RR, Bluhm BA, O'Brien DM (2008) Using stable isotopes to assess carbon and nitrogen turnover in the Arctic sympagic amphipod *Onisimus litoralis*. *Oecologia* 158:11-22
- Lemke AM, Lemke MJ, Benke AC (2007) Importance of detrital algae, bacteria, and organic matter to littoral microcrustacean growth and reproduction. *Limnology and Oceanography* 52:2164-2176
- Lepoint G, Cox AS, Dauby P, Poulicek M, Gobert S (2006) Food sources of two detritivore amphipods associated with the seagrass *Posidonia oceanica* leaf litter. *Marine Biology Research* 2:355-365
- Lepoint G, Dauby P, Gobert S (2004) Applications of C and N stable isotopes to ecological and environmental studies in seagrass ecosystems. *Marine Pollution Bulletin* 49:887-891
- Lepoint G, Havelange S, Gobert S, Bouquegneau JM (1999) Fauna vs flora contribution to the leaf epiphytes biomass in a *Posidonia oceanica* seagrass bed (Revellata Bay, Corsica). *Hydrobiologia* 394:63-67
- Lewis SE, Dick JTA, Lagerstrom EK, Clarke HC (2010) Avoidance of Filial Cannibalism in the Amphipod *Gammarus pulex*. *Ethology* 116:138-146

- M.A.Borowitzka, P.S.Lavery, M.vanKeulen (2006) Epiphytes of seagrasses. In: Springer (ed) Seagrasses : Biology, Ecology and Conservation. Springer, pp 441-461
- M.Dimech, J.A.Borg, P.J.Schembri (2006) Motile macroinvertebrate assemblages associated with submerbed *Posidonia oceanica* litter accumulations. In: Biol. Mar. Medit, vol. 13, Malta, pp 130-133
- Mateo MA, Romero J (1997) Detritus dynamics in the seagrass *Posidonia oceanica*: Elements for an ecosystem carbon and nutrient budget. Marine Ecology-Progress Series 151:43-53
- Mateo MA, Romero J, Perez M, Littler MM, Littler DS (1997) Dynamics of millenary organic deposits resulting from the growth of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. Estuarine Coastal and Shelf Science 44:103-110
- Mateo MA, Sanchez-Lizaso JL, Romero J (2003) *Posidonia oceanica* 'banquettes': a preliminary assessment of the relevance for meadow carbon and nutrients budget. Estuarine Coastal and Shelf Science 56:85-90
- Michael TS, Shin HW, Hanna R, Spafford DC (2008) A review of epiphyte community development: Surface interactions and settlement on seagrass. Journal of Environmental Biology 29:629-638
- Michel, L. (2005). Structure et dynamique temporelle des communautés de crustacés amphipodes associés aux herbiers de *Posidonia oceanica* de la baie de Calvi. Mémoire de DEA en Océanologie (Orientation Océanographie), Faculté des Sciences, Ulg: 45 p.
- Moore JC et al. (2004) Detritus, trophic dynamics and biodiversity. Ecology Letters 7:584-600
- Nesti U, Piazzì L, Balata D (2009) Variability in the structure of epiphytic assemblages of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* in relation to depth. Marine Ecology-an Evolutionary Perspective 30:276-287
- Orr M, Zimmer M, Jelinski DE, Mews M (2005) Wrack deposition on different beach types: Spatial and temporal variation in the pattern of subsidy. Ecology 86:1496-1507
- Pasqualini V, Pergent-Martini C, Clabaut P, Pergent G (1998) Mapping of *Posidonia oceanica* using aerial photographs and side scan sonar: Application off the Island of Corsica (France). Estuarine Coastal and Shelf Science 47:359-367
- Pergent G, Rico-Raimondino V, Pergent-Martini C (1997) Fate of primary production in *Posidonia oceanica* meadows of the Mediterranean. Aquatic Botany 59:307-321
- Pergent G, Romero J, Pergentmartini C, Mateo MA, Boudouresque CF (1994) Primary production, stocks and fluxes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. Marine Ecology-Progress Series 106:139-146
- Pergentmartini C, Ricoraimondino V, Pergent G (1994) Primary production of *Posidonia oceanica* in the Mediterranean basin. Marine Biology 120:9-15

- Phillips DL, Gregg JW (2003) Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* 136:261-269
- Phillips DL, Newsome SD, Gregg JW (2005) Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia* 144:520-527
- Pinnegar JK, Polunin NVC (1999) Differential fractionation of delta C-13 and delta N-15 among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology* 13:225-231
- Post DM (2002a) Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology* 83:703-718
- Raven JA et al. (2002) Mechanistic interpretation of carbon isotope discrimination by marine macroalgae and seagrasses. *Functional Plant Biology* 29:355-378
- Romero J, Pergent G, Pergentmartini C, Mateo MA, Regnier C (1992) The detritic compartment in a *Posidonia oceanica* meadow: litter features, decomposition rates and mineral stocks. *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I* 13:69-83
- Sanchez-Jerez P, Barbera-Cebrian C, Ramos-Espla AA (2000) Influence of the structure of *Posidonia oceanica* meadows modified by bottom trawling on crustacean assemblages: comparison of amphipods and decapods. *Scientia Marina* 64:319-326
- Sanchez-Jerez P, Cebrian CB, Espla AAR (1999) Comparison of the epifauna spatial distribution in *Posidonia oceanica*, *Cymodocea nodosa* and unvegetated bottoms: Importance of meadow edges. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 20:391-405
- Schmidt K, McClelland JW, Mente E, Montoya JP, Atkinson A, Voss M (2004) Trophic-level interpretation based on delta N-15 values: implications of tissue-specific fractionation and amino acid composition. *Marine Ecology-Progress Series* 266:43-58
- Short FT, Coles RG, Pergent-Martini C (2001) *Global seagrass distribution*. Elsevier Science Bv, Amsterdam
- Soreide JE, Tamelander T, Hop H, Hobson KA, Johansen I (2006) Sample preparation effects on stable C and N isotope values: a comparison of methods in Arctic marine food web studies. *Marine Ecology-Progress Series* 328:17-28
- Sturaro, N. (2005). Diversité trophique des Idoteidae associés à l'herbier et à la litière de *Posidonia oceanica* (L.) Delile. Mémoire de Licence en Zoologie, Faculté des Sciences, Université de Liège: 48 p.
- Sturaro N, Caut S, Gobert S, Bouquegneau JM, Lepoint G (2010) Trophic diversity of idoteids (Crustacea, Isopoda) inhabiting the *Posidonia oceanica* litter. *Marine Biology* 157:237-247

- Tomas F, Turon X, Romero J (2005) Effects of herbivores on a *Posidonia oceanica* seagrass meadow: importance of epiphytes. *Marine Ecology-Progress Series* 287:115-125
- Tzetlin AB, Mokievsky VO, Melnikov AN, Saphonov MV, Simdyanov TG, Ivanov IE (1997) Fauna associated with detached kelp in different types of subtidal habitats of the White Sea. *Hydrobiologia* 355:91-100
- Valentine JF, Duffy JE (2006) *The central role of grazing in seagrass ecology*. Springer, Dordrecht
- Valentine JF, Heck KL (1999) Seagrass herbivory: evidence for the continued grazing of marine grasses. *Marine Ecology-Progress Series* 176:291-302
- Vander Zanden MJ, Rasmussen JB (2001) Variation in delta N-15 and delta C-13 trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* 46:2061-2066
- Vanderkluft MA, Ponsard S (2003) Sources of variation in consumer-diet delta N-15 enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* 136:169-182
- Vazquez-Luis M, Sanchez-Jerez P, Bayle-Sempere JT (2009) Comparison between amphipod assemblages associated with *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* and those of other Mediterranean habitats on soft substrate. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 84:161-170
- Velimirov B, 1984: Grazing of *Sarpa salpa* L. on *Posidonia oceanica* and utilization of soluble compounds. In: C. F. Boudouresque, A. Jeudy de Grissac & J. Olivier (Eds.) *International Workshop on Posidonia oceanica beds*. GIS Posidonie, Marseille: 381-387.
- Vetter EW (1998) Population dynamics of a dense assemblage of marine detritivores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 226:131-161
- Vizzini S, Sara G, Mateo MA, Mazzola A (2003) delta C-13 and delta N-15 variability in *Posidonia oceanica* associated with seasonality and plant fraction. *Aquatic Botany* 76:195-202
- Vizzini S, Sara G, Michener RH, Mazzola A (2002) The role and contribution of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile organic matter for secondary consumers as revealed by carbon and nitrogen stable isotope analysis. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 23:277-285
- Walker DI, Pergent G, Fazi S (2001) *Seagrass decomposition*. Elsevier Science Bv, Amsterdam
- Wilson S, Bellwood DR (1997) Cryptic dietary components of territorial damselfishes (Pomacentridae, Labroidei). *Marine Ecology-Progress Series* 153:299-310

Annexes

| | n | $\delta^{13}\text{C}$ moyen | \pm SD | $\delta^{15}\text{N}$ moyen | \pm SD |
|-----------------------------------|----|-----------------------------|----------|-----------------------------|----------|
| <i>Melita hergensis</i> | 6 | -16 | 0,66 | 2,1 | 1,04 |
| <i>Gammarus aequicauda</i> | 20 | -14 | 0,6 | 2 | 0,41 |
| <i>Gammarella fucicola</i> | 23 | -16,3 | 0,96 | 2 | 0,91 |
| <i>Dexamine spinosa</i> | 1 | -15,7 | / | 2,13 | / |
| <i>Idotea baltica</i> | 5 | -16,83 | 0,89 | 2,7 | 0,49 |
| <i>Cirolana cranchii</i> | 1 | -16,73 | / | 5,27 | / |
| <i>Idotea hectica</i> | 2 | -20,6 | 0,43 | 2,28 | 0,56 |
| <i>Gnathia sp.</i> | 1 | -16,15 | / | / | / |
| <i>Zenobiana prismatica</i> | 1 | -15,32 | / | / | / |
| <i>Synisoma capito</i> | 1 | -20,49 | / | / | / |
| <i>Synisoma appendiculatum</i> | 1 | -16,71 | / | / | / |
| <i>Cymodoce truncata</i> | 1 | -18,87 | / | / | / |
| <i>Nebalia bipes cfr.pool</i> | 5 | -17,13 | 0,29 | 4,31 | 0,29 |
| <i>Liocarcinus arcuatus</i> | 3 | -13,71 | 0,16 | 4,66 | 0,74 |
| <i>Athanas nitescens</i> | 15 | -17,9 | 0,43 | 3,9 | 0,35 |
| <i>Hypolite sp.</i> | 1 | -16,48 | / | / | / |
| <i>Palaemon xiphias</i> | 2 | -16,44 | 0,64 | 5,82 | 0,82 |
| <i>Palaemon adspersus</i> | 9 | -15,6 | 0,29 | 6,1 | 0,37 |
| <i>Pisa tertaodon</i> | 1 | -19,95 | / | 4,04 | / |
| <i>Paguridae pool</i> | 1 | -18,14 | / | 4,49 | |
| <i>Annélides polychaetes pool</i> | 3 | -17,49 | 0,19 | 4,79 | 0,77 |
| <i>Bittium reticulatum</i> | 2 | -13,05 | 0,68 | 2,97 | 2,03 |
| <i>Gibbula richardii</i> | 1 | -15,47 | / | / | / |
| <i>Patella sp.</i> | 1 | -16,84 | / | / | / |
| <i>Amphipholis squamata pool</i> | 1 | -9,14 | / | / | / |
| <i>Ophiomixa pentagona</i> | 1 | -9,68 | / | / | / |

Annexe 1 : tableau global des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (moyenne \pm écart-type (SD)) mesurés pour l'ensemble des organismes récoltés pour la partie trophique du travail. n = nombre d'individus récoltés par espèce. Unité = ‰