

Mémoire

Auteur : Lepoint Irambona, Molly

Promoteur(s) : Gregoire, Marilaure; Frédérick, Bruno

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en océanographie, à finalité approfondie

Année académique : 2020-2021

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/12871>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

Variations spatiales et temporelles de la bioturbation en mer Noire : Une approche par traits

Auteur : Molly Lepoint Irambona

Promoteur : Marilaure Grégoire

Co-promoteur : Bruno Frédérick

Jury : Philippe Compère, Bruno Danis (ULB), Bruno Delille

Liège

Année académique 2020 – 2021

Résumé

Le plateau continental de la mer Noire a subi une forte eutrophisation dans les années 1990. Ce phénomène a engendré le développement d'une zone d'hypoxie saisonnière au nord du delta du Danube et les communautés benthiques ont été particulièrement affectées. Plusieurs programmes de restauration ont ensuite permis une diminution de cet impact anthropique. Dans ce contexte, le présent travail a pour objectifs d'étudier la variabilité spatiale et temporelle de la composition fonctionnelle des communautés benthiques recensées sur deux périodes, 1995 et 2008-2017. Pour ce faire, l'approche BTA (Biological Trait Analysis) est utilisée. Contrairement à l'analyse taxonomique, elle permet de prendre directement en compte les caractéristiques fonctionnelles des organismes. Les méthodes d'ordination (PCoA et DPCoA), de clustering (UPGMA) ainsi que le calcul d'indices de bioturbation (IP et BP) et de diversité (Raodiv) ont ensuite été appliqués. Les analyses ont permis de mettre en évidence une diversité fonctionnelle plus faible en 1995 dans les communautés atteintes par l'hypoxie saisonnière. Cette différence s'explique notamment par la perte des fonctions bioturbatrices. En 2008-2017, la diminution de l'hypoxie a permis aux organismes bioturbateurs de réintégrer ces communautés. Ainsi nous observons une augmentation de la diversité fonctionnelle et de la bioturbation durant cette période en comparaison avec les années 90. Spatialement, la répartition de la bioturbation est similaire sur les deux périodes. Elle est maximale à proximité des côtes et minimale au nord de l'embouchure du Danube. En 2008-2017, cela résulte d'une biomasse supérieure près des côtes alors qu'en 1995, une variation de la composition communautaire en est responsable.

Mots clés : macrobenthos, traits, bioturbation, diversité fonctionnelle, mer Noire, BTA

Summary

The Black Sea continental shelf was severely affected by eutrophication in the 1990s. This resulted in the development of a seasonal hypoxic zone in the Danube Delta North and benthic communities have been particularly affected. Subsequently, the restoration programs reduced the anthropogenic impact. This work aims at highlighting the spatial distribution as well as the evolution of the functional composition of benthic communities between two periods, 1995 and 2008-2017. For this purpose, the BTA (Biological Trait Analysis) approach is applied. Unlike taxonomic analysis, it allows the functional characteristics of organisms to be taken directly into account. The methods of ordination (PCoA and DPCoA), clustering (UPGMA) as well as the calculation of bioturbation indexes (IP and BP) and diversity (Raodiv) were then applied. Computations rendered possible highlighting of a reduced functional diversity in the communities affected by seasonal hypoxia during 1995. This variation is explained by the loss of bioturbatory functions as bioturbation is also greatly reduced in these areas. During the 2008-2017 decade, the hypoxia decreases allowed bioturbator organisms to return to these communities. Thus, functional diversity and bioturbation are larger for this period. Spatially, the bioturbation distribution is similar for both periods. It is maximum in the coast vicinity while minimum north of Danube delta. During the 2008-2017 decade, this is explained by a higher biomass near the coast while in 1995, a different community composition was accounted for.

Keywords : macrobenthos, traits, bioturbation, functional diversity, Black Sea, BTA

Remerciement

Arrivée au terme de ma formation, je tiens à remercier toutes les personnes m'ayant aidée.

Je remercie Marilaure Grégoire, ma promotrice de mémoire qui m'a guidée dans mon travail. Je lui exprime toute ma gratitude pour sa disponibilité, pour m'avoir fourni et expliqué les outils nécessaires à l'analyse des données et de m'avoir recommandé des sources bibliographiques. Je lui suis également reconnaissante pour ses réponses à mes nombreuses sollicitations

Je remercie également Bruno Frédéric, mon co-promoteur, pour sa disponibilité, son analyse avisée et pour avoir effectué plusieurs relectures avec une attention particulière.

Mes remerciements s'adressent également à :

– Pierre, mon père : Tes conseils tout au long de la formation ont été un apport précieux. Ton soutien et tes encouragements ne m'ont pas fait défaut.

- Géraldine, ma mère : pour m'avoir toujours encouragée, pour avoir cru en moi et pour ton amour, je dis un grand merci.

- Joé : Je te remercie d'avoir toujours su être là avec patience, bienveillance et humour. Tu as été d'un très grand appui moral et affectif.

– Margot pour son écoute et son soutien moral tout au long de la rédaction.

– Tous mes amis et plus particulièrement Marie, Anne-Laure et Jamila pour leur soutien, leur réconfort lors des petits coups de blues durant ces années.

Conformément aux règles imposées à la rédaction, ce mémoire ne doit pas dépasser 50 pages, rédigées en Times 12 ou équivalent.

Table des matières

Chapitre 1 : Introduction

Section 1 : Thématiques abordées	10
1.0 Avant-propos	10
1.1 Les Sédiments marins et le macro-benthos.....	10
1.2 Traits fonctionnels	11
1.2.1 Diversité fonctionnelle et stratégie de classification	11
1.3 Bioturbation	12
1.3.1 Définition	12
1.3.2 Le remaniement particulaire.....	12
1.3.3 La ventilation.....	12
1.3.4 Lien entre le remaniement particulaire et la ventilation.....	15
1.3.5 Bioturbation et ingénierie écosystémique.	15
1.3.6 Indice de mesure de la bioturbation	15
Section 2 : Contexte de la zone d'étude	17
2.1 Caractéristiques générales.....	17
2.2 Historique.....	18
2.3 Hypoxie.....	18
Section 3 : Objectifs	19

Chapitre2: matérielle et méthode

Section 4 : Jeux de données.....	21
4.1 Biomasse et abondance spécifique	21
4.2 Traits fonctionnels	24
4.3 Coordonnées des stations.....	26
Section 5 : Evaluation du potentiel de bioturbation	27
5.1 Potentiel de bioturbation (BP)	27
5.2 Potentiel d'irrigation (IP).....	27
Section 6 : Dissimilarité entre espèces	28
6.1 Calcul de la distance entre espèces	28
6.1.1 Transformation en distance euclidienne.....	28
6.2 Contribution de chaque trait à la distance globale	28
6.3 Visualisation de la distance entre espèces	29

Section 7 : Dissimilarités entre stations.	30
7.1 Diversité fonctionnelle au sein de chaque site.	30
7.1.1 Coefficient de diversité de Rao	30
7.1.3 Décomposition du coefficient de diversité totale	30
7.2 Dissimilarités entre communautés	31
7.3 Composition fonctionnelle des sites	32

Chapitre 3: Résultats

Section 8 : Analyse globale	34
8.1 Aperçu général des espèces dominantes	34
8.2 Analyse de la diversité fonctionnelle entre espèces.....	34
8.2.1 Similarité fonctionnelle entre espèces.....	34
8.2.2 Contribution de chaque trait à la similarité fonctionnelle	35
8.2.3 Identification de groupes fonctionnels d'espèces.....	36
Section 9 : Analyse période 1995.....	38
9.1 Analyse de la diversité fonctionnelle entre espèces.....	38
9.1.1 Contribution des traits à la distance globale.....	38
9.1.2 Identification de groupes fonctionnels d'espèces.....	38
9.3 Analyse de la diversité fonctionnelle par site	40
9.3.1 Diversité au sein des communautés.....	40
9.3.2 Diversité entre communauté.....	40
9.3.3 Décomposition de l'entropie quadratique	41
9.4 Analyse de la composition fonctionnelle des communautés	41
9.4.1 Ordination des communautés	41
9.4.2 Cartographie des traits fonctionnels	42
Section 10 : Analyse période 2008-2017	44
10.1 Analyse de la diversité fonctionnelle entre espèces.....	44
10.1.1 Contribution des traits à la distance globale.....	44
10.1.2 Identification de groupes fonctionnels d'espèces.....	44
10.2 Analyse de la diversité fonctionnelle par site	46
10.2.1 Diversité fonctionnelle au sein des sites	46
10.2.2 Diversité fonctionnelle entre communautés.....	47
10.2.3 Décomposition de l'entropie quadratique	47
10.3 Analyse de la composition fonctionnelle des communautés	48
10.3.1 Ordination de la composition fonctionnelle	48

10.3.2 Cartographie des traits fonctionnels	49
Section 11 : Indices de bioturbation	50
11.1 Indices de bioturbation globale	50
11.1.1 Bioturbation potentielle globale	50
11.1.2 Potentiel d'irrigation	50
11.2 Évolution de l'indice de bioturbation entre les périodes 1990 et 2008-2017	51
11.2.1 Bioturbation potentielle	51
11.2.2 Irrigation potentielle	52
Chapitre 4: Discussion	
Section 12 : Limitation de l'étude	55
12.1 Choix des traits	55
12.2 Attribution des traits pour chaque espèce	55
12.3 Estimation de la bioturbation	55
Section 13 : Groupes fonctionnels présents en mer Noire	57
13.1 Implication de la corrélation entre les traits étudié	57
13.2. Variations importantes au sein du groupe des « bioturbateurs faibles »	57
13.2. Dissimilarité moindre au sein des groupes d'espèces pour la période 1995	57
Section 14 : Discussion de l'analyse de la composition fonctionnelle des communautés	58
14.1 Interprétation des résultats pour la période 1995	58
14.1.1 Effondrement des fonctions bioturbatrices	59
14.1.2 Influences des autres organismes	59
14.2 Interprétation des résultats pour la période 2008-2017	59
14.3 Comparaison entre les deux périodes	60
Chapitre 5 : Conclusion	
	58
Références	64

Table des figures

1.1	Les 3 types principaux de remaniement sédimentaire.	12
1.2	Les différents types de terriers et leur ventilation associée.	14
2.1	Carte de la mer Noire et de son bassin amphidromique.	17
2.2	Carte des zones affectée par l'hypoxie saisonnière sur le plateau continentale de la Noire. . .	18
4.1	Carte de la localisation des stations pour chaque campagne.	22
8.1	Graphique à points de la contribution de chaque trait à la dissimilarité interspécifique.	35
8.2	Covariation entre les traits fonctionnels.	
8.3	Cluster dendrogram de la période globale par UPGMA.	36
8.4	Ordination et mise en couleur des groupes d'espèces avec superposition des catégories fonctionnelles par PCoA pour la période globale.	37
9.1	Cluster dendrogram de la période 1995 par UPGMA.	38
9.2	Ordination et mise en couleur des groupes d'espèces superposée à la situation des catégories fonctionnelles par PCoA pour la période 1995.	39
9.3	Cartographie de l'indice de diversité de Rao pour la période 1995.	40
9.4	Cartographie de l'indice de dissimilarité de Rao pour la période 1995.	41
9.5	Ordination de la matrice de composition fonctionnelle (site*fonction) par DPCoA pour la période 1995.	42
9.6	Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « feeding mecanism » pour la période 1995.	43
9.7	Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « type de terrier » pour la période 1995.	
10.1	Cluster dendrogram par UPGMA pour la période 2008-2017.	44
10.2	Ordination des espèces et mise en couleur des catégories fonctionnelles avec superposition des groupes fonctionnels par PCoA pour la période 2008-2017	45 46
10.3	Cartographie de l'indice de diversité fonctionnelle de Rao pour la période 2008-2017.	
10.4	Cartographie de l'indice de dissimilarité de Rao pour la période 2008-2017.	
10.5	Ordination des sites et superposition des catégories fonctionnelles pour la période 2008-2017 par DPCoA.	48
10.6	Cartographie des catégories fonctionnelles associées aux traits « type d'alimentation » pour la période 2008-2017	49

10.7	Cartographie des catégories fonctionnelles associées aux traits « type de terrier » pour la période 2008-2017	49
11.1	Distribution du potentiel de bioturbation pour la période globale.	50
11.2	Cartographie du potentiel de bioturbation pour la période globale.	
11.3	Distribution de la bioirrigation pour la période globale.	51
11.4	Cartographie du potentiel d'irrigation pour la période globale.	
11.5	Boxplot du potentiel de bioturbation de 1995 et 2008-2017.	52
11.6	Carte du potentiel de bioturbation pour la période 1995 (gauche) et 2008-2017 (droite)	
11.7	Box plot du potentiel d'irrigation de 1995 et 2008-2017.	
11.8	Cartographie du potentiel d'irrigation en 1995 (gauche) et 2008-2017 (droite)	53

Liste des tableaux

4.1	Liste des campagnes utilisées.	21
4.2	Liste des espèces et de leurs abréviations.	25
4.3	Traits fonctionnels, leurs catégories et leurs scores.	26
9.1	Décomposition de l'entropie quadratique de Rao.	42
10.1	Décomposition de l'entropie quadratique de Rao.	48

Table des abréviations

A	ANOVA	Analysis of variance
B	BIOTIC	Biological Traits Information Catalogue
	BP	Bioturbation Potential
	BTA	Biological Traits Analysis
D	DPCoA	Double Principal Coordonate Analysis
I	IP	Bioirrigation Potential
M	MarLIN	Marine Life Information Network
P	PCA	Principal Composant Analysis
	PCoA	Principal Coordonate Analysis
R	RaoDis	Indice de dissimilarité de Rao
	RaoDiv	Indice de diversité de Rao
U	UPGMA Clustering	Unweighted Pair Group Method
W	WoRMS	World Registration of Marine Species

Chapitre 1 : Introduction

Section 1 : Thématiques abordées

1.0 Avant-propos

Il est généralement établi que les activités anthropiques, telle la pêche, l'extraction de minerais, la pollution chimique et l'enrichissement en nutriments entraînent une pression sur l'écosystème marin (Sherman, 1994). À terme, elles pourraient affecter le bon fonctionnement de celui-ci (Pearson & Rosenberg, 1977). L'ampleur de ces effets sur l'écosystème et ce que celui-ci est capable de tolérer restent encore peu connus. Cela est dû, en partie, aux lacunes de nos connaissances actuelles sur le fonctionnement de l'écosystème marin ; c'est-à-dire les mécanismes permettant la maintenance et la régulation des processus écologiques au sein de cet écosystème marin (Bremner, 2005).

L'approche des BTA (Biological Traits Analysis) permettrait de lier la composition spécifique d'une communauté aux mécanismes et au fonctionnement de l'écosystème (Gerino et al., 2003). Cette approche est encore peu appliquée en écologie marine (Bremner, 2005). Elle fournit des informations sur les caractéristiques biologiques (ou traits) exprimées par les organismes au sein d'une communauté. Elle diffère donc de la méthode taxonomique, car elle inclut explicitement les caractéristiques fonctionnelles de chaque membre d'une communauté (Gerino et al., 2003). L'objectif général de ce mémoire est d'appliquer l'approche par traits à l'environnement benthique de la mer Noire.

Durant les années 60, une zone d'hypoxie s'est répandue sur la majorité du plateau continental de la mer Noire à cause d'une eutrophisation importante des eaux. Celle-ci entraîne une mortalité élevée des animaux benthiques (Surugiu et al., 2010). La structure et le fonctionnement du macrobenthos se sont retrouvés fortement perturbés (L. D. Mee et al., 2005; Surugiu et al., 2010). Depuis les années 90, différents programmes nationaux et internationaux ont permis une diminution de l'eutrophisation et une rémission partielle de l'écosystème (L. D. Mee et al., 2005).

Dans le présent travail, les traits étudiés sont liés à la bioturbation, c'est-à-dire le processus de remaniement particulaire et la ventilation des terriers. Cette bioturbation est un phénomène d'ingénierie écosystémique, car elle induit des modifications du milieu (notamment du gradient biogéochimique) entraînant un changement des ressources disponibles (Kristensen et al., 2012). Étudiée à large échelle, la bioturbation pourrait permettre de comprendre comment l'activité biologique d'organismes impacte le fonctionnement d'écosystèmes (Kristensen et al., 2012; Queirós et al., 2013).

Dans ce travail, l'approche BTA est appliquée sur les communautés composant le macrobenthos du plateau continental de la mer Noire. Deux périodes seront comparées : « 1995 » et « 2008-2017 ». La diversité des traits fonctionnels liés à l'activité de bioturbation des communautés sera comparée d'un point de vue spatial et temporel. Ainsi, les modifications de l'environnement liées à l'éventuelle restauration du milieu pourront être discutées dans un contexte d'écologie fonctionnelle.

1.1 Les Sédiments marins et le macro-benthos

Les sédiments marins mous, tels que des zones sableuses, constituent l'un des habitats les plus communs de nos océans (70 % des fonds marins) (Snelgrove, 1999). Leur communauté est généralement caractérisée par une importante biomasse et une forte diversité d'invertébrés.

Ces habitats sont menacés par les activités anthropiques (sources de (Queirós et al., 2013)) (Lotze et al., 2006). Ces dernières provoquent une perte non aléatoire d'espèces qui peuvent de manière ultime affecter le bon fonctionnement de l'écosystème (Pearson & Rosenberg, 1977).

Les organismes fixés, enfouis ou vivants sur le fond marin, sont dits benthiques. L'ensemble de ces organismes peut être classé en fonction de la taille. Ainsi le macrobenthos désigne les organismes benthiques retenus par une maille de 1 mm. Le méiobenthos et le microbenthos, en revanche, désignent les organismes benthiques ayant respectivement une taille inférieure à 1 mm et 0.1 mm.

1.2 Traits fonctionnels

Les communautés d'organismes vivants au sein des écosystèmes peuvent être décrites en termes de diversité taxonomique. C'est-à-dire que l'on peut établir une liste d'espèces constituant une communauté et nous pouvons mesurer la perturbation d'un écosystème en vérifiant si certaines taxons (espèces) disparaissent ou non de la communauté. Cette approche reste intéressante pour mesurer une perte de biodiversité mais, lorsque l'on veut comprendre l'impact de la disparition d'une espèce sur le fonctionnement des écosystèmes, les catégories taxonomiques peuvent apparaître comme peu pertinentes. En effet, des espèces proches d'un point de vue taxonomique ne sont pas forcément fonctionnellement ou morphologiquement similaires (Gerino et al., 2003). La classification des espèces en groupes fonctionnels plutôt que taxonomiques permettrait de mieux relier la composition spécifique d'une communauté aux mécanismes et aux fonctions du système écologique (Gerino et al., 2003).

Cette approche est nommée BTA (Biological Traits Analysis). Les traits fonctionnels sont définis comme étant l'ensemble des caractéristiques d'un organisme qui engendrent une modification de son habitat et influencent ainsi le fonctionnement écosystémique (Díaz & Cabido, 2001). Cette approche est encore peu utilisée en océanologie. Son application sur les milieux a démontré que la BTA est résistante aux variations géographiques à large échelle, contrairement à l'approche taxonomique. Elle permet également d'identifier l'impact des activités anthropiques et les traits gouvernant la réponse de l'environnement aux activités anthropiques. Ces attributs en font un outil prometteur pour décrire le fonctionnement écosystémique ainsi que les effets des activités anthropiques (Bremner, 2005).

1.2.1 Diversité fonctionnelle et stratégie de classification

Catégoriser les espèces en groupes fonctionnels est une tâche complexe, car il existe une grande hétérogénéité dans les fonctions écosystémiques possibles (Gerino et al., 2003). Premièrement, il existe à la base une diversité entre les écosystèmes. La taille des particules sédimentaires est le principal facteur discriminant concernant le type et l'intensité de l'intervention d'organismes (Gerino et al., 2003). Ensuite, la diversité fonctionnelle résulte également du nombre élevé de phylums présents dans l'environnement marin.

Comparativement, les milieux terrestres et limniques ont engendré une grande multiplicité d'espèces mais issues d'un nombre moindre de phylums. Cette diversité génétique profonde engendre la coexistence de nombreux chemins métaboliques différents et de nombreuses manières d'utiliser l'écosystème (de Chandler et al 1996 cité par Gerino et al., 2003). Il existe également une plasticité intraspécifique liée à la période du cycle de vie et aux conditions environnementales (Gerino et al., 2003).

Le classement des organismes selon leur fonction peut se baser sur l'élément comportemental ou physiologique à l'origine de l'effet environnemental produit sur l'écosystème (Gerino et al., 2003). Cette méthode est utilisée ultérieurement dans ce travail pour classer les organismes.

1.3 Bioturbation

1.3.1 Définition

La bioturbation qualifie tout processus de transport influencé par les animaux qui affecte directement ou indirectement la matrice sédimentaire. C'est ainsi un terme générique recouvrant tout processus physique capable de modifier les sédiments. Elle inclut à la fois les mécanismes liés au remaniement particulaire et à la ventilation des terriers. Ces deux processus ont souvent lieu de manière simultanée (Kristensen et al., 2012).

Étudier à large échelle la bioturbation permettrait de comprendre comment l'activité biologique d'organismes impacte le fonctionnement d'écosystème (Kristensen et al., 2012; Queirós et al., 2013).

1.3.2 Le remaniement particulaire

Le remaniement particulaire fait référence aux processus physiques qui induisent le déplacement de particules. En fonction de leur mode de remaniement, les animaux peuvent être catégorisés en tant que (a) bio-diffuseur, (b) convoyeur vers le haut, (c) convoyeur vers le bas ou (d) régénérateur (de Bello et al., 2010; Kristensen et al., 2012; Valença et al., 2017; Wilkinson et al., 2009).

La bio-diffusion est un transport particulaire analogue à la diffusion moléculaire et est principalement effectué par l'épifaune (Kristensen et al., 2012). Les convoyeurs vers le haut sont des espèces positionnées verticalement dans leur terrier avec la tête vers le bas. En s'alimentant ou lors de la création de leur abri, ils transportent activement des particules vers la surface des sédiments (Kristensen et al., 2012). Les convoyeurs vers le bas, contrairement aux précédents, sont positionnés avec la bouche vers le haut du terrier. Ils ingèrent des particules à la surface et rejettent leurs excréments plus profondément dans les sédiments (Kristensen et al., 2012). Les régénérateurs désignent des fousseurs actifs qui se déplacent et creusent en permanence le sédiment. Ils brassent ainsi les sédiments de façon verticale et horizontale. La galerie se comble ensuite avec des particules apportées par le courant ou par simple effondrement (Kristensen et al., 2012) (Fig. 1 .1).

La vitesse de déplacement des particules est fonction de la taille, du mode d'activité et de la densité de population d'une espèce. En compilant les contributions de l'ensemble de la communauté, le total du remaniement particulaire peut être estimé (Solan et al., 2004).

1.3.3 La ventilation

La ventilation décrit les processus physiques qui induisent un déplacement d'eau. Elle entraîne des échanges entre la surface et les pores sédimentaires en circulant par le terrier d'un organisme. Elle est intimement liée aux activités de respiration et d'alimentation de la faune vivant dans les sédiments (Kristensen & Holmer, 2001).

Les mécanismes et la vitesse à laquelle l'endofaune -organismes vivant dans le sédiment- ventile les terriers varient considérablement. Pour activer la circulation de l'eau, de nombreux polychètes utilisent des mouvements musculaires péristaltiques ou sinusoïdaux. Des

mouvements de cils permettent de faire circuler l'eau pour les bivalves et certains polychètes. Les crustacés exercent un battement des pléopodes pour créer le courant d'eau (Kristensen et al., 2012). Le type d'alimentation influence également la quantité d'eau ventilée. Les filtreurs brassent beaucoup d'eau pour s'alimenter alors que les détritivores déplacent peu d'eau (Christensen et al., 2000). La morphologie du terrier est également importante pour la fonction de ventilation. Les principaux types sont catégorisés : ouverts, fermés dans un sédiment perméable et fermés dans des sédiments imperméables (Fig 1.2). Les terriers ouverts en forme de « U » ou de « Y », laissent aisément circuler l'eau d'une extrémité à l'autre (Kristensen et al., 2012). Ils sont communs chez les polychètes et certains arthropodes. Les terriers fermés sont les plus communs pour les convoyeurs et les suspensivores. Les terriers ouverts et fermés contribuent également à la ventilation passive. Elle résulte des mouvements d'eau à la surface de ces derniers. L'eau qui passe au-dessus de la butte de sédiments crée une différence de pression et induit un flux d'eau au travers du terrier. Ainsi, la ventilation passive est comparable ou même supérieure à l'active dans les zones avec de fort courants (Kristensen et al., 2012). Enfin, la nature des sédiments influence les échanges. Dans les sédiments fins et imperméables, la diffusion permet ces échanges alors que, dans les sédiments perméables, c'est la percolation au travers des pores qui les permet (Wetthey et al., 2008). La diffusion est bidirectionnelle et la percolation est unidirectionnelle (Shull et al., 2009).

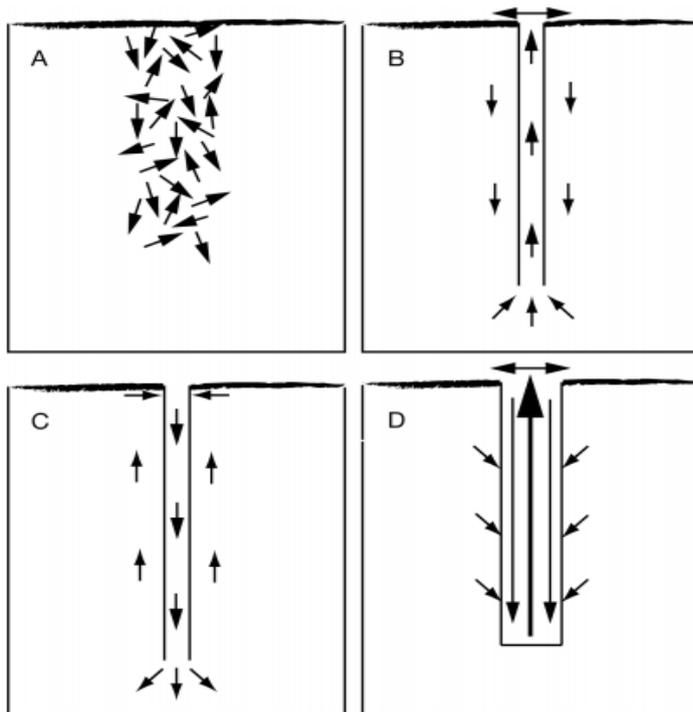


Figure 1.1 : Les 3 types principaux de remaniement sédimentaire. Les flèches représentent la direction de déplacement des particules. Leur grandeur est proportionnelle à la quantité de particules déplacées.

- A) Bio diffusion,
- B) Convoiment vers le haut,
- C) Convoiment vers le bas,
- D) Régénération.

Figures issues de Kristensen et al, 2012

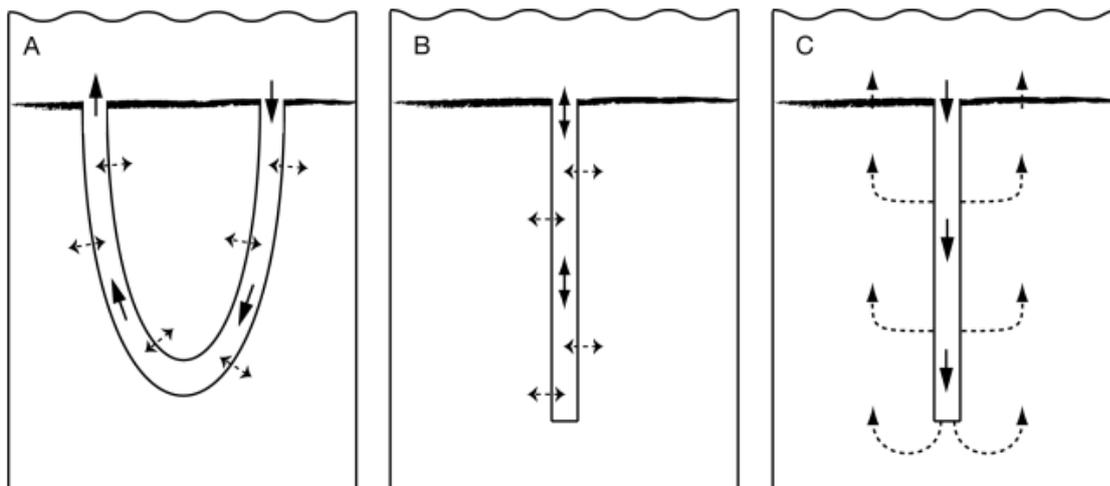


Figure 1.2 : Les différents types de terriers et leur ventilation associée. Les flèches représentent la direction de déplacement de l'eau. Leur taille représente la quantité d'eau déplacée. Les flèches pointillées indiquent de la diffusion radiale alors que les continues représentent la circulation de solution.

- A) Terriers ouverts
- B) Terriers fermés dans un sédiment imperméable
- C) Terriers fermés dans un sédiment perméable

Figures issues de Kristensen et al, 2012

1.3.4 Lien entre le remaniement particulaire et la ventilation.

Lorsque des espèces ventilent leurs terriers dans des eaux turbides, une certaine quantité de sédiment est déplacée vers celui-ci. Ainsi, l'endofaune qui ventile activement son terrier est capable d'effectuer un transport particulaire vers le bas et d'effectuer du remaniement (Kristensen & Holmer, 2001). De même, lorsque des organismes déplacent des particules, ils déplacent également l'eau contenue dans les pores sédimentaires (Kristensen et al., 2012; Kristensen & Holmer, 2001).

1.3.5 Bioturbation et ingénierie écosystémique.

Des organismes sont définis comme des ingénieurs écosystémiques lorsqu'ils provoquent directement ou indirectement un changement physique sur des matériaux biotiques ou abiotiques entraînant une modification de la quantité des ressources disponibles pour d'autres espèces (Jones et al., 1996, p. 374). La bioturbation est donc un phénomène d'ingénierie écosystémique, car elle induit des transformations du gradient biogéochimique des sédiments et redistribue les ressources (Kristensen et al., 2012). Les groupes directement affectés par ces changements sont les bactéries, les producteurs primaires, telles micro et macro-algues, et la méiofaune (Kristensen et al., 2012). Le reste de la chaîne alimentaire est également impacté indirectement par ces modifications aux premiers niveaux du réseau trophique (Gutiérrez & Jones, 2006).

Le déplacement d'eau entraîne des changements de température et des conditions oxygènes du sédiment. La modification de température engendre un changement de la vitesse des réactions chimiques (Gutiérrez & Jones, 2006) et les conditions oxydatives agissent notamment sur les cycles biogéochimiques de l'azote (Na et al., 2008) (Aller, 1988), du soufre (Valdemarsen et al., 2010) et d'éléments métalliques sensibles aux conditions redox (Lorna R. Teal et al., 2009).

Le remaniement particulaire engendre le transport de carbone et de nutriments. Il augmente la remobilisation de matériaux organiques (Schaller J., 2014) et induit une ségrégation sur base de la taille des sédiments (Montserrat et al., 2009).

Ces modifications créent une nouvelle interface caractérisée par une activité microbienne améliorée (Gilbertson et al., 2012). Enfin, la bioturbation induit de l'hétérogénéité dans l'environnement en créant des zones avec des conditions différentes (Gutiérrez & Jones, 2006).

A travers l'ensemble des mécanismes énoncés ci-dessus, il apparaît que la bioturbation intervient dans le couplage des compartiments benthique et pélagique (Teal et al., 2013).

1.3.6 Indice de mesure de la bioturbation

Une mesure directe de la bioturbation dans l'environnement est complexe. En effet, elle nécessite beaucoup de ressources (infrastructure, conditions de prélèvement favorable) et des données relatives aux attributs quantitatifs de la bioturbation qui ne sont pas toujours disponibles (taux de transport, activité, profondeur de mixage) (Gogina et al., 2017; Queirós et al., 2013).

Étant donné les difficultés de mesures directes de la bioturbation et en reconnaissant pourtant l'importance écosystémique du phénomène, différents indices permettant d'approximer la bioturbation ont été développés. Dans ce travail, deux indices seront utilisés, le potentiel de bioturbation (i.e. ; BP) et le potentiel d'irrigation (i.e. ; IP). Ils sont calculés sur base d'un

score attribué aux traits fonctionnels des espèces, pondéré par leur biomasse et leur abondance au sein de chaque communauté (Voir section 5).

Ces indices ont plusieurs avantages :

- Ils permettent d'estimer la bioturbation à une échelle spatio-temporelle dépassant l'observation directe ;
- Ils se basent sur des données déjà existantes ;
- Ils permettraient une compréhension mécanique et quantitative du fonctionnement des écosystèmes (Queirós et al., 2015) et de comprendre la résilience des milieux marins aux activités anthropiques (Queirós et al., 2013) (Wrede et al., 2018).

Les décideurs politiques pourraient utiliser cet outil pour éclairer leurs décisions (Van Hoey et al., 2013).

Section 2 : Contexte de la zone d'étude

2.1 Caractéristiques générales

La mer Noire est un bassin semi-fermé. Elle est connectée à la Méditerranée par le détroit du Bosphore et à la mer d'Azov par le détroit de Kerch (Fig 2.1). Son bassin versant recouvre 23 pays pour une surface de deux millions de km². Cela correspond à cinq fois sa superficie (436 000 km²). Elle possède un important afflux d'eau douce ($3 \cdot 10^{12}$ km³) relativement au volume de son bassin ($5.4 \cdot 10^5$ km³). Ainsi, elle se compose d'une eau saumâtre, avec une salinité d'approximativement 18-22 g/L. L'apport d'eau douce provient des fleuves Danube, Dnieper et Dniester, se déversant dans la région Nord-Ouest. Ces trois fleuves contribuent également à l'apport en nutriments et en sédiments et donc la zone Nord-Ouest est particulièrement sensible aux apports sédimentaires et à l'eutrophisation.

La mer Noire a la particularité de posséder une pycnocline permanente située entre 150 et 200 m de profondeur. Elle est causée par l'apport d'eau salée et dense originaire de la Méditerranée par le détroit du Bosphore. La limite entre les eaux de surface et de profondeur crée un environnement biogéochimique unique et empêche les échanges verticaux (Surugiu et al., 2010). Ainsi toute la partie centrale de la mer Noire est anoxique et contient de hauts niveaux de sulfite d'hydrogène (Zaitsev & Mamaev, 1997, p. 208).

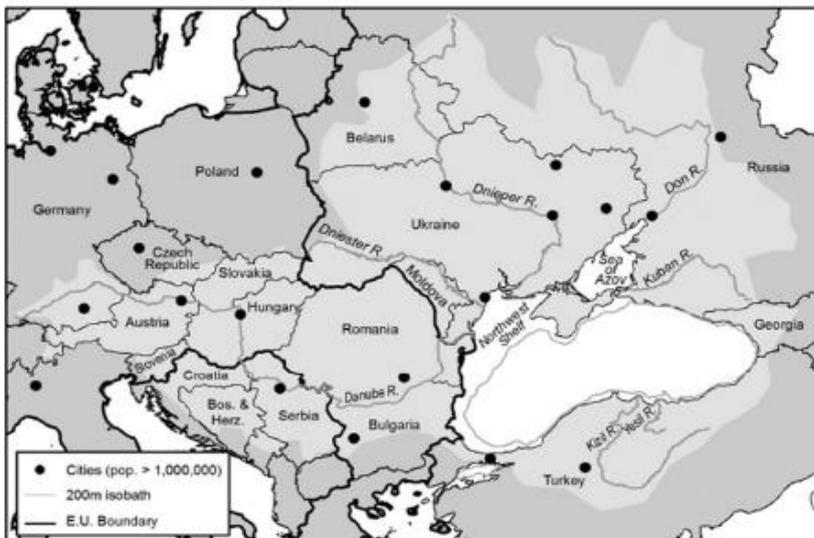


Figure 2.1 : Carte de la mer Noire et de son bassin amphidromique.

Figure issue de Langmead et al., 2009.

On peut distinguer deux régions principales en mer Noire : le plateau continental peu profond au nord-ouest et la région centrale profonde (Langmead, O., 2009). La zone au nord-ouest concentre l'activité biologique (Wijsman et al., 1999) et n'est pas affectée par l'hypoxie de manière saisonnière (Fig. 2.2) (Capet et al., 2013). D'un point de vue de la biodiversité, la diversité spécifique de la mer Noire représente seulement le tiers de celle observée en mer Méditerranée. L'abondance des individus, la biomasse totale et la productivité y sont cependant largement supérieures (Surugiu et al., 2010).

2.2 Historique

À la fin des années 60, les pays bordant la mer Noire se développent rapidement. L'eutrophisation augmente alors menant à une hausse de la production primaire et à l'apparition de blooms algaux (L. D. Mee, 1992, p. 278-286; Oguz, s. d., p. 112-121).

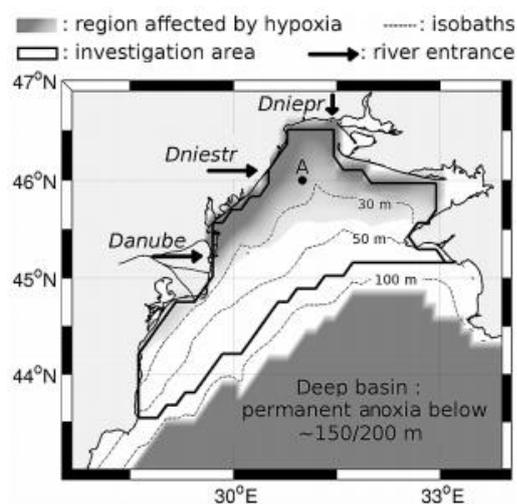
Durant les années 70-80, une zone d'hypoxie se répand sur la majorité du plateau continental entraînant une mortalité importante des animaux benthiques (Surugiu et al., 2010). La structure et le fonctionnement du macrobenthos sont fortement perturbés (L. D. Mee et al., 2005; Surugiu et al., 2010). La dégradation des communautés benthiques s'aggrave davantage avec l'apparition d'espèces exotiques telle que *Rapana venosa* qui détruit les populations de moules (Daskalov, 2002). La surpêche entraîne ensuite la perte de top prédateurs (tels que *Sarda sarda*, *Pomatomus saltatrix* et *Scomber scombrus*) et l'augmentation de necton planctonivore pélagique (Daskalov, 2002; L. D. Mee et al., 2005; Prodanov, 1997).

En 1990, l'effondrement financier des Républiques socialistes ainsi que les programmes nationaux et internationaux visant la restauration de la mer engendrent une diminution de l'apport en nutriments. L'environnement semble alors se restaurer (L. D. Mee et al., 2005).

Actuellement, les anciens états communistes traversent une période de transition économique et de croissance. Cela engendre une augmentation de l'urbanisation des côtes, de l'activité touristique et fluviale (Langmead et al, 2009). Les décisions socio-économiques dorénavant entraîneront des conséquences significatives sur l'avenir de l'écosystème en mer Noire. (Langmead et al, 2009)

2.3 Hypoxie

L'hypoxie est définie comme des concentrations en oxygène (O_2) inférieures à 2 mg/L (Rabalais et al., 2010). Elle affecte l'habitat benthique en modifiant les chemins diagenétiques - processus permettant de transformer les sédiments en roches sédimentaires -, la cascade redox des sédiments ainsi que la direction et l'amplitude des flux nutritifs (Middelburg & Levin, 2009). Le manque d'oxygène change la physiologie (ex : réduction de la croissance et du métabolisme) et le comportement du benthos (ex : sortie du siphon, des tubes, remontée en surface) (Riedel et al., 2008; Wu, 2002). Expérimentalement, l'augmentation progressive de la durée d'anoxie entraîne un affaiblissement graduel de la communauté benthique. Cela induit notamment une diminution des flux d'oxygène dans le sédiment et de la concentration en O_2 dans ce dernier (Villnäs et al., 2012). La réponse d'une communauté à un facteur de



stress n'est pas linéaire. Au-delà d'un palier, la composition de la communauté est fortement modifiée ce qui mène à l'arrêt de fonctions écosystémiques importantes et à une dégradation accrue de l'environnement. Au-delà de ce palier, la résilience d'un écosystème pourrait être compromise (Diaz J. & Rosenberg, 2008; Scheffer et al., 2001; Thrush et al., 2009).

Figure 2.2 : Cartographie des zones affectées par l'hypoxie saisonnière sur le plateau continental de la Noire.

Issue de Capet et al 2013.

Section 3 : Objectifs

Le présent travail vise à déterminer la composition fonctionnelle du macrobenthos du plateau continental de la mer Noire, sa variation spatiale et temporelle au cours des 20 dernières années en lien avec la variation des conditions environnementales. Pour ce faire sont utilisées des données d'abondance (i.e. biomasse) d'espèces collectées lors de campagnes effectuées sur la période 1995-2017. Notre analyse a été effectuée sur trois périodes : « 1995-2017 » (i.e., période globale), « 1995 » (i.e., période post-eutrophication) et « 2008-2017 » (i.e., période durant laquelle les effets du changement climatique sont apparus au travers le réchauffement des eaux et une réduction de leur ventilation). Cet objectif global peut être divisé en objectifs spécifiques.

Tout d'abord, pour les espèces dominantes les traits fonctionnels relatifs à la bioturbation, sont identifiés. Pour chaque période analysée, nous tenterons d'interpréter les gradients spatiaux des traits des communautés sur base de la distribution des variables environnementales (e.g., salinité, température, oxygène sur le fond et flux de matière organique vers le sédiment). La distribution des traits sera ensuite comparée entre les deux périodes et les modifications environnementales sont utilisées afin d'expliquer les changements observés.

Après, les diversités fonctionnelles au sein et entre les communautés sont également estimées afin d'observer d'éventuels gradients spatiaux ou variations entre période. Ces variations sont expliquées sur base de la répartition des traits fonctionnels.

Pour finir, la capacité des communautés à réaliser la bioturbation sur base de différents indicateurs est estimée et leurs variations spatiales et temporelles sont expliquées sur base des analyses précédentes et des variables environnementales.

Dans le présent travail, la section 4 décrit les jeux de données utilisées. La section 5 explicite la méthode d'évaluation du potentiel de bioturbation. Les sections 6 et 7 s'intéressent respectivement à la méthodologie utilisée pour évaluer la dissimilarité entre espèces et celle entre communautés. Les résultats sont décrits par période : la section 8 concerne l'analyse globale ; la 9, la période 1995 ; la 10, la période 2008-2017. La section 11 s'attarde sur l'analyse des potentiels de bioturbation. La discussion est présentée dans la section 12 avant de conclure.

Chapitre 2 : Matériel et méthodes

Section 4 : Jeux de données

Cette section explicite la méthode d'acquisition des jeux de données. Trois matrices résultent de ces étapes et sont utilisées pour les analyses statistiques.

La matrice « Species*Sites » reprend la biomasse et l'abondance de chaque espèce sur chaque station. La matrice « Species*Traits » contient les valeurs attribuées à chaque catégorie de traits pour chaque espèce. Les coordonnées de longitude et latitude des stations.

4.1 Biomasse et abondance spécifique

Les données utilisées durant ce mémoire de fin d'étude proviennent de précédentes campagnes de mesures *in-situ* dans la mer Noire. Le tableau 4.1 reprend la liste des campagnes exploitées. Dans ce tableau, sont identifiés le nombre de stations échantillonnées, le nombre d'espèces récoltées, et celui d'espèces dominantes (C'est-à-dire, celles dont la biomasse dépasse 10% de la biomasse totale sur au moins une station). Les stations sont identifiées et localisées sur la figure 4.1.

Tableau 4.1 : liste des campagnes utilisées

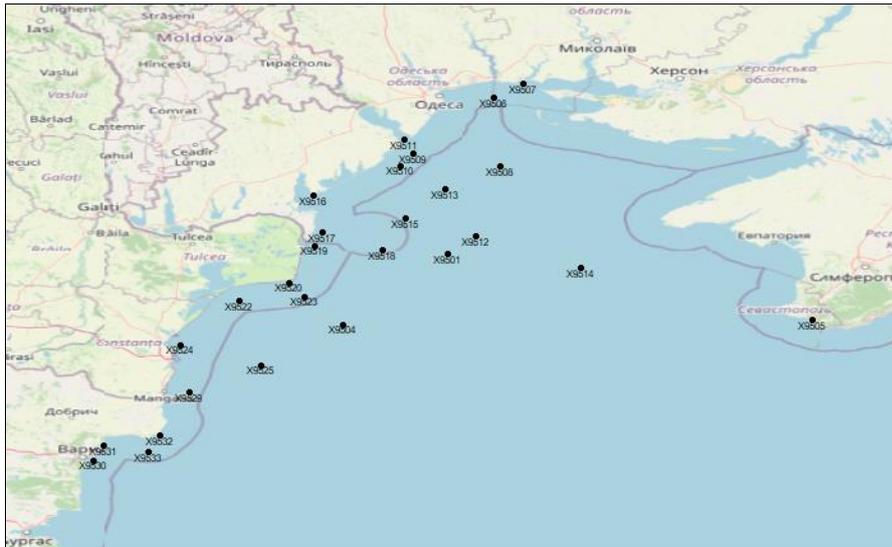
Campagnes	Stations (#)	Espèces	Espèces dominantes
EROS21 (1995)	27	72	18
Sesame (2008)	8	52	10
HYPOX (2011)	81	134	34
EMBLAS (2016)	15	112	15
EMBLAS (2017)	7	64	9
MFSD (2017)	103	217	42
Total	241		64*

*Nombre d'espèces dominantes trouvées sur l'ensemble des campagnes.

Les données de campagne reprennent pour chaque site et l'abondance en biomasse et en nombre d'individus de chaque espèce. Durant ces campagnes, le poids humide des organismes était déterminé juste après levée de la benne Van Veen. Ils ont ensuite été conservés dans du formaldéhyde avant d'être identifiés en laboratoire. L'identification est réalisée jusqu'au niveau taxonomique le plus précis possible. Le poids des organismes permet alors de déterminer la biomasse spécifique par unité de surface. L'abondance est exprimée en nombre d'individus par unité de surface. Le site http://www.blacksea-commission.org/publ-Manual_zoobenthos.as permet d'obtenir des informations complémentaires sur la méthodologie utilisée pour la détermination de la biomasse et de l'abondance.

Dans ce travail, j'ai repris uniquement les données concernant les espèces dominantes du macrobenthos. La liste des espèces et de leur abréviation est reprise dans le tableau 4.2.

Les matrices de biomasse et d'abondance (espèces * stations) sont constituées sur base des mesures d'abondance et de biomasse obtenue lors des campagnes pour les espèces dominantes. Selon les périodes considérées, trois matrices sont créées : une globale regroupant l'ensemble des campagnes du tableau 4.1, une pour 1995 (EROS21) et une pour la période « 2008-2017 » (EMBLAS 2016-2017, HYPOX et Sesame). La campagne MFSD ne sera pas utilisée dans la comparaison par périodes car les échantillons proviennent de stations localisées à proximité des côtes qui n'étaient pas observées avec les stations EROS21.



Eros



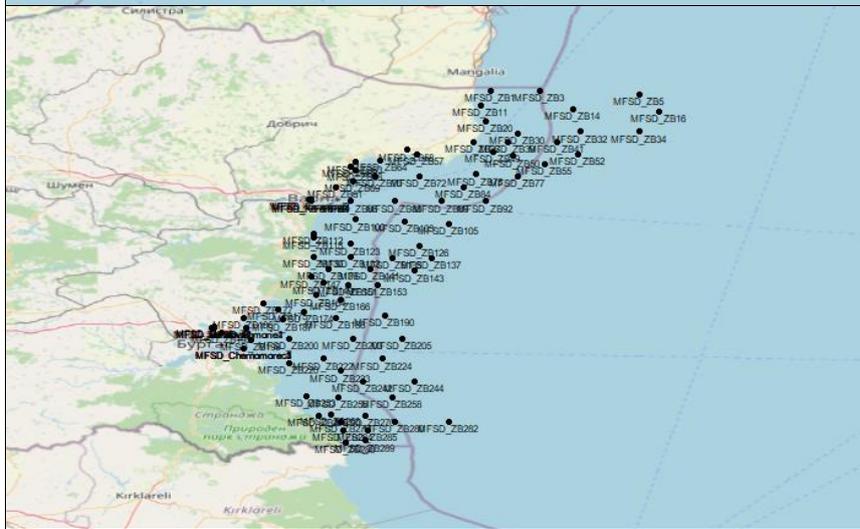
Sesame



Hypox



Emblas



MFSD

Figure4.1 : Carte de la localisation des stations pour chaque campagne

Tableau4.1 : liste des espèces et de leurs abréviations

Nom entier	Abréviation	Nom entier	Abréviation
<i>Abra alba</i>	Aal	<i>Melinna palmata</i>	Mpal
<i>Abra nitida</i>	Abni	<i>Modiolula phaseolina</i>	Mph
<i>Abra prismatica</i>	Apr	<i>Molgula appendiculata</i>	Map
<i>Abra segmentum</i>	Ase	<i>Molgula euprocta</i>	Meu
<i>Acanthocardia paucicostata</i>	Apaucic	<i>Mya arenaria</i>	Mar
<i>Alitta succinea</i>	Asu	<i>Mytilaster lineatus</i>	Mli
<i>Anadara inaequalis</i>	Ain	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	Mga
<i>Anadara kagoshimensis</i>	Aka	<i>Nemertea indéterminé</i>	Nemeind
<i>Aonides paucibranchiata</i>	Apaucib	<i>Nephtys hombergii</i>	Nho
<i>Aricidea aguirrezabalaga</i>	Aclau	<i>Nereis rava</i>	Nra
<i>Bittium reticulatum</i>	Bre	<i>Nereis zonata</i>	Nzo
<i>Brachynotus sexdentatus</i>	Bse	<i>Obelia longissima</i>	Olo
<i>Capitella capitata</i>	Ccap	<i>Oligochaeta indéterminé</i>	Oin
<i>Cerastoderma edule</i>	Ced	<i>Pachycerianthus solitarius</i>	Pso
<i>Cerastoderma glaucum</i>	Cgl	<i>Papillicardium papillosum</i>	Ppa
<i>Chamelea gallina</i>	Cga	<i>Parvicardium exiguum</i>	Pex
<i>Ciona intestinalis</i>	Cintes	<i>Pitar rudis</i>	Pru
<i>Cylista undata</i>	Sun	<i>Polititapes aureus</i>	Pau
<i>Diogenes pugilator</i>	Dpu	<i>Polydora ciliata</i>	If
<i>Dipolydora quadrilobata</i>	Dqu	<i>Protodorvillea kefersteini</i>	Pke
<i>Donax trunculus</i>	Dtr	<i>Rapana venosa</i>	Rve
<i>Gastrana fragilis</i>	Gfr	<i>Retusa truncatula</i>	Rtr
<i>Glycera tridactyla</i>	Gtr	<i>Retusa variabilis</i>	Rva
<i>Gouldia minima</i>	Gmi	<i>Rissoa parva</i>	Rpa
<i>Hediste diversicolor</i>	Hdi	<i>Saccocirrus papillocercus</i>	Spa
<i>Heteromastus filiformis</i>	Hfi	<i>Spio decorata</i>	Sdec
<i>Lagis koreni</i>	Pko	<i>Spisula subtruncata</i>	Ssu
<i>Lentidium mediterraneum</i>	Lme	<i>Suberites carnosus</i>	Scar
<i>Lepidochitona cinerea</i>	Lci	<i>Terebellides stroemii</i>	Tst
<i>Leptosynapta inhaerens</i>	Lin	<i>Tritia neritea</i>	Tne
<i>Liocarcinus holsatus</i>	Lho	<i>Tritia reticulata</i>	Tre
<i>Macomangulus tenuis</i>	Mte	<i>Upogebia pusilla</i>	Upu

4.2 Traits fonctionnels

Ce travail étudie les fonctions écologiques en lien avec la bioturbation. Par conséquent, les traits fonctionnels ont été sélectionnés en fonction de leur action connue sur cette fonction écologique telle la méthode d'alimentation, le type de terrier, la profondeur maximale d'enfouissement, la propension à se mouvoir dans le sédiment et la méthode de remaniement des sédiments. Les différentes catégories associées à chacun de ces traits sont présentées dans

le tableau 4.3 et sont issues publications de référence (Queirós et al., 2015; Wrede et al., 2018). Un score est attribué à chaque catégorie pour permettre l'estimation des indices IP et BP (tableau 4.3).

Tableau 4. 2 : Traits fonctionnels, leurs catégories et leurs scores

(Les scores en vert servent au calcul de IP et ceux en bleu au calcul de BP).

Trait	Catégories	Score	Catégories codées	Référence
Mécanisme d'alimentation	Suspensivore	1	FeedMech.SF	[1], [2],
	Carnivore, omnivores ou charognards	2	FeedMech.GB	[3], [4], [5], [6],
	Détritivore	3	FeedMech.DF	[7], [8], [9], [10],
	« Sub-surface suspension feeding »	4	FeedMech.SSF	[11], [12], [13]
Type de terrier	Épifaune ou irrigation interne	1	BT.1	[14], [15], [3], [16],
	Terrier ouvert (en « U » ou « Y »)	2	BT.2	[6], [7], [17], [9],
	Terrier fermé (en « I »)	3	BT.3	[18], [19], [20], [21], [22], [23], [24], [13]
Profondeur maximale d'enfouissement	0-2cm	1	SedW.2	[25], [3], [26], [7],
	0-5cm	2	SedW.5	[27], [28],
	5-10cm	3	SedW.10	[9], [18],
	>10cm	4	SedW.sup	[29], [20], [30], [31], [32], [33], [34], [21], [35], [36], [37], [13]
Propension à se déplacer dans le sédiment (Mi)	Fixe dans un tube	1	MSed1	[38], [39]
	Sessile sans tube,	2	MSed2	
	Mouvement libre et lent dans la matrice sédimentaire	3	Msed3	
	Mouvement libre dans les sédiments par un système de terriers	4	Msed4	
Méthode de retravail des sédiments (Ri)	Épifaune	1	Rew.1	[38], [39]
	Modification de surface (activité limitée de 1 à 2 cm dans les sédiments)	2	Rew.2	
	Convoyeur vers le haut et vers le bas	3	Rew.3	
	Bio diffuseurs	4	Rew.4	

Pour chaque espèce, une valeur est attribuée dans chaque catégorie (lignes du tableau 4.3). Celles-ci sont issues soit de bases de données disponibles sur internet telles que Biotic, Worms et Doris, soit de thèses ou d'articles scientifiques. Parmi ces différentes sources, les informations collectées dans les articles scientifiques ont toujours été privilégiées. Pour faciliter la lisibilité, les références utilisées pour le remplissage du tableau de traits sont reprises dans le tableau 4.3 et à la fin de la bibliographie.

Selon la source employée, l'information est reprise en fuzzy coding ou en code binaire. En mode binaire, une catégorie est attribuée à une espèce (1) ou non (0). En fuzzy coding, la valeur attribuée pour une catégorie est proportionnelle au niveau d'expression du taxon dans celle-ci. Il va de 0 (le taxon n'exprime jamais cette catégorie au cours de sa vie) à 3 (la catégorie est fortement exprimée). Ces informations permettent de constituer la matrice espèces*traits, où les données fonctionnelles sont identifiées pour chaque taxon.

Lorsque l'information n'était pas disponible au niveau de l'espèce, le score attribué se base sur des caractéristiques morphologiques et comportementales des taxons les plus proches d'un point de vue phylogénétique. Nos connaissances de la faune marine présentent encore malheureusement de nombreuses lacunes, en particulier pour les invertébrés, les espèces non commerciales et non protégées. A titre d'exemple, aucune donnée ne serait disponible pour un cinquième de la faune démersale du Royaume-Unis (Tyler et al., 2012).

4.3 Coordonnées des stations

Les coordonnées géographiques des stations de toutes les campagnes sont également incluses dans notre analyse. L'ensemble des stations se situent dans la zone nord-ouest de la mer Noire (Fig :4.1).

Section 5 : Evaluation du potentiel de bioturbation

Les méthodes présentées ci-dessous permettent d'estimer la bioturbation produite par les différentes communautés présentes. La variabilité de ces valeurs de bioturbation dans le temps et dans l'espace seront ensuite explorées sur le plateau continental de la mer Noire.

5.1 Potentiel de bioturbation (BP)

Le potentiel de bioturbation (BP) est estimé à l'échelle d'une communauté (Queirós et al., 2013). Il se base sur la composition et l'abondance spécifique d'une communauté et des traits fonctionnels des espèces qui la composent. Les traits fonctionnels pris en compte sont le remaniement sédimentaire (R_i) et la mobilité d'une espèce (M_i) (Eq 1).

$BP_C = \sum_{i=1}^n \sqrt{B_i/A_i} * A_i * M_i * R_i$	Équation 1 : Potentiel de bioturbation
--	---

Où n représente le nombre d'espèces dominantes de la communauté, B_i est la biomasse d'un taxon i et A_i est l'abondance pour un taxon i (Solan et al., 2004).

Un score M_i et R_i est attribué à chaque taxon. Le score M_i est compris entre 1 (fixe dans un tube) et 4 (mouvement libre dans le sédiment) en fonction de la propension du taxon à se mouvoir dans le sédiment. Le score R_i varie entre 1 (épifaune) et 4 (bio diffuseur). Le score attribué à chaque catégorie de traits est repris dans le tableau 4.3.

BP est ensuite cartographié sur une carte de terrain englobant les coordonnées des stations, afin d'en visualiser la répartition spatiale.

5.2 Potentiel d'irrigation (IP)

Le potentiel d'irrigation (IP) est une adaptation du potentiel de bioturbation. À la place des traits R_i et M_i , IP prend en compte le type d'alimentation (FT), le type de terrier (BT) et la profondeur de celui-ci (ID) (Eq.2). Comme dans la formule de Solan *et al.* (2004), une valeur est attribuée pour chaque catégorie de traits. Une valeur plus élevée indique un effet plus important sur la matrice sédimentaire (Wrede et al., 2018). Les valeurs pour chaque catégorie de traits sont reprises dans le tableau 4.3

$IP_C = \sum_{i=1}^n \left(\frac{B_i}{A_i}\right)^{0,75} * A_i * BT_i * FT_i * ID_i$	Équation 2 : potentiel d'irrigation d'une communauté
--	---

A_i et B_i sont respectivement l'abondance et la biomasse d'une espèce i . A la différence de l'éq 1, le terme de masse corporelle est en exposant 0.75 plutôt que 0.5. La valeur 0.75 correspond à la proportion de l'activité métabolique en fonction de la masse corporelle (Brey, 2010).

Comme pour BP, des données IP sont cartographiées afin d'illustrer leur variation spatiale.

Section 6 : Dissimilarité entre espèces

L'objectif ici est d'analyser la diversité fonctionnelle (sur base des traits associés à la bioturbation) des espèces dominantes des communautés.

Pour cela, la distance caractérisant la dissimilarité entre espèces dans un espace fonctionnelle est calculée puis visualisée grâce à des méthodes d'ordination et/ou de clustering. Ainsi, différents groupes fonctionnels peuvent être identifiés dans un tel espace et une analyse de la répartition des espèces dans cet espace permet d'avoir une idée de la diversité des fonctions remplies par ces espèces.

L'ensemble des analyses est effectué sur le logiciel R grâce aux packages ade4.

6.1 Calcul de la distance entre espèces

La dissimilarité est une mesure de la distance entre espèces sur base de leurs traits fonctionnels. Elle est évaluée par la méthode proposée par Pavoine et al (2009). Elle se base sur la mesure de distance de Gower (1979) et permet de traiter les données manquantes et les variables de divers types statistiques (fuzzy coded, nominal, ...).

$D_{ijk} = \sqrt{2} \sqrt{1 - \frac{\sum_{m=1}^{M_k} q_{imk} q_{jmk}}{\sqrt{\left\{ \sum_{m=1}^{M_k} [q_{imk}]^2 \sum_{m=1}^{M_k} [q_{jmk}]^2 \right\}}}}$ $d_{ijk} = D_{ijk} / \sqrt{2}$ $D_{ij} = \sqrt{\frac{\sum_{k=1}^n d_{ijk}^2 \delta_{ijk} W_k}{\sum_{k=1}^n \delta_{ijk} W_k}}$	<p>Équation 3 : dissimilarité globale entre deux espèces dominantes (<i>i</i> et <i>j</i>)</p>
---	--

Avec q_{imk} et q_{jmk} les pourcentages d'affinité des espèces *i* et *j* pour le niveau *m* (catégorie de trait) de la $k^{\text{ième}}$ variable (traits). W_k est la pondération et celle-ci est considérée comme égale pour l'ensemble des traits dans le présent travail. Nous considérons donc que chaque trait contribue de manière égale à la différence fonctionnelle entre espèces. δ_{ijk} permet de donner une pondération nulle aux données manquantes. Dans notre cas, $\delta_{ijk} = 1$ car il n'y a pas de données manquantes.

La distance d_{ijk} , euclidienne, est ensuite déterminée à partir de la distance globale.

6.1.1 Transformation en distance euclidienne

La distance entre les espèces n'est pas euclidienne car il peut y avoir des valeurs manquantes. Les distances sont rendues euclidiennes avec une transformation de Lingoes (1971). Cette transformation de distances permet d'appliquer des méthodes classiques d'ordinations et de clustering.

6.2 Contribution de chaque trait à la distance globale

En l'absence de pondération ($W_k = 1$), la contribution de chaque trait à la distance globale peut varier. Cela est causé par les traits corrélés entre eux qui ont un poids plus important

dans le calcul de la distance globale. La contribution de chaque trait est calculée avec l'équation 4 (Pavoine et al., 2009).

$\begin{aligned} & \text{cor} \left(d_k^2, \sum_{l=1}^n W_l d_l^2 \right) \\ &= \frac{\sum_{l=1}^n [W_l \sqrt{\text{var}(d_l^2)}] \text{cor}(d_k^2, d_l^2)}{\sqrt{\text{var}(\sum_{l=1}^n W_l d_l^2)}} \end{aligned}$	<p>Équation 4 : contribution à la distance globale</p>
--	---

Avec d_k , le vecteur de distance par paires d'espèces pour le $k^{\text{ième}}$ trait.

6.3 Visualisation de la distance entre espèces

La méthode d'ordination PCoA (analyse de coordonnées principales) et le clustering de type UPGMA (Unweighted pair group method with arithmetic mean) ont été utilisées pour identifier les groupes similaires d'un point de vue fonctionnelle.

Une PCoA convertit la dissimilarité entre espèces en un graphique bidimensionnel par décomposition en valeurs propres. Sur ce graphique, les espèces avec le plus de dissemblance sont les plus éloignées et inversement. Chaque axe du graphique explique un pourcentage de la variabilité entre espèces. Les catégories de traits seront superposées à l'ordination des espèces afin d'identifier les traits fonctionnels majeurs expliquant la dissimilarité entre espèces. Une UPGMA permet de créer un dendrogramme où la longueur des branches est directement proportionnelle la dissimilarité fonctionnelle des espèces. L'algorithme est une méthode itérative permettant de regrouper les espèces par paires en partant des espèces les plus similaires.

Section 7 : Dissimilarités entre stations.

De nombreux indices permettant d'estimer la diversité fonctionnelle sont disponibles dans la littérature. Ici, la diversité au sein de chaque site est estimée par l'indice de diversité de Rao. Une valeur de cet indice est calculée pour chaque communauté puis elle est cartographiée afin d'en visualiser la répartition spatiale.

La dissimilarité fonctionnelle entre communautés est estimée grâce au coefficient de dissimilarité de Rao et est ensuite visualisée par une ordination des sites (DPCoA, Double Principal Coordinate analysis).

La distribution spatiale de la composition fonctionnelle des communautés est visualisée au moyen de la matrice CWM (site*trait).

Pour une question de lisibilité des graphiques, les opérations suivantes seront uniquement réalisées sur les sets de données divisées en deux périodes (1995 et 2007-2017). Ces analyses permettront d'identifier les fonctions biologiques présentes sur chaque site ainsi que leur éventuelle variation de composition fonctionnelle.

7.1 Diversité fonctionnelle au sein de chaque site.

7.1.1 Coefficient de diversité de Rao

Le coefficient de diversité de Rao, aussi appelé entropie quadratique, est un indice permettant de mesurer la diversité interne à chaque communauté. Il est calculé comme une somme de la dissimilarité entre chaque couple d'espèces pondérée par la biomasse relative de chaque espèce au sein de la communauté (Pavoine et al, 2004)

$H\Delta_n(P_j) = \sum_{k=1}^n \sum_{l=1}^n P_{k/j} P_{l/j} \delta_{kl}^{SP}$ $\Delta_n = [\delta_{kl}^{SP}]_{1 \leq k \leq n, 1 \leq l \leq n}$	Équation 5 : coefficient de diversité de Rao sur une communauté
--	---

Δ_n est la matrice de dissimilarité entre les espèces ses éléments δ_{kl}^{SP} sont nuls pour tout $l = k$ et différent de 0 pour tous $l \neq k$. $P_{k/j}$ est la biomasse relative de l'espèces k au sein de la communauté j .

7.1.3 Décomposition du coefficient de diversité totale

De manière similaire à l'ANOVA, Il est possible de décomposer la diversité totale (ou entropie quadratique totale) (Équation 6). L'entropie totale est constituée de celle présente au sein des communautés (premier terme) et de celle entre les communautés (second terme). L'intérêt de cette décomposition est d'évaluer la part de l'entropie liée aux différences entre communautés par rapport à la part liée aux différences entre espèces au sein des communautés. Cette mesure permet d'identifier les stations avec une forte diversité interne et des stations très différente l'une par rapport à l'autre.

$H_{\Omega_n}(P_{\bullet}) = \sum_{i=1}^r P_{\bullet i} H_{\Omega_n}(P_i) + H_{\Omega_r}(\mu)$	Équation 6 : Décomposition de l'entropie quadratique totale
--	---

Avec

$$\begin{aligned}
H_{\Omega_n}(P_j) &= \frac{1}{2} \sum_{k=1}^n \sum_{l=1}^n P_k/j P_l/j (\delta_{kl}^{SP})^2 = P_j^t \Omega_n P_j \\
H_{\Omega_n}(\mu) &= \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n P_{\bullet i} P_{\bullet j} (\delta_{ij}^{CO})^2 / 2 \\
\Delta_r &= [\delta_{ij}^{CO}]_{1 \leq i \leq r, 1 \leq j \leq r} \\
\delta_{ij}^{CO} &= \sqrt{(P_i P_j)^t (-\Omega_n) (P_i P_j)}
\end{aligned}$$

Les matrices d'abondance (a_{kj}) et de fréquence (P_{kj}) étant liées par

$$\left\{ \begin{array}{l} a_{\bullet j} = \sum_{k=1}^n a_{kj} \\ a_{k\bullet} = \sum_{j=1}^r a_{kj} \\ a_{\bullet\bullet} = \sum_{j=1}^r a_{\bullet j} = \sum_{k=1}^n a_{k\bullet} \end{array} \right. \Rightarrow \left\{ \begin{array}{l} P_{\bullet j} = a_{\bullet j} / a_{\bullet\bullet} \\ P_{k\bullet} = a_{k\bullet} / a_{\bullet\bullet} \\ P_{kj} = a_{kj} / a_{\bullet\bullet} \end{array} \right.$$

a_{kj} est l'abondance de l'espèce k dans la communauté j . Δ_r est la matrice contenant les dissimilarités entre les communautés. $\mu = (p_{\bullet 1}, \dots, p_{\bullet r})$ est la pondération des communautés (r).

7.2 Dissimilarités entre communautés

La diversité fonctionnelle au sein et entre les stations est décrite graphiquement en réalisant une DP-CoA (Double Principal Coordonate analysis ; Pavoine et al. 2004). À partir des différences entre espèces, l'approche permet de trouver les différences entre communautés et ensuite de décrire la diversité caractéristique au sein de ces dernières.

La matrice de dissimilarité entre espèces (section 6.1) et la distribution des espèces au sein des communautés constituent les entrées de l'analyse. Ici, la distribution des espèces au sein des communautés est la matrice de biomasse pour chaque station.

Rao (1982) a proposé un coefficient de dissimilarité entre communauté. RaoDis ou DISC permet de calculer une matrice de dissimilarité entre deux communautés i et j . Chaque élément de la matrice est la dissimilarité entre deux sites calculés avec l'équation 7

$D_{H_{\Delta_n}}(P_i, P_j) = 2H_{\Delta_n} \left(\frac{P_i + P_j}{2} \right) - H_{\Delta_n}(P_i) - H_{\Delta_n}(P_j)$	Équation 7 : Coefficient de dissimilarité entre communautés (i et j) de Rao
---	---

Cet indice se base sur la dissimilarité entre les espèces pondérées par la biomasse moyenne de chaque couple d'espèces (terme 1 équation 7). Les termes 2 et 3 de l'équation 7 permettent de retrancher la diversité interne de chaque site. Ainsi, seule la diversité entre les deux sites est retenue.

Les distances obtenues par l'équation 7 sont transformées en distances ultramétriques en minimisant la différence des moindres carrés entre les distances brutes et les distances

ultramétriques transformées (De Soete, 1984). Un espace commun multidimensionnel est ensuite construit grâce à une analyse de coordonnée principale (PCoA). Les communautés sont alors placées sur le barycentre des points de leur espèce. Enfin, une typologie des communautés est définie en utilisant les deux axes orthogonaux principaux. Cet espace en deux dimensions regroupe les points de communautés et les distances déduites entre les communautés. Le résultat est une ordination des sites en fonction de la diversité intersites (Pavoine et al., 2004).

7.3 Composition fonctionnelle des sites

La matrice CWM (community-weighted mean of a trait) donne une idée de la composition fonctionnelle de chaque site. Elle est créée en multipliant la matrice des traits par la matrice de biomasses d'espèces par stations. En cartographiant pour chaque site les colonnes de CWM, on obtient une cartographie des catégories de traits. Elle permet de visualiser les variations spatiales de la composition fonctionnelle.

Les analyses sont réalisées sur R. Le calcul des indices de Rao et la DPCoA sont effectués avec le package ade4.

Chapitre 3 : Résultats

Section 8 : Analyse globale

8.1 Aperçu général des espèces dominantes

Sur les 64 espèces dominantes du macrobenthos présentes en mer Noire, 32 sont des mollusques bivalves et gastéropodes. Ils constituent 80% de la biomasse totale. La biomasse restante est composée d'annélides polychètes (18% avec 19 espèces) et des crustacés malacostracés (1% avec 4 espèces). Les phylums Cnidaria (classe : Anthozoa, Hydrozoa), Tunicata (Ascidiacea), Nemertea et Porifera (Demospongiae) représentent chacun moins de 1% de la biomasse.

Les espèces dominantes sur le plan de la biomasse sont *Mya arenaria* (bivalvia) et *Mytilus galloprovincialis* (bivalvia). Elles représentent respectivement 30% et 21% de la biomasse totale. *Mya arenaria* est présente sur 19% des sites et *Mytilus galloprovincialis* l'est sur 32% des sites.

Melinna palmata, *T. stroemii* et *N. hombergii* sont les espèces dominantes en termes de couverture avec respectivement une présence sur 46%, 43% et 71% des sites.

8.2 Analyse de la diversité fonctionnelle entre espèces

8.2.1 Similarité fonctionnelle entre espèces

La distance fonctionnelle entre espèces est comprise entre 0 et 1. Une distance de 1 signifie que les deux espèces sont entièrement différentes d'un point de vue fonctionnel. La distance entre *Mya arenaria* et *Nephtys hombergii* ainsi que celle entre *Mytilus galloprovincialis* et *Alitta succinea* vaut 1. Ces espèces sont distantes fonctionnellement, les modalités associées à chaque trait sont différentes. La distance entre les espèces *Chamelea gallina* et *Abra alba* ainsi que celle entre *Anadara kagoshimensis* et *Aonides paucibranchiata* vaut 0. Ces espèces sont fonctionnellement identiques pour les traits choisis.

8.2.2 Contribution de chaque trait à la distance fonctionnelle

Le trait avec la contribution la plus importante à la dissimilarité entre espèces est le type de terrier suivi de la méthode de remaniement particulière et de la propension à se déplacer dans la matrice sédimentaire. Le trait avec la plus faible contribution à la distance fonctionnelle est

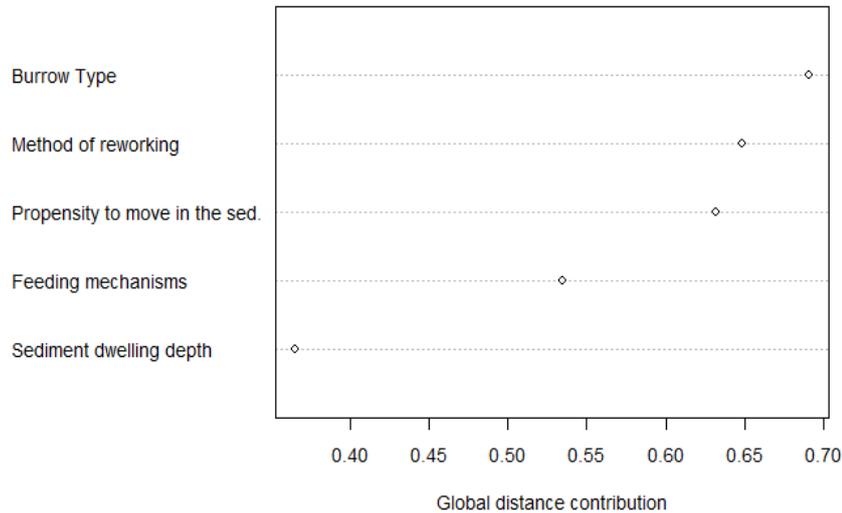


Figure 8.1: Graphique à points de la contribution de chaque trait à la dissimilarité interspécifique. Les traits avec une contribution importante ont une valeur plus élevée.

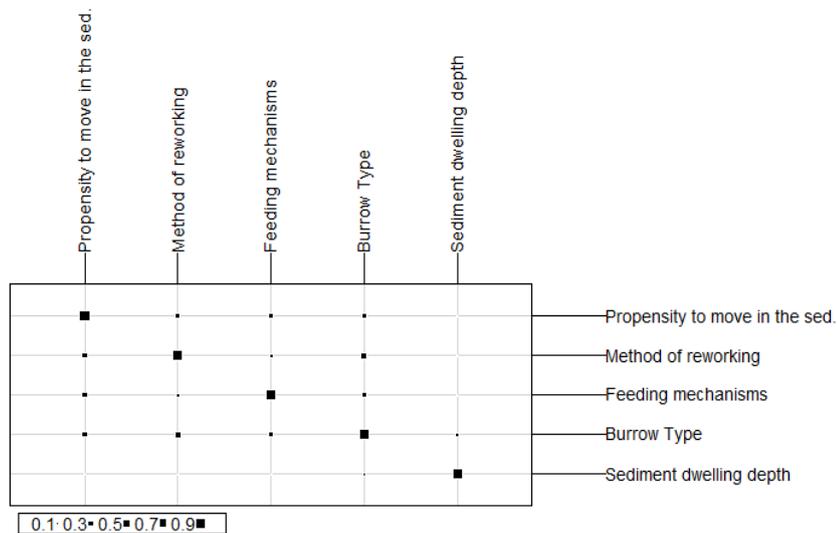


Figure 8.2: Covariation entre les traits fonctionnels. La taille des points est proportionnelle à la covariance.

la profondeur d'enfouissement (Fig. 8.1). Cette différence s'explique par une covariance importante entre les traits associés au mécanisme d'alimentation et type de terrier tandis que la profondeur d'enfouissement est faiblement corrélée avec tous les autres traits. (Fig. 8.2).

effet, ces traits apportent le score le plus important dans le calcul de l'IP et un score modéré dans le calcul du BP (Tableau 4.3). Notons la présence dans ce groupe de *Melinna palmata* et *Terebellides stroemii*, deux espèces dominantes aux vues de leur couverture spatiale.

Le groupe bleu (bioturbateur mobile) rassemble les espèces appartenant aux catégories : omnivore, carnivore ou charognard (Feed Mech GB), biodiffuseur (REW 4), en mouvement libre dans la matrice sédimentaire par des systèmes de terriers (Msed 4) et à terrier ouvert (BT2.) (Fig :8.4). Ces caractéristiques apportent un score élevé dans le calcul de BP et d'IP (Tableau 4.3). Les espèces de ce groupe appartiennent aux classes des annélides oligochaetes et polychaetes, et des Nemertea.

Trois espèces ne font partie d'aucun des trois groupes principaux. Ils constituent des groupes mono-spécifique (en noir) : *Dipolydora quadrilobata*, *Pachycerianthus solitarius* et *Upogebia pusilla*. Ces espèces possèdent des caractéristiques intermédiaires entre les trois groupes principaux. Elles sont représentées en noir sur le dendrogramme et sur la figure d'ordination des groupes (Fig 8.3). *Diogenese pugilator* (Diogenidae, Crustacea) possède des caractéristiques intermédiaires entre les groupes « faible bioturbateur » et « bioturbateur mobile ». *Pachycerianthus solitarius* (Cerianthidae, cnidaire) est entre les groupes « faible bioturbateur » et « bioturbateur fixe ». *Upogebia pusilla* (Upogebiidae, Crustacea) est l'intermédiaire des groupes « bioturbateur mobile » et « bioturbateur fixe ».

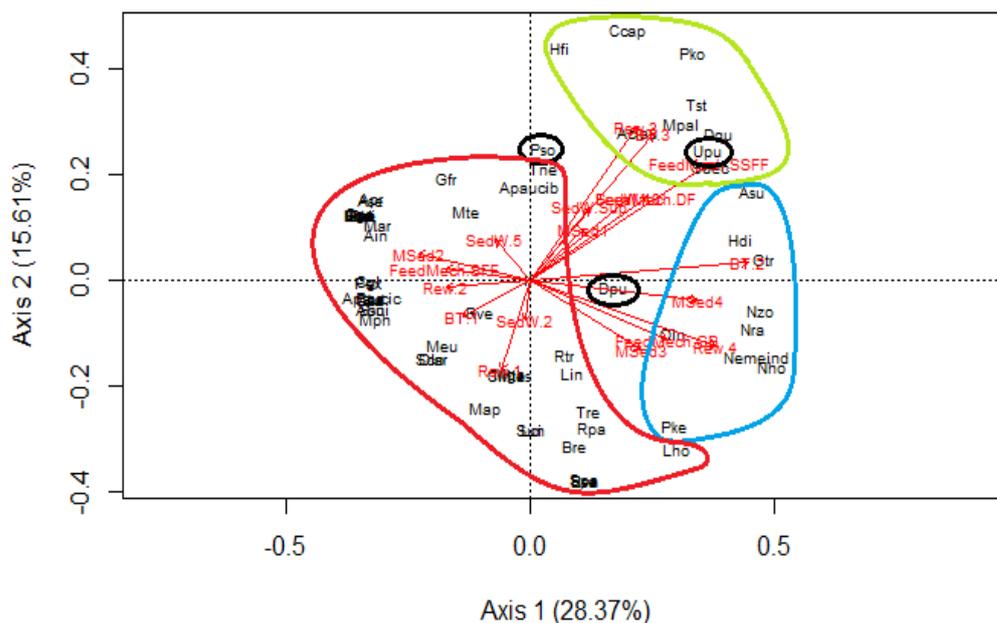


Figure 8.4 : Ordination et mise en couleur des groupes d'espèces avec superposition des catégories fonctionnelles par PCoA pour la période globale.

Les pourcentages associés aux axes sont les pourcentages de la variabilité qu'ils expliquent.

Les bioturbateurs faibles sont en rouge, les bioturbateurs fixes sont en vert et les bioturbateur mobile sont en bleu.

Les catégories d'un trait sont généralement distantes les unes des autres dans les graphiques d'ordination. Font exception, les catégories détritivore (Feed.Mech DF) et sub-surface deposit feeder (Feed.Mech.SSFF) ainsi que l'ensemble des catégories du trait profondeur d'enfouissement (Fig 8.4). Les traits dominants (section 8.2.2) sont les mieux séparées par l'ordination.

Section 9 : Analyse période 1995

9.1 Analyse de la diversité fonctionnelle entre espèces

Dans cette section, nous allons analyser la diversité fonctionnelle (sur base des traits associés à la bioturbation) de l'ensemble des espèces dominantes collectées sur la période 1995.

9.1.1 Contribution des traits à la distance globale

Comme pour l'analyse globale, les types de terriers, les méthodes de remaniement sédimentaire, la propension à se mouvoir dans le sédiment, et le type d'alimentation sont fortement corrélés entre eux et ont donc un poids plus important dans le calcul de la matrice de dissimilarité. Le trait y contribuant le moins est la profondeur d'enfouissement.

9.1.2 Identification de groupes fonctionnels d'espèces

Comme pour l'analyse globale, on peut distinguer 3 principaux groupes fonctionnels (Figs 9.1 et 9.2).

Les résultats du clustering et de l'ordination se complètent bien (Figs 9.1 et 9.2). Les groupes proches sur le dendrogramme le sont également sur la figure d'ordination.

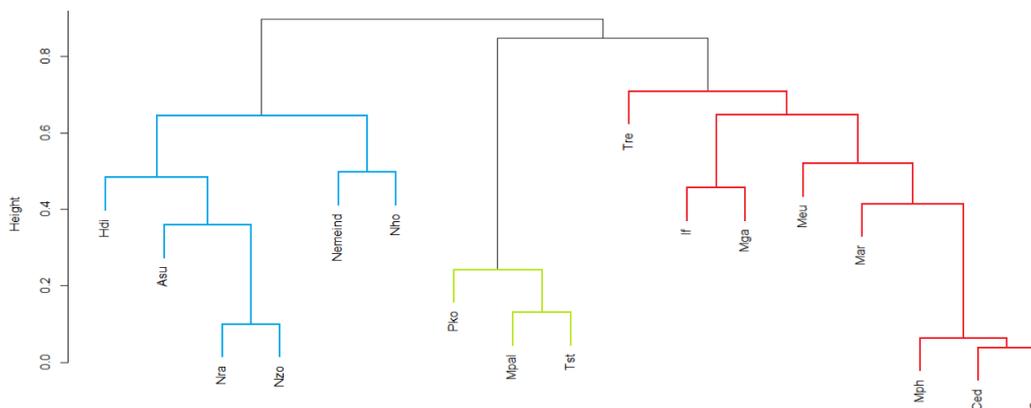


Figure 9.1: Cluster dendrogram de la période 1995 par UPGMA.

L'échelle à gauche indique la dissimilarité entre espèces.

Le groupe des bioturbateurs fixes est en rouge, celui des bioturbateurs fixes est en vert et celui des bioturbateurs mobiles est en bleu.

Le premier groupe (rouge) rassemble les espèces avec un faible potentiel bioturbateur. Il est majoritairement constitué de bivalves et donc principalement de filtreurs (Feed.mechSF). Les catégories fonctionnelles associées à ce groupe sont : irrigation interne ou épifaune (BT1), remaniement particulière limité à la surface (Rew1 et Rew2), organisme sessile (Msed1 et Msed2) (Fig 9.2). La contribution de ces espèces au potentiel BP et IP est donc faible (Tableau 4.3). Il est qualifié de groupe « bioturbateur faible ».

Le deuxième ensemble (Bleu) groupe les espèces appartenant aux catégories de traits : mouvement libre dans le sédiment par un système de terriers (Msed4), biodiffuseurs (Rew4), et type alimentaire omnivore, charognard ou brouteurs (FeedMechDf) (Fig 9.2). Ce groupe rassemble les espèces « bioturbatrices mobiles ». Ce sont des annélides polychètes et oligochètes, et des némerthes.

9.3 Analyse de la diversité fonctionnelle par site

Dans cette section, nous allons analyser la diversité fonctionnelle (sur base des traits associés à la bioturbation) de l'ensemble des communautés dominantes collectées sur la période 1995.

9.3.1 Diversité au sein des communautés

La diversité fonctionnelle au sein de chaque site est plus importante pour les communautés situées à proximité des côtes. L'indice de diversité de Rao décroît avec l'éloignement des côtes. Le maximum de cet indice se situe à l'embouchure du Delta du Danube et le minimum au nord de ce dernier (Fig 9.3).

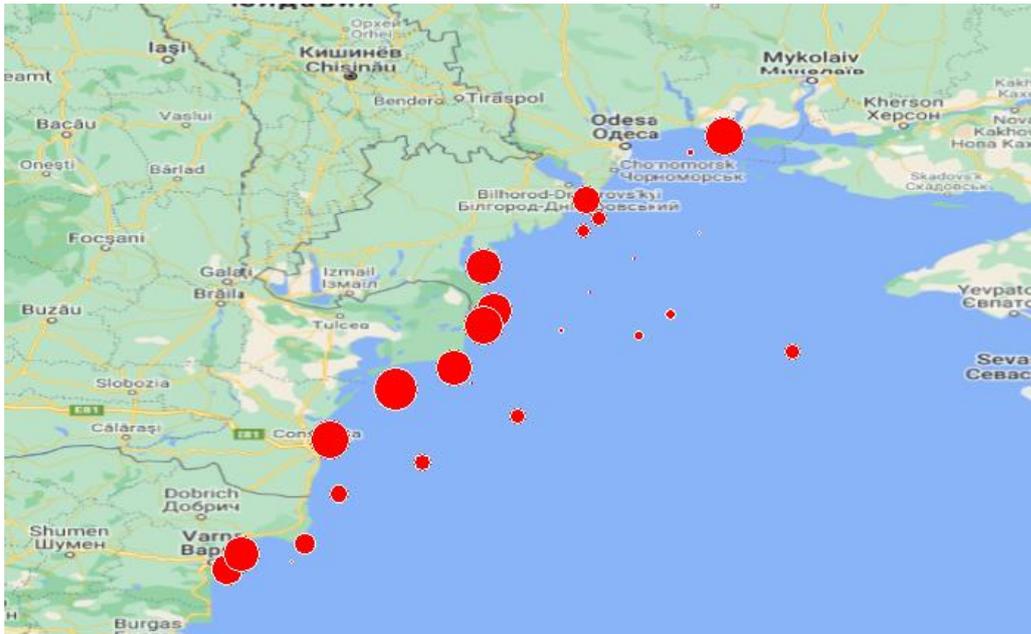


Figure 9.3 : Cartographie de l'indice de diversité de Rao pour la période 1995.

La taille des points est proportionnelle à la diversité observée. Toutes les cartes de RaoDiv utilisées sont comparables entre elles.

9.3.2 Diversité entre communauté

Les communautés situées à proximité des côtes tendent à avoir une composition fonctionnelle différente de celle des autres. En effet, l'indice de dissimilarité de Rao est le plus élevé proche des côtes et particulièrement à proximité de l'estuaire du Danube (Fig 9.4). Ces tendances sont moins marquées que celles concernant la diversité intra-communautaire.

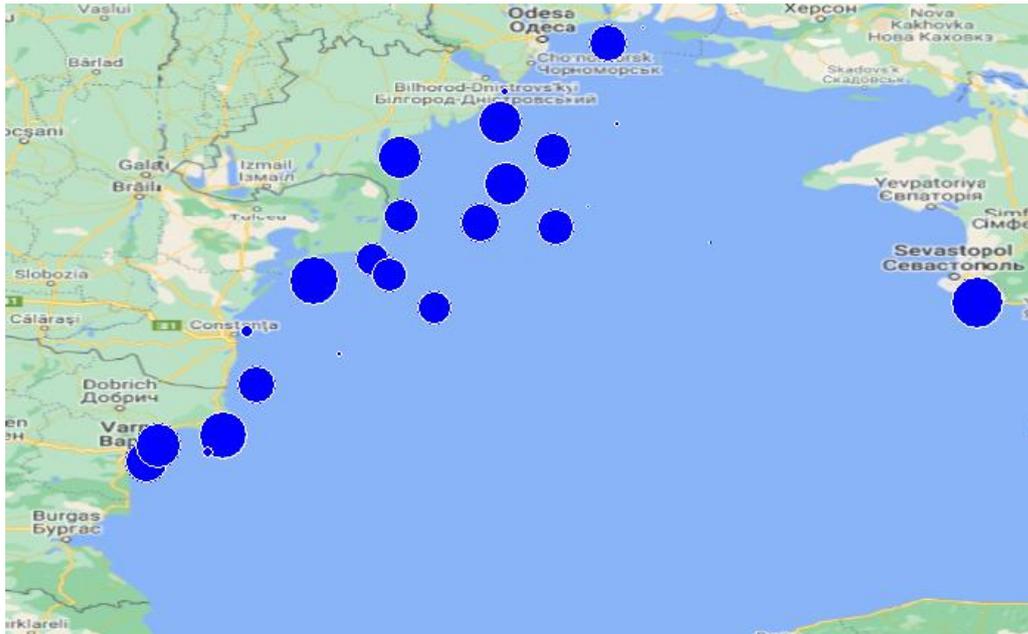


Figure 9.4: Cartographie de l'indice de dissimilarité de Rao pour la période 1995.

La taille des points est proportionnelle à la dissimilarité observée. Toutes les cartes de RaoDis utilisées sont comparables entre elles.

9.3.3 Décomposition de l'entropie quadratique

La diversité fonctionnelle totale, indice de Rao, valait 0.24 en 1995. Environ, 45% de cette diversité était liée à la diversité intercommunautaire et 55% expliquée par la diversité intra-communautaire (tableau 9.1).

Tableau 9.1 : Décomposition de l'entropie quadratique de Rao

	Diversity <dbl>
Between-samples diversity	0.109
Within-samples diversity	0.133
Total diversity	0.242

9.4 Analyse de la composition fonctionnelle des communautés

Cette section a pour objectif d'analyser la répartition spatiale des caractéristiques fonctionnelles des communautés.

9.4.1 Ordination des communautés

Les communautés proches les unes des autres sur le graphique d'ordination, donc fonctionnellement similaires, sont également proche spatialement.

La répartition des catégories de traits sur la figure d'ordination des sites est similaire à leur répartition pour l'ordination des espèces. C'est-à-dire que les catégories fonctionnelles Msed1, SedW2, BT1, Feedmech SFF, Rew2, Msed2 sont, comme pour l'ordination des espèces, proches les unes des autres. Il en va de même pour les catégories fonctionnelles BT3, Rew3, Feed mechDF et les catégories feedmech GB, Msed4, Rew4, BT2 (Fig 9.11). On retrouve donc les mêmes groupes fonctionnels. Les communautés dominées par les « bioturbateurs faibles » sont celles avec les catégories fonctionnelles épifaune ou terrier fermé, suspensivore et sessile. Celles dominées par les « bioturbateurs fixes » possèdent les catégories fonctionnelles détritivore, convoyeur et sessile. Enfin, celles dominées par les « bioturbateurs mobiles » possèdent les catégories fonctionnelles terrier fermé, bio diffuseurs et mouvement libre dans la matrice sédimentaire.

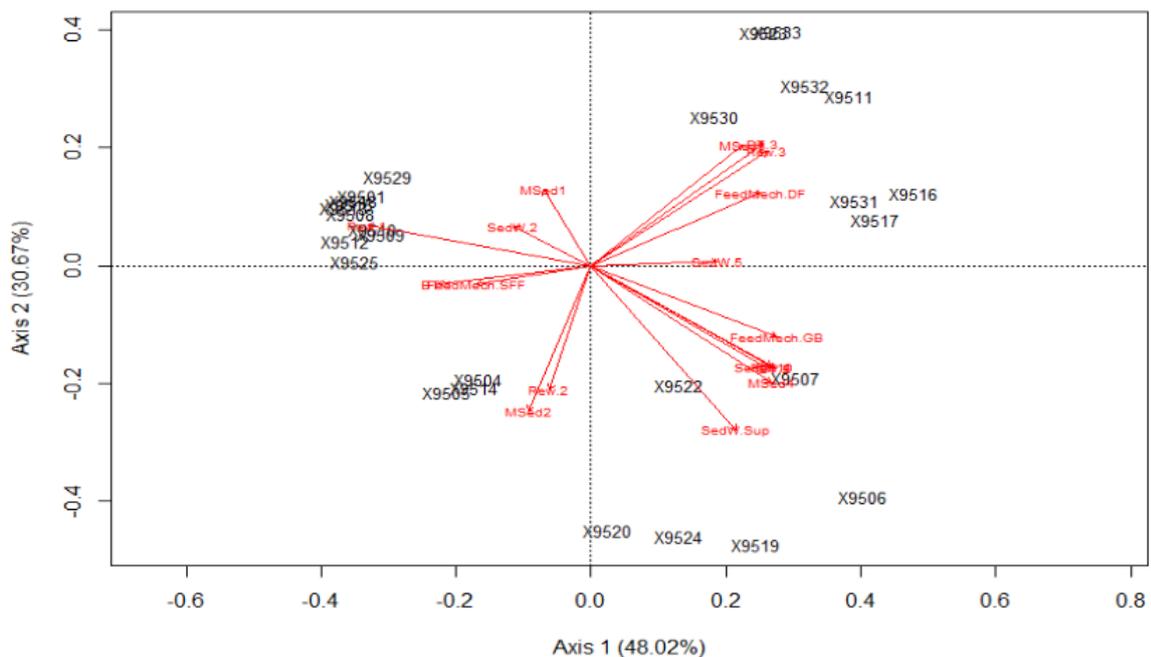


Figure 9.5 : Ordination de la matrice de composition fonctionnelle (site*fonction) par DPCoA pour la période 1995.

Les pourcentages associés aux axes sont les pourcentages de la variabilité qu'ils expliquent.

A titre d'indication, les communautés dominées par le groupe fonctionnel bioturbateur faible se situent au nord du Danube. Les communautés avec les caractéristiques fonctionnelles des bioturbateurs mobiles sont localisées à proximité des côtes et plus particulièrement au sud du Danube. Celles dominées par les bioturbateurs mobiles se localisent également le long de la ligne côtière. Cette répartition des fonctions est plus aisément visualisable avec la cartographie des traits fonctionnelle.

9.4.2 Cartographie des traits fonctionnels

Les filtreurs sont présents dans l'entière des communautés bien que cette catégorie est légèrement plus présente au Nord du Danube. Les organismes charognards, brouteurs ou prédateurs sont majoritairement présents le long de la ligne côtière. Les détritivores sont plus abondants à l'embouchure du Danube. Ce sont deux modes alimentaires absents de la zone au Nord du Danube (Fig. 9.6). Pour la période 1995, il n'y avait pas d'espèces appartenant à la catégorie Sub surface suspension feeder.

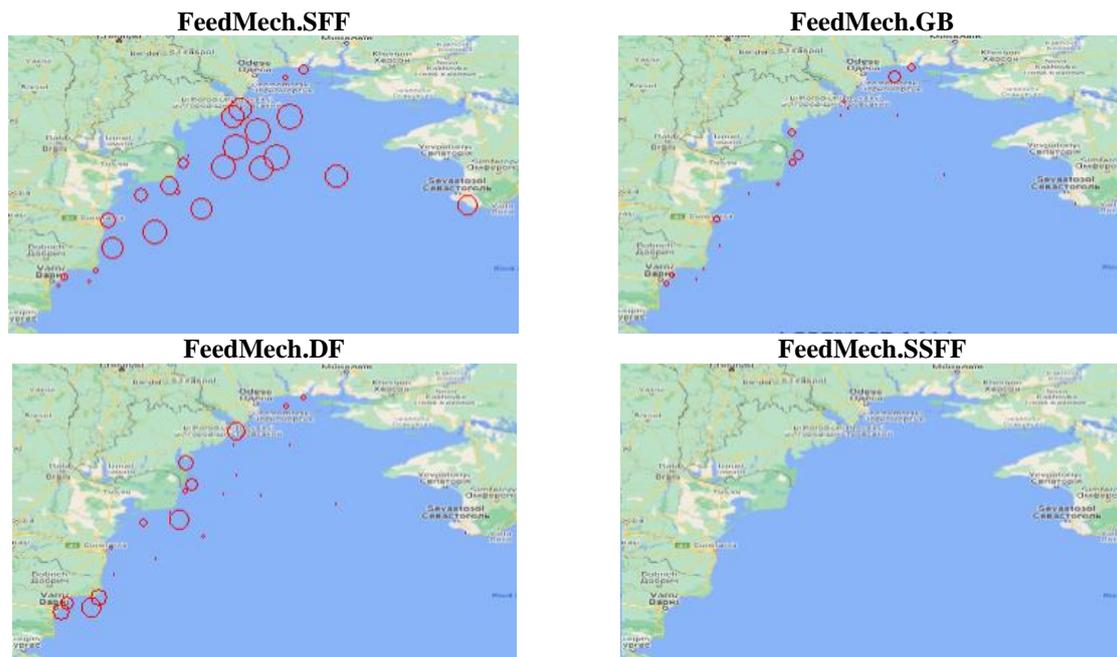


Figure 9.6: cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « feeding mecanism » pour la période 1995.

Les cartes de FeedMech sont comparables pour les deux périodes.

La répartition des catégories de terriers suit celle des catégories alimentaires. L'épifaune ou les irrigateurs internes (BT1) est la catégorie dominante. Ces deux traits sont présents sur tous les sites et sont particulièrement abondants à l'embouchure du Danube et au large. Les terriers ouverts (BT2) sont présents à proximité de la côte. Les terriers fermés (BT3), à l'instar des ouverts, sont présents le long de la ligne côtière. Ils dominent les communautés les plus au sud (Fig : 9.7).

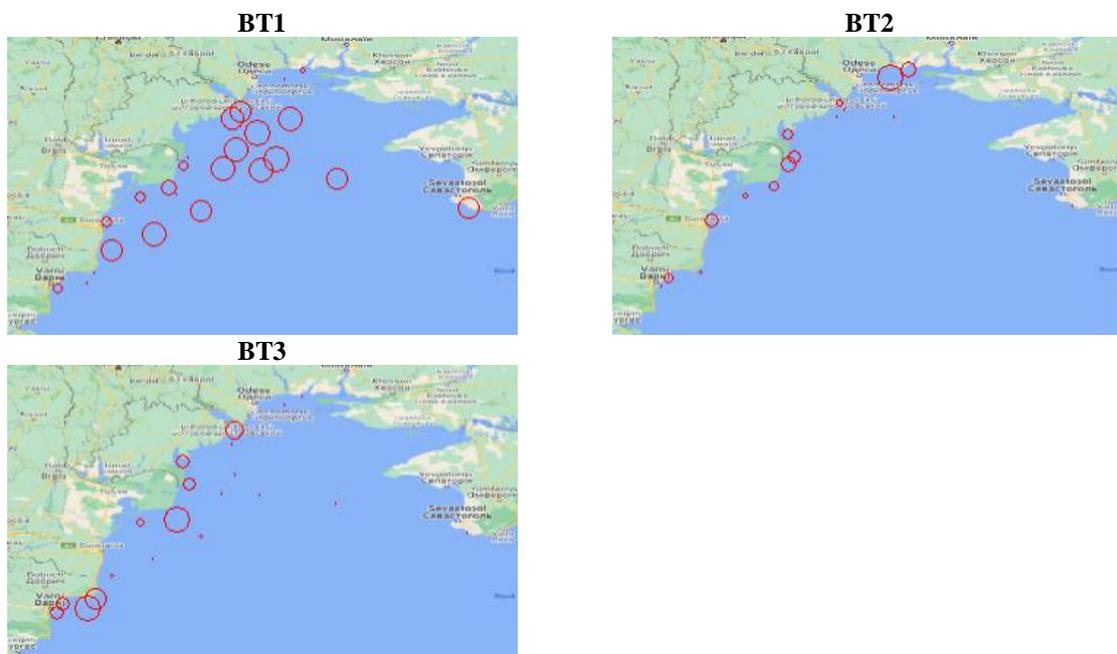


Figure 9.7 : Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « type de terrier » pour la période 1995.

Les cartes de BT sont comparables pour les deux périodes.

Section 10 : Analyse période 2008-2017

10.1 Analyse de la diversité fonctionnelle entre espèces

Dans cette section, nous allons analyser la diversité fonctionnelle (sur base des traits associés à la bioturbation) de l'ensemble des espèces dominantes collectées sur la période 2008-2017.

10.1.1 Contribution des traits à la distance globale

Le type de terrier, la méthode de remaniement particulière et la propension à se déplacer dans la matrice sédimentaire sont les traits fonctionnels expliquant le plus la dissimilarité entre espèces. La profondeur d'enfouissement, à l'inverse, explique peu de différences entre les espèces.

10.1.2 Identification de groupes fonctionnels d'espèces

Comme pour les analyses précédentes, trois groupes fonctionnels sont distinguables : « bioturbateurs faibles », « bioturbateurs mobiles » et « bioturbateurs fixes ». Les résultats de l'UPGMA (clustering) et de la PCoA (ordination) sont cohérents. Les espèces appartenant au même groupe sont proches dans l'ordination. Les groupes proches dans le dendrogramme le sont également dans l'ordination (Fig. 10.1 et 10.2).

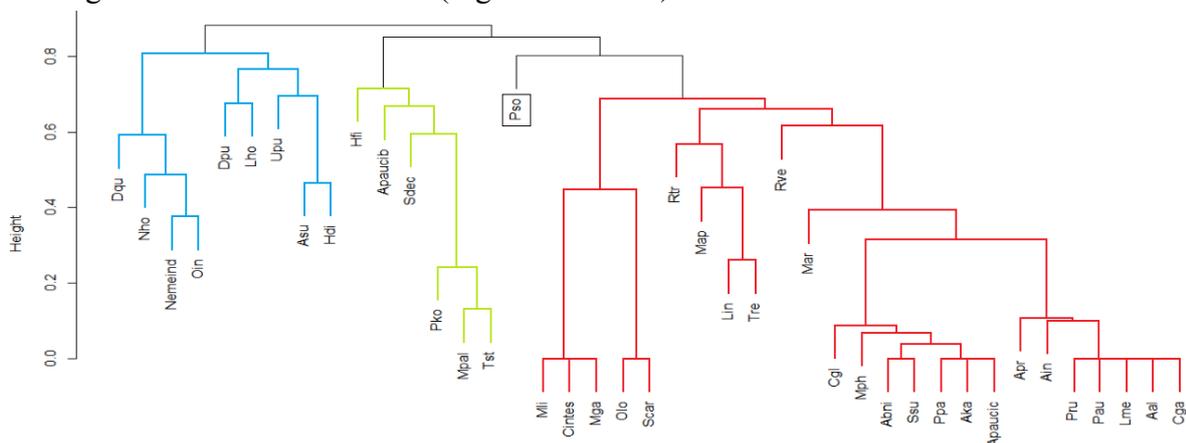


Figure 10.1 : Cluster dendrogram par UPGMA pour la période 2008-2017.

L'échelle à gauche indique la dissimilarité entre espèces.

Le groupe des bioturbateurs fixes est en rouge, celui des bioturbateurs faibles est en vert et celui des bioturbateurs mobiles est en bleu.

Le premier groupe (bioturbateur faible) est le plus vaste et donc le plus diversifié. Il est composé majoritairement de bivalves suspensivores. Les espèces de ce groupe sont toutes de l'épifaune ou avec une irrigation interne (BT1). Elles possèdent un remaniement sédimentaire faible (Rew1 et 2), et une faible propension à se déplacer dans le sédiment (Msed1 et Msed2) et ont une profondeur d'enfouissement entre 0 et 5 cm (SedW2et5) (Fig 10.2). L'ensemble de ces traits apporte un score faible au calcul de IP et BP (Tableau 4.3) car ils induisent peu de bioturbation, raison pour laquelle il est qualifié de « bioturbateur faible ».

Le second groupe (bioturbateur fixe) rassemble les annélides polychètes ayant pour caractéristiques d'être détritivores (DF) avec un terrier fermé (BT3), convoyeurs (Rew3) et fixes dans un tube (Msed1) (Fig 10.2). Elles possèdent le score le plus élevé dans le calcul de l'IP et un score moyen pour BP (Tableau 4.3). Bien qu'elles soient fixes, leurs caractéristiques font qu'elles contribuent au remaniement particulier et à la ventilation.

Le dernier groupe se compose d'annélide polychètes et oligochètes et de nématés. Les traits fonctionnels associés à ce groupe sont : terrier ouvert (BT.2), carnivore omnivore ou charognard (Feed.Mech.GB), profondeur d'enfouissement supérieure à 5 cm (SedW10 et SedWsup), biodiffuseurs (Rew4) et mouvements lents ou par un système de terriers dans le sédiment (Msed 3 et 4) (Fig10.2). Ce groupe rassemble donc des caractéristiques contribuant le plus à BP et modérément à IP (Tableau 4.3). Le groupe est donc qualifié de « bioturbateur mobile ».

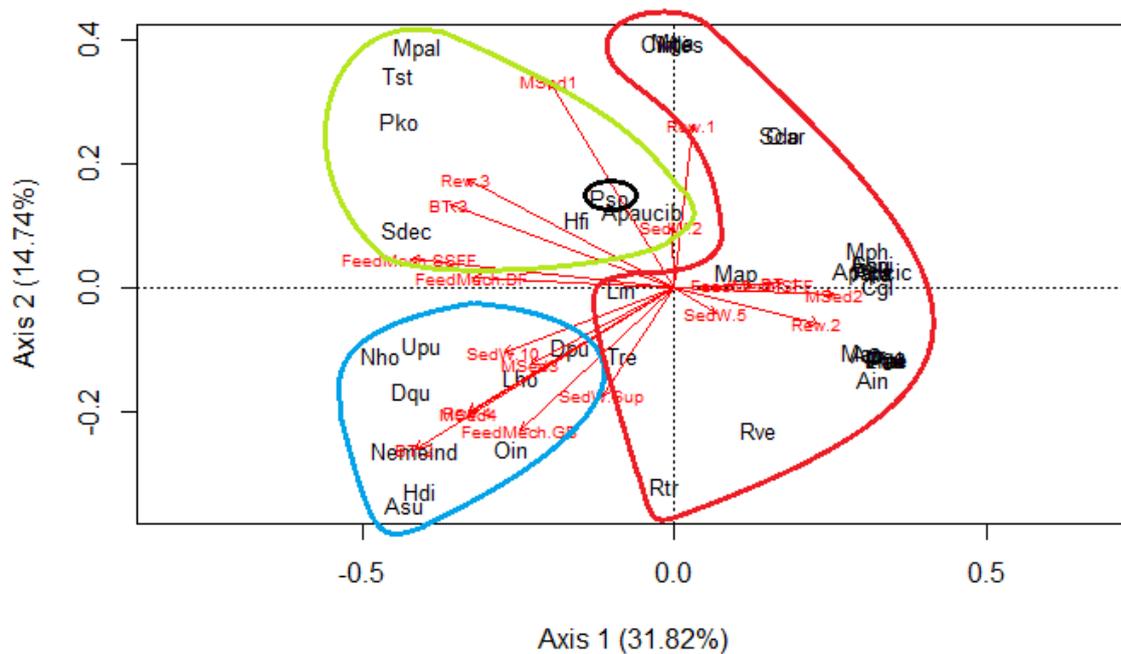


Figure 10.2 : Ordination des espèces et mise en couleur des catégories fonctionnelles avec superposition des groupes fonctionnels par PCoA pour la période 2008-2017.

Le groupe des bioturbateurs fixes est en rouge, celui des bioturbateurs fixes est en vert et celui des bioturbateurs mobiles est en bleu.

Les pourcentages associés aux axes sont les pourcentages de la variabilité qu'ils expliquent.

10.2 Analyse de la diversité fonctionnelle par site

Dans cette section, nous allons analyser la diversité fonctionnelle (sur base des traits associés à la bioturbation) de l'ensemble des communautés dominantes collectées sur la période 2008-2017.

10.2.1 Diversité fonctionnelle au sein des sites

La diversité fonctionnelle est la plus importante aux sites situés à proximité des côtes et à l'embouchure du delta du Danube (Fig 10.3). Elle est moindre au nord-est de ce dernier. Les communautés de cette zone sont donc composées d'espèces aux traits fonctionnels similaires.

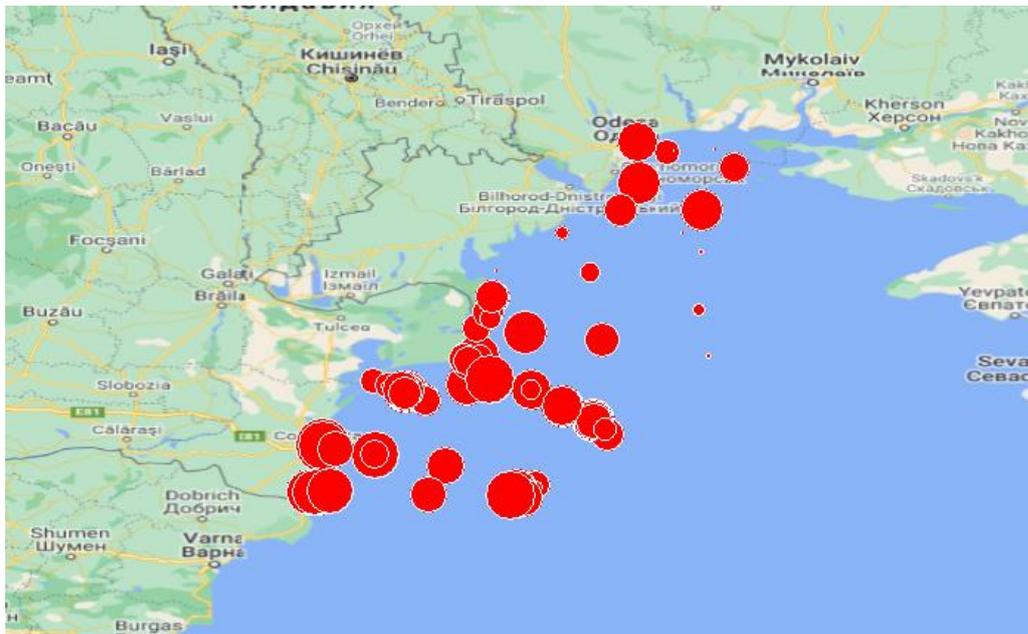


Figure 10.3 : cartographie de l'indice de diversité fonctionnelle de Rao pour la période 2008-2017.

La taille des cercles est proportionnelle à la valeur de l'indice de diversité de Rao. Toutes les cartes de RaoDiv utilisées sont comparables entre elles.

10.2.2 Diversité fonctionnelle entre communautés.

Les communautés avec la composition fonctionnelle la plus similaire à celle des autres se situent au nord du delta du Danube. Aucune autre tendance ne semble visible dans la répartition de l'indice de dissimilarité de Rao (Fig 10.4).

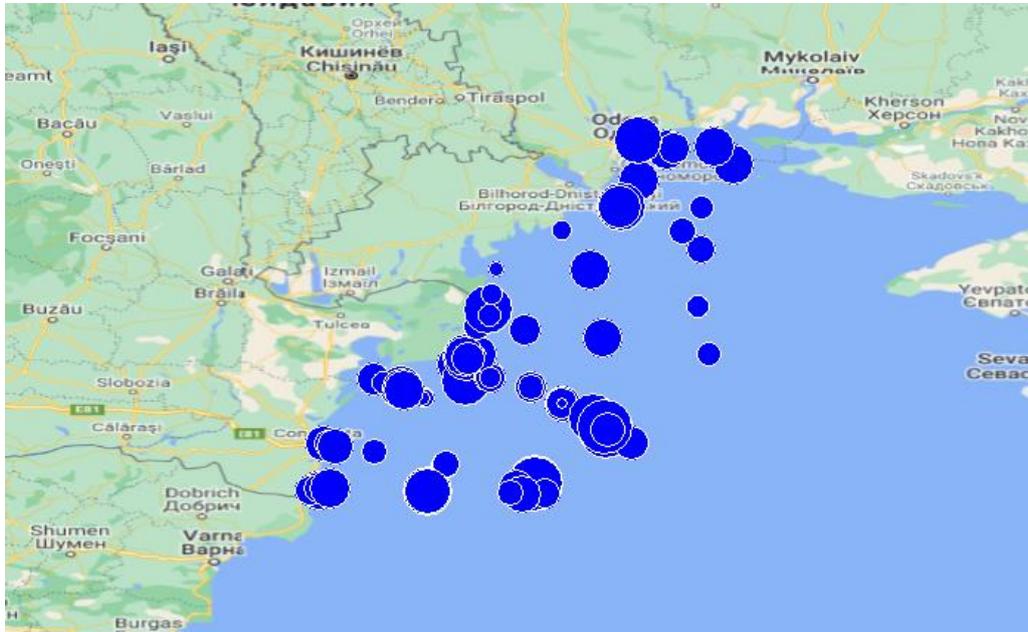


Figure 10.4: Cartographie de l'indice de dissimilarité de Rao pour la période 2008-2017.

La taille des cercles est proportionnelle à la valeur de l'indice de dissimilarité de Rao. Toutes les cartes de RaoDis utilisées sont comparables entre elles.

10.2.3 Décomposition de l'entropie quadratique

La diversité totale, indice de Rao, est de 0.205 pour la période 2008-2017. Elle est à 51 % expliquée par la diversité au sein des communautés et à 49 % par la diversité entre communautés (Tableau 10.1).

	Diversity <dbl>
Between-samples diversity	0.106
Within-samples diversity	0.099
Total diversity	0.205

Tableaux 10.1 : Décomposition de l'entropie quadratique de Rao.

10.3 Analyse de la composition fonctionnelle des communautés

Cette section a pour objectif d'identifier la répartition des caractéristiques fonctionnelles au sein des communautés.

10.3.1 Ordination de la composition fonctionnelle

Contrairement aux observations de 1995, des sites éloignés sur le graphique d'ordination, ayant donc des caractéristiques fonctionnelles éloignées, sont localisés proches l'un de l'autre spatialement. De nombreuses catégories de traits fonctionnels se situent au centre du graphique d'ordination. Ces dernières sont présentes sur de nombreux sites, ce qui induit cette position centrale. Peu de communautés sont éloignées des autres sur la figure d'ordination, aucune composition communautaire ne se distingue donc extrêmement des autres et il n'apparaît pas de catégorie communautaire type (Fig 10.5).

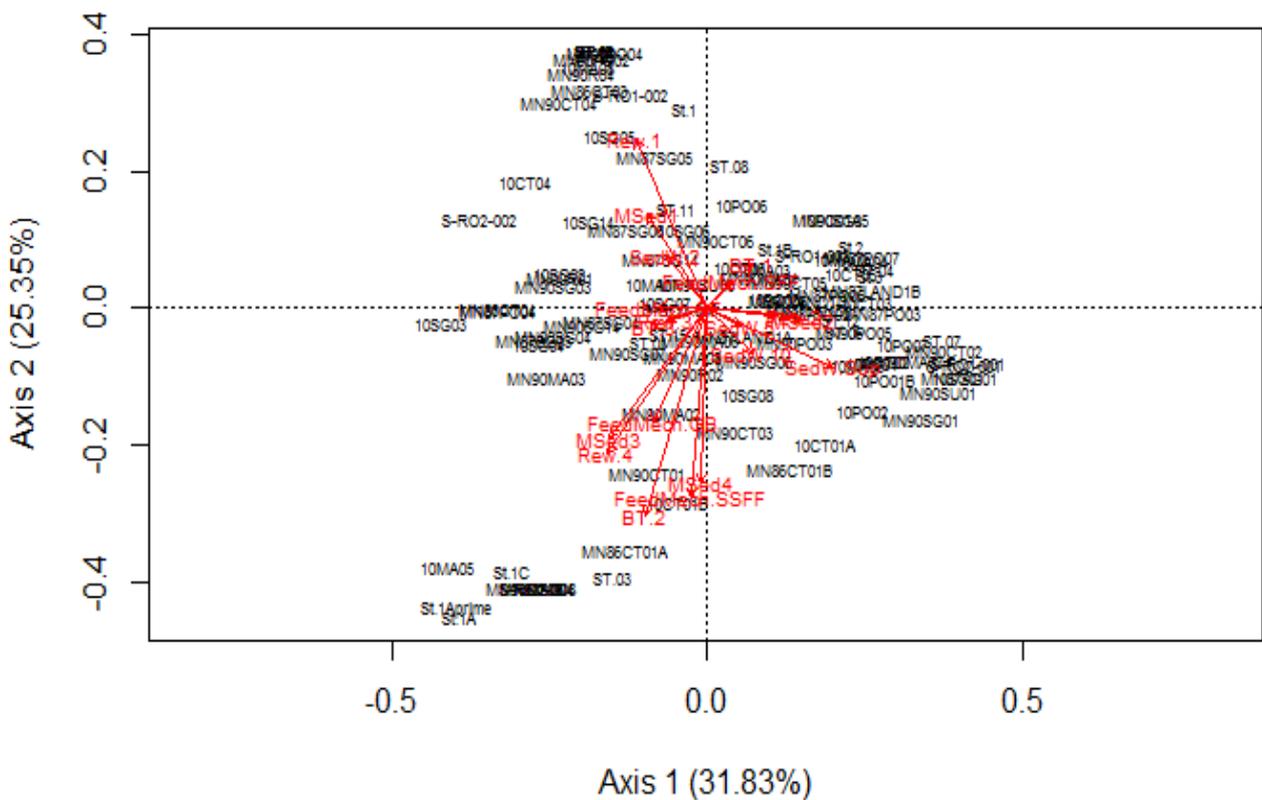


Figure 10.5 : Ordination des sites et superposition des catégories fonctionnelles pour la période 2008-2017 par DPCoA.

10.3.2 Cartographie des traits fonctionnels

Les organismes suspensivores sont largement dominants et présents sur l'ensemble des sites. Les détritivores ainsi que les brouteurs, charognards et prédateurs sont tous plus présents à proximité de la côte et au sud du delta du Danube (Fig 10.6).

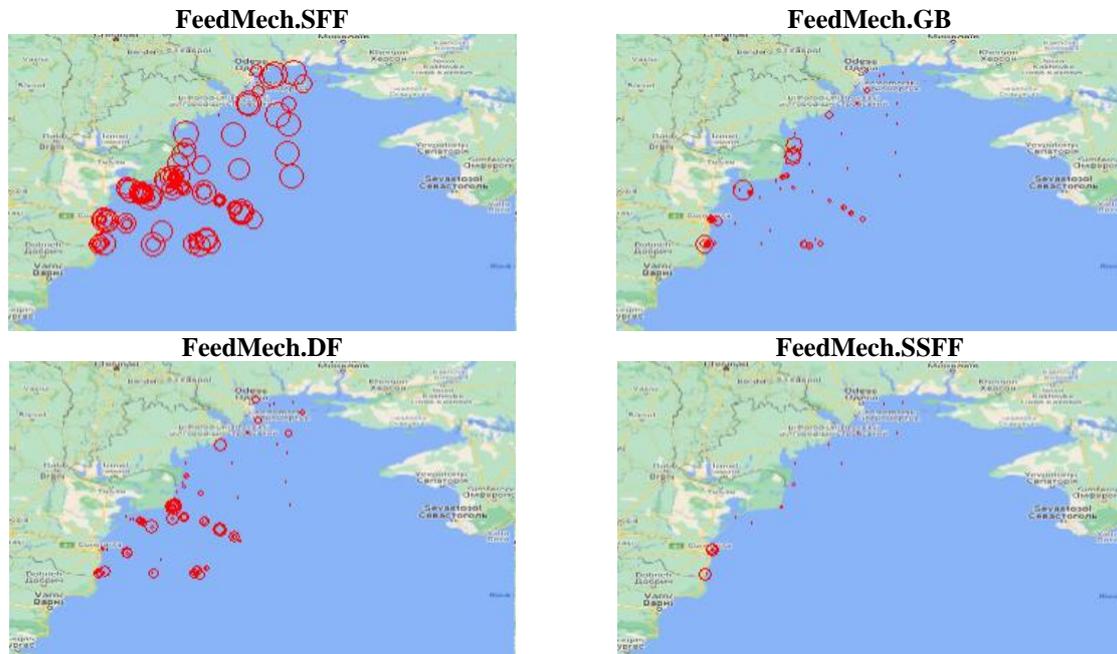


Figure 10.6 : Cartographie des catégories fonctionnelles associées aux traits « type d'alimentation » pour la période 2008-2017.

Les cartes de FeedMech sont comparables pour les deux périodes.

L'épifaune et les filtreurs représentent la catégorie de terrier la plus présente, ils font partie de toutes les communautés. Les terriers fermés (BT3) et ouverts (BT2) sont quasi absents de la zone au nord du delta du Danube. L'épifaune et les irrigateurs internes (BT.1), à l'inverse, sont tout aussi présents dans cette zone qu'ailleurs (Fig. 10.7).

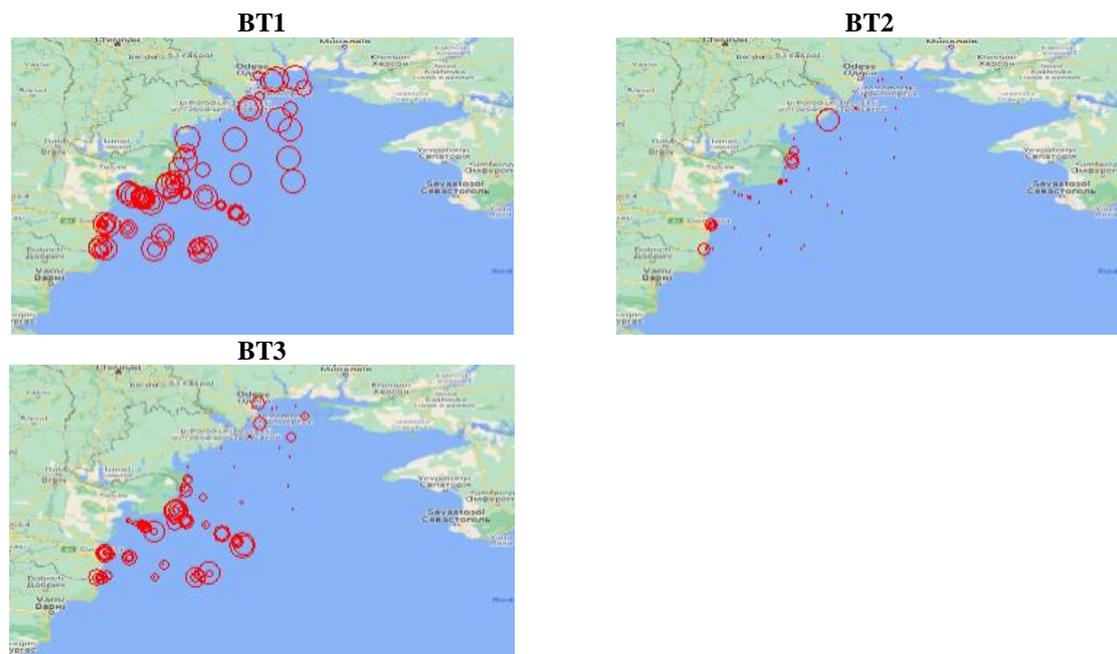


Figure 10.7 : Cartographie des catégories fonctionnelles associées aux traits « type de terrier » pour la période 2008-2017. Les cartes de BT sont comparables pour les deux périodes.

Section 11 : Indices de bioturbation

11.1 Indices de bioturbation globale

Dans cette section sont présentés les résultats du calcul et de la cartographie des indices de bioturbation BP et IP pour la période globale (1995-2017). Cette analyse permet de visualiser la répartition spatiale de la bioturbation.

11.1.1 Bioturbation potentielle globale

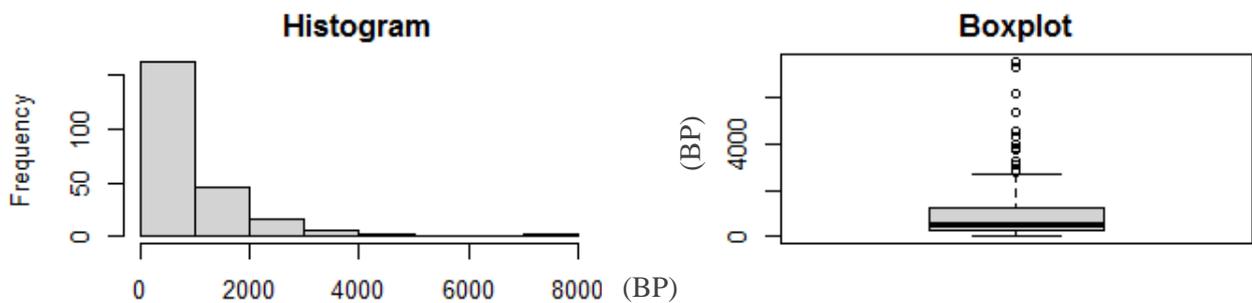


Figure 11.1: distribution du potentiel de bioturbation pour la période globale.

La dispersion des valeurs de BP s'étend de 0 à 8000 et est asymétrique. Quelques sites possèdent des valeurs très élevées de BP. La médiane se situe à 1000. L'écart type est plus important vers les valeurs hautes. (Fig 11.1)

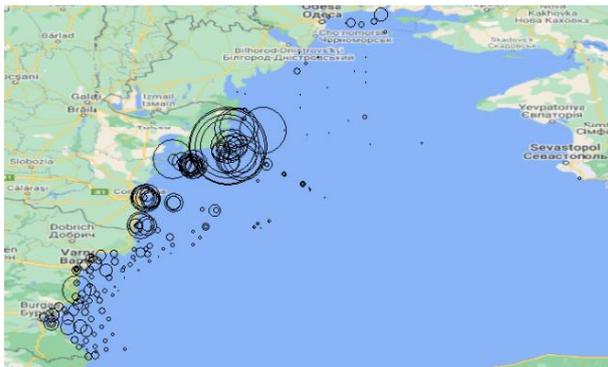


Figure 11.2 : Cartographie du potentiel de bioturbation pour la période globale.

La taille des cercles est proportionnelle aux valeurs de BP.

Le potentiel de bioturbation est le plus important à l'embouchure du delta du Danube. Les valeurs de BP sont plus faibles du côté nord-est qu'au sud-ouest de ce dernier. La tendance générale est que le potentiel de bioturbation diminue avec l'éloignement des côtes. (Fig 11.2)

11.1.2 Potentiel d'irrigation

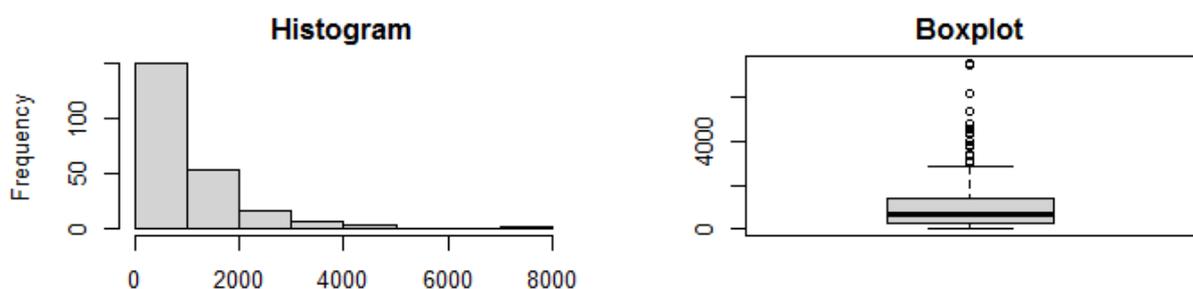


Figure 11.3 : distribution de la bioirrigation pour la période globale.

La distribution d'IP est similaire à celle de BP. La médiane de la valeur des IP se situe à 1000. Leur distribution est asymétrique avec des valeurs extrêmes, allant jusqu'à 8000. (Fig :11.3)

L'irrigation potentielle montre les valeurs les plus élevées à l'embouchure du delta du Danube (Fig 11.4).

La zone sud-ouest du Danube montre des valeurs de IP plus élevée que les sites au nord-ouest. Comme pour BP, les valeurs de IP diminuent avec l'éloignement de la côte et sont minimales au Nord du Danube.

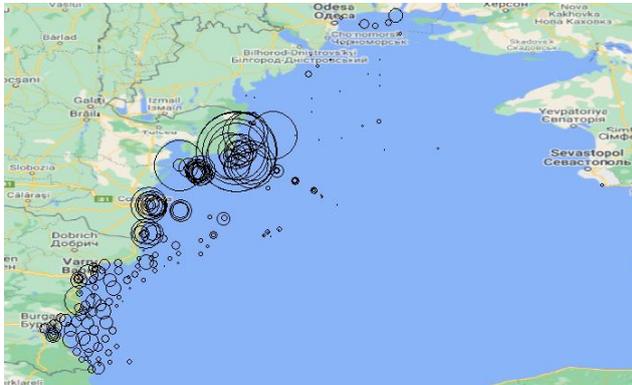


Figure 11.4 : Cartographie du potentiel d'irrigation pour la période globale.

La taille des cercles est proportionnelle aux valeurs d'IP.

11.2 Évolution de l'indice de bioturbation entre les périodes 1990 et 2008-2017

Dans cette section, les résultats du calcul et de la cartographie des indices de bioturbation BP et IP sont comparés entre la période 1995 et 2008-2017. Cette analyse permet de visualiser l'évolution temporelle de la bioturbation.

11.2.1 Bioturbation potentielle

Pour la campagne 1995, le potentiel de bioturbation possède une distribution asymétrique. Sa médiane se situe à 342.8. Le premier quartile se trouve à 120.6 et le troisième à 620.5. L'ensemble des données est compris entre 4.8 et 3721.9. Pour la période 2008-2017, le potentiel de bioturbation s'étend de 0 à 7535. La médiane est située à 821. Les premier et dernier quartiles sont respectivement situés à un BP de 267 et 1964. La distribution de BP est asymétrique. (Fig :11.5)

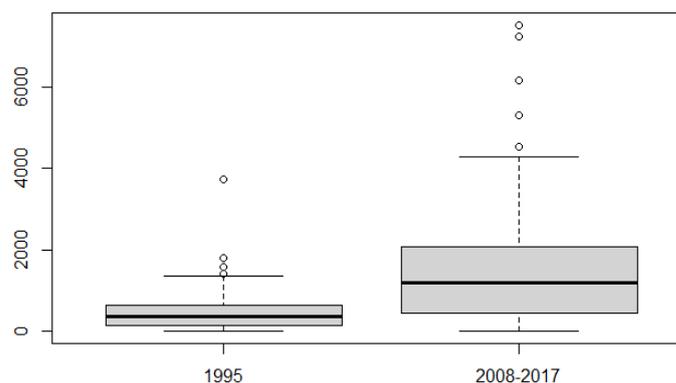


Figure 11.5 : Boxplot du potentiel de bioturbation de 1995 et 2008-2017.

En 1990 et 2008-2017, BP est le plus important à l’embouchure du delta du Danube. Il reste avec des valeurs élevées du côté ouest de ce dernier plus que du côté est. Comme tendance générale, on peut noter qu’il diminue avec l’ éloignement des côtes. Les valeurs à l’ embouchure de Dnieper et Dniester sont plus élevées que dans les eaux alentour. (Fig 11.6)

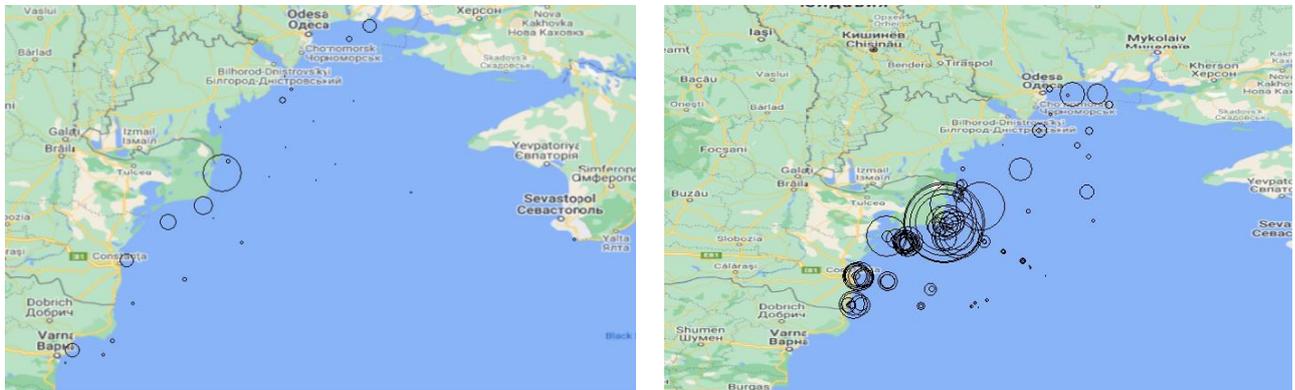


Figure11.6 : Cartographie du potentiel de bioturbation pour la période 1995 (gauche) et 2008-2017 (droite).

11.2.2 Irrigation potentielle

Pour la période 2008-2017, le potentiel d’irrigation est compris entre 0 et 7538.5. Les premier et dernier quartiles sont à 299.8 et 2120.2. La médiane est à 935.2. La distribution d’IP est asymétrique. En 1990, l’indice IP est compris entre 8.6 et 3733.0. Sa distribution est également asymétrique. Le premier quartile se situe à la valeur 138.3 et le troisième à 625.7. La médiane se trouve à 365.5 (fig 11.7).

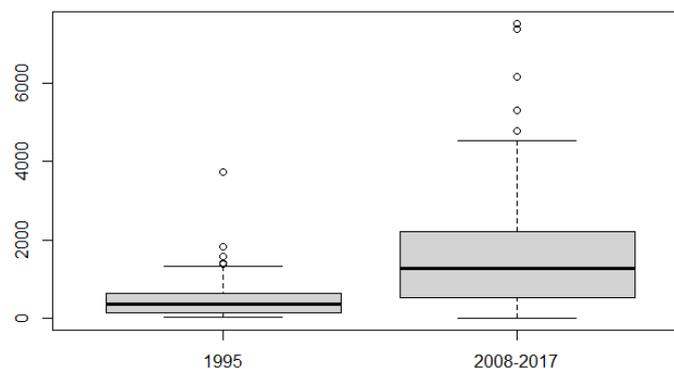


Figure11.7: Box plot du potentiel d'irrigation de 1995 et 2008-2017.

En 1990 et 2008-2017, IP est le plus important à l'embouchure du delta du Danube. Il reste avec des valeurs plus élevées du côté ouest que du côté est. Comme tendance générale, on peut noter que le potentiel de bioturbation diminue à mesure qu'on s'éloigne des côtes.

(Fig. :11.8)

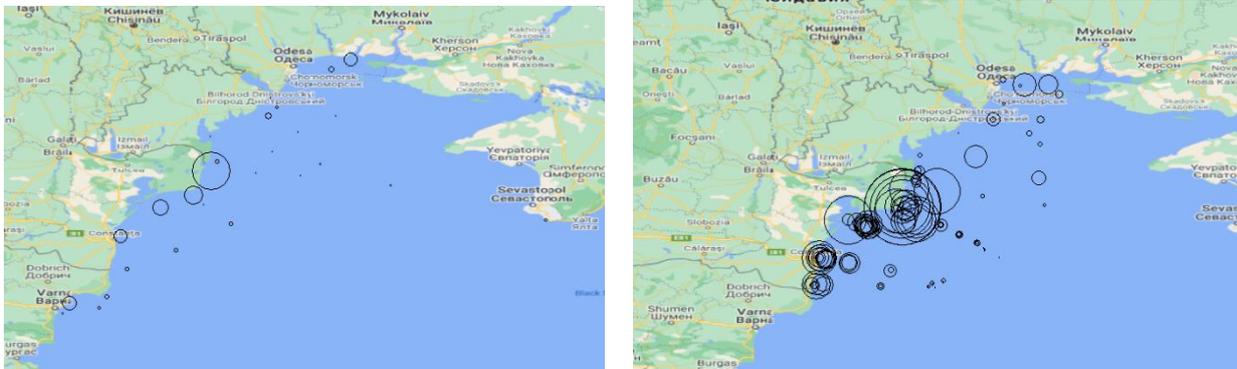


Figure 11.8 : Cartographie du potentiel d'irrigation en 1995 (gauche) et 2008-2017 (droite).

NB : Les cercles des deux cartes ne respectent pas les mêmes proportions.

Chapitre 4 : Discussion

Section 12 : Limitation de l'étude

12.1 Choix des traits

Le choix des traits utilisés est d'une importance déterminante (Bremner, 2005; Drion, 2013). En effet, les dissimilarités entre espèces et la diversité mesurée reposeront sur ces derniers. Comme les traits choisis sont tous en lien avec la bioturbation, les différences et les similitudes trouvées entre les espèces et les communautés relèvent de cette fonction. Notre analyse ignore donc les autres traits fonctionnels pouvant avoir une importance capitale sur les dissimilarités entre espèces et leur répartition spatiale. L'utilisation du mode de reproduction ainsi que la sensibilité à d'autres perturbations environnementales serait envisageable en complément.

Le nombre de traits considérés a également un impact. Augmenter leur nombre permet de mieux différencier les espèces et les sites (Bremner, 2005). Avec les traits choisis, deux paires d'espèces n'ont pas pu être distinguées (distance fonctionnelle nulle) et deux paires sont totalement différentes (distance unitaire). Avec l'ajout d'autres traits, les espèces entièrement semblables auraient pu être différenciées, ce qui pourrait affiner nos résultats.

12.2 Attribution des traits pour chaque espèce

Trois hypothèses importantes ont été faites lors de l'attribution des traits à chaque espèce : les traits sont supposés constants au cours du temps ; les variations individuelles au sein d'une espèce sont négligées ; les différences de trait entre certaines espèces phylogénétiquement proches sont négligées (Gerino et al., 2003; Gogina et al., 2017). Négliger les variations temporelles implique que les valeurs des traits ignorent les fluctuations phénotypiques liées aux changements de saisons ou de conditions environnementales. Concernant les variations au sein des espèces, les modifications liées au cycle de vie, par exemple, sont négligées. Les valeurs attribuées correspondent aux caractéristiques des individus adultes. Pour certains organismes, aucune information au niveau spécifique n'est trouvée. Elle a été extrapolée à partir de données obtenues au niveau du genre et de la famille ou sur base de caractéristiques morphologiques. Il est évident que nos résultats pourraient être affinés si nous ne devions pas faire certaines de ces simplifications. Cependant, nos choix étaient nécessaires car des données plus précises ne sont pas toujours disponibles. Inversement, l'utilisation d'informations plus précises compliquerait aussi la collecte de données, leur traitement et l'interprétation des résultats.

12.3 Estimation de la bioturbation

L'utilisation d'indices pour estimer la bioturbation comporte plusieurs inconvénients déjà mentionnés dans la littérature (Gogina et al, 2017).

- La bioturbation produite par les organismes sessiles est négligée dans le calcul de BP mais pris en compte dans le calcul de IP. Cet inconvénient est peu visible dans le résultat obtenu. Les valeurs de IP et BP diffèrent uniquement, et légèrement, dans le sud-ouest de la zone d'étude. Cette zone abrite plus d'espèces appartenant au groupe des bioturbateurs fixes.
- Les variabilités spatiales à petite échelle ne peuvent pas être observées du fait de la distance entre les stations d'échantillonnage.

- IP et BP sont des indicateurs qui facilitent une détermination de l'activité de mélange du sédiment. Cependant, leur lien avec des paramètres tels que la couche de mélange, le coefficient de diffusion et le flux d'advection peut varier d'un site à l'autre.

Notons que IP n'est pas affecté par la compétition interspécifique et les types de substrat pour la prédiction de la bioirrigation et des conséquences engendrées.

Malgré ces défauts, les indices restent probablement l'unique option d'observation de la bioturbation à large échelle (Gogina et al, 2017).

Section 13 : Groupes fonctionnels présents en mer Noire

13.1 Implication de la corrélation entre les traits étudiés

L'importance cumulée de paramètres corrélés entre eux dépasse celle d'un paramètre isolé (Pavoine et al., 2009). Les traits ayant une corrélation élevée avec d'autres ont donc une influence supérieure dans la matrice de dissimilarité entre espèces, dans l'ordination et dans la clustérisations de ces dernières (Pavoine et al., 2009). Pour les trois périodes concernées, les traits prépondérants à la dissimilarité entre espèces restent identiques. Le type de terrier est le plus important, suivi de la méthode de remaniement, de la propension à se mouvoir dans la matrice sédimentaire et du mode d'alimentation. La profondeur d'enfouissement contribue moins à la dissimilarité entre espèces. Pour éviter cet effet, il serait possible de pondérer différemment les paramètres corrélés entre eux, ce qui n'a pas été réalisé dans cette analyse.

La corrélation importante du type de terrier avec les autres traits est cependant cohérente d'un point de vue biologique. En effet, il implique un mode de vie et de bioturbation similaires. L'épifaune contribue généralement peu aux remaniement particulière (ce sont majoritairement des biodiffuseurs) et à la ventilation (Kristensen et al., 2012). Ne possédant pas de terrier, ils ne le ventilent pas. Les espèces avec un terrier ouvert le ventilent par des mouvements de pléopodes ou par péristaltisme. La ventilation qu'elles génèrent est donc similaire. Les terriers fermés abritent des convoyeurs ou des suspensivores. Le remaniement particulière produit par les convoyeurs est important. Les suspensivores, eux, contribuent peu au remaniement particulière et à la ventilation. Celle-ci est interne (Kristensen et al., 2012). Ainsi, les types de terriers sont liés aux remaniements particulières, à la ventilation et au mode d'alimentation. C'est pourquoi il y a une forte corrélation entre ces traits. L'introduction d'un facteur de pondération ne semblerait alors pas pertinente.

13.2. Variations importantes au sein du groupe des « bioturbateurs faibles »

Le groupe des bioturbateurs faibles possède la plus grande diversité fonctionnelle. Elle s'explique par le rassemblement de deux sous-catégories pour les traits : propension à se mouvoir dans les sédiments (organismes sessiles dans un tube ou non), type de remaniement sédimentaire (épifaune et modificateur de surface) et profondeur d'enfouissement (de 0 à 2 cm et de 2 à 5 cm). Ces espèces forment un groupe unique, car elles ont en commun l'absence de terrier, et sont des bivalves suspensivores pour la plupart.

13.2. Dissimilarité moindre au sein des groupes d'espèces pour la période 1995

La variation entre les espèces du même groupe fonctionnel pour la période 1995 est plus faible que celle de la période 2008-2017, ce qui se reporte sur la période globale. Les espèces présentes au sein d'un groupe montrent plus de similarités fonctionnelles. Cela pourrait être causé par la perte transitoire d'organismes aux combinaisons particulières de caractéristiques fonctionnelles. Cependant, l'échantillonnage de cette période étant plus petit, ces combinaisons fonctionnelles plus rares ont pu échapper au recensement.

Section 14 : Discussion de l'analyse de la composition fonctionnelle des communautés.

14.1 Interprétation des résultats pour la période 1995

Les résultats de l'ordination des sites, de la cartographie des indices de Rao, des catégories fonctionnelles et des indices de bioturbation semblent tous indiquer une diminution des fonctions bioturbatrices dans la zone d'hypoxie saisonnière.

Cette zone, située au nord du delta du Danube, est caractérisée par des flux importants en carbone organique. La matière organique est décomposée par l'activité bactérienne consommatrice d'oxygène. La consommation d'oxygène devient supérieure aux apports, entraînant une diminution de l'oxygène dissout et, à terme, le développement d'une zone d'hypoxie (Diaz & Rosenberg, 1995; Lichtschlag et al., 2015). La zone d'hypoxie tend à se développer davantage à la fin de l'été à cause du renforcement de la pycnocline (Capet et al., 2013). En effet, l'augmentation de température entraîne une diminution de la densité des eaux de surface et empêche ainsi le mélange avec les eaux plus profondes. Celles-ci ne bénéficient donc plus de l'oxygène des eaux de surfaces.

L'ordination des sites a permis de mettre en évidence que les espèces appartenant à un même groupe fonctionnel sont localisées dans les mêmes communautés. Elles sont donc composées d'organismes fonctionnellement similaires. Celles composées d'organismes bioturbateurs faibles dominent le large et la zone au nord du Danube alors que celles dominées par les bioturbateurs mobiles et fixes se situent plus près des côtes et à l'embouchure du delta du Danube. Les communautés proches des côtes possèdent également des organismes bioturbateurs faibles.

La cartographie des catégories fonctionnelles appuie le résultat de l'ordination des sites. Dans la zone d'hypoxie saisonnière, les catégories fonctionnelles terrier ouvert, terrier fermé et détritivores sont quasi absentes. Ces catégories correspondent au groupe fonctionnel des bioturbateurs mobiles et fixes.

Les deux indices de bioturbation sont minimales dans la zone d'hypoxie, ce qui concorde avec les deux analyses précédentes. Il a été mis en évidence que les organismes contribuant le plus à l'irrigation potentielle (IP) pour la période globale sont *Melania palmata* (30 %), *Mya arenaria* (10 %), *Terebellides stroemii* (8 %), *Heteromatus filiformis* (6 %) et *Nephtys hombergii* (6 %) (Gregoire et al, 2021). À l'exception de *Mya arenaria*, ces espèces font partie des bioturbateurs fixes (*M. palmata*, *T. stroemii*) et mobiles (*N. hombergii*). La biomasse faible de ces organismes dans les zones soumises à l'hypoxie saisonnière entraîne donc une diminution importante de IP. Le même raisonnement est applicable à la diminution de BP. Les organismes contribuant le plus à BP sont *N. hombergii* (17 %), *M. palmata* (15 %), *Dipolydora quadriobata* (9 %), *Alitta succinea* (8 %) et *H. filiformis* (5 %) (Gregoire et al, 2021). Ces organismes appartiennent tous au groupe des bioturbateurs mobiles ou fixes.

Il est surprenant que les fonctions bioturbatrices générées par le groupe des bioturbateurs mobiles et fixes soient quasi absentes des zones atteintes par l'hypoxie. En effet, ces deux groupes sont composés de polychètes et de némertes, clades souvent considérés comme résistants à l'hypoxie alors que les bivalves présents dans cette zone ne sont pas reconnus comme étant particulièrement résistants à l'hypoxie (Leung et al., 2013; Lichtschlag et al.,

2015; Vaquer-Sunyer & Duarte, 2008). Plusieurs hypothèses restent cependant envisageables et sont reprises ci-après.

14.1.1 Effondrement des fonctions bioturbatrices

L'hypothèse d'un effondrement des fonctions bioturbatrices se base sur la possibilité que l'hypoxie soit à l'origine de réactions en cascade.

Tout d'abord, elle provoque une désertion des sols, entraînant ainsi un arrêt des fonctions bioturbatrices. Lors d'une période d'hypoxie, les organismes benthiques vivant dans un terrier le quittent et remontent à la surface des sédiments car le substrat est généralement moins oxygéné que la colonne d'eau (Riedel et al., 2008). Ce faisant, ces organismes ne contribuent plus au remaniement sédimentaire et à la ventilation. La bioturbation cesse donc.

Ensuite l'hypoxie au sein des sédiments s'aggrave et mène à l'impossibilité pour les organismes d'y survivre. Comme la bioturbation contribue à l'oxygénation des sédiments, l'arrêt de cette dernière accentue davantage l'hypoxie à l'intérieur du substrat, empêchant les vers d'y retourner par la suite. Or, ces organismes, à l'inverse des bivalves qui s'alimentent par leur siphon à la surface des sédiments, sont dépendants de leur terrier pour se nourrir. L'hypothèse est donc que le groupe des bioturbateurs fixes et mobiles dépend plus de la bioturbation pour sa survie et que son arrêt ou sa diminution leur soit fatal.

14.1.2 Influences des autres organismes

Le stress oxygène induit une augmentation de la prédation et des attaques biotiques. Les organismes sortent leur siphon ou quittent leur terrier pour capter plus d'oxygène, devenant plus visibles et vulnérables. Ce faisant ils deviennent plus sensibles à la prédation (Sagasti et al., 2001). Affaiblis par l'hypoxie, les organismes bioturbateurs sont également plus sensibles aux attaques bactériennes et virales. L'une de ces conséquences pourrait atteindre plus fortement les bioturbateurs fixes et mobiles que les bioturbateurs faibles.

14.2 Interprétation des résultats pour la période 2008-2017

Contrairement à la période 1995, le regroupement des sites et la cartographie des traits fonctionnels n'indiquent pas une ségrégation spatiale de ces derniers. Toutes les communautés possèdent des organismes appartenant aux trois groupes fonctionnels. Ceux associés à la bioturbation sont cependant moins présents dans la zone d'hypoxie saisonnière.

L'indice de diversité de Rao est relativement homogène spatialement de même que l'indice de dissimilarité. Cela indique qu'aucune communauté ne se distingue particulièrement des autres fonctionnellement. Ces résultats appuient ceux de l'ordination des sites et de la cartographie des traits fonctionnels.

Les deux indices de bioturbation sont cohérents entre eux et indiquent une bioturbation importante près de l'embouchure du delta du Danube. Ce résultat est davantage lié à une augmentation de la biomasse de ces communautés plutôt qu'à une composition fonctionnelle différente. En effet, les deux indices se basent sur la biomasse des organismes et celle-ci est plus élevée proche des côtes et à l'embouchure du delta du Danube. Cela s'explique par l'apport de matière organique permettant de soutenir le développement d'une plus large biomasse d'organismes.

14.3 Comparaison entre les deux périodes

Entre les deux périodes, trois différences importantes sont notables : la période 2008 – 2017 présente une ségrégation spatiale moindre des catégories fonctionnelles, une homogénéisation de la diversité fonctionnelle intracommunautaire et une augmentation de la bioturbation.

Ces trois différences sont toutes liées à la restauration de l'environnement du plateau continental en mer Noire. Les programmes de restauration ont permis de réduire l'apport de matière organique par le Danube le Dniepr et le Diester, réduisant ainsi l'étendue et la gravité de l'hypoxie saisonnière (L. D. Mee et al., 2005).

Par la diminution de l'hypoxie, les traits fonctionnels liés à la bioturbation sont moins cantonnés aux zones à proximité des côtes et sont plus présents dans la zone d'hypoxie saisonnière. Par suite du retour de ces espèces appartenant aux groupes fonctionnels des bioturbateurs mobiles et bioturbateurs fixes, la ségrégation fonctionnelle entre les communautés a diminué. Cela explique que l'ordination des sites pour la période 2008-2017 n'aboutit pas à une ségrégation claire des communautés comme en 1995.

Les communautés ayant une composition fonctionnelle plus homogène, ont une ? diversité interne plus homogène ainsi qu'une diversité intercommunautaire réduites pour la période 2008-2017.

Les indices de bioturbation sont plus élevés pour la période 2008-2017 que pour la période 1995. Les résultats indiqués par le box plot (multiplication par trois de la médiane de la première à la deuxième période) sont cependant à tempérer, car un échantillonnage plus conséquent avait été effectués près du Danube, zone pour laquelle il y a une bioturbation plus importante. Les différences spatiales d'échantillonnage sont donc confondues avec les différences temporelles. La cartographie des indices permet cependant de mettre en évidence l'augmentation globale de la bioturbation. Ce qui est cohérent étant donné le retour d'espèces contribuant fortement à la bioturbation.

Chapitre 5 : Conclusion et perspective

Le macro-benthos du plateau continental de la mer Noire a subi d'importantes pressions anthropiques dans les années 90. L'eutrophisation a mené au développement d'une zone d'hypoxie dans la partie Nord du plateau. Depuis, les programmes de restauration nationaux et internationaux ainsi que l'effondrement du régime politique ont permis une diminution de l'impact anthropique. La comparaison des données des campagnes de 1995 et de 2008-2017 a permis de mettre en évidence la restauration de la faune benthique.

La méthode BTA (Biological trait analysis) a permis de mettre en évidence l'évolution de la composition fonctionnelle du macrobenthos. Des dissimilarités spatiales des compositions communautaires liées, notamment, aux apports du Danube, du Dniepr et du Diester ont également été soulignées.

Similitudes entre les deux périodes

La répartition spatiale des fonctions du macrobenthos est similaire pour les deux périodes. Les espèces contribuant le plus à la bioturbation se situent à proximité des côtes et sont moins nombreuses du côté nord du Danube. Ainsi, les indices de bioturbation (IP et BP) sont plus élevés au sud du Danube et le long des côtes.

Pour la période 2008-2017, cela est lié à une biomasse plus importante dans cette zone. L'apport de matières organiques favoriserait le développement d'une biomasse plus importante et donc d'une bioturbation plus forte. En 1990, la biomasse à proximité du Danube n'est pas particulièrement plus élevée qu'ailleurs. C'est la composition spécifique de ces zones qui diffère de celle du côté nord du Danube.

La partie au Nord du Danube possède la bioturbation la plus faible pour les deux périodes. Il s'agit de la zone la plus atteinte par l'hypoxie saisonnière. En 2008-2017, elle possède la biomasse la moindre et comprend, en 1995, les communautés avec le moins de bioturbateurs.

Différences entre les deux périodes

La différence majeure entre les deux périodes réside dans la distribution de la diversité fonctionnelle. En 1995, elle diffère fortement entre les communautés proches des côtes et les communautés plus éloignées. Les communautés situées dans la zone la plus atteinte par l'hypoxie saisonnière possèdent la diversité interne la plus faible. Cela est causé par la perte des bioturbateurs principaux. Ces organismes demeurent encore dans les communautés proches des côtes. En 2008-2017, les organismes bioturbateurs ont réintégré les communautés du large. La diversité intracommunautaire est plus élevée et l'intercommunautaire est plus faible.

Il est intéressant de noter que les programmes de gestion de l'écosystème ont abouti à une réapparition des fonctions bioturbatrices dans les zones précédemment fortement touchées par l'hypoxie saisonnière. Le fait que, durant la période 1995, les fonctions bioturbatrices se maintenaient dans certaines communautés moins touchées par l'eutrophisation est peut-être à l'origine de la capacité de résilience de cet écosystème.

Limites des résultats

Les résultats obtenus sont limités par l'attribution des traits aux espèces composant les communautés. Cette limite est propre à l'analyse BTA. Les caractéristiques attribuées aux espèces sont supposées constantes dans le temps et les variations individuelles sont négligées.

Lorsque l'information n'était pas disponible au niveau de l'espèce, elle a été extrapolée à partir d'informations trouvées au niveau du genre, de la famille ou des caractéristiques morphologiques. Ces hypothèses étaient nécessaires étant donné le manque d'informations disponibles pour certaines espèces.

Une autre limite importante réside dans le choix même des traits observés et de la quantité de traits choisis. Concernant la quantité des traits étudiés, de précédents résultats soulignent l'importance de maximiser le nombre de traits à considérer. Pour ce travail, il a été choisi de mettre en exergue les fonctions bioturbatrices. Pour ce faire, seul cinq traits, tous en lien avec la bioturbation, ont été choisis. Ce qui implique que toutes les observations obtenues sont insensibles à d'autres caractéristiques fonctionnelles pouvant avoir une importance capitale dans la répartition des espèces et leur dissimilarité (tels que la sensibilité aux variations environnementales ou le mode de reproduction). Ce choix a été effectué en considérant le travail important de recherche nécessaire pour l'attribution de chaque trait aux espèces. De plus les traits liés au mode de vie et au comportement (comme ceux étudiés ici) semblent être les plus importants et permettent de mieux différencier fonctionnellement les espèces.

Une dernière limitation de l'étude réside dans la répartition des données de campagne utilisées. Afin de minimiser les dissimilarités spatiales d'échantillonnage entre les deux périodes, les campagnes MFSD n'ont pas été utilisées pour la comparaison entre périodes. Elles étaient situées le long de la côte bulgare, zone pour laquelle aucune autre expédition n'échantillonnait. Même sans cette campagne, les zones d'échantillonnage pour les périodes 1995 et 2008-2017 ne sont pas identiques. Pour la période 2008-2017 il y a notamment plus d'échantillons prélevés à l'embouchure du delta du Danube. A cause de cela, lors de l'analyse tous sites confondus, la variabilité spatiale peut être confondue avec la variabilité temporelle. L'échantillonnage pour la période 1995 est également plus petit que pour la période 2008-2017 ce qui peut contribuer à la diversité plus faible pour cette période. Le rassemblement des données de différentes campagnes pour la période 2008-2017 peut également être à l'origine d'une confusion entre de la variabilité temporelle et spatiale.

Perspectives

Il serait intéressant de quantifier l'incertitude liée à l'attribution des traits pour chaque espèce. Ainsi, un degré de certitude sur l'information serait disponible. Pour ce faire, un score pourrait être attribué à chaque trait. Lorsqu'aucune approximation n'est faite, le score serait nul ; lorsqu'elle serait fortement probable, le score serait de 0,5 ; lorsqu'il y aurait peu d'indices sur sa probabilité, il serait de 1. Ce score pourrait être reporté pour chaque groupe fonctionnel afin d'obtenir un degré de confiance pour chacun d'entre eux.

Il serait pertinent de rééchantillonner les mêmes stations qu'en 1995. De cette manière, il serait plus aisé de comparer les résultats car il n'y aurait plus de variations spatiales en plus de la variation temporelle.

Les résultats observés dans ce mémoire sont encourageants concernant l'efficacité des mesures gouvernementales de gestion de l'écosystème. Une restauration de la diversité fonctionnelle a pu être constatée sur certains sites. Dans l'avenir, l'utilisation de la BTA s'avère être un outil utile afin d'évaluer l'efficacité de mesures de restauration.

Références

- Aller, R. (1988). *Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediments : The role of burrow structures*. (p. 301-338).
- Bremner, J. (2005). *Assessing ecological functioning in marine benthic communities* [Thesis, Newcastle University]. <http://theses.ncl.ac.uk/jspui/handle/10443/153>
- Brey, T. (2010). An empirical model for estimating aquatic invertebrate respiration. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(1), 92-101. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00008.x>
- Capet, A., Beckers, J.-M., & Grégoire, M. (2013). Drivers, mechanisms and long-term variability of seasonal hypoxia on the Black Sea northwestern shelf – is there any recovery after eutrophication? *Biogeosciences*, 10(6), 3943-3962. <https://doi.org/10.5194/bg-10-3943-2013>
- Christensen, B., Vedel, A., & Kristensen, E. (2000). Carbon and nitrogen fluxes in sediment inhabited by suspension-feeding (*Nereis diversicolor*) and non-suspension-feeding (*N. virens*) polychaetes. *Marine Ecology Progress Series*, 192, 203-217. <https://doi.org/10.3354/meps192203>
- Daskalov, G. M. (2002). Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 225, 53-63. <https://doi.org/10.3354/meps225053>
- De Soete, G. (1984). A least squares algorithm for fitting an ultrametric tree to a dissimilarity matrix. *Pattern Recognition Letters*, 2(3), 133-137. [https://doi.org/10.1016/0167-8655\(84\)90036-9](https://doi.org/10.1016/0167-8655(84)90036-9)
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H. C., Bardgett, R. D., Berg, M. P., Cipriotti, P., Feld, C. K., Hering, D., Martins da Silva, P., Potts, S. G., Sandin, L., Sousa, J. P., Storkey, J., Wardle, D. A., & Harrison, P. A. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2873-2893. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9850-9>
- Diaz J., R., & Rosenberg, R. (2008). Spreading Dead Zones and Consequences for Marine Ecosystems. *Science*, 321(5891), 926-929. <https://doi.org/10.1126/science.115640>
- Diaz, R., & Rosenberg, R. (1995). Marine benthic hypoxia : A review of its ecological effects and the behavioural response of benthic macrofauna. *Oceanography and marine biology. An annual review [Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.]*, 33, 245-303.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence : Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646-655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Drion, R. (2013). *Analyse fonctionnelle de la diversité du macrobenthos par leurs traits biologiques (Plateau continental nord ouest de la mer Noire et baie de Calvi en mer Méditerranée)* [Master]. ULiege.
- Marilaure, G., Capet, A., Chou, L., Fagel, N., Ivanov, E., Lepoint, M., Meulders, C., Plante, A., Soetaert, K., Teaca, A., Vandenbulcke, L. *From species characteristics to ecosystem functions : A trait-based distribution model for upscaling the macrobenthos role in benthic pelagic*

coupling over the Black Sea continental shelf. (2021, mai 17). Ocean Liege Colloquium, Liège.

Gerino, M., Stora, G., Carcaillet, F., Gilbert, F., Poggiale, J.-C., Mermillod-Blondin, F., Desrosiers, G., & Vervier, P. (2003). Macro- invertebrate functional groups in freshwater and marine sediments : A common mechanistic classification. *Vie et Milieu*, 53, 221-232.

Gilbertson, W. W., Solan, M., & Prosser, J. I. (2012). Differential effects of microorganism–invertebrate interactions on benthic nitrogen cycling. *FEMS Microbiology Ecology*, 82(1), 11-22. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01400.x>

Gogina, M., Morys, C., Forster, S., Gräwe, U., Friedland, R., & Zettler, M. L. (2017). Towards benthic ecosystem functioning maps : Quantifying bioturbation potential in the German part of the Baltic Sea. *Ecological Indicators*, 73, 574-588. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.10.025>

Gutiérrez, J. L., & Jones, C. G. (2006). Physical Ecosystem Engineers as Agents of Biogeochemical Heterogeneity. *BioScience*, 56(3), 227-236. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)056\[0227:PEEAAO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)056[0227:PEEAAO]2.0.CO;2)

Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1996). Organisms as Ecosystem Engineers. In F. B. Samson & F. L. Knopf (Éds.), *Ecosystem Management : Selected Readings* (p. 130-147). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4018-1_14

Kristensen, E., & Holmer, M. (2001). Decomposition of plant materials in marine sediment exposed to different electron acceptors (O₂, NO₃⁻, and SO₄²⁻), with emphasis on substrate origin, degradation kinetics, and the role of bioturbation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 65(3), 419-433. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(00\)00532-9](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(00)00532-9)

Kristensen, E., Penha-Lopes, G., Delefosse, M., Valdemarsen, T., Quintana, C. O., & Banta, G. T. (2012). What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series*, 446, 285-302. <https://doi.org/10.3354/meps09506>

Langmead, O. (2009, novembre 10). *Recovery or decline of the northwestern Black Sea : A societal choice revealed by socio-ecological modelling—ScienceDirect*. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380008004420>

Leung, Y. S., Shin, P. K. S., Qiu, J. W., Ang, P. O., Chiu, J. M. Y., Thiyagarajan, V., & Cheung, S. G. (2013). Physiological and behavioural responses of different life stages of a serpulid polychaete to hypoxia. *Marine Ecology Progress Series*, 477, 135-145. <https://doi.org/10.3354/meps10175>

Lichtschlag, A., Donis, D., Janssen, F., Jessen, G. L., Holtappels, M., Wenzhöfer, F., Mazlumyan, S., Sergeeva, N., Waldmann, C., & Boetius, A. (2015). Effects of fluctuating hypoxia on benthic oxygen consumption in the Black Sea (Crimean shelf). *Biogeosciences*, 12(16), 5075-5092. <https://doi.org/10.5194/bg-12-5075-2015>

Lotze, H. K., Lenihan, H. S., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R. G., Kay, M. C., Kidwell, S. M., Kirby, M. X., Peterson, C. H., & Jackson, J. B. C. (2006). Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas. *Science*, 312(5781), 1806-1809. <https://doi.org/10.1126/science.1128035>

- Mee, L. D. (1992). The Black Sea in crisis : A need for concerted international action. *Ambio (Sweden)*. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=SE9211049>
- Mee, L. D., Friedrich, J., & Gomoiu, M. T. (2005). Restoring the Black Sea in times of uncertainty. *Oceanography, Vol.18, No.2*, 32-43.
- Middelburg, J. J., & Levin, L. A. (2009). Coastal hypoxia and sediment biogeochemistry. *Biogeosciences*, 6(7), 1273-1293. <https://doi.org/10.5194/bg-6-1273-2009>
- Montserrat, F., Van Colen, C., Provoost, P., Milla, M., Ponti, M., Van den Meersche, K., Ysebaert, T., & Herman, P. M. J. (2009). Sediment segregation by biodiffusing bivalves. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 83(4), 379-391. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.04.010>
- Na, T., Gribsholt, B., Galaktionov, O. S., Lee, T., & Meysman, F. J. R. (2008). Influence of advective bio-irrigation on carbon and nitrogen cycling in sandy sediments. *Journal of Marine Research*, 66(5), 691-722. <https://doi.org/10.1357/002224008787536826>
- Oguz, T. (s. d.). *On the Black Sea Ecosystem*. 10.
- Pavoine, S., Dufour, A.-B., & Chessel, D. (2004). From dissimilarities among species to dissimilarities among communities : A double principal coordinate analysis. *Journal of Theoretical Biology*, 228(4), 523-537. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2004.02.014>
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.-B., Gachet, S., & Daniel, H. (2009). On the challenge of treating various types of variables : Application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, 118(3), 391-402. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16668.x>
- Pearson, T., & Rosenberg, R. (1977). Pearson TH, Rosenberg R.. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 16 : 229-311. *Oceanography and Marine Biology*, 16.
- Prodanov, K. (1997). *Environmental Management of Fish Resources in the Black Sea and Their Rational Exploitation*. Food & Agriculture Org.
- Queirós, A. M., Birchenough, S. N. R., Bremner, J., Godbold, J. A., Parker, R. E., Romero-Ramirez, A., Reiss, H., Solan, M., Somerfield, P. J., Colen, C. V., Hoey, G. V., & Widdicombe, S. (2013). A bioturbation classification of European marine infaunal invertebrates. *Ecology and Evolution*, 3(11), 3958-3985. <https://doi.org/10.1002/ece3.769>
- Queirós, A. M., Stephens, N., Cook, R., Ravaglioli, C., Nunes, J., Dashfield, S., Harris, C., Tilstone, G. H., Fishwick, J., Braeckman, U., Somerfield, P. J., & Widdicombe, S. (2015). Can benthic community structure be used to predict the process of bioturbation in real ecosystems? *Progress in Oceanography*, 137, 559-569. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.04.027>
- Rabalais, N. N., Díaz, R. J., Levin, L. A., Turner, R. E., Gilbert, D., & Zhang, J. (2010). Dynamics and distribution of natural and human-caused hypoxia. *Biogeosciences*, 7(2), 585-619. <https://doi.org/10.5194/bg-7-585-2010>
- Riedel, B., Zuschin, M., Haselmair, A., & Stachowitsch, M. (2008). Oxygen depletion under glass : Behavioural responses of benthic macrofauna to induced anoxia in the Northern

- Adriatic. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 367(1), 17-27.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.08.007>
- Sagasti, A., Schaffner, L. C., & Duffy, J. E. (2001). Effects of periodic hypoxia on mortality, feeding and predation in an estuarine epifaunal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 258(2), 257-283. [https://doi.org/10.1016/s0022-0981\(01\)00220-9](https://doi.org/10.1016/s0022-0981(01)00220-9)
- Schaller J. (2014, juillet). *Bioturbation/bioirrigation by Chironomus plumosus as main factor controlling elemental remobilization from aquatic sediments ? - ScienceDirect*.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S004565351400023X>
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413(6856), 591-596. <https://doi.org/10.1038/35098000>
- Sherman (1994) *Sustainability, biomass yields, and health of coas.pdf*. (s. d.). Consulté 10 juin 2021, à l'adresse <http://www.int-res.com/articles/meps/112/m112p277.pdf>
- Shull, D. H., Benoit, J. M., Wojcik, C., & Senning, J. R. (2009). Infaunal burrow ventilation and pore-water transport in muddy sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 83(3), 277-286. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.04.005>
- Snelgrove, P. V. R. (1999). Getting to the Bottom of Marine Biodiversity : Sedimentary Habitats: Ocean bottoms are the most widespread habitat on Earth and support high biodiversity and key ecosystem services. *BioScience*, 49(2), 129-138.
<https://doi.org/10.2307/1313538>
- Solan, M., Cardinale, B. J., Downing, A. L., Engelhardt, K. A. M., Ruesink, J. L., & Srivastava, D. S. (2004). Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science*, 306(5699), 1177-1180. Scopus. <https://doi.org/10.1126/science.1103960>
- Surugiu, V., Revkov, N., Todorova, V., Papageorgiou, N., Valavanis, V., & Arvanitidis, C. (2010). Spatial patterns of biodiversity in the Black Sea : An assessment using benthic polychaetes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 88(2), 165-174.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.03.012>
- Teal, L. R., Parker, E. R., & Solan, M. (2013). Coupling bioturbation activity to metal (Fe and Mn) profiles in situ. *Biogeosciences*, 10(4), 2365-2378. <https://doi.org/10.5194/bg-10-2365-2013>
- Thrush, S. F., Hewitt, J. E., Dayton, P. K., Coco, G., Lohrer, A. M., Norkko, A., Norkko, J., & Chiantore, M. (2009). Forecasting the limits of resilience : Integrating empirical research with theory. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1671), 3209-3217.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0661>
- Tyler, E. H. M., Somerfield, P. J., Berghe, E. V., Bremner, J., Jackson, E., Langmead, O., Palomares, M. L. D., & Webb, T. J. (2012). Extensive gaps and biases in our knowledge of a well-known fauna : Implications for integrating biological traits into macroecology. *Global Ecology and Biogeography*, 21(9), 922-934. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00726.x>

- Valdemarsen, T., Kristensen, E., & Holmer, M. (2010). Sulfur, carbon, and nitrogen cycling in faunated marine sediments impacted by repeated organic enrichment. *Marine Ecology Progress Series*, 400, 37-53. <https://doi.org/10.3354/meps08400>
- Valença, A. W. de, Vanek, S. J., Meza, K., Ccanto, R., Olivera, E., Scurrah, M., Lantinga, E. A., & Fonte, S. J. (2017). Land use as a driver of soil fertility and biodiversity across an agricultural landscape in the Central Peruvian Andes. *Ecological Applications*, 27(4), 1138-1154. <https://doi.org/10.1002/eap.1508>
- Van Hoey, G., Permy, D. C., Vandendriessche, S., Vincx, M., & Hostens, K. (2013). An ecological quality status assessment procedure for soft-sediment benthic habitats : Weighing alternative approaches. *Ecological Indicators*, 25, 266-278. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.09.024>
- Vaquer-Sunyer, R., & Duarte, C. M. (2008). Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(40), 15452-15457. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803833105>
- Villnäs, A., Norkko, J., Lukkari, K., Hewitt, J., & Norkko, A. (2012). Consequences of Increasing Hypoxic Disturbance on Benthic Communities and Ecosystem Functioning. *PLOS ONE*, 7(10), e44920. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044920>
- Wethey, D. S., Woodin, S. A., Volkenborn, N., & Reise, K. (2008). Porewater advection by hydraulic activities of lugworms, *Arenicola marina* : A field, laboratory and modeling study. *Journal of Marine Research*, 66(2), 255-273. <https://doi.org/10.1357/002224008785837121>
- Wijnsman, J. W. M., Herman, P. M. J., & Gomoiu, M.-T. (1999). Spatial distribution in sediment characteristics and benthic activity on the northwestern Black Sea shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 181, 25-39. <https://doi.org/10.3354/meps181025>
- Wilkinson, M. T., Richards, P. J., & Humphreys, G. S. (2009). Breaking ground : Pedological, geological, and ecological implications of soil bioturbation. *Earth-Science Reviews*, 97(1), 257-272. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2009.09.005>
- Wrede, A., Beermann, J., Dannheim, J., Gutow, L., & Brey, T. (2018). Organism functional traits and ecosystem supporting services – A novel approach to predict bioirrigation. *Ecological Indicators*, 91, 737-743. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.04.026>
- Wu, R. S. S. (2002). Hypoxia : From molecular responses to ecosystem responses. *Marine Pollution Bulletin*, 45(1), 35-45. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(02\)00061-9](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00061-9)
- Zaitsev, Y., & Mamaev, V. (1997). *Marine biological diversity in the Black Sea*. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=AV20120136290>

Références : Table de traits

- [1] J. Bremner, « Assessing ecological functioning in marine benthic communities », Thesis, Newcastle University, 2005. Consulté le: mai 03, 2021. [En ligne]. Disponible sur: <http://theses.ncl.ac.uk/jspui/handle/10443/153>
- [2] A. J. Southward et al., « Behaviour and Feeding of the Nassariid Gastropod *Cyclope Neritea*, Abundant at Hydrothermal Brine Seeps off Milos (Aegean Sea) », *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, vol. 77, p. 753-771, août 1997, doi: 10.1017/S0025315400036171.
- [3] MarLIN, « Biological Traits Information Catalogue ». 2006. [En ligne]. Disponible sur: www.marlin.ac.uk/biotic
- [4] M. M. Zeichen, S. Agnesi, A. Mariani, A. Maccaroni, et G. D. Ardizzone, « Biology and Population Dynamics of *Donax trunculus* L. (Bivalvia: Donacidae) in the South Adriatic Coast (Italy) », *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, vol. 54, no 6, p. 971-982, juin 2002, doi: 10.1006/ecss.2001.0868.
- [5] S. N. Stampar et al., « Ceriantharia (Cnidaria) of the World: an annotated catalogue and key to species », *ZooKeys*, vol. 952, p. 1-63, juill. 2020, doi: 10.3897/zookeys.952.50617.
- [6] Anne Bay-Nouailhat, « Description de *Leptosynapta inhaerens* ». sept. 2007. Consulté le: mai 03, 2021. [En ligne]. Disponible sur: <http://www.mer-littoral.org/30/leptosynapta-inhaerens.php>
- [7] Participants du site, « Données d'Observations pour la Reconnaissance et l'Identification de la faune et la flore Subaquatiques ».
- [8] A. L. Fleddum, « Effects of human disturbance on biological traits and structure of macrobenthic communities », juill. 2017, Consulté le: mai 03, 2021. [En ligne]. Disponible sur: <http://dl.pgu.ac.ir/handle/2031/6184>
- [9] P. Noël, « Le diogène des sables *Diogenes pugilator* (Roux, 1829) ». août 04, 2016. [En ligne]. Disponible sur: <https://inpn.mnhn.fr/fichesEspece/EspeciesMarines/Diogenes%20pugilator%20INPN.pdf>
- [10] M. Di Domenico, A. Martínez, P. Lana, et K. Worsaae, « Molecular and morphological phylogeny of Saccocirridae (Annelida) reveals two cosmopolitan clades with specific habitat preferences », *Mol. Phylogenet. Evol.*, vol. 75, p. 202-218, juin 2014, doi: 10.1016/j.ympev.2014.02.003.
- [11] R. Ambarwati et T. Trijoko, « Morfological Characters of Suspension Feeder Bivalve *Potamocorbulaca faba* (Bivalvia: Corbulidae) », *Proceeding Int. Conf. Biol. Sci. Fac. Biol. UGM 2011*, p. 162-169, 2011.
- [12] « Public domain: Species account ». 2012. Consulté le: mai 02, 2021. [En ligne]. Disponible sur: <http://www.corpi.ku.lt/databases/index.php/aquanis/species/view/id/358>
- [13] WoRMS Editorial Board, « World Register of Marine Species ». sept. 27, 2016. Consulté le: mai 02, 2021. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.marinespecies.org>

- [14] A. J. Southward et al., « Behaviour and Feeding of the Nassariid Gastropod *Cyclope Neritea*, Abundant at Hydrothermal Brine Seeps off Milos (Aegean Sea) », *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, vol. 77, p. 753-771, août 1997, doi: 10.1017/S0025315400036171.
- [15] M. L. Zettlera et F. Gosselckb, « Benthic assessment of marine areas of particular ecological importance within the German Baltic Sea EEZ », in *Progress in Marine Conservation in Europe: NATURA 2000 Sites in German Offshore Waters*, H. von Nordheim, D. Boedeker, et J. C. Krause, Éd. Berlin, Heidelberg: Springer, 2006, p. 141-156. doi: 10.1007/3-540-33291-X_9.
- [16] Sérgio N. Stampar, « Ceriantharia (Cnidaria) of the World: an annotated catalogue and key to species », juill. 23, 2020. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC7394777/> (consulté le mai 03, 2021).
- [17] J. Webster, P. Clark, et D. Morritt, « Laboratory based feeding behaviour of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Varunidae): fish egg consumption (De Haan, 1835) », juin 2015, doi: 10.3391/ai.2015.10.3.06.
- [18] I. F. Smith, « *Lepidochitona cinerea*, Identification & Biology ». 2014. Consulté le: mai 03, 2021. [En ligne]. Disponible sur: <file:///C:/Users/32476/Downloads/LepidochitonacinereaIdentificationandBiology.pdf>
- [19] R. Ambarwati et T. Trijoko, « Morfological Characters of Suspension Feeder Bivalve *Potamocorbulaca faba* (Bivalvia: Corbulidae) », *Proceeding Int. Conf. Biol. Sci. Fac. Biol. UGM 2011*, p. 162-169, 2011.
- [20] E. Rolán, J. Guerra-Varela, I. Colson, R. N. Hughes, et E. Rolán-Alvarez, « *morphological and genetic analysis of two sympatric morphs of the dogwhelk *nucella lapillus* (gastropoda: muricidae) from galicia (northwestern spain)* », *J. Molluscan Stud.*, vol. 70, no 2, p. 179-185, mai 2004, doi: 10.1093/mollus/70.2.179.
- [21] V. SURUGIU, « Systematics and ecology of species of the *Polydora*-complex (Polychaeta: Spionidae) of the Black Sea ». 2012. [En ligne]. Disponible sur: https://www.academia.edu/34083242/Article_Systematics_and_ecology_of_species_of_the_Polydora_complex_Polychaeta_Spionidae_of_the_Black_Sea
- [22] D. Abele, H. Großpietsch, et H. O. Pörtner, « Temporal fluctuations and spatial gradients of environmental PO₂, temperature, H₂O₂ and H₂S in its intertidal habitat trigger enzymatic antioxidant protection in the capitellid worm *Heteromastus filiformis* », *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, vol. 163, p. 179-191, mars 1998, doi: 10.3354/meps163179.
- [23] R. de la Huz, M. Lastra, et J. López, « The influence of sediment grain size on burrowing, growth and metabolism of *Donax trunculus* L. (Bivalvia: Donacidae) », *J. Sea Res.*, vol. 47, no 2, p. 85-95, mars 2002, doi: 10.1016/S1385-1101(02)00108-9.
- [24] E. López et A. Sikorski, « The Paraonidae (Annelida: Sedentaria) from Norway and adjacent seas, with two new species, four new records, and a redescription of *Paraonides Nordica* Strelzov, 1968 based on type material », *Zootaxa*, vol. 4320, p. 41, sept. 2017, doi: 10.11646/zootaxa.4320.1.3.
- [25] M. L. Zettlera et F. Gosselckb, « Benthic assessment of marine areas of particular ecological importance within the German Baltic Sea EEZ », in *Progress in Marine*

Conservation in Europe: NATURA 2000 Sites in German Offshore Waters, H. von Nordheim, D. Boedeker, et J. C. Krause, Éd. Berlin, Heidelberg: Springer, 2006, p. 141-156. doi: 10.1007/3-540-33291-X_9.

[26] S. N. Stampar et al., « Ceriantharia (Cnidaria) of the World: an annotated catalogue and key to species », *ZooKeys*, vol. 952, p. 1-63, juill. 2020, doi: 10.3897/zookeys.952.50617.

[27] Smithsonian Environmental Research Center, « *Heteromastus filiformis* species complex », *Nemesis*, 2021. https://invasions.si.edu/nemesis/species_summary/67420 (consulté le mai 03, 2021).

[28] J. Webster, P. Clark, et D. Morritt, « Laboratory based feeding behaviour of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Varunidae): fish egg consumption (De Haan, 1835) », juin 2015, doi: 10.3391/ai.2015.10.3.06.

[29] R. Ambarwati et T. Trijoko, « Morphological Characters of Suspension Feeder Bivalve *Potamocorbulaca faba* (Bivalvia: Corbulidae) », *Proceeding Int. Conf. Biol. Sci. Fac. Biol. UGM 2011*, p. 162-169, 2011.

[30] A. Wrede, J. Beermann, J. Dannheim, L. Gutow, et T. Brey, « Organism functional traits and ecosystem supporting services – A novel approach to predict bioirrigation », *Ecol. Indic.*, vol. 91, p. 737-743, août 2018, doi: 10.1016/j.ecolind.2018.04.026.

[31] E. R. Trueman et A. C. Brown, « Pedal function in nassariid gastropods: crawling and burrowing in *Cyclope neritea* », *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, vol. 157, no 2, p. 211-224, mai 1992, doi: 10.1016/0022-0981(92)90163-5.

[32] Y. Müller, « Reconnaître les principaux bivalves fouisseurs ou foreurs au moyen de leurs siphons », mai 2016.

[33] M. Di Domenico, A. Martínez, et K. Worsaae, « Saccocirridae (Annelida) from the Canary Islands with a description of *Saccocirrus slateri* sp. nov. », *Mar. Biodivers.*, vol. 49, no 5, p. 2125-2139, oct. 2019, doi: 10.1007/s12526-019-00991-7.

[34] N. T. Breine, A. De Backer, C. Van Colen, T. Moens, K. Hostens, et G. Van Hoey, « Structural and functional diversity of soft-bottom macrobenthic communities in the Southern North Sea », *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, vol. 214, p. 173-184, déc. 2018, doi: 10.1016/j.ecss.2018.09.012.

[35] M. J. Broom, *The Biology and Culture of Marine Bivalve Molluscs of the Genus Anadara*. WorldFish, 1985.

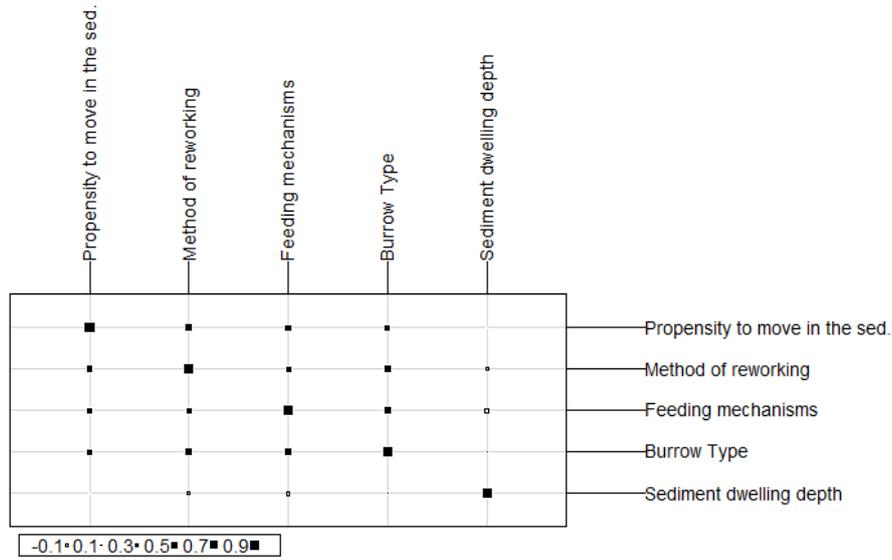
[36] R. de la Huz, M. Lastra, et J. López, « The influence of sediment grain size on burrowing, growth and metabolism of *Donax trunculus* L. (Bivalvia: Donacidae) », *J. Sea Res.*, vol. 47, no 2, p. 85-95, mars 2002, doi: 10.1016/S1385-1101(02)00108-9.

[37] E. López et A. Sikorski, « The Paraonidae (Annelida: Sedentaria) from Norway and adjacent seas, with two new species, four new records, and a redescription of *Paraonides Nordica* Strelzov, 1968 based on type material », *Zootaxa*, vol. 4320, p. 41, sept. 2017, doi: 10.11646/zootaxa.4320.1.3.

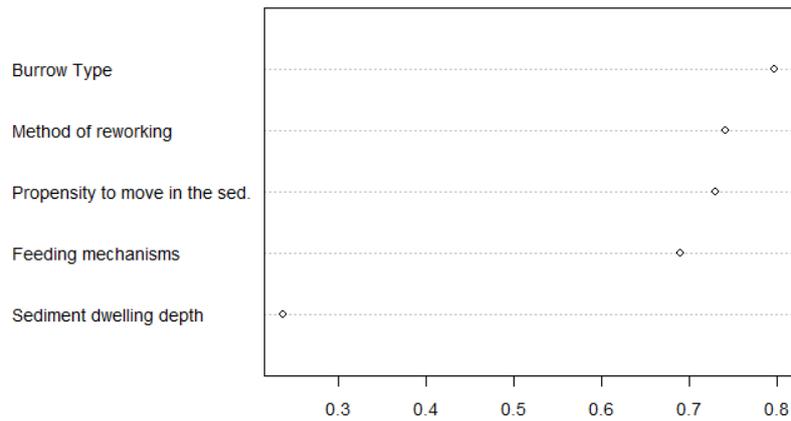
[38] S. N. Stampar et al., « Ceriantharia (Cnidaria) of the World: an annotated catalogue and key to species », *ZooKeys*, vol. 952, p. 1-63, juill. 2020, doi: 10.3897/zookeys.952.50617.

[39] Maikon Di Domenico, « Saccocirridae (Annelida) from the Canary Islands with a description of *Saccocirrus slateri* sp. nov. | SpringerLink », oct. 11, 2019. <https://link.springer.com/article/10.1007/s12526-019-00991-7> (consulté le mai 03, 2021).

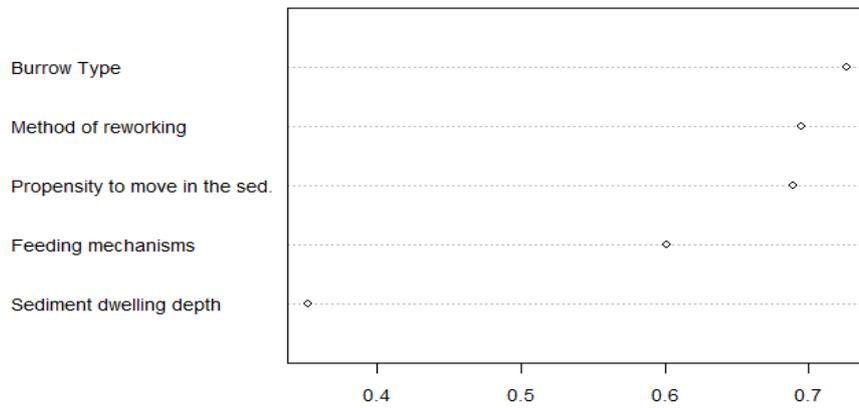
Annexe



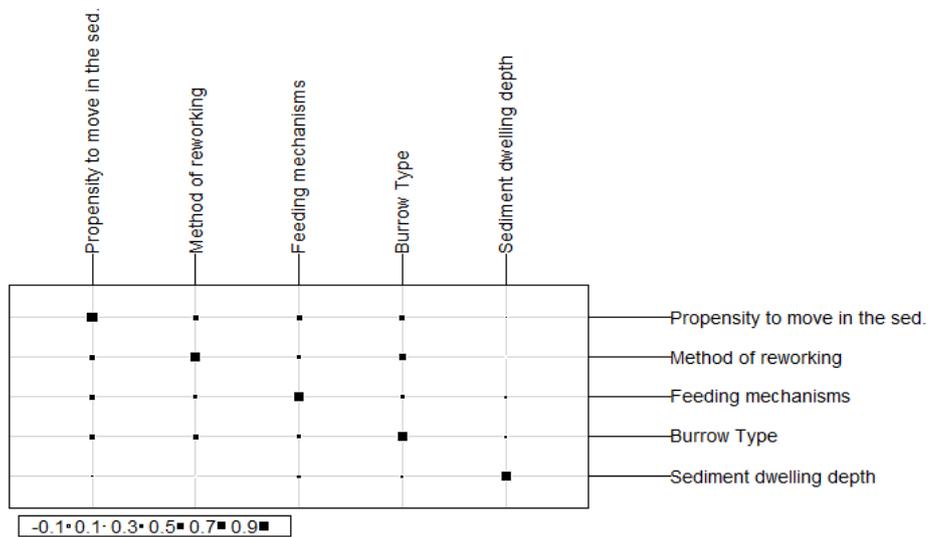
Annexe 1 : Covariation entre les traits fonctionnels pour la période 1995.



Annexe 2 : Graphique à points de la contribution de chaque trait à la dissimilarité interspécifique pour la période 1995.



Annexe 3 : Graphique à points de la contribution de chaque trait à la dissimilarité interspécifique pour la période 2008-2017.



Annexe 4 : Covariation entre les traits fonctionnels pour la période 2008-2017