

Mémoire

Auteur : Burton, Margot

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

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en océanographie, à finalité approfondie

Année académique : 2021-2022

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/13867>

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.

Université de Liège
Faculté des sciences



Mémoire

Réponse des communautés marcobenthiques de la mer Noire aux perturbations environnementales : une approche par traits (BTA)

Promoteur : Marilaure Grégoire

Co-promoteur : Bruno Frédérick

Jury : Gilles Lepoint, Alexander Barth, Bruno Dellile

Liège
Année académique : 2021-2022

Résumé

Le plateau nord-ouest de la Mer Noire a fait face à une eutrophisation croissante depuis 1960, engendrant un phénomène d'hypoxie saisonnière et une dégradation de l'écosystème. Dans les années 90, des mesures de protection de la Mer Noire ont permis une diminution de ces impacts anthropiques et une lente amélioration des conditions environnementales. L'objectif de ce travail est d'étudier de manière qualitative l'amélioration de l'environnement entre 1995 et 2010 selon une approche fonctionnelle basée sur les traits des espèces benthiques caractérisant leur potentiel de bioindicateurs. Cinq traits biologiques indicateurs de changements environnementaux ont été estimés pour les espèces dominantes en biomasse. Différentes méthodes statistiques d'ordination et de clustering ont été utilisées afin d'identifier différents groupes de sensibilité présents dans la zone d'étude ces 25 dernières années. Une comparaison qualitative des groupes présents, de diversité fonctionnelle, de variation spatiale et de composition fonctionnelles des sites aux deux périodes a mis en évidence des différences entre les deux périodes. La période de 1995 est caractérisée par une ségrégation spatiale de la sensibilité des espèces tandis que la période de 2010 est plus homogène suggérant une amélioration de l'environnement en 2010. Les résultats ont également mis en évidence la restauration de groupes d'espèces plus sensibles en 2010.

Summary

The northwestern Black Sea shelf has faced increasing eutrophication since 1960, causing seasonal hypoxia and ecosystem degradation. In the 1990s, measures to protect the Black Sea led to a reduction in these anthropogenic impacts and a slow improvement in environmental conditions. The objective of this work is to qualitatively study the improvement of the environment between 1995 and 2010 using a functional approach based on the traits of benthic species characterizing their potential as bioindicators. Five biological traits indicative of environmental changes were estimated for the dominant species. Different statistical ordination and clustering methods were used to identify different sensitivity groups occurring in the study area over the past 25 years. A qualitative comparison of the groups' presence, functional diversity, spatial variation and functional composition of the sites at the two periods highlighted the differences between the two periods. The period of 1995 is characterized by spatial segregation of the sensitivity of the species while the period of 2010 is more homogeneous suggesting an improvement of the environment in 2010. The results also highlighted the restoration of groups of more sensitive species in 2010.

Remerciements

Je tiens à remercier tout particulièrement ma promotrice de mémoire, la docteure Marilaure Grégoire qui a su me proposer un sujet situé hors de ma zone de confort qui s'est révélé au fur et à mesure de l'écriture toujours plus intéressant. Je la remercie pour ses conseils, ses corrections, ses encouragements et son intérêt. Je la remercie également pour ses cours de mathématiques, de dynamique des écosystèmes et en particulier de modélisation, qui ont changé ma perspective de l'écologie et de mon futur.

Je tiens également à remercier mon co-promoteur de mémoire, le docteur Bruno Frédéric pour son implication dans la correction de mon mémoire, sa disponibilité, son enthousiasme et sa bonne humeur. Il a su répondre à mes questions tout en m'inculquant un mode de réflexion.

Merci à Adrian Teaca pour avoir éclairé la détermination de certains traits.

Merci à Molly pour son soutien et son aide, ses réponses à mes nombreuses questions. Merci à Morgan, Norine, Raphaëlle et Sophie pour leur amitié qui a rendu la rédaction de ce mémoire et le master en général, plus doux.

Finalement, un énorme merci à mes proches, en particulier à ma maman et mon papa pour leur soutien et leurs encouragements tout au long de mon parcours universitaire, pour leurs réponses à mes questions et le temps qu'ils m'ont consacré. Merci à Jacopo pour son amour et son soutien.

Table des matières

Résumé	ii
Remerciements.....	iii
Table des matières	iv
Table des figures.....	vi
Table des tableaux.....	vii
1. Introduction.....	1
1.1 La Mer Noire.....	1
1.2 Macrobenthos	3
1.3 Bioindicateurs et AMBI	4
1.4 Biodiversité fonctionnelle, fonctionnement écologique et traits biologiques	5
1.5 Biological Trait Analysis (BTA).....	6
2. Objectifs.....	8
3. Matériel et méthode.....	9
3.1 Données.....	9
3.2 Choix des traits.....	10
3.3 Détermination des traits.....	10
3.4 Analyses	12
3.4.1 Analyse globale – diversité fonctionnelle de la macrofaune benthique	12
3.4.2 Analyse par périodes – évaluation de la variabilité temporelle et spatiale.....	14
4. Résultats.....	18
4.1 Analyse globale.....	18
4.1.1 Trait dominant.....	18
4.1.2 Dissimilarité entre espèces (PCoA) et identification des groupes de sensibilité (UPGMA)	19
4.2 1995.....	24
4.2.1 Espèces et groupes fonctionnels présents en 1995	24
4.2.2 Diversité fonctionnelle au sein des communautés (entropie quadratique)	25
4.2.3 Dissimilarité entre stations	26

4.2.4	Composition fonctionnelle	28
4.3	2010.....	32
4.3.1	Espèces et groupes fonctionnels présents en 2010	32
4.3.2	Diversité fonctionnelle au sein des communautés.....	33
4.3.3	Dissimilarité entre stations	34
4.3.4	Composition fonctionnelle	35
5.	Discussion	40
5.1	Période globale.....	40
5.2	Période 1995.....	41
5.2.1	Espèces dominantes.....	41
5.2.2	Groupes fonctionnels.....	41
5.2.3	Variation spatiale de la diversité fonctionnelle	41
5.2.4	Composition fonctionnelle des sites et interprétation en fonction des conditions environnementales (hypoxie saisonnière et flux de carbone organique particulaire).....	43
5.3	Période 2010.....	45
5.3.1	Espèces dominantes.....	45
5.3.2	Groupes fonctionnels.....	45
5.3.3	Variation spatiale de la diversité fonctionnelle	45
5.3.4	Composition fonctionnelle des sites et interprétation en fonction des conditions environnementales (hypoxie saisonnière et flux de carbone organique particulaire).....	45
5.4	Comparaison.....	46
5.4.1	Diversité fonctionnelle	46
5.4.2	Composition fonctionnelle	47
5.5	Limites de l'étude.....	48
5.5.1	Echantillonnage.....	48
5.5.2	Subjectivité.....	48
6.	Conclusion et perspectives	49
	Bibliographie.....	50
	Bibliographie des traits	54
	Annexes.....	59

Table des figures

1.1 Carte de la Mer Noire: principaux fleuves, bathymétrie et pays côtiers	1
1.2 Carte de la Mer Noire : bathymétrie, plateau continental Nord-Ouest.....	2
1.3 Modèle théorique fournissant la classification des espèces de la macrofaune de substrats meubles en cinq groupes écologiques selon leur sensibilité à un gradient de pollution croissant.	4
4.1 Contribution de chaque trait à la distance globale	19
4.2 Ordination des espèces suivant l'axe 1 et 2 de la PCoA et projection des catégories des traits	20
4.3 Ordination des espèces suivant l'axe 1 et 2 de la PCoA et clustering par UPGMA. Les groupes (1 à 5) du clustering sont définis par les couleurs reprises dans la légende	21
4.4 Dendrogramme généré par l'UPGMA et groupes fonctionnels mis en évidence par coloration des branches	21
4.5 Biomasse sèche des espèces dominantes aux différentes stations de la période 1995	24
4.6 Cartographie de l'entropie quadratique totale de Rao obtenue par l'équation 3.5 à chaque site de la période 1995	25
4.7 Résultats principaux de la DPCoA	27
4.8 Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « AMBI » pour la période 1995.....	28
4.9 Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « longevity » pour la période 1995	29
4.10 Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « relative adult mobility » pour la période 1995	30
4.11 Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « adult life habit » pour la période 1995.....	30
4.12 Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « maximum adult size » pour la période 1995.....	31
4.13 Biomasse sèche des espèces dominantes aux différentes stations de la période 2010	32
4.14 Cartographie de l'entropie quadratique totale de Rao	33
4.15 Principaux résultats de la DPCoA	34
4.16 Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « AMBI » pour la période 2010.	36
4.17 Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « longevity » pour la période 2010.	37
4.18 Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « relative adult mobility » pour la période 2010.....	37
4.19 Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « adult life habit » pour la période 2010.....	38

4.20 Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « maximum adult size » pour la période 2010.	38
5.1 Cartographie des flux de carbone organique particulaire estimée à partir des résultats du modèle opérationnel de la mer Noire.	42
5.2 Cartographie des zones hypoxiques lorsque l'on prend un seuil de 63 $\mu\text{mol/l}$ (gauche) et 120 $\mu\text{mol/l}$ (droite) pour définir l'hypoxie (modèle opérationnel de la mer Noire)..	42
A1 Cartographie de l'ensemble des stations étudiées, regroupant les campagnes EROS21 (1995), Sesame (2008), HYPOX (2011), EMBLAS 2017, EMBLAS 2016 et MFSD (2017).	55
A2 Cartographie de l'ensemble des stations de la campagne EROS21 (1995).	55
A3. Cartographie de l'ensemble des stations de la campagne Sesame (2008).	56
A4 Cartographie de l'ensemble des stations étudiées, regroupant les campagnes HYPOX (2011).	56
A5 Cartographie de l'ensemble des stations des campagnes EMBLAS 2016 et EMBLAS 2017.	57
A6 Cartographie de l'ensemble des stations de la campagne MFSD (2017).	57

1. Introduction

1.1 La Mer Noire

La Mer Noire est une mer intérieure semi-fermée située entre le sud-est de l'Europe et l'ouest asiatique (Bakan and Büyükgüngör, 2000). Elle est bordée par l'Ukraine au nord, la Russie au nord-est, la Géorgie à l'est, la Turquie au sud, ainsi que la Bulgarie et la Roumanie à l'ouest (Vespremeanu and Golumbeanu, 2017) (Fig. 1.1). Cependant les pays l'affectant sont au nombre de dix-sept. En effet, ses principaux affluents sont le Danube et le Dniepr, deux des principaux fleuves d'Europe (Bakan and Büyükgüngör, 2000), ainsi que le Dniestr et le Kizilirmak. Elle est connectée à la Mer Méditerranée par le détroit du Bosphore et la Mer de Marmara et à la Mer d'Azov par le détroit de Kerch. Le Bosphore mesurant environs 31 km long, 0.7-3.5 km de largeur et 39-100 m de profondeur, les échanges avec la Méditerranée sont limités et on peut parler d'un bassin presque fermé (Capet, 2014).

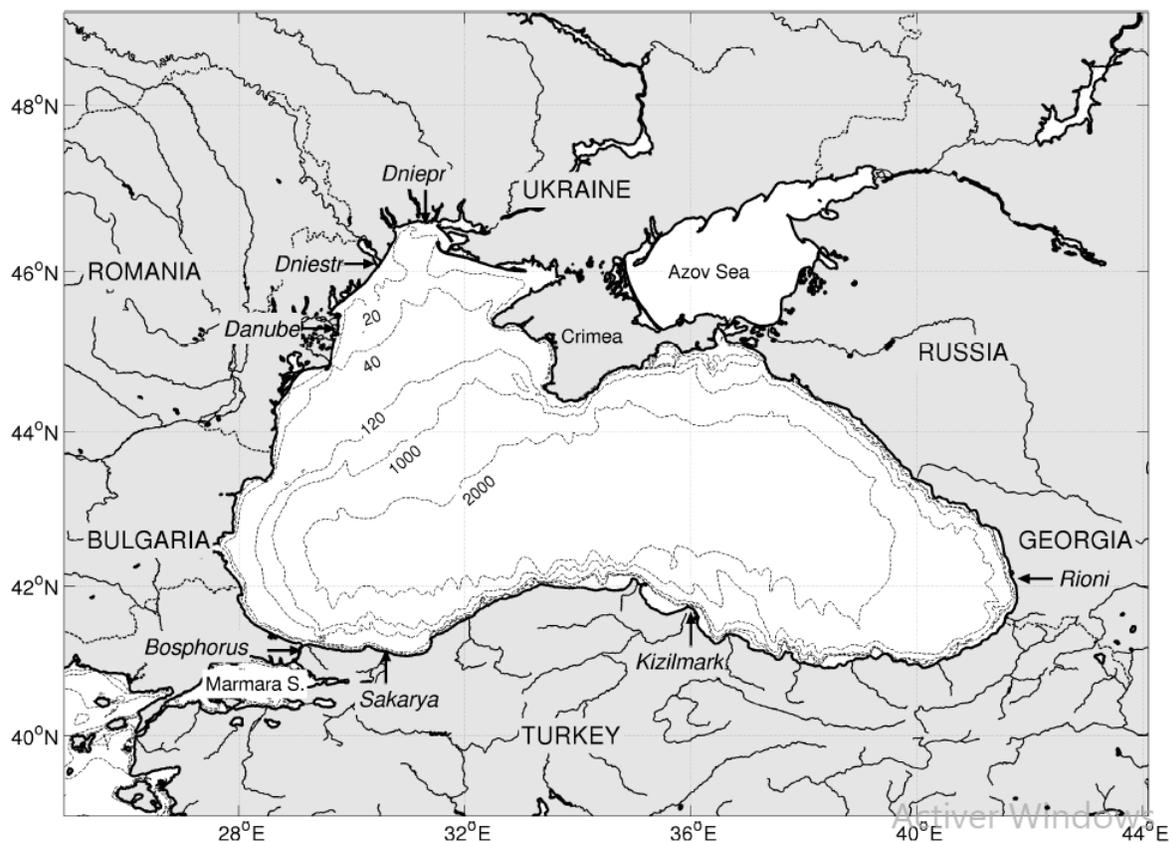


Figure 1.1 - Carte de la Mer Noire : principaux fleuves, bathymétrie et pays côtiers (Capet, 2014).

La Mer Noire est caractérisée par une stratification permanente de ses masses d'eau. C'est un bassin de dilution recevant un grand apport d'eau douce en surface, notamment du Danube, compensé par un apport d'eau salée en profondeur venant de la Méditerranée. Il en résulte la formation d'une forte pycnocline qui est permanente et située à environ 200 m de profondeur. Cette pycnocline sépare les eaux de surfaces oxiques (i.e. ~0-100 m) des eaux profondes qui sont anoxiques (Wijsman et al., 1999). La vie benthique est limitée aux zones côtières et au **plateau continental nord-ouest (BS-NWS)** qui est délimité par Varna au sud, par Sébastopol à l'est et par une profondeur maximale de 200 m (Fig. 1.2) couvrant une surface de 70 000 km² (Wijsman et al., 1999).

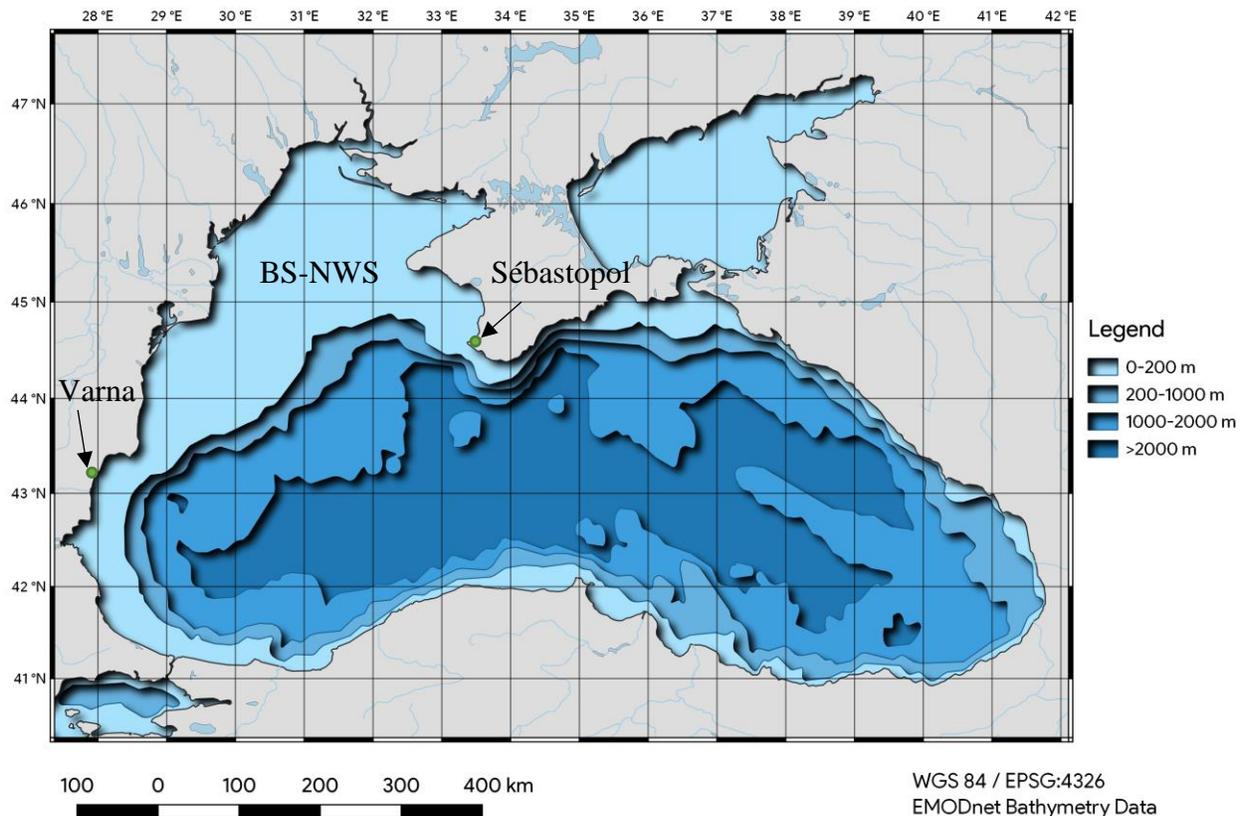


Figure 1.2 - Carte de la Mer Noire : bathymétrie, plateau continental Nord-Ouest. Modifiée à partir de Krivoguz et Bepalova (2020).

La Mer Noire, et en particulier sa partie Nord-Ouest confinant l'essentiel de l'activité biologique, fait face à de nombreuses pressions anthropiques, provenant à la fois des pays côtiers mais également des fleuves affluents. Parmi ces pressions anthropiques, on compte la pollution par les métaux lourds, les pesticides, les produits pétroliers et les eaux usées. L'apport en eaux usées non ou trop peu traitées ainsi qu'en fertilisants riches en phosphates et en nitrates utilisés sur les cultures des bassins versants des différents fleuves affluents, sont responsables d'une

eutrophisation des eaux de qui conduit au développement de vastes blooms. Lorsque le bloom se termine de grandes quantités de matière organique sédimentent sur le fond. La dégradation de cette matière organique peut générer de l'hypoxie saisonnière dans la couche de fond lorsque la ventilation des eaux est insuffisante (Mee et al., 2006; Capet et al., 2013). (Vespremeanu and Golumbeanu, 2017) Depuis 1960, cette eutrophisation, combinée aux effets de la surpêche et des espèces invasives, conduit à de drastiques changements dans les communautés phytoplanctoniques et benthiques. Certaines espèces natives d'intérêt écologique et économique sont en danger d'extinction, comme la moule *Mytilus galloprovincialis*, tandis que d'autres, tels que les champs de macroalgues *Phyllophora spp.* sont complètement détruits. (Vespremeanu and Golumbeanu, 2017)

En 1992, les premières mesures de protection sont signées à Bucarest par les états côtiers ainsi qu'au niveau international. La « Convention for Black Sea protection against Pollution », connue sous le nom de convention de Bucarest, vise à contrôler les pollutions terrigènes, le déversement des déchets et prévoit des actions de soutien en cas d'accident (déversements d'hydrocarbures accidentels...). Cette convention est suivie par le “ Ministerial Declaration on Black Sea protection” en 1993 à Odessa, et par le « Strategic action plan for the Rehabilitation and Protection of the Black Sea” en 1996 à Istanbul, tous signés par les états côtiers. (Vespremeanu and Golumbeanu, 2017)

Il semblerait que depuis 2007, on assiste à une lente amélioration des conditions environnementales, au rétablissement de certaines populations et à un accroissement de la biodiversité taxonomique (Vespremeanu and Golumbeanu, 2017).

La zone d'étude du présent mémoire est la zone Nord-Ouest de la Mer Noire. Cela se justifie par deux raisons principales :

- cette zone abrite une grande partie de la biomasse d'espèces benthiques en Mer Noire et elle est sensible aux changements environnementaux en raison de la valeur particulièrement élevée du rapport entre ses apports fluviaux provenant du Danube, au Dniepr et au Dniestr et de sa surface (Fig. 3.1) ;
- de nombreuses données biologiques sont disponibles pour cette zone (voir section 3.1).

1.2 Macrobenthos

Selon Dinet et al. (1985), le macrobenthos est défini comme la faune benthique (c'est-à-dire vivant dans, attachés à, sur ou à proximité du fond marin) ayant une taille minimale de 0,25 mm. Dans d'autres références telles que Wijsman et al. (1999), il est défini comme ayant une taille minimale d'1 mm. En pratique, il correspond souvent à des organismes retenus par un tamis d'une maille d'1 mm (McLachlan and Brown, 2006). C'est ce dernier moyen qui a été utilisé durant les

campagnes de prélèvements dont les données pour ce mémoire ont été issues pour séparer et définir le macrobenthos.

1.3 Bioindicateurs et AMBI

Les organismes invertébrés benthiques sont souvent utilisés comme bioindicateurs lors de l'évaluation de la qualité de l'environnement (Borja et al., 2000). En particulier, les organismes du macrobenthos qui ont une longue durée de vie par rapport au plancton, et qui sont assez stables spatialement, sont très utiles pour montrer des changements environnementaux à long terme. Ce n'est pas leur présence en soi qui renseigne sur la qualité de l'environnement mais bien la structure et les changements structurels de leurs communautés (Pearson and Rosenberg, 1977). Les espèces macrobenthiques montrent différents niveaux de tolérance face aux perturbations.

Borja et al. (2000) proposent un Index Biotique marin AMBI (AZTI Marine Biotic Index) avec l'aide du « Department of Oceanography and Marine Environment, Technological Institute for Fisheries and Food (AZTI) » pour les espèces macrobenthiques d'Europe. Cet indice attribue une valeur de 0 à 7 à une communauté suivant sa composition en groupes de polluo-sensibilité. Hily (1984) et Glémarec (1986) classent la macrofaune de substrats meubles en cinq groupes de tolérance/sensibilité selon un gradient de stress environnemental croissant. Cette classification est synthétisée par Grall et Glémarec (1997) comme suit :

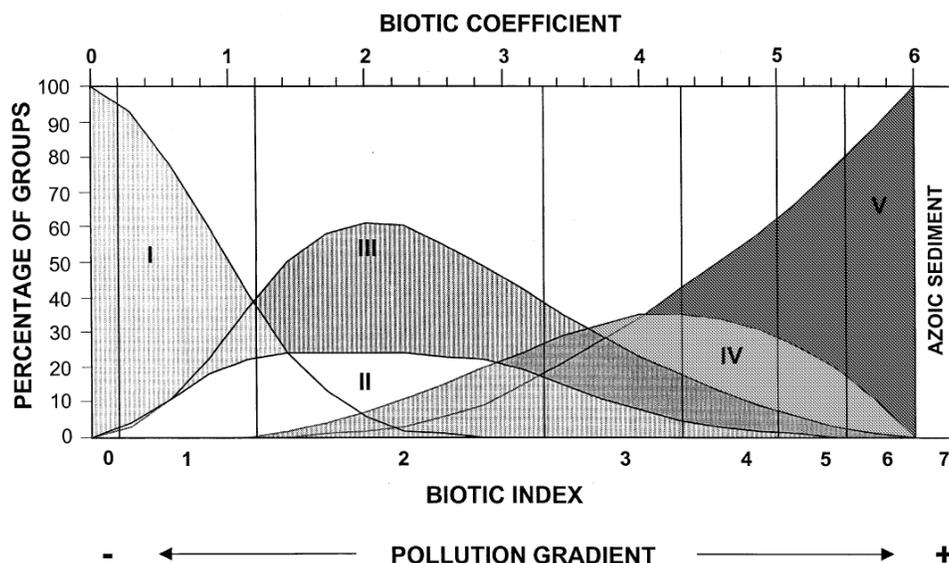


Figure 1.3 – Modèle théorique fournissant la classification des espèces de la macrofaune de substrats meubles en cinq groupes écologiques selon leur sensibilité à un gradient de pollution croissant. L'abondance

relative de chaque groupe dans l'échantillon fournit un indice biotique discret à 8 niveaux (0-7) et un indice continu équivalent (valeurs entre 0 et 6) (Borja et al., 2000).

Groupe I : Espèces très sensibles à un enrichissement organique et présentes sous des conditions non polluées (stade initial). Inclut des carnivores spécialistes et certains polychètes tubicoles déposivores.

Groupe II : Espèces indifférentes à l'enrichissement, toujours présentes en faibles densités sans variations significatives au cours du temps (depuis le stade initial jusqu'à un léger déséquilibre). Inclut des suspensivores, des carnivores moins sélectifs et des nécrophages.

Groupe III : Espèces tolérantes à un enrichissement en matières organiques. Ces espèces peuvent être retrouvées dans des conditions normales mais leurs populations sont stimulées par un enrichissement organique (situations légèrement déséquilibrées). Inclut des déposivores de surface.

Groupe IV : Espèces opportunistes de 2^d ordre (situations légèrement à fortement déséquilibrées). Inclut principalement des polychètes de petite taille : des déposivores de subsurface.

Groupe V : Espèces opportunistes de 1^{er} ordre (situations fortement déséquilibrées). Inclut des déposivores qui prolifèrent dans des sédiments réduits. *Capitella capitata* est une espèce typique de ce groupe.

Par abus de langage, le trait biologique (voir 1.4) reprenant les groupes écologiques de Grall et Glémarec (1997) est appelé trait AMBI.

1.4 Biodiversité fonctionnelle, fonctionnement écologique et traits biologiques

Lors de l'évaluation de la santé d'un écosystème, les indices de biodiversité liés à la richesse spécifique et à la composition taxonomique d'une communauté sont généralement utilisés. Bien que très utiles, ceux-ci ne prennent pas en compte les interactions avec les composantes abiotiques du système et ne donnent pas d'information sur le fonctionnement de l'écosystème (Bremner et al., 2003a). Depuis une dizaine d'années, les mesures de biodiversité taxonomique sont associées à des mesures de **biodiversité fonctionnelle** afin d'informer sur les processus **écologiques**. Le **fonctionnement des écosystèmes** (ecosystem functioning en anglais) est défini comme l'ensemble des processus écologiques effectué à travers les activités de vie des organismes (excrétion, nutrition, déplacements...) qui ont un effet sur les composantes chimique et physique de l'écosystème (Naeem et al., 1999). La **biodiversité fonctionnelle** fait référence à la valeur et à

la gamme des **traits fonctionnels** des organismes présents au sein d'un écosystème (Díaz and Cabido, 2001), ou au nombre, au type et à la répartition des fonctions remplies par les organismes au sein d'un écosystème (Bremner et al., 2003b). Elle considère donc la redondance ou la complémentarité des espèces présentes suivant leurs fonctions dans l'écosystème (Díaz and Cabido, 2001; Schleuter et al., 2010). Les **traits fonctionnels** ou **traits biologiques** désignent les caractéristiques d'un organisme qui sont liées à ses réponses à l'environnement ou à ses effets sur le fonctionnement de l'écosystème (Díaz and Cabido, 2001), comme la longévité, la taille, la mobilité ou les mécanismes de nutrition.

La diversité fonctionnelle est considérée comme un très bon outil pour évaluer la santé ou la vulnérabilité d'un écosystème (Bremner, 2005; Díaz and Cabido, 2001; Drion, 2014; Fleddum, 2010; Schleuter et al., 2010). Différents **indices de diversité fonctionnelle** sont disponibles dans la littérature (Mason et al., 2005; Mouillot et al., 2005; Petchey and Gaston, 2002; Rao, 1982; Schleuter et al., 2010; Villéger et al., 2008) et ceux-ci se classent en trois catégories distinctes :

- les indices de **richesse fonctionnelle** abrégés **FR** (functional richness) (Mason et al., 2005; Petchey and Gaston, 2002) mesurent le volume de l'espace éco-fonctionnel (formés par l'ensemble des traits étudiés) occupé par l'ensemble des espèces composant la communauté (Schleuter et al., 2010) ;
- les indices **d'uniformité fonctionnelle** abrégés **FE** (functional evenness) (Mouillot et al., 2005; Villéger et al., 2008) mesurent la régularité de la distribution des traits dans l'espace éco-fonctionnel (Schleuter et al., 2010).
- les indices de **divergence fonctionnelle** abrégés **FD** (functional divergence) (Rao, 1982) mesurent la variance des fonctions des espèces et la position de leurs clusters dans l'espace des traits (Schleuter et al., 2010).

1.5 Biological Trait Analysis (BTA)

On trouve dans la littérature plusieurs méthodes pour étudier la diversité fonctionnelle présente au sein d'un écosystème marin benthique. Jusqu'en 2003, les deux méthodes les plus utilisées consistaient en :

- l'analyse de la composition taxonomique relative : interprète les changements dans la distribution des taxons en terme de caractéristiques qu'ils présentent,
- l'analyse des groupes trophiques : étudie les différences dans les mécanismes d'alimentation entre les assemblages benthiques.

Bremner et al. (2003b) ont comparé ces deux méthodes à une méthode alternative appelée **Biological Traits Analysis (BTA)**. Ils ont conclu qu'il existe une relation significative entre les

traits biologiques d'un assemblage et son habitat et que la BTA décrit mieux le fonctionnement des écosystèmes marins benthiques, et ce, à grande ou à petite échelle.

La **BTA** est une **méthode comparative** dont la force réside dans le fait qu'un grand nombre de traits sont considérés dans l'analyse des différences entre assemblages (Fleddum, 2010). Les traits sont choisis en fonction de leur pertinence dans l'étude, des scores sont assignés aux traits sélectionnés pour chaque espèce de l'assemblage, puis des analyses multivariées sont conduites pour déterminer les proportions relatives des traits (voir section 3 pour plus de détails sur le BTA) (Bremner et al., 2003b). Cette méthode donne de très bons résultats lorsqu'il s'agit de déterminer des différences entre deux milieux d'apparence similaire (Fleddum, 2010).

2. Objectifs

L'objectif général de ce travail consiste à déterminer, via une analyse comparative de la composition fonctionnelle (BTA) de la macrofaune benthique du BS-NWS, les variations temporelles des fonctions du macrobenthos du plateau continental de la Mer Noire entre les années 90 et 2010. En particulier, l'analyse comparative se fait sur base de traits relatifs à la sensibilité des espèces face à des perturbations environnementales (pollution, eutrophisation...).

Pour décrire les variations temporelles, ce mémoire répond à quatre questions :

- Quels sont les groupes fonctionnels de sensibilité dominants du macrobenthos durant ces 25 dernières années ?
- Ces groupes fonctionnels changent-ils durant cette période ?
- La diversité fonctionnelle varie-t-elle ?
- Quels sont les liens entre les traits présentés par les espèces et l'environnement ?

Afin de répondre à ces questions et à l'objectif principal, les tâches suivantes seront réalisées :

1. **Détermination des traits fonctionnels** sélectionnés pour cette étude des espèces macrobenthiques dominantes du BS-NWS : bien que cette étape ne soit pas l'objectif final du travail, l'effort important de recherche nécessaire à cette collecte de données fait de cette recherche un travail à part entière (voir section 3.4). Ces traits fonctionnels sont extrêmement importants car ils représentent la base de toutes les analyses statistiques.

Identification des **(dis-) similarités fonctionnelles** de ces espèces.

2. **Détermination de groupes fonctionnels de sensibilité** du BS-NWS.

3. **Détermination de la diversité fonctionnelle de chaque communauté** à chaque période.

4. **Détermination des dissimilarités fonctionnelles** entre les **communautés** à chaque période.

5. **Détermination de la composition fonctionnelle** de chaque station.

6. Etablissement des **liens** avec les **conditions environnementales**.

7. **Comparaison des deux périodes**.

3. Matériels et méthodes

3.1 Données

Les données utilisées lors de ce mémoire de fin d'étude caractérisant les conditions environnementales ainsi que la composition de la macrofaune benthique en Mer Noire proviennent d'anciennes campagnes de prélèvements reprises dans le tableau 3.1.

Datasets	Date	Stations (n)	Espèces	Espèces dominantes
EMBLAS 2017	Septembre 2017	7	64	9
EMBLAS 2016	Mai 2016	15	112	15
MFSD (Côte Bulgare) 2017)		103	217	42
HYPOX (2011)	Mai 2010 (~30) Juillet 2010 (4) Septembre 2010 (14) Avril 2011 (~30)	81	134	34
Sesame (2008)	Avril 2008 (4) Septembre 2008 (4)	8	52	10
EROS21 (1995)	Aout 1995	27	72	18
Total		241	/	64

Table 3.1 – Tableau synthétique reprenant les différentes campagnes de prélèvements utilisées, les dates auxquelles elles ont eu lieu, le nombre de stations de prélèvement de chacune d'elles, le nombre d'espèces prélevées ainsi que le nombre d'espèces dominantes extraites de ces datasets pour chaque campagne. Au total, 64 espèces dominantes ont été extraites de l'ensemble des datasets.

Au vu du grand nombre d'espèces identifiées lors de ces campagnes, seules les espèces dominantes en biomasse, définies par Wijsman et al. (1999) comme les espèces comptant pour plus de 10% de la biomasse totale du macrobenthos [$gAFDW.m^{-2}$] à au moins une station de prélèvement, sont analysées dans ce mémoire. Bien que les espèces rares peuvent jouer un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème (Fleddum, 2010), l'analyse des espèces dominantes permet d'analyser la biodiversité fonctionnelle car elles apportent une grande contribution au fonctionnement de l'écosystème (Lavorel et al., 2008). Beaucoup d'indicateurs sont pondérés par la biomasse (relative) de l'espèce dans la communauté.

3.2 Choix des traits

Cinq traits relatifs à la sensibilité des espèces face aux perturbations environnementales ont été sélectionnés selon les recommandations dans la littérature (Bremner, 2006a). Ces traits ainsi que leurs modalités sont repris dans le tableau 3.2.

Traits	Modalités	Codes
Adult Life Habit	<ul style="list-style-type: none"> • Sessile • Tube dwelling • Burrower dwelling • Surface crawler/swimmer • Free living 	<ul style="list-style-type: none"> • H.Sessile • H.Tube • H.Burrow • H.Crawler • H.Free
Adult Longevity	<ul style="list-style-type: none"> • < 2 years (courte) • 2-5 years (moyenne) • > 5 years (longue) 	<ul style="list-style-type: none"> • A2 • A5 • Asup
Maximum Adult Size	<ul style="list-style-type: none"> • <0,9 cm • 1-2,9 cm • 3-5,9 cm • 6-9,9 cm • ≥ 10 cm 	<ul style="list-style-type: none"> • S10 • S30 • S60 • S100 • Ssup
Relative Adult Mobility	<ul style="list-style-type: none"> • None • Low • Medium • High 	<ul style="list-style-type: none"> • MobN • MobL • MobM • MobH
AMBI	<ul style="list-style-type: none"> • I (sensitive) • II (indifferent) • III (tolerant) • IV (2d order opportunistic) • V (1st order opportunistic) 	<ul style="list-style-type: none"> • AMBI.1 • AMBI.2 • AMBI.3 • AMBI.4 • AMBI.5

Table 3.2 – Tableau reprenant les cinq traits sélectionnés, les modalités associées à chaque trait ainsi que les abréviations utilisées pour nommer chaque catégorie dans les analyses.

3.3 Détermination des traits

Les cinq traits sélectionnés ont été estimés pour les soixante-quatre espèces dominantes en effectuant un effort important de recherche dans la littérature. L'estimation des traits a été réalisée selon les recommandations de Bremner et al. (2006a).

Une partie des traits ont déjà été estimés dans des travaux antérieurs et publiés. Ainsi, les thèses de Anne Lise Fleddum (2010), Julie Bremner (2005) et le mémoire de Roxanne Drion (2014) ont été consultés dans un premier temps. Ces travaux contiennent des tableaux de traits estimés pour de nombreuses espèces communes à ce mémoire. Une fois ces travaux exploités, d'autres ressources ont été utilisées :

- des encyclopédies en ligne de référence telles que World Register of Marine Species (WoRMS), The Marine Life Information Network (MarLIN), Polytraits, Marine Species Trait, Marine Species Identification Portal, ont été consultées dans un second temps ainsi que la liste des espèces et leur groupe écologique associé intégrée au logiciel AMBI (AZTI Marine Biotic Index).
- des sites de vulgarisation scientifique tels que DORIS et Mer et Littoral ont également été utilisés.
- et enfin, pour les traits des espèces n'ayant pas été identifiés via ces moyens, une intense recherche dans des articles scientifiques s'est imposée.

Comme recommandé par Bremner et al. (2006a), une procédure de fuzzy coding permet de nuancer certains traits qui peuvent différer de manière interspécifique ou de noter des informations contradictoires provenant de différentes sources. Quatre valeurs peuvent être attribuées à chaque modalité :

- 0 : pas d'expression : la modalité n'est jamais exprimée par le taxon ;
- 1 : faible expression : la modalité est peu fréquemment exprimée, faiblement exprimée ou il y a peu de preuves de son expression ;
- 2 : expression modérée : la modalité est exprimée de manière modérée ou le nombre de preuves de son expression est modéré ;
- 3 : expression élevée : la catégorie est souvent exprimée, fortement exprimée ou il y a beaucoup de preuves de son expression.

Par exemple, le bivalve *Abra prismatica* est le plus souvent enfoui, mais se déplace aussi le long de la surface de manière récurrente. On peut donc attribuer un 3 à « burrower » et un 2 à « surface crawler/swimmer » et des 0 aux autres modalités du trait « adult life habit » (Tab. 3.2). Un autre exemple est celui du gastéropode *Bittium reticulatum* chez qui Borja (1986) estime la taille maximale à 8 mm sur la côte basque alors que D'alelio et al. (2011) identifiait un spécimen de 13 mm. Dans ce cas, il est conseillé par Bremner et al. (2006a) de noter les deux informations. Un 2 a donc été attribué à la modalité « <0,9cm » et un 2 a été attribué à la modalité « 1-2,9 cm » pour le trait « maximum adult size ».

Le fuzzy coding a aussi été utilisé dans le cas d'espèces présentant un caractère à la limite de deux modalités. Une espèce ayant une longévité de 5 ans (5 ans étant la limite entre deux modalités (Tab. 3.2) s'est vue attribuer le nombre 3 à la modalité « 2 à 5 ans » et un 1 à la modalité « >5 ans ». Les individus vivants un peu moins de 5 ans sont donc représentés, ainsi que ceux vivants

un peu plus de 5 ans. Lorsque dans des bases de données le trait était déjà donné sous forme de catégories, donc par exemple « vit entre 2 et 5 ans », un 3 a été attribué à la modalité « 3-5 ans ».

Enfin, étant donné certaines lacunes dans les connaissances biologiques de la faune marine benthique, une partie des traits n'est pas disponible chez certaines espèces (Drion, 2014). Dans ce cas, les informations concernant une espèce du même genre ou de la même famille, voir pour le genre ou la famille de cette espèce sont utilisées.

3.4 Analyses

3.4.1 Analyse globale - diversité fonctionnelle de la macrofaune benthique

L'analyse des espèces dominantes de l'ensemble des campagnes mentionnées à la section 3.2 permet d'étudier globalement la diversité fonctionnelle de la faune macrobenthique de la Mer Noire et permet de répondre à la première question posée dans les objectifs (2), c'est-à-dire, « Quels sont les groupes fonctionnels de sensibilité dominants du macrobenthos durant ces 25 dernières années ? ».

Évaluation de la distance entre les espèces dans l'espace fonctionnel

Afin de déterminer les groupes fonctionnels présents, il est d'abord nécessaire de déterminer la dissimilarité entre ces espèces. Une fois les dissimilarités (et donc les similarités) obtenues, il est possible d'identifier des groupes fonctionnels grâce à une ordination et à un clustering.

Distance entre espèces

Les traits obtenus pour chaque espèce sont notés dans une matrice espèces*traits. Une fois cette matrice obtenue, une table de distances D_{ij} entre espèces est construite sur base de leurs traits selon la méthode de (Pavoine et al., 2009) qui généralisent la mesure de la distance de Gower (1971) :

- Afin d'obtenir les distances globales D_{ij} entre chaque espèce, la dissimilarité D_{ijk} est calculée entre deux espèces i et j , pour un trait k à partir des traits codés en fuzzy coding :

$$D_{ijk} = \sqrt{2} \sqrt{1 - \frac{\sum_{m=1}^{M_k} q_{imk} q_{jmk}}{\sqrt{\left\{ \sum_{m=1}^{M_k} [q_{imk}]^2 \sum_{m=1}^{M_k} [q_{jmk}]^2 \right\}}}} \quad (3.1)$$

Où q_{imk} et q_{jmk} sont les pourcentages d'affinité des espèces i et j , respectivement, pour le niveau (la modalité) m de la $k^{\text{ème}}$ variable (le $k^{\text{ème}}$ trait) ($1 \leq m \leq M_k$).

- La dissimilarité D_{ijk} est ensuite utilisée pour obtenir d_{ijk} , une métrique aux propriétés Euclidiennes :

$$d_{ijk} = D_{ijk}/\sqrt{2} \quad (3.2)$$

- Ces distances entre espèces pour chaque trait sont ensuite combinées pour obtenir les distances globales entre espèces :

$$D_{ij} = \sqrt{\frac{\sum_{k=1}^n d_{ijk}^2 \delta_{ijk} w_k}{\sum_{k=1}^n \delta_{ijk} w_k}} \quad (3.3)$$

Où w_k est le poids attribué à chaque variable (c.à.d à chaque trait), et $\delta_{ijk} = 0$ si une des deux espèces n'a pas d'information pour le trait k et 1 si les informations sont disponibles pour les deux espèces.

La matrice de distances D_{ij} obtenue contient donc des valeurs allant de 0 à 1. Une valeur de 0 entre deux espèces signifie qu'elles sont identiques fonctionnellement et une valeur de 1 signifie qu'elles sont très différentes.

Bien que chaque trait possède le même poids w_k dans le calcul des distances, la contribution de ces traits peut être différente et un trait dominant est identifié. Ce trait dominant est plus fortement corrélé à la distance globale et à un autre trait et influence donc plus fortement la différenciation entre espèce. Ainsi, la contribution de chaque trait est calculée selon l'équation de Pavoine et al. (2009). Elle correspond à la corrélation entre les distances obtenues pour chaque trait d_k et les distances globales D_{ij} :

$$\text{cor} \left(\mathbf{d}_k^2, \sum_{l=1}^n w_l \mathbf{d}_l^2 \right) = \frac{\sum_{l=1}^n \left(w_l \sqrt{\text{var}(\mathbf{d}_l^2)} \right) \text{cor}(\mathbf{d}_k^2, \mathbf{d}_l^2)}{\sqrt{\text{var}(\sum_{l=1}^n w_l \mathbf{d}_l^2)}} \quad (3.4)$$

Avec d_k , le vecteur de distances par paires d'espèces pour le kème trait.

Visualisation des distances

La visualisation des distances entre espèces est facilitée par des méthodes d'ordination (Principal Coordinate Analysis, PCoA) et de clustering (UPGMA).

La PCoA est une méthode similaire à la PCA mais plus générale. Elle permet de procéder à une ordination d'objets (ici des espèces) sur base de n'importe quel type de matrice de dissimilarité entre ces objets (Drion, 2014). De nouvelles variables, ou coordonnées principales, sont déterminées à partir de combinaisons linéaires des variables, ici des traits. La variabilité est concentrée de manière décroissante dans les coordonnées principales de manière à pouvoir négliger les variables contenant moins de variabilité et réduire le nombre de dimensions en ne gardant que les axes (coordonnées) principaux. Ces nouvelles variables sont également non corrélées entre elle, ce qui facilite l'interprétation des résultats.

Les espèces sont ensuite regroupées selon leurs similarités selon une méthode de clustering nommée UPGMA. Cette méthode de clustering utilise les distances moyennes entre espèces pour procéder au regroupement. Le nombre de groupes est choisi en fonction de l'interprétation écologique qu'il est possible de faire et de l'homogénéité des groupes.

3.4.2 Analyses par périodes - Evaluation de la variabilité temporelle et spatiale

La diversité fonctionnelle de chaque communauté ou site¹ et la dissimilarité fonctionnelle entre ces communautés sont estimées grâce aux coefficients de Rao (1982) et décrites graphiquement grâce à double analyse en coordonnées principales (Double Principal Coordinate Analysis, DPCoA) suivant la méthode de Pavoine et al. (2004). Ces analyses sont réalisées pour chaque site et aux deux périodes (voir section 3.4.2 Données) afin de caractériser chaque communauté. Ainsi la variation spatiale des traits et de la diversité fonctionnelle est analysée au même titre que la variation temporelle.

Ces analyses permettent de répondre aux deuxième et troisième questions posées dans les objectifs, soit :

- Les groupes fonctionnels du macrobenthos changent-ils au cours de ces 25 dernières années ?
- La diversité fonctionnelle varie-t-elle dans le temps et l'espace ?

¹ Dans le texte, communauté, site et station sont utilisés comme synonymes étant donné qu'à une station (ou site) on attribue une communauté écologique.

Données

Les jeux de données ont été séparés en deux périodes afin de pouvoir comparer la diversité fonctionnelle de 1995 à celle des années 2010.

-Tout d'abord, la campagne EROS21 renseigne 1995 (Wijsman et al., 1999).

-Ensuite les campagnes EMBLAS (2016, 2017), Hypox (2011) et Sesame (2008) contiennent les données concernant les années 2010.

Les données de la campagne MFSD, ne concernant que la côte bulgare, sont écartées de ces analyses car les données de 1995 ne couvrent pas cette zone. En utilisant ces données, on introduirait une variabilité spatiale qui pourrait fausser notre interprétation de la variabilité temporelle. En revanche, l'ensemble des données de 2010 couvrent la même zone que la campagne de 1995, ce qui rend la comparaison possible. En procédant de la sorte, certaines espèces présentes dans le jeu de données complet sont écartées car elles sont uniquement présentes le long de la côte bulgare.

Diversité fonctionnelle intra-site et inter-site, et dissimilarité entre stations

Pour chaque période, une analyse telle que décrite par Pavoine et al. (2004) permet de déterminer la diversité fonctionnelle de chaque communauté ou site et la dissimilarité fonctionnelle entre ces communautés. Cette analyse se base sur deux coefficients proposés par Rao (1986) :

- Un indice de diversité (DIVC) appelé **entropie quadratique**.

Considérant r communautés, n espèces différentes et $\mathbf{p}_j = (p_{1/j}, \dots, p_{n/j})$ ($\mathbf{p}_j \in \mathbb{P}$) le vecteur de probabilité de fréquences de distribution des espèces dans les communautés, le coefficient de diversité est défini par :

$$H_{\Delta n}(\mathbf{p}_j) = \sum_{k=1}^n \sum_{l=1}^n \frac{p_k p_l}{j \ j} \delta_{kl}^{SP} \quad (3.5)$$

Où $\Delta_n = [\delta_{kl}^{SP}]_{1 \leq k \leq n, 1 \leq l \leq n}$ est la matrice de dimensions $n \times n$ contenant les distances entre les espèces. Ses éléments $\delta_{kl}^{SP} = 0$ pour tout k et $\delta_{kl}^{SP} > 0$ pour tout k et $l \neq k$.

$p_{k/j}$ ($p_{l/j}$) est la biomasse relative de l'espèce k (l) au sein de la communauté j .

Cet indice somme la dissimilarité entre chaque couple d'espèce présents dans la communauté pondérée par la biomasse relative de chaque espèce.

L'entropie quadratique peut être décomposée d'une manière similaire à l'ANOVA en entropie quadratique intra-site (premier terme de l'équation 3.6), soit à l'intérieur de chaque

communauté et en entropie quadratique inter-site (deuxième terme de l'équation 3.6), soit entre les communautés.

Soit $\boldsymbol{\mu} = (\mu_1, \dots, \mu_r)$ ($\mu \in \mathbb{P}$) le vecteur de poids de la communauté, $\mathbf{p}_\bullet = (p_{1\bullet}, \dots, p_{n\bullet})$ ($\mathbf{p}_\bullet = \sum_{i=1}^r \mu_i \mathbf{p}_i$, ($\mathbf{p}_\bullet \in \mathbb{P}$)) le vecteur de fréquence des espèces dans l'ensemble des communautés, l'entropie quadratique totale $H_{\Delta n}(\mathbf{p}_\bullet)$ se décompose comme suit :

$$H_{\Delta n}(\mathbf{p}_\bullet) = \sum_{i=1}^r \mu_i H_{\Delta n}(\mathbf{p}_i) + \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^r \mu_i \mu_j D_{H_{\Delta n}}(\mathbf{p}_i, \mathbf{p}_j) \quad (3.6)$$

L'intérêt de cette décomposition est de pouvoir déterminer l'importance relative :

- des différences entre communautés (diversité entre communauté ou inter-site),
 - des différences entre les espèces présentes dans chaque communauté (diversité au sein des communauté ou intra-site).
- Un **coefficient de dissimilarité** (DISC) entre deux communautés i et j basé sur l'indice précédent. Il calcule la dissimilarité entre les espèces pondérées par la biomasse moyenne de chaque couple d'espèces (terme 1 de l'équation 3.7) dont il retranche la diversité interne de chaque communauté pour ne garder que la dissimilarité inter-site (terme 2 et 3 de l'équation 3.7).

Soit \mathbf{p}_i et \mathbf{p}_j , les vecteurs de fréquence des espèces, la dissimilarité entre deux communautés est :

$$D_{H_{\Delta n}}(\mathbf{p}_i, \mathbf{p}_j) = 2H_{\Delta n}\left(\frac{\mathbf{p}_i + \mathbf{p}_j}{2}\right) - H_{\Delta n}(\mathbf{p}_i) - H_{\Delta n}(\mathbf{p}_j) \quad (3.7)$$

Ces deux indices permettent de caractériser la structure des communautés aux deux périodes.

DPCoA

Afin de mieux visualiser les dissimilarités entre les stations de prélèvement, une DPCoA est réalisée.

La **DPCoA** ou **Double Principal Coordinate Analysis** est une méthode d'ordination utilisée lorsqu'on traite deux types d'objets dont un fait partie de l'autre (Thioulouse, 2018). Dans ce cas, on traite les communautés et les espèces contenues dans ces communautés. La méthode permet de décrire les différences entre communautés à partir des différences entre les espèces qui les

composent (Thioulouse, 2018). Ces différences entre les espèces sont décrites sur base de leurs traits. La DPCoA fait intervenir l'hétérogénéité des espèces présentes au sein de la communauté (richesse spécifique), les différences entre ces espèces (distances) et l'abondance relative de ces espèces (Pavoine et al., 2004).

La DPCoA utilise deux matrices :

- Une matrice de distances euclidiennes entre espèces $s \times s$: tout d'abord l'analyse a besoin de connaître les distances ou les dissimilarités entre les espèces des communautés selon leur traits biologiques (Pavoine et al., 2004). La matrice de dissimilarité entre espèces préalablement construite est utilisée, mais réduite aux espèces présentes dans chaque période.
- L'analyse a ensuite besoin d'une matrice d'abondance $n \times s$ (dans le cadre de ce mémoire, mais une matrice de présence/absence peut aussi être utilisée) de chaque espèce s dans chaque communauté n (Pavoine et al., 2004). Dans ce mémoire on utilisera les matrices de biomasses des espèces à chaque site.

Cette méthode est double car elle procède à une PCoA des espèces et à une PCoA des communautés qu'elle connecte entre elles (Thioulouse, 2018). Afin de réaliser la PCoA des communautés, une matrice des distances entre communautés est construite (Pavoine et al., 2004) grâce à l'indice de dissimilarité de Rao (DISC) (eq. 3.7) faisant également intervenir l'entropie quadratique (eq. 3.6) (Thioulouse, 2018). Les distances entre communautés obtenues sont transformées en distance ultramétriques en minimisant la différence des moindres carrés entre les distances brutes et les distances ultramétriques obtenues (Drion, 2014). Un espace commun aux espèces et aux communautés (l'espace de la DPCoA) est donc construit de telle manière que la position des communautés dépend de la position des espèces qu'elles contiennent (Thioulouse, 2018). Les points des communautés sont placés au barycentre des points de leurs espèces dans un espace à deux dimensions obtenu par les axes principaux de la PCoA (Pavoine et al., 2004).

Composition fonctionnelle

La composition fonctionnelle de chaque site est donnée par la matrice CWM (community-weighted mean of a trait), obtenue en multipliant la matrice des traits par la matrice de biomasse relative de chaque espèce pour chaque station (Lavorel et al., 2008). Cette matrice « site*abondance pondérée des traits » aide à la visualisation des différences fonctionnelles entre les communautés. Il est ensuite possible de cartographier cette matrice et d'observer les variations spatiale et temporelle sur une carte géographique.

Ces analyses sont réalisées avec le package R *ade4* qui contient de nombreux outils utiles en ce qui concerne les analyses multivariées des données en écologie (Thioulouse, 2018).

4. Résultats

Analyse globale

Dans cette section, les différents groupes fonctionnels basés sur les traits de sensibilité aux perturbations environnementales sont déterminés afin de répondre à la première question des objectifs, soit « quels sont les groupes fonctionnels dominants du macrobenthos ces 25 dernières années ? ». Les corrélations entre les traits sont calculées, puis le trait dominant est déterminé afin de pouvoir mieux comprendre l'ordination des espèces. Une PCoA est réalisée sur la matrice de distances entre les espèces afin de visualiser les dissimilarités entre celles-ci. Enfin, un algorithme de clustering basé sur les distances moyennes entre les espèces, nommé UPGMA, est appliqué afin de déterminer les différents groupes fonctionnels.

4.1.1 Trait dominant

Les corrélations pour chaque paire de traits obtenues varient entre -0.01 et 0.28 et sont très souvent proches de 0. Les deux traits les plus corrélés sont « adult life habit » et « relative adult mobility » (0.28) (Tab 4.1). La corrélation entre ces traits semble cohérente. Un organisme sessile présentera une mobilité plutôt nulle alors qu'un organisme « crawler » présentera une mobilité plus élevée.

	AMBI	Adult Life Habit	Longevity	Maximal Adult Size	Relative Adult Mobility
AMBI	1	0.05	0.03	-0.01	0.02
Adult Life Habit	0.05	1	-0.01	-0.01	0.28
Longevity	0.03	-0.01	1	0.09	0.01
Maximal Adult Size	-0.01	-0.01	0.09	1	0.08
Relative Adult Mobility	0.02	0.28	0.01	0.08	1

Table 4.1 – Corrélations pour chaque paire de traits arrondies à la 2^e décimale.

La contribution de chaque trait à la distance globale varie entre 0,435 et 0,556 et sont décrites graphiquement à la figure 4.1.

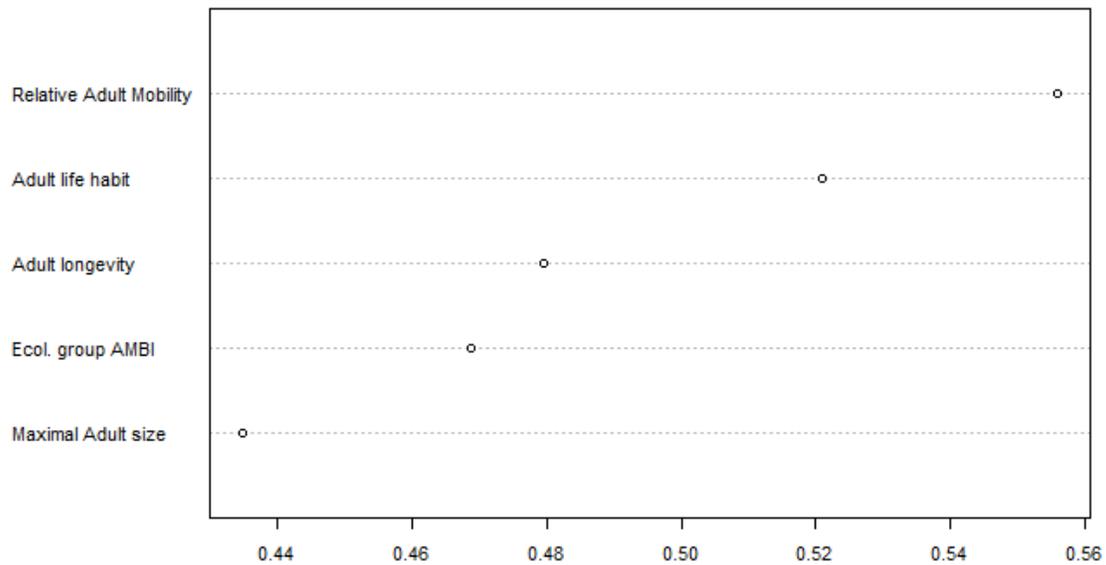


Figure 4.1 – Contribution de chaque trait à la distance globale obtenues par l'équation 3.4.

Le trait contribuant le moins à la distance globale est la « maximal adult size », suivie des traits « AMBI », « adult longevity », « adult life habit » et « relative adult mobility » (Fig. 4.1). La mobilité relative des taxons est identifiée comme le trait dominant avec une contribution de 0,556. Dans l'étude de Roxanne Drion (2014), certains traits contribuent à moins de 0,2 à la distance globale alors que d'autres contribuent à plus de 0,75. En comparaison avec ses résultats, il semble que les traits de sensibilités étudiés ici contribuent de manière plus ou moins équivalente à la différenciation entre espèces.

4.1.2 Dissimilarité entre espèces (PCoA) et identification des groupes fonctionnels (UPGMA)

La visualisation de la matrice de distance entre les espèces est permise en réalisant une *Principal Coordinate Analysis* (PCoA). Les deux premiers axes principaux de la PCoA représentent 33,8% de la variabilité, soit 18,3% pour l'axe 1 et 15,5% pour l'axe 2 (Fig. 4.2). Sur le graphe de l'ordination (Fig. 4.2), les espèces proches les unes des autres sont fonctionnellement similaires alors que les espèces éloignées les unes des autres sont fonctionnellement différentes. La projection des catégories de traits fonctionnels a été superposée au graphe d'ordination des espèces. Elle permet d'identifier visuellement les traits des espèces et les distances entre ces catégories. Plus les catégories de traits sont distantes entre elles et mieux elles différencient les espèces. Plus la contribution d'un trait à la distance globale est importante (Fig. 4.1) et plus elle explique l'ordination des espèces selon leurs dissimilarités fonctionnelles.

Les catégories du trait « maximum adult size » sont les catégories les moins distantes les unes des autres sur le graphe de l'ordination. Par conséquent ce trait est celui dont les catégories conduisent à la différenciation la moins optimale entre espèces. Ce qui est en accord avec la figure 4.1.

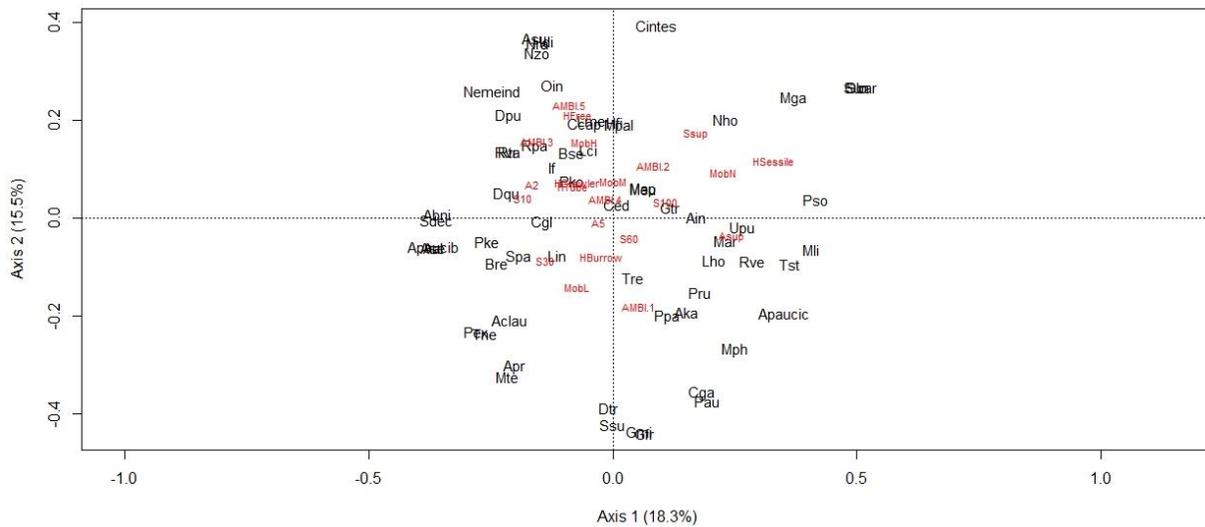


Figure 4.2 – Ordination des espèces suivant l’axe 1 et 2 de la PCoA et projection des catégories des traits.

Cinq groupes fonctionnels sont identifiés grâce à l’UPGMA suivant l’individualisation des groupes et l’interprétation écologique de ces groupes.

La figure 4.3 décrit l’ordination des espèces l’axe 1 et 2 de la PCoA et l’assignation de chaque espèce à son cluster par couleur. On constate sur cette figure qu’une continuité est présente dans les groupes fonctionnels suivant l’axe 1 et 2 de la PCoA. Cela signifie que les groupes ne sont pas fortement définis, que des espèces fonctionnellement similaires peuvent être assignées à des groupes différents.

Les noms d’espèces étant illisibles sur la figure, le dendrogramme généré par l’UPGMA est ajouté (Fig. 4.4) afin de pouvoir identifier les espèces et leurs groupes respectifs. La légende couleur de la figure 4.3 vaut pour la figure 4.4. Les groupes fonctionnels sont décrits comme suit, en référence au tableau 3.2 :

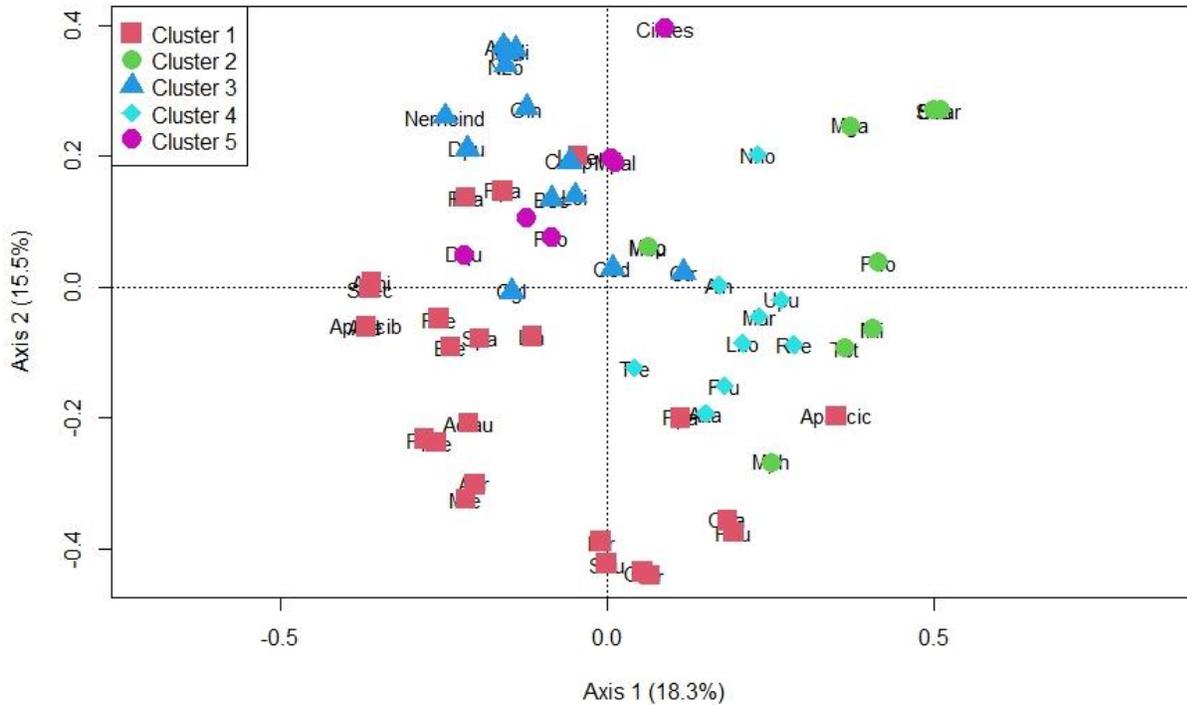


Figure 4.3 – Ordination des espèces suivant l'axe 1 et 2 de la PCoA et clustering par UPGMA. Les groupes (1 à 5) du clustering sont définis par les couleurs reprises dans la légende.

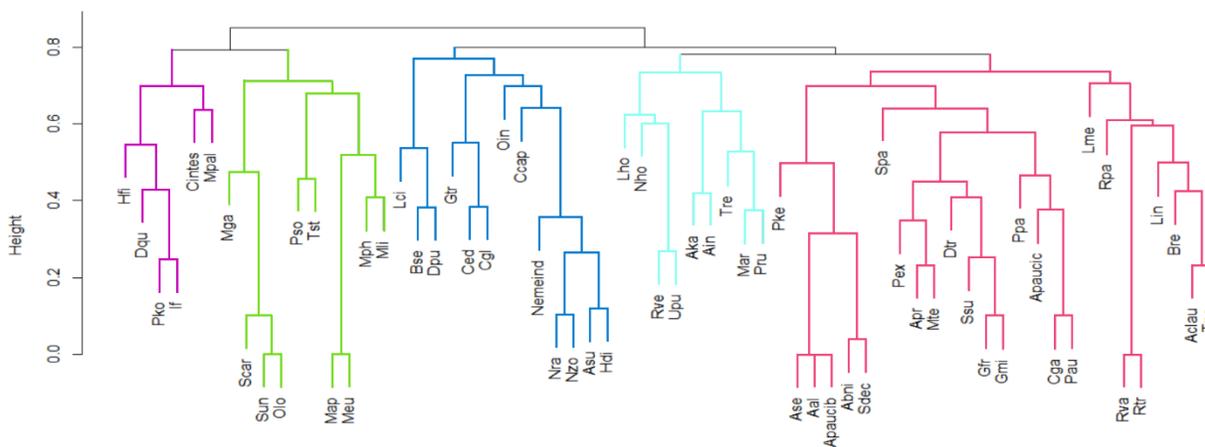


Figure 4.4 – Dendrogramme généré par l'UPGMA et groupes fonctionnels mis en évidence par coloration des branches. Les groupes (1 à 5) du clustering sont définis par les couleurs reprises dans la légende de la figure 4.2.

Le groupe fonctionnel n° 1 (magenta) reprend des espèces :

- dont la **mobilité** est **majoritairement faible**, mais aussi parfois nulle, moyenne ou élevée,
- dont la **durée de vie** est **majoritairement courte** mais parfois aussi moyenne et longue,

- très **souvent fouisseuses** mais qui vivent aussi en surface du sédiment ou en tube,
- **majoritairement sensibles** et parfois indifférentes ou tolérantes jamais opportunistes,
- dont la taille est très variable (<0,9cm à ≥ 10 cm).

Le groupe fonctionnel n°2 (vert) reprend des espèces :

- dont la **mobilité est nulle** et parfois faible,
- vivant **majoritairement plus de 5 ans** mais dont certaines vivent moins de 2 ans,
- **majoritairement sessiles** mais parfois en tube,
- **majoritairement sensibles** aux perturbations environnementales mais dont certaines sont indifférentes ou tolérantes,
- dont la taille est très variable (1cm à ≥ 10 cm).

Le groupe fonctionnel n°3 (bleu) reprend des espèces :

- dont la **mobilité est non nulle, majoritairement élevée** et **moyenne**,
- vivant **majoritairement moins de 5 ans**,
- **majoritairement fouisseuses** et **vivant à la surface du sédiment**, certaines pouvant nager dans la colonne d'eau,
- **majoritairement tolérantes** aux perturbations environnementales mais parfois indifférentes ou opportunistes 1^{er} ordre,
- dont la taille est variable (<0,9cm à ≥ 10 cm).

Le groupe fonctionnel n°4 (turquoise) reprend des espèces :

- dont la **mobilité est non nulle** mais **variable**,
- vivant **plus de 5 ans**,
- **majoritairement fouisseuses** et **vivant à la surface du sédiment**,
- **indifférentes, sensibles** ou **opportunistes de 2^e ordre**,
- dont la taille est variable (1cm à ≥ 10 cm).

Le groupe fonctionnel n° 5 (mauve) reprend des espèces :

- dont la **mobilité est majoritairement nulle** et/ou **faible**,
- vivant **majoritairement moins de 2 ans**,
- vivant majoritairement dans un **tube** et qui sont parfois **fouisseuses**, une espèce de ce groupe est **sessile**,
- **majoritairement opportunistes de 2^e ordre** ou parfois **tolérantes**,

- dont la taille est variable (<0,9cm à ≥ 10 cm).

La taille n'est pas un facteur très discriminant pour la division de ces espèces en groupes fonctionnels. En effet, ce trait est celui qui contribue le moins à la distance entre les espèces (Fig. 4.1). En revanche comme attendu par l'analyse de la contribution des traits, la mobilité est un facteur très discriminant, suivi de la longévité, le groupe AMBI et l'habitat.

Ces groupes sont caractérisés par **différents niveaux de sensibilité** déterminés par les traits qui les caractérisent. Le groupe **fonctionnel n°2** est celui avec le **niveau de sensibilité le plus élevé** des cinq. Tous les traits le caractérisant sont des traits de plus grande sensibilité à des stress environnementaux. Le **groupe n°3** en revanche est le groupe possédant le plus de traits de tolérance à des stress environnementaux et est donc déterminé comme le **moins sensible**, composé notamment **d'espèces opportunistes de 1^{er} ordre**. Le **groupe n°5** est également un groupe de **moindre sensibilité**, caractérisé par des organismes opportunistes et de courte longévité.

Les groupes n° 1 et 4 comportent des situations intermédiaires, avantagés par certains traits face à un stress environnemental ou désavantagés par d'autres.

Analyses par périodes - Evaluation de la variabilité temporelle et spatiale

Dans cette section, les groupes fonctionnels de sensibilité présents à chaque période sont examinés afin de répondre à la deuxième question des objectifs, soit « y a-t-il une variation des groupes fonctionnels entre les deux périodes ? ». De plus, l'indice de diversité de Rao aux différentes stations et l'entropie quadratique totale pour chaque période sont analysés. Ceci permet de répondre à la troisième question des objectifs, soit « la diversité fonctionnelle varie-t-elle ? ». La variation spatiale est étudiée grâce à une DPCoA. Enfin l'analyse de la composition fonctionnelle des différents sites permet d'apporter des informations supplémentaires sur l'importance des différentes catégories de traits fonctionnels à chaque période et sur une possible amélioration des conditions environnementales.

4.2 1995

4.2.1 Espèces et groupes fonctionnels présents en 1995

La biomasse sèche des espèces présentes aux différentes stations de la campagne EROS21 peuvent être visualisées à la figure 4.5. *Mytilus galloprovincialis* (Mga) domine en biomasse lors de cette période. C'est également l'espèce présente au plus grand nombre de sites.

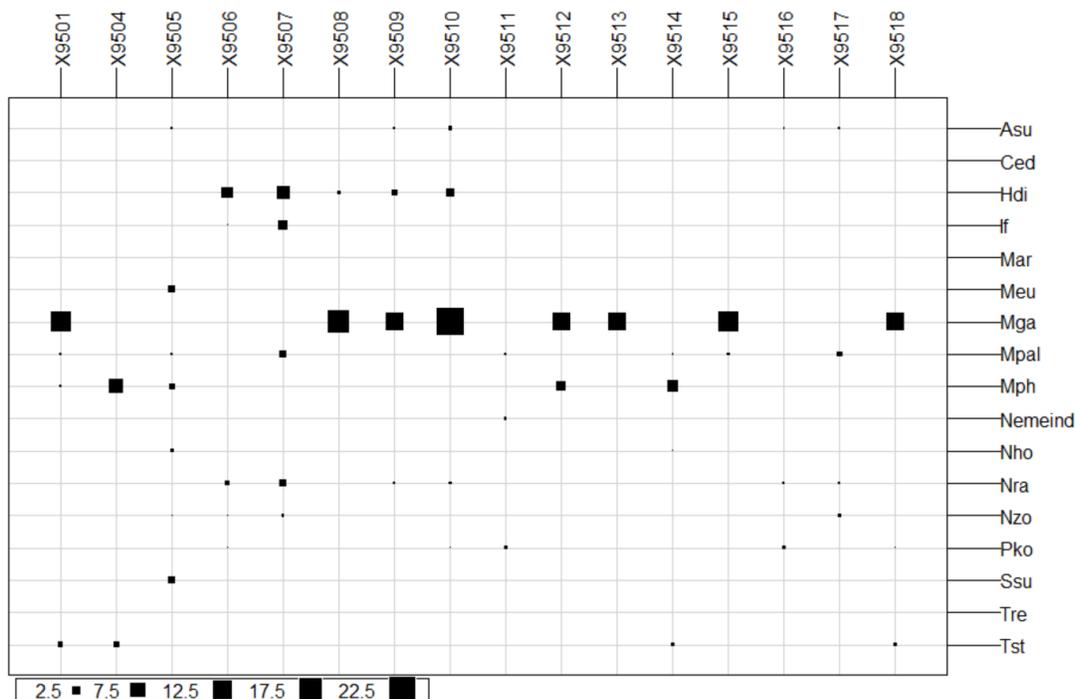


Figure 4.5 – Biomasse sèche des espèces dominantes aux différentes stations de la période 1995.

Les espèces dominantes de la période 1995 appartiennent aux cinq groupes fonctionnels déterminés dans l'analyse globale et sont répartis dans ces groupes comme suit :

Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3	Groupe 4	Groupe 5
Ssu	Meu	Asu	Mar	If
	Mga	Ced	Nho	Mpal
	Mph	Hdi	Tre	Pko
	Tst	Nemeind		
		Nra		
		Nzo		

Tableau 4.2 – Tableau reprenant les espèces dominantes présentes en 1995.

Tous les groupes fonctionnels déterminés dans l'analyse globale sont donc présents en 1995. Cependant la composition taxonomique de ces groupes varie et est reprise dans le tableau 4.2.

4.2.2 Diversité fonctionnelle au sein des communautés (entropie quadratique)

La figure 4.6 décrit l'indice de diversité fonctionnelle de Rao pour chaque communauté. Plus la taille des disques bleus associés à chaque station est grande et plus grand est l'indice de biodiversité. La diversité fonctionnelle est plus importante pour les communautés situées à proximité des côtes. Le maximum de diversité se situe dans la communauté au sud du delta du Danube.

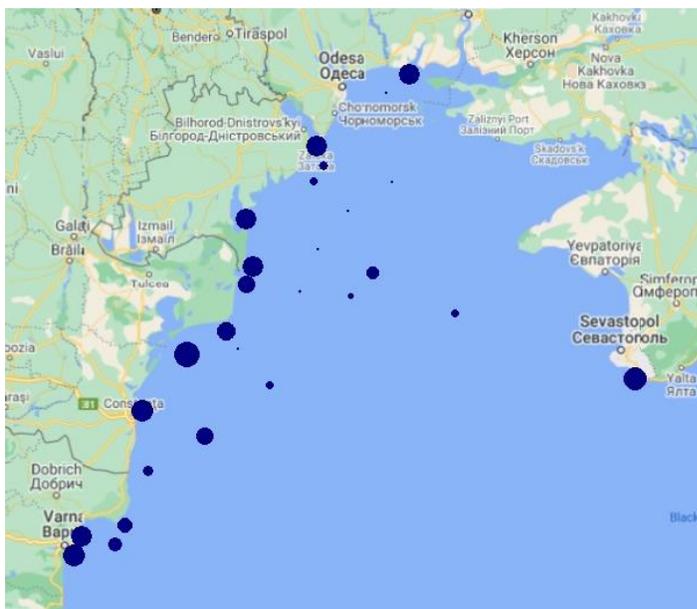


Figure 4.6 – Cartographie de l’entropie quadratique totale de Rao obtenue par l’équation 3.5 à chaque site de la période 1995. La diversité fonctionnelle est représentée par des disques bleus aux différentes stations, et sa valeur est représentée par leur taille. Les cartes de diversité fonctionnelle sont comparables entre elles. L’entropie quadratique totale s’élève à 0,25 pour la période de 1995. Environ 48% de cette diversité représente la diversité au sein des communautés alors qu’environ 52% représente la diversité entre les communautés (Tab. 4.4).

	Diversité	%
Diversité entre les communautés	0.1298654	51.6276%
Diversité au sein des communautés	0.1216773	48.3724%
Diversité totale	0.2515426	100%

Tableau 4.4 - Décomposition de l’entropie quadratique de Rao pour la période de 1995.

4.2.3 Dissimilarité entre stations

Les dissimilarités entre stations sont visualisées grâce à une *Double Principal Coordinate Analysis* (DPCoA). Les deux premiers axes principaux de la DPCoA représentent 83,44% de la variabilité, soit 65,41% pour l’axe 1 et 18,03% pour l’axe 2 (Fig. 4.7).

Ces distances ou dissimilarités sont obtenues par l’équation 3.7 et basées sur la dissimilarité entre chaque couple d’espèces appartenant à chaque communauté pondérée par leur biomasse. Dans ces distances, la diversité intracommunautaire n’est pas prise en compte.

La figure 4.7 (b) représente l’ordination des communautés selon les deux premiers axes de la DPCoA. Chaque communauté est caractérisée par son label indiquant sa position et une ellipse associée à celle-ci indique les localisations des espèces que la communauté contient (observables en (c)). Les communautés proches les unes des autres sont fonctionnellement similaires alors que les communautés éloignées les unes des autres sont fonctionnellement différentes. L’entropie quadratique de Rao est donnée à la figure 4.7 (d) pour chaque communauté. La position des espèces dans l’espace de la DPCoA est donnée par (c). L’espace de la DPCoA étant commun aux espèces et aux communautés, les graphes (b), (c) et (d) sont comparables entre eux.

Ainsi, les communautés situées en bas à droite (Fig. 4.7 (b)) sont caractérisées par une dominance de *Mytilus galloprovincialis* (Mga) (Fig.4.7 (c)) et des diversités fonctionnelles plus faibles (Fig. 4.7 (d)).

Les communautés situées en haut sont dominées par les polychètes *Melinna palmata* (Mpal), *Terebellides stroemii* (Tst) et *Lagis koreni* (Pko), les bivalves *Spisula subtruncata* (Ssu) et *Modiolula phaseolina* (Mph) et l’ascidie *Molgula euprocta* (Meu) et caractérisées par une diversité fonctionnelle pour la plupart plus élevées.

Les communautés situées en bas à gauche sont dominées par les polychètes *Nereis zonata* (Nzo), *Nephtys hombergii* (Nho), *Hediste diversicolor* (Hdi) et *Polydora ciliata* (If), le gastéropode *Tritia reticulata* (Tre), les bivalves *Mya arenaria* (Mar) et *Cerastoderma edule* (Ced) et le némertien *Nemertea indet.* (Nemeind), et caractérisées par une diversité fonctionnelle pour la plupart plus élevées.

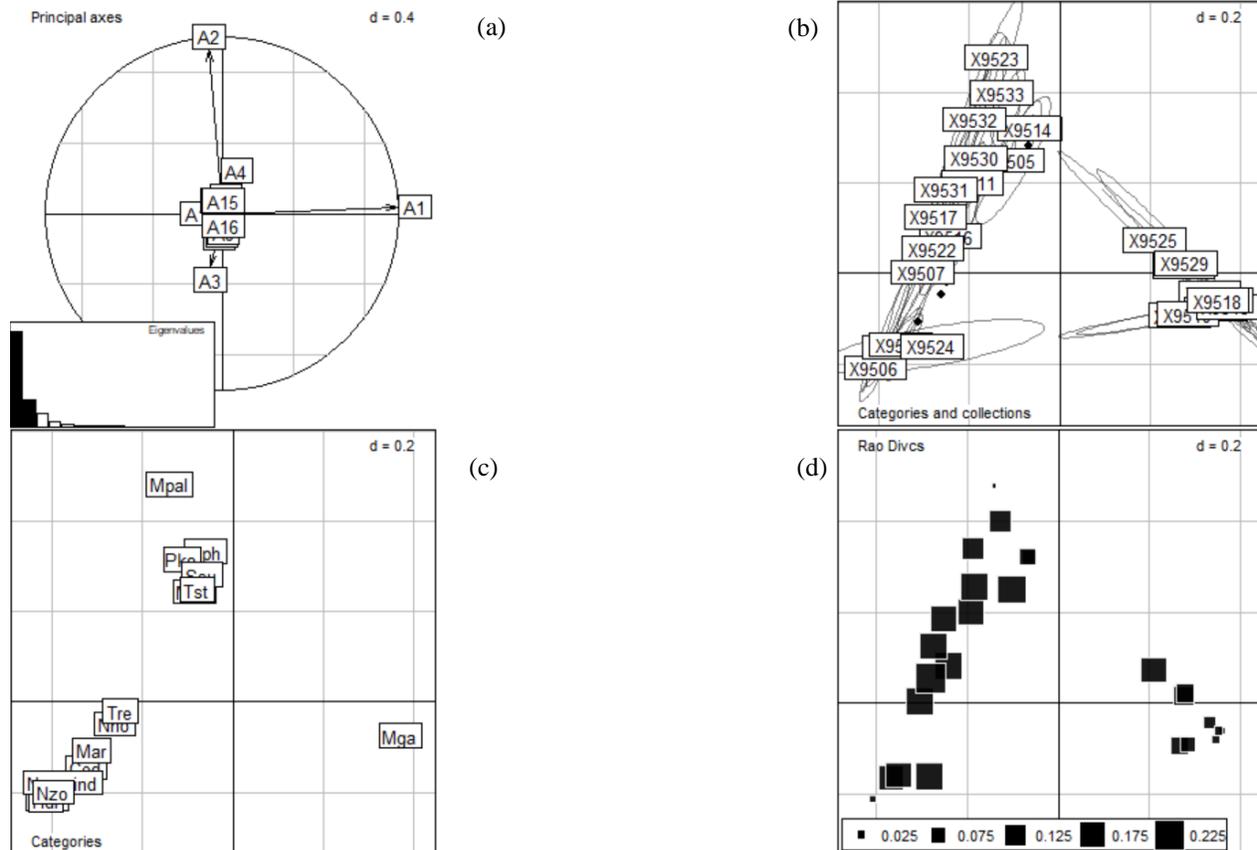


Figure 4.7 – Résultats principaux de la DPCoA. La figure (a) donne la projection des axes principaux des espèces sur les axes principaux des communautés. Il donne aussi l’histogramme des valeurs propres. La figure (b) donne l’ordination des communautés (sites) selon les axes 1 et 2. Chaque communauté est caractérisée par son label indiquant sa position et une ellipse indiquant les positions des espèces que la communauté contient. Les positions des espèces sont données par la figure (c). La figure (d) indique l’entropie quadratique de Rao de chaque communauté.

Bien qu’aucune analyse statistique de clustering n’ait été réalisée pour créer des groupes de stations, on constate que les sites sont répartis de manière distincte en trois groupes (Fig. 4.7 (b), (d)). Ces trois groupes regroupent des stations similaires fonctionnellement. Le groupe en haut à gauche est le plus diversifié, en effet il contient des stations plus dissimilaires les unes des autres.

L’indice de dissimilarité entre sites de Rao (DISC, défini dans la section 3.4.2) est maximal pour les stations les plus éloignées sur le graphe de l’ordination et minimal pour celles plus rapprochées.

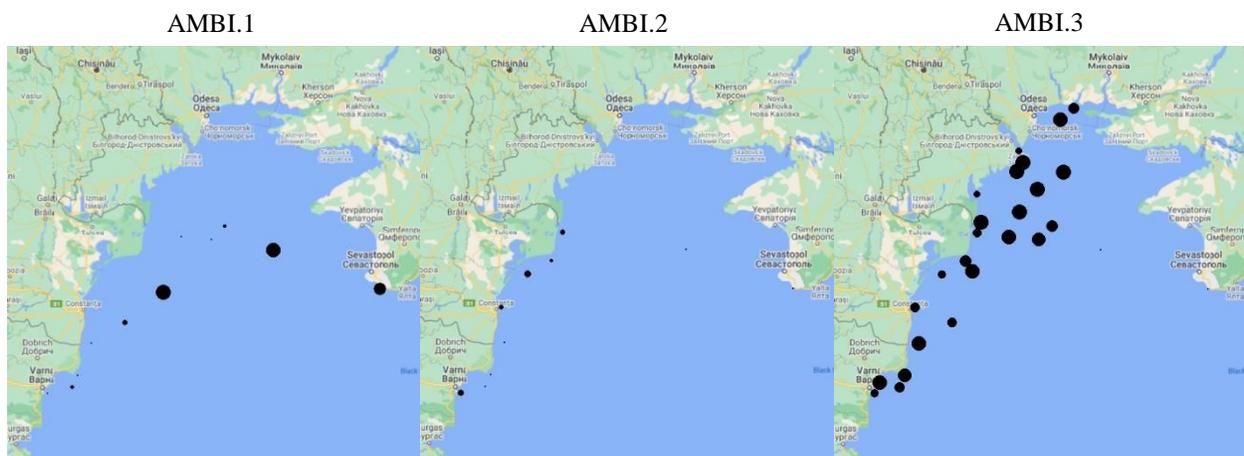
La biomasse intervenant dans le calcul de la diversité fonctionnelle des communautés et de dissimilarité entre communautés, l'ordination de celles-ci dépend de la biomasse des espèces. Notamment, *Mytilus galloprovincialis*, par sa forte présence aux sites et sa forte biomasse, influe beaucoup sur les calculs et l'ordination des sites. Cette espèce est reprise dans le groupe fonctionnel le plus sensible.

4.2.4 Composition fonctionnelle

La matrice de composition fonctionnelle des sites (sites*traits) a été cartographiée afin de visualiser l'importance relative des catégories de traits exprimées dans les différentes communautés.

En analysant l'ensemble de ces cartes, on constate que la période de 1995 est dominée par les catégories de traits suivants (voir figures 4.8 à 4.12 et table 3.2) :

- AMBI.3, soit groupe AMBI III (tolérant), dont les populations sont stimulées par un enrichissement en matière organique,
- A2, soit longévité inférieure à 2 ans, le long des côtes au nord du Danube et Asup, soit supérieure à 5 ans, plus loin des côtes,
- MobN soit mobilité nulle,
- S30 (1-2,9 cm), S60 (3-5,9 cm), mais particulièrement Ssup (≥ 10 cm),
- Hsessile au nord du Danube plus loin des côtes, Htube à proximité des côtes au sud du Danube, Hburrer à proximité du Danube.



AMBI.4

AMBI.5

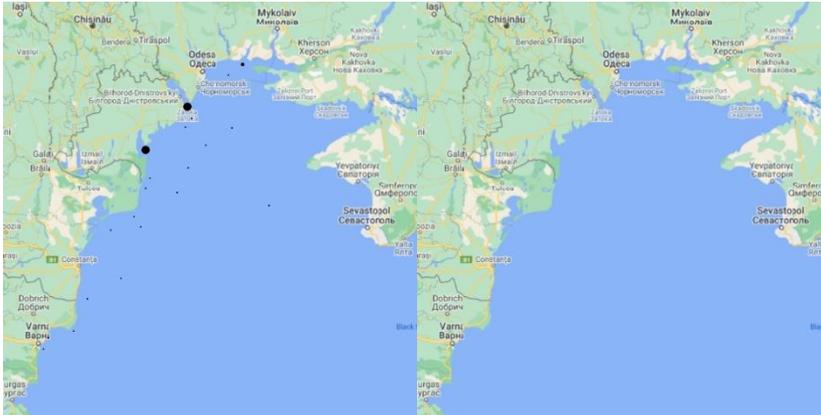


Figure 4.8 – Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « AMBI » pour la période 1995.

A2

A5

Asup

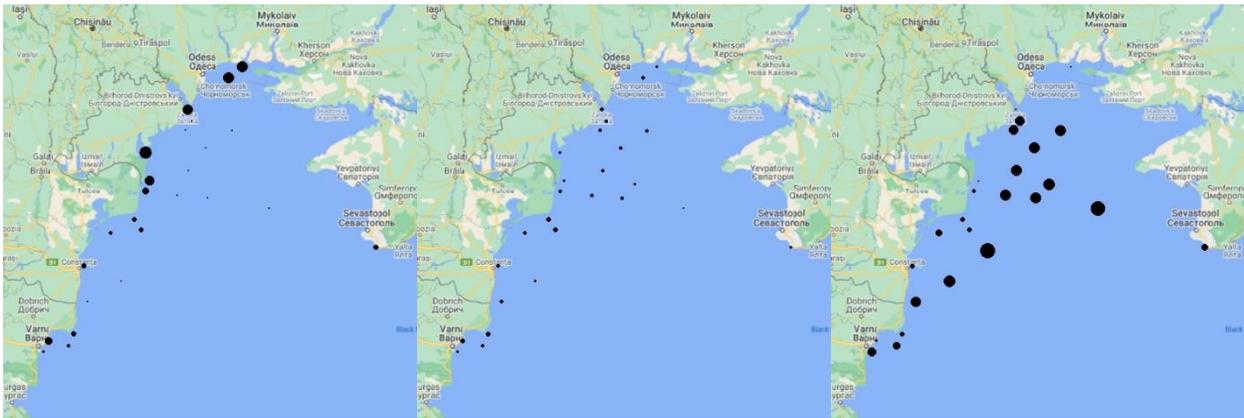
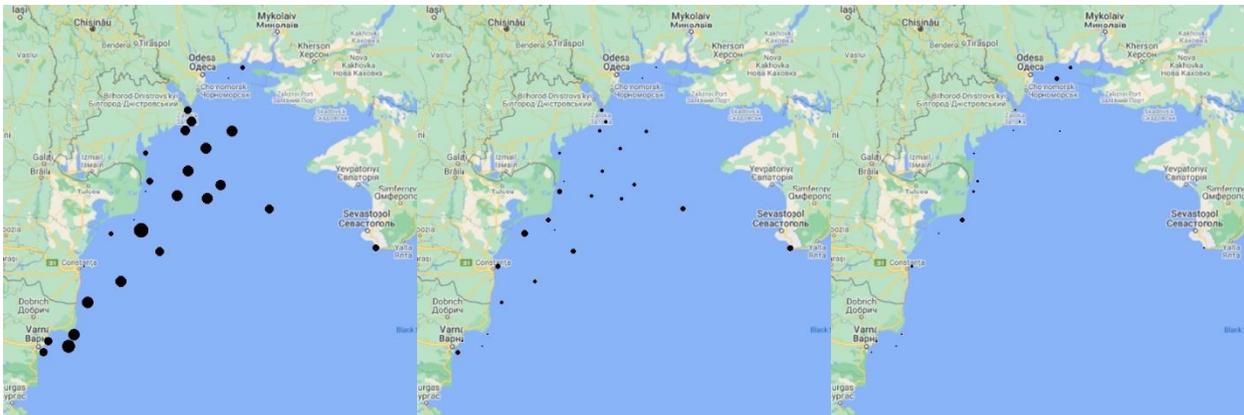


Figure 4.9 – Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « longevity » pour la période 1995.

MobN

MobL

MobM



MobH

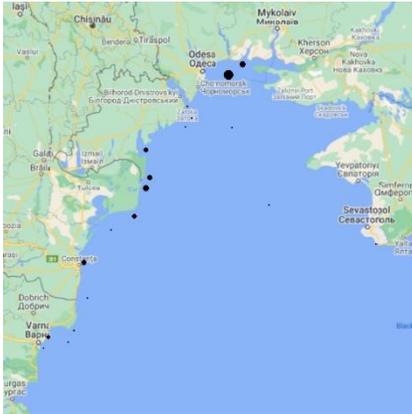
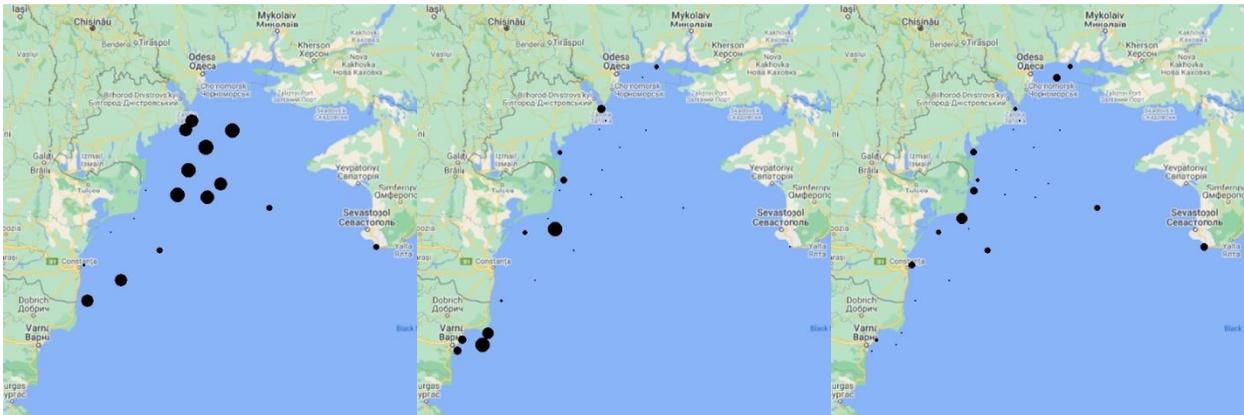


Figure 4.10 – Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « relative adult mobility » pour la période 1995.

Hsessile

Htube

Hburrow



Hcrawler

Hfree

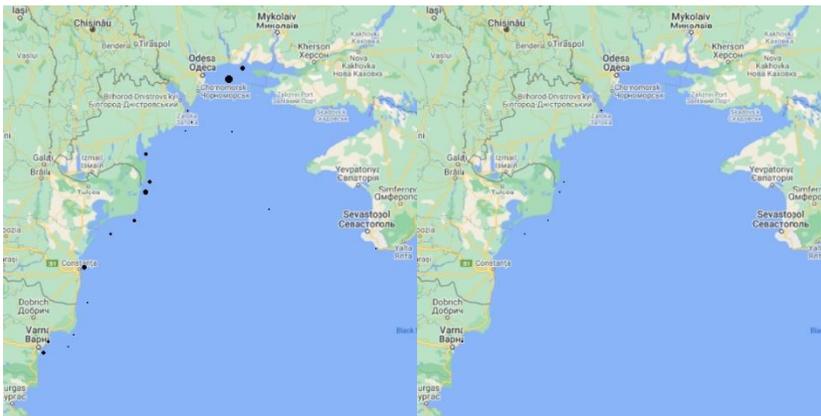


Figure 4.11 – Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « adult life habit » pour la période 1995.

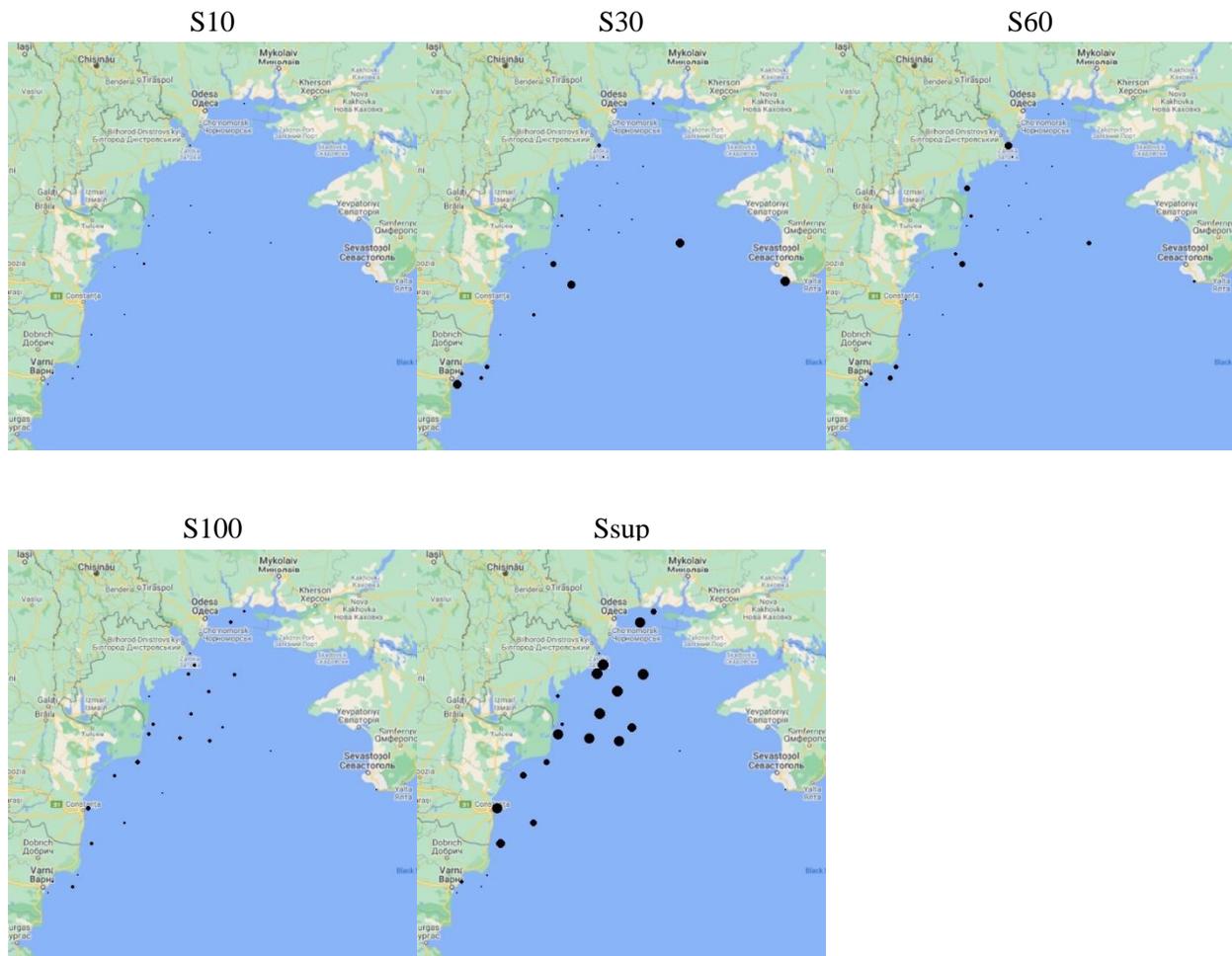


Figure 4.12 – Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « maximum adult size » pour la période 1995.

A cette période où la qualité environnementale de la mer Noire est la plus dégradée sont retrouvés en majorité des traits qualifiés de moins sensibles voir avantageux pour les espèces face à une perturbation environnementale tels que AMBI.3 et A2. En revanche on retrouve également de manière dominante des traits moins attendus dans de telles conditions environnementales telles que Asup, MobN, Ssup, Hsessile, Htube et Hburrow.

Cette composition fonctionnelle est fortement influencée par la biomasse de *Mytilus galloprovincialis* qui est un organisme présentant les catégories de traits : S100 et Ssup, MobN et MobL, Hsessile, A5 et Asup, et AMBI.3. Cette espèce regroupe toutes les caractéristiques d'un organisme sensible excepté par son groupe AMBI qui fait d'elle une espèce dont les populations sont stimulées par un enrichissement organique.

4.3 2010

4.3.1 Espèces et groupes fonctionnels présents en 2010

La biomasse sèche des espèces présentes aux différentes stations de la période 2010 peuvent être visualisées à la figure 4.13. *Mya arenaria* (Mar) domine en biomasse lors de cette période, accompagnée de *Melinna palmata* (Mpal) et *Mytilus galloprovincialis* (Mgal).

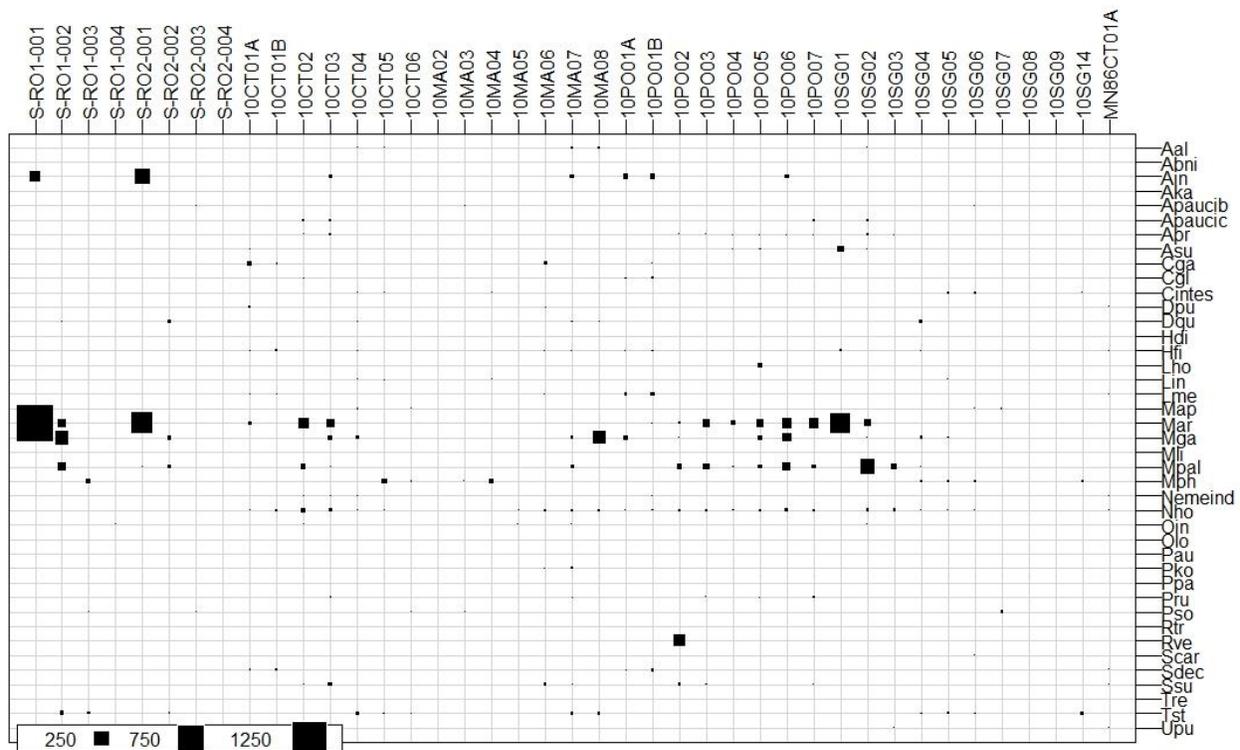


Figure 4.13 – Biomasse sèche des espèces dominantes aux différentes stations de la période 2010.

Les espèces dominantes de la période 2010 appartiennent aux cinq groupes fonctionnels déterminés dans l'analyse globale et sont repartis dans ces groupes comme suit :

Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3	Groupe 4	Groupe 5
Aal	Map	Asu	Ain	Cintes
Abni	Mga	Cgl	Aka	Dqu
Apaucib	Mli	Dpu	Lho	Hfi
Apaucic	Mph	Hdi	Mar	Pko
Apr	Olo	Nemeind	Nho	Mpal
Cga	Pso	Oin	Pru	
Lin	Scar		Rve	
Lme	Tst		Tre	
Pau			Upu	
Ppa				

Tableau 4.5 – Tableau reprenant les espèces dominantes présentes en 2010.

Tous les groupes fonctionnels déterminés dans l'analyse globale sont présents en 2010. Cependant la composition taxonomique de ces groupes varie et est reprise dans le tableau 4.5.

4.2.2 Diversité fonctionnelle au sein des communautés (entropie quadratique)

La figure 4.14 décrit l'indice de diversité fonctionnelle de Rao pour chaque communauté de la période 2010. Plus la taille des disques bleus associés à chaque station est grand et plus grand est l'indice de biodiversité. La diversité fonctionnelle de chaque communauté est plus uniforme pour la période de 2010, bien qu'elle soit moins importante à certaines stations entre le delta du Danube et le sud d'Odessa.

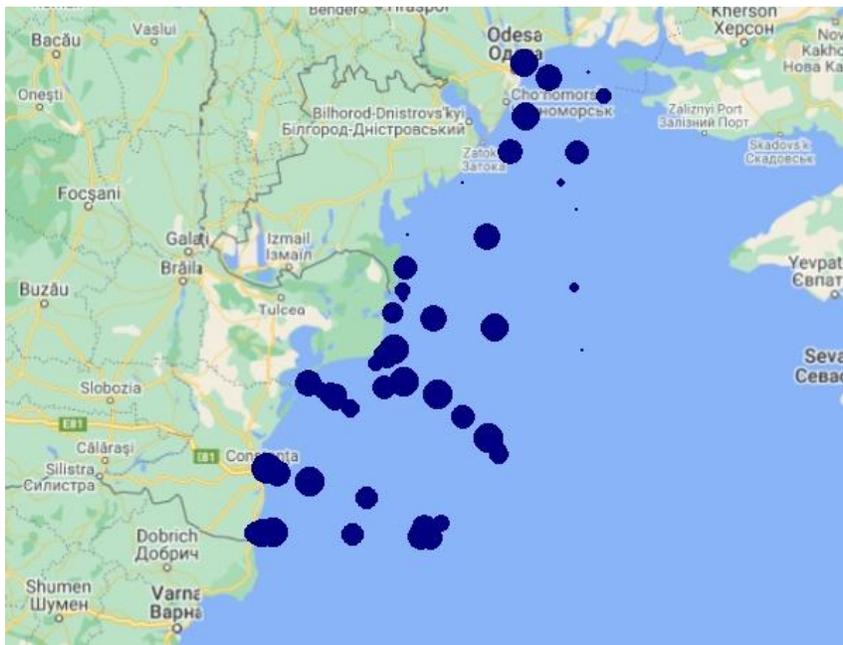


Figure 4.14 – Cartographie de l'entropie quadratique totale de Rao obtenue par l'équation 3.5 à chaque site de la période 2010. La diversité fonctionnelle est représentée par des disques bleus aux différentes stations, et sa valeur est représentée par leur taille. Les cartes de diversité fonctionnelle sont comparables entre elles.

L'entropie quadratique totale s'élève à 0,25 pour la période de 2010. Environ 58% de cette diversité représente la diversité au sein des communautés alors qu'environ 42% représente la diversité entre les communautés (Tab. 4.6).

	Diversité	%
Diversité entre les communautés	0.08645736	42.22575%
Diversité au sein des communautés	0.11829296	57,77425%
Diversité totale	0.20475032	100%

Tableau 4.6 - Décomposition de l'entropie quadratique de Rao pour la période de 2010.

4.3.3 Dissimilarité entre stations

Les dissimilarités entre stations sont visualisées grâce à une *Double Principal Coordinate Analysis* (DPCoA). Les deux premiers axes principaux de la DPCoA représentent 74,67% de la variabilité, soit 60,60% pour l'axe 1 et 14,07% pour l'axe 2 (Fig. 4.6).

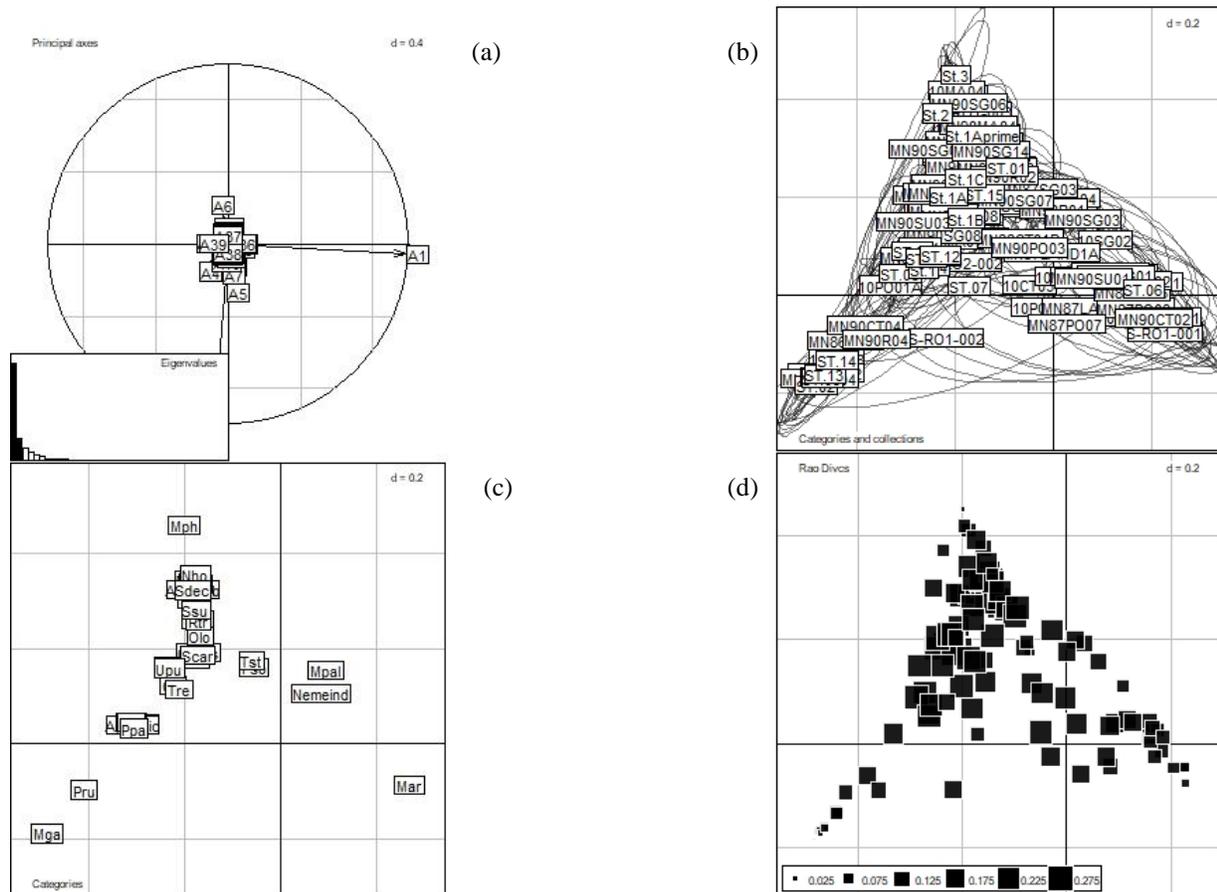


Figure 4.15 – Principaux résultats de la DPCoA. La figure (a) donne la projection des axes principaux des espèces sur les axes principaux des communautés. Il donne aussi le barplot des valeurs propres. La figure (b) donne l'ordination des communautés selon les axes 1 et 2. Chaque communauté est caractérisée par son label indiquant sa position et une ellipse indiquant les localisations des espèces que la communauté contient.

Les positions des espèces sont données par la figure (c). La figure (d) indique l'entropie quadratique de Rao de chaque communauté.

La figure 4.15 (b) représente l'ordination des communautés selon les deux premiers axes de la DPCoA. Chaque communauté est caractérisée par son label indiquant sa position et une ellipse associée à celle-ci indique les localisations des espèces que la communauté contient. Les communautés proches les unes des autres sont fonctionnellement similaires alors que les communautés éloignées les unes des autres sont fonctionnellement différentes. L'entropie quadratique de Rao est donnée à la figure 4.15 (d) pour chaque communauté. La position des espèces dans l'espace de la DPCoA est donnée par (c). L'espace de la DPCoA étant commun aux espèces et aux communautés, les graphes (b), (c) et (d) sont comparables entre eux.

L'indice de dissimilarité entre sites de Rao (DISC, défini dans la section 3.4.2) est maximal pour les stations les plus éloignées sur le graphe de l'ordination et minimal pour celles plus rapprochées.

Contrairement à la période de 1995, il est difficile de déterminer des groupes de stations distincts en observant les figures 4.15 (b) et (d). Cependant on remarque que l'ordination des communautés et des espèces observe le même pattern d'étoile à trois branches que pour la période de 1995.

Les communautés situées aux extrémités des branches de l'étoile sont celles montrant une plus faible diversité fonctionnelle. Les ellipses les entourant (Fig. 4.15 (b)) sont plus petites et se concentrent sur les espèces aux extrémités des branches de l'étoile (Fig. 4.15 (c))

4.3.4 Composition fonctionnelle

La matrice de composition fonctionnelle des sites (sites*traits) a été cartographiée afin de visualiser l'importance relative des catégories de traits exprimées dans les différentes communautés.

En analysant l'ensemble de ces cartes, on constate que la période de 2010 est dominée par les catégories de traits suivants (voir figures 4.16 à 4.20 et table 3.2) :

- AMBI.1, AMBI.2 et AMBI.3, soit respectivement les groupes AMBI I (sensible), II (indifférent) et III (tolérant),
- A_{sup}, soit longévité supérieure à 5 ans et A₂ au sud au delta du Danube, soit longévité inférieure à 2 ans.
- Mob_N et Mob_L, soit mobilité nulle et faible, mais aussi Mob_H, soit mobilité élevée dans la zone éloignée des côtes au sud.
- H_{sessile} au niveau des côtes à proximité du Danube, H_{tube} dans les zones éloignées des côtes et H_{burrow} sur l'ensemble de la zone d'étude,
- S₃₀ (1-2,9 cm), S₆₀ (3-5,9 cm), S₁₀₀ (6-9,9 cm) et S_{sup} (≥ 10 cm). La catégorie de la plus petite taille est moins présente que les autres catégories.

Les cartes de composition fonctionnelle montrent de manière générale que les traits sont plus diversifiés aux différentes stations par rapport à la période de 1995. On retrouve notamment plus de traits de sensibilité tels que AMBI.1, Asup au niveau du delta du Danube (déjà présent en 1995 sur le reste de la zone) ainsi que Hburrow et Htube.

La catégorie MobN est très présente dans la moitié sud de la zone d'étude mais y était déjà présente en 1995. Il semble en revanche qu'elle soit moins présente dans la partie nord. Des catégories de traits attendues dans des situations plus déséquilibrées sont également plus présentes qu'en 1995. On retrouve notamment une augmentation de MobL et MobH ainsi que de tailles d'organismes plus petites (S30, S60).

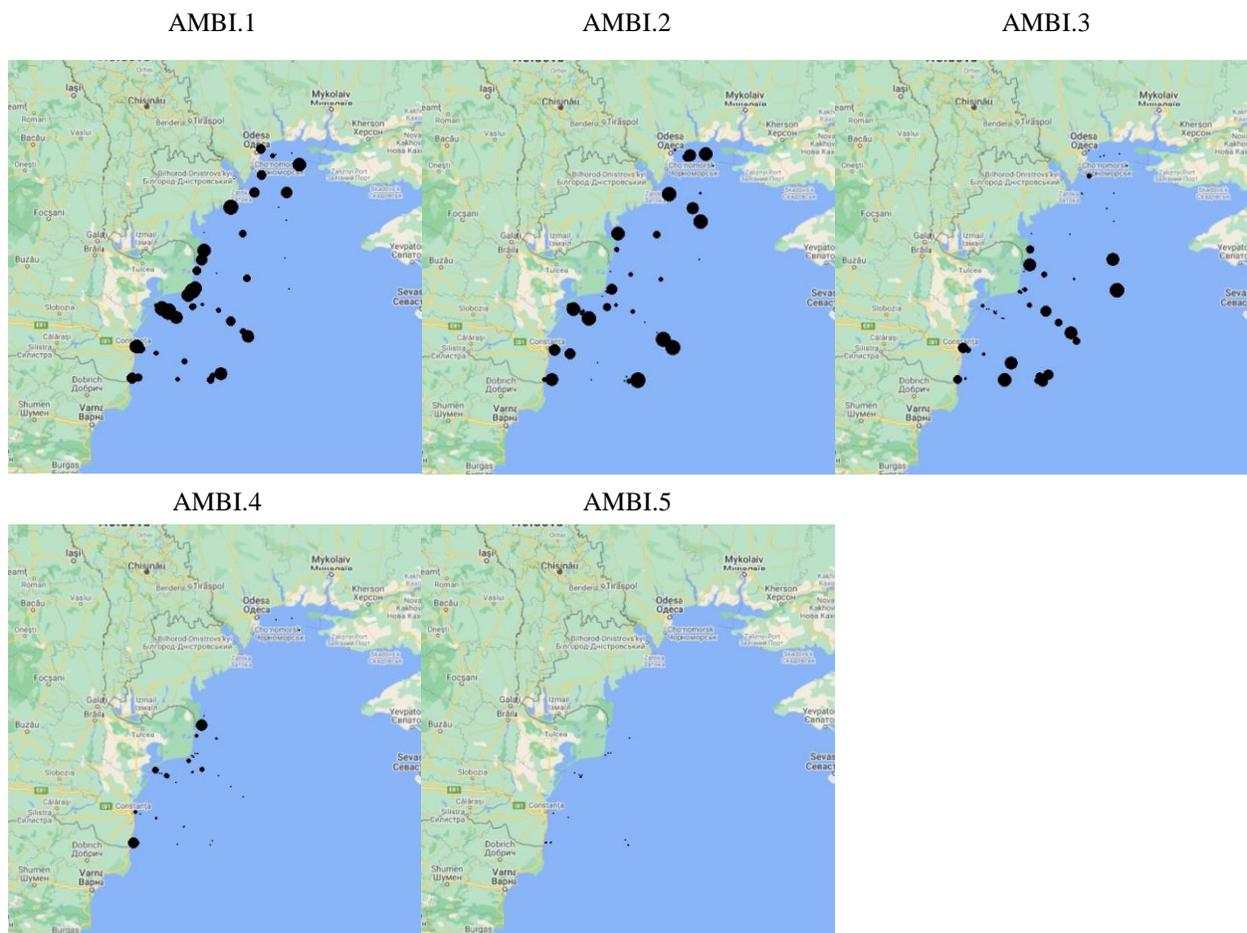


Figure 4.16 – Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « AMBI » pour la période 2010.

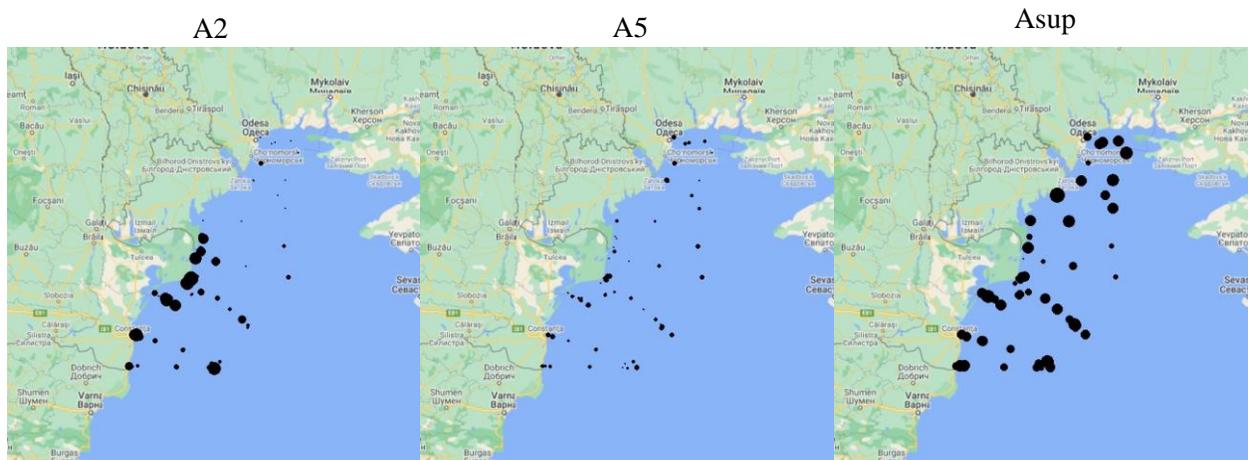


Figure 4.17 – Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « longevity » pour la période 2010.

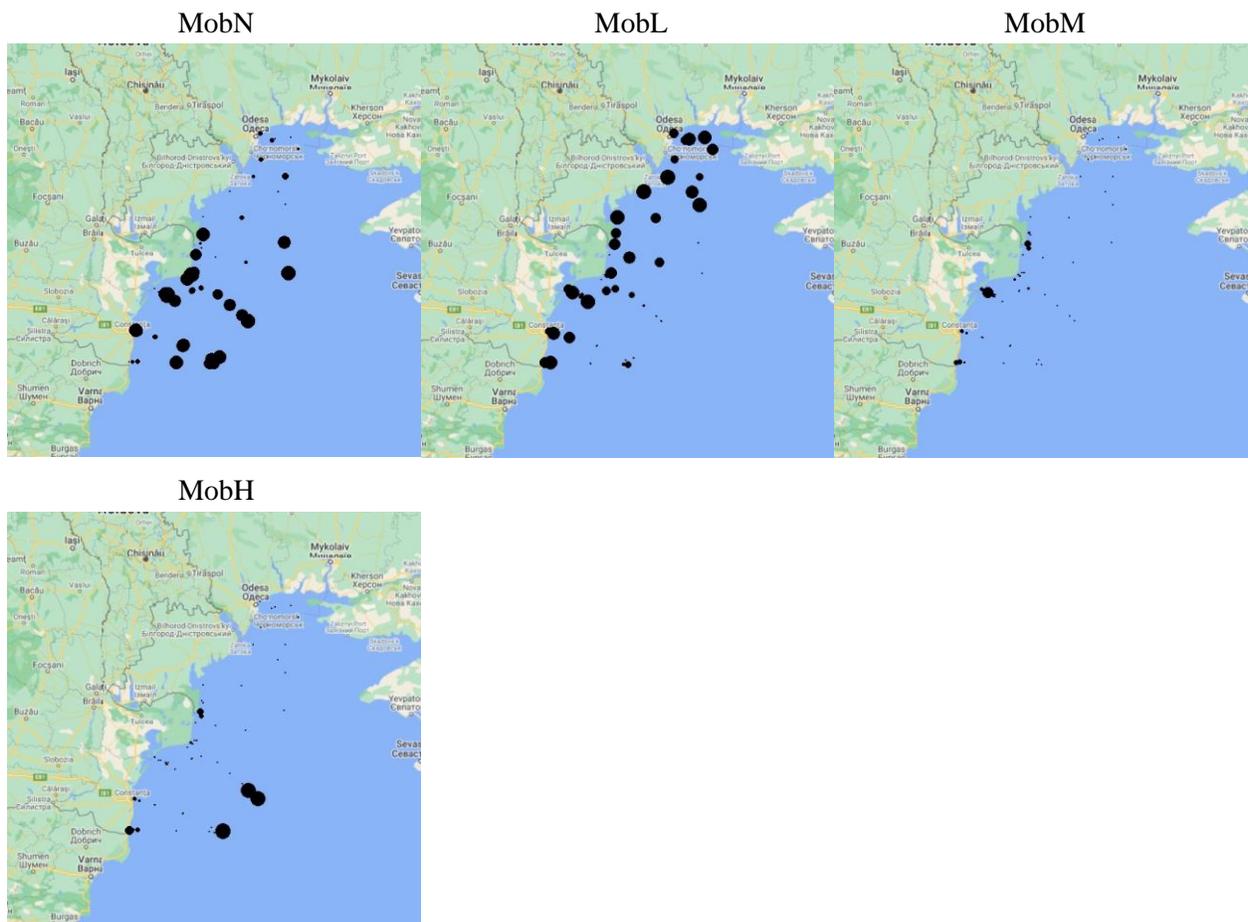


Figure 4.18 – Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « relative adult mobility » pour la période 2010.

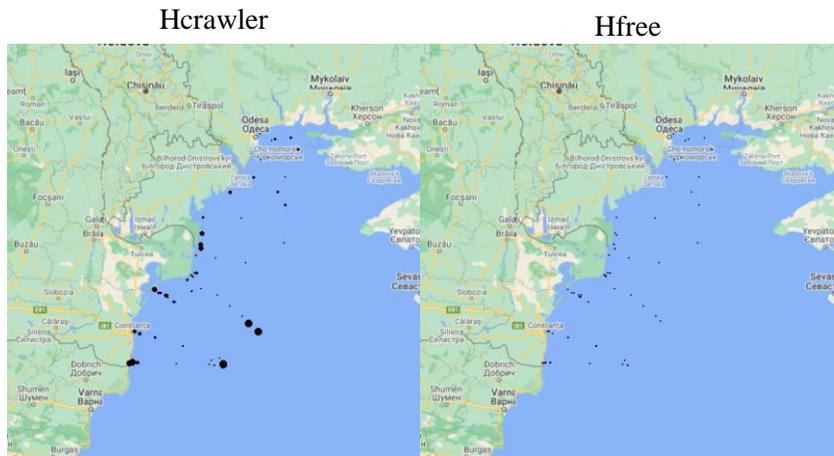
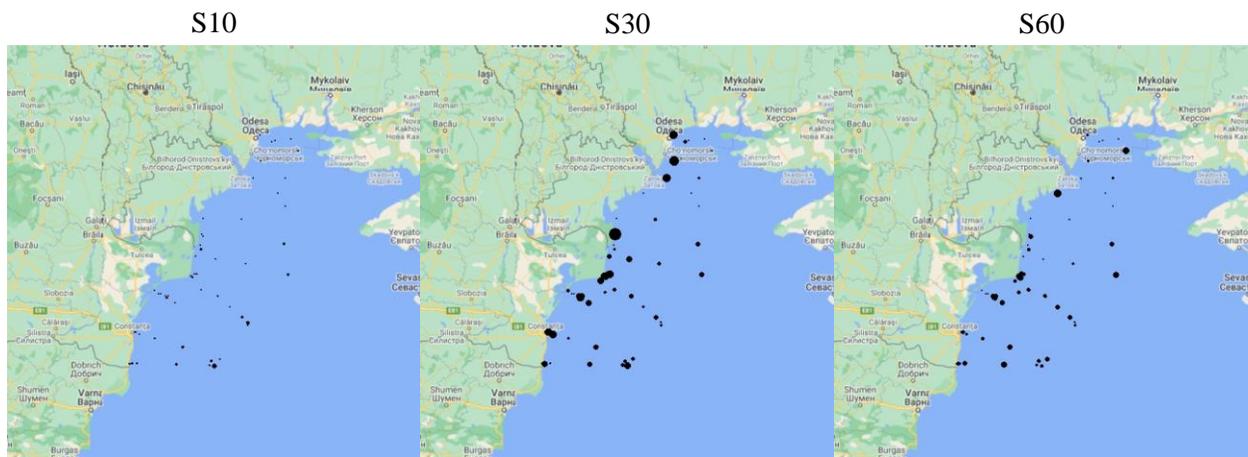


Figure 4.19 – Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « adult life habit » pour la période 2010.



S100

Ssup

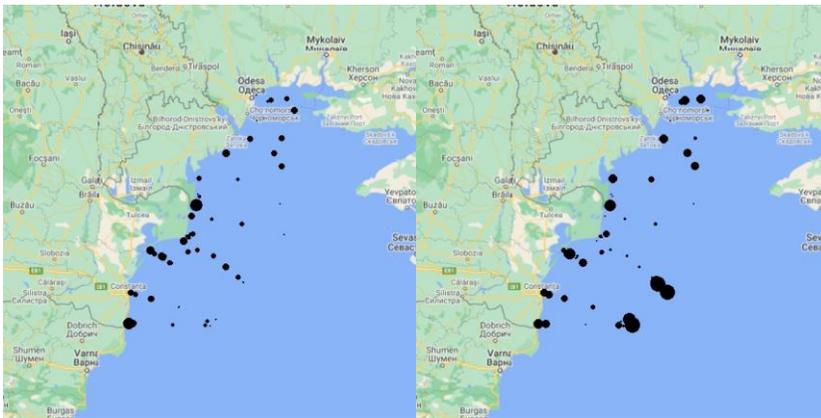


Figure 4.20 – Cartographie des catégories fonctionnelles associées au trait « maximum adult size » pour la période 2010.

5. Discussion

Dans cette section, les principaux résultats sont interprétés et discutés.

L'analyse globale a permis de déterminer différents groupes de sensibilité présents ces 25 dernières années.

En 1995, *Mytilus galloprovincialis* domine en biomasse. L'ensemble des groupes fonctionnels déterminés sont présents. La diversité fonctionnelle et la composition fonctionnelle des communautés montrent des variations spatiales marquées.

Durant la période de 2010, le système est dominé par *Mya arenaria* (Mar), *Melinna palmata* (Mpal) et *Mytilus galloprovincialis* (Mgal). L'ensemble de groupes fonctionnels déterminés sont présents. La diversité fonctionnelle et la composition fonctionnelle des communautés sont plus homogènes spatialement. La comparaison des résultats met en évidence des différences entre les deux périodes.

5.1 Période globale

Les analyses réalisées sur les données de la période globale ont tenté de mettre en évidence une différenciation des espèces présentes lors de cette période sur base de leurs traits de sensibilité. Cependant, cette différenciation n'est pas toujours claire comme le montre la figure 4.3. La figure 4.2, ne met pas clairement en évidence des groupes bien différenciés. L'algorithme de clustering UPGMA utilisé permet de définir ces groupes en utilisant des critères de regroupement de manière empirique. Le regroupement dépend du choix du nombre de groupes qui a été basé sur l'analyse du dendrogramme. Les groupes reprennent des espèces qui sont jugées plus similaires entre elles qu'en comparaison avec des espèces des autres groupes.

Il a été choisi dans cette étude de considérer les groupes selon la période globale car celle-ci est plus représentative de l'ensemble des espèces présentes en mer Noire. Il est alors possible de mener une comparaison des traits entre 1995 et la période 2010.

Les groupes sont principalement organisés selon la mobilité, la longévité, le groupe AMBI, ce qui signifie que les organismes d'un même groupe présentent majoritairement les mêmes caractéristiques pour ces traits. Cependant bien que des traits principaux soient mis en évidence pour chaque groupe, ils ne sont pas complètement homogènes. En ce qui concerne l'habitat, une plus grande variabilité au sein des groupes est observée et la taille est extrêmement variable au sein des groupes. La variabilité observée est en accord une fois de plus avec les observations faites aux figures 4.2 et 4.3.

5.2 Période 1995

5.2.1 Espèces dominantes

L'espèce dominante en biomasse en 1995 est *Mytilus galloprovincialis* (Mga) et le système est dominé en biomasse par des bivalves (Lepoint Irambona, 2021). Mee et al. (2005) décrit un modèle conceptuel du déclin de l'écosystème benthique sur le plateau nord-ouest de la Mer Noire. Les champs d'algues *Phyllophora sp.* initialement présents dans le système déclinent rapidement suite au déclin de la lumière, causé par l'augmentation de la biomasse de phytoplancton dans la colonne d'eau, laissant alors un système dominé par des bivalves qui filtrent l'eau. Un système dominé par le genre *Mytilus* et autres bivalves correspond donc à une phase intermédiaire. Le déclin des bivalves survient lorsque leur capacité de filtration est dépassée par les apports en matière organiques et que des épisodes d'hypoxie trop longs les forcent à se fermer jusqu'à épuisement de leurs réserves de glycogène.

L'espèce *Mytilus galloprovincialis* a vu durant certains événements hypoxiques saisonniers importants, une réduction de l'étendue et de sa biomasse en Mer Noire (Mee, 2006). Les années 90 correspondent à une phase de « recovering » de l'écosystème, dominé par des bivalves.

5.2.2 Groupes fonctionnels

Selon les groupes fonctionnels déterminés, l'ensemble des groupes fonctionnels de sensibilité sont présents en 1995. Cependant le groupe 1 n'est représenté que par une seule espèce, le bivalve *Spisula subtruncata* (Ssu). Ce groupe représente des espèces de sensibilité intermédiaire à élevée. *Spisula subtruncata* est un bivalve fouisseur de petite taille, de longévité moyenne à grande et de mobilité faible qui appartient au groupe AMBI I, et est donc sensible aux perturbations.

La présence de toutes les modalités, vérifiée par les cartes de composition fonctionnelle, confirme la présence de tous les traits de sensibilité en 1995. Seule la modalité AMBI.5 (opportunistes de 1^{er} ordre) n'est pas présente en 1995 (voir section 5.3.4).

5.2.3 Variation spatiale de la diversité fonctionnelle

La diversité fonctionnelle basée sur les traits de sensibilité est plus élevée à proximité des côtes et décroît avec la distance vers le large. Selon Paganelli et al. (2012) et Drion (2014), ce patron serait lié à l'augmentation de la stabilité de différents facteurs environnementaux en s'éloignant des côtes, telles que les variations de température, concentration d'oxygène, taux de sédimentation, etc. Cependant une analyse des corrélations de ces paramètres avec la diversité fonctionnelle serait nécessaire pour confirmer cette hypothèse. Notons que Lepoint Irambona (2021) a obtenu des résultats similaires de diversité fonctionnelle en étudiant des traits de bioturbation.

La diversité fonctionnelle plus élevée au niveau des côtes est due à la présence de plusieurs modalités des traits de longévité, mobilité, taille et habitat. En revanche le trait AMBI est peu diversifié au niveau de la côte et principalement représenté par AMBI.3.

Les zones vers le large contiennent les modalités de mobilité nulle à faible, de plus grande longévité, Hsessile et Hburrow, et enfin AMBI.1 et AMBI.3.

Le trait AMBI est un trait qui a tendance à synthétiser les autres (Grall and Glémarec, 1997; Paganelli et al., 2012) bien qu'il soit considéré comme un trait singulier dans ce mémoire. Il est cependant lié aux autres traits et résume le caractère sensible ou non des espèces. En considérant AMBI, il est évident que la côte est dominée par AMBI.3 et la zone plus éloignée par AMBI.1.

Il semble que les sites montrant une diversité fonctionnelle plus faible se trouvent dans les zones où les flux de carbone sont plus importants, soit au nord du Danube (Fig. 5.1). Il est cependant difficile d'interpréter de manière certaine la variabilité spatiale de la diversité fonctionnelle en fonction des zones d'hypoxie et d'eutrophisation étant donné la multitude de paramètres pouvant influencer sur celle-ci, tels que le substrat, la profondeur, les courants, la pêche et en particulier par le chalutage de fond, qui ne sont pas étudiés en détail dans ce mémoire (Fleddum, 2010; Van and Gümüş, 2021).



Figure 5.1 – Cartographie des flux de carbone organique particulaire estimée à partir des résultats du modèle opérationnel de la mer Noire.

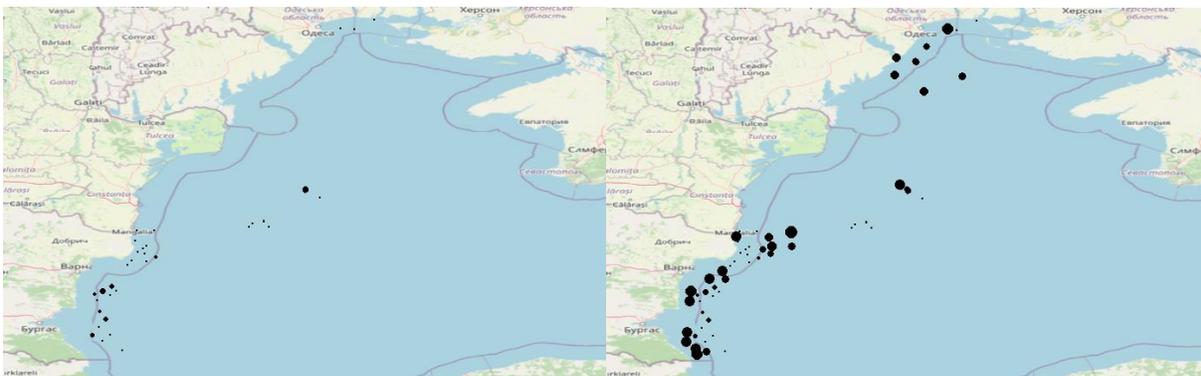


Figure 5.2 – Cartographie des zones hypoxiques lorsque l'on prend un seuil de 63 $\mu\text{mol/l}$ (gauche) et 120 $\mu\text{mol/l}$ (droite) pour définir l'hypoxie (modèle opérationnel de la mer Noire).

5.2.4 Composition fonctionnelle des sites et interprétation en fonction des conditions environnementales (hypoxie saisonnière et flux de carbone organique particulaire)

Les cartes de composition fonctionnelle permettent de distinguer des zones fonctionnellement différentes et de les relier aux conditions environnementales. Les traits liés au cycle de vie étudiés dans ce mémoire présentent des liens avec l'habitat des espèces (Paganelli et al., 2012) ; il était attendu de trouver une nette différence spatiale entre la zone impactée par d'importants flux de carbone organique (Fig. 5.1) et la zone moins impactée ainsi qu'une différence nette entre la zone impactée par l'hypoxie saisonnière (Fig. 5.2) et celle qui ne l'est pas.

La première observation, est la séparation de la côte et du large par le trait AMBI (Fig. 4.8) qui suggère que la zone au large est moins affectée par les flux de carbone que la zone à proximité des côtes (Fig. 5.1).

Le trait de longévité sépare également la côte et le large en deux zones distinctes bien que la ligne de séparation soit située plus près de la côte (Fig. 4.9). La modalité de plus courte longévité (A2) est concentrée au niveau des côtes et particulièrement au nord du Danube alors que la modalité de plus longue longévité (Asup) est abondante un peu plus au large. Il est attendu de trouver des organismes de plus courte longévité dans les zones plus affectées par une perturbation. En effet, ce trait est corrélé à la stratégie reproductive et à la réponse aux perturbations et par conséquent influence sur la dynamique des populations (Jennings et al., 1998; Tyler et al., 2012). Jennings et al. (1998) a mis en évidence que les espèces arrivant plus tard à maturité sont moins capables de supporter un certain taux de mortalité que les espèces ayant un cycle de vie court. L'observation de la présence de la modalité A2 au niveau des côtes nord (Fig. 4.9) concordent dès lors avec les observations faites aux figures 5.1 et 5.2. En revanche il est étonnant de trouver la modalité Asup dans la zone au nord du Danube et au large. Drion (2014), met en évidence que les fonctions des stations plus au large sont fortement influencées par la biomasse de l'espèce sessile, *Mytilus galloprovincialis* qui appartient au groupe AMBI III, présente une grande taille, une grande longévité et une mobilité nulle.

Cette séparation à proximité des côtes est également marquée par le trait de mobilité (Fig. 4.10). Les modalités MobM et MobH sont cantonnées aux côtes alors que MobN et MobL se situent un peu plus au large. Les modalités de mobilités plus faibles sont considérées comme des modalités plus sensibles car les espèces présentant ces caractéristiques sont incapables à se déplacer dans le cas d'une perturbation, tandis qu'une espèce mobile peut se déplacer pour échapper à la perturbation (hypoxie saisonnière) (Fleddum, 2010). Bien que ces espèces soient sensibles et sujettes à mortalité lors d'un événement hypoxique, il est attendu de trouver en majorité ces espèces par rapport aux espèces plus mobiles dans les zones perturbées. En effet, les zones d'hypoxie sont désertées par les espèces mobiles qui adoptent un comportement d'évitement (Fleddum, 2010; Gogina et al., 2014). Les espèces sessiles et de faible mobilité quant à elles, éprouvent une difficulté à s'en éloigner. La survie de la population dépend des autres traits exhibés par les espèces et des stratégies adaptatives

liées à ceux-ci (Fleddum, 2010). Ici, les zones affectées par l'hypoxie sont généralement non habitées. On remarque cependant la présence au sud, à proximité de Varna (affectée par l'hypoxie), les traits MobN et A2 qui sont attendus en zones d'hypoxie. Le nord (affecté par l'hypoxie), à proximité d'Odessa, est dominé par A2, les traits de mobilité étant variés.

Les espèces sessiles sont plus ou moins sensibles à l'hypoxie selon leur tolérance vis-à-vis de celle-ci. Les espèces présentant les traits « tube-dwelling », « burrow-dwelling », « crawler » et « free living » abandonnent les régions hypoxiques ou meurent (Gogina et al., 2014).

Ici, Htube, Hburrow, Hcrawler et Hfree sont présents majoritairement au niveau des côtes, dans des zones non affectées par l'hypoxie.

Le trait Hsessile est fortement influencé par la biomasse élevée de l'espèce *Mytilus galloprovincialis* au large. Les flux de carbone y sont importants mais la zone est protégée de l'hypoxie.

Enfin, la taille est un trait corrélé avec d'autres traits comme le taux métabolique et la réponse aux perturbations (Tyler et al., 2012). Les plus petites espèces sont plus aptes à supporter un taux de mortalité donné que des espèces de plus grandes tailles (Gaston and Blackburn, 2000). Ici, les tailles supérieures (S60, S100 et Ssup) dominent (Fig. 4.9) la période dans les zones non affectées par l'hypoxie. Les zones affectées par l'hypoxie présentent des tailles variables (S10, S30, S60, S100 et Ssup).

En particulier, la modalité Ssup est fortement influencée par la biomasse de *Mytilus galloprovincialis* qui est une espèce de taille supérieure.

Les résultats concernant AMBI, la longévité et la mobilité mettent en évidence les effets des fleuves et de l'hypoxie saisonnière sur les communautés benthiques.

L'interprétation de la variation spatiale des traits suivant les conditions environnementales d'hypoxie et de flux de carbone est complexe car d'autres paramètres non étudiés dans ce mémoire influent sur la répartition des traits comme évoqué pour la diversité fonctionnelle (voir section précédente). En particulier, Paganelli et al. (2012) souligne que le type d'habitat et autres traits sont aussi corrélés avec le type de sédiment.

5.3 Période 2010

5.3.1 Espèces dominantes

Durant la période de 2010, les espèces dominantes en biomasse sont les bivalves *Mya arenaria* (Mar) et *Mytilus galloprovincialis* (Mgal) appartenant au groupe AMBI III ainsi que le polychète *Melinna palmata* (Mpal) appartenant au groupe AMBI II. Le système est toujours dominé par des bivalves, néanmoins l'abondance de *Melinna palmata* témoigne du retour d'espèces plus sensibles.

5.3.2 Groupes fonctionnels

Durant la période de 2010, tous les groupes fonctionnels de sensibilité sont présents. On note que la diversité taxonomique du groupe 1 a fortement augmenté par rapport à 1995. Ce groupe représente des espèces de sensibilité intermédiaire à élevée et la majorité des espèces le composant appartiennent au groupe AMBI I et ont un caractère fouisseur et une mobilité faible. Ceci témoigne de retour d'espèces plus sensibles en 2010.

5.3.3 Variation spatiale de la diversité fonctionnelle

Contrairement à la période de 1995, la période de 2010 n'est pas caractérisée par une ségrégation spatiale marquée suivant l'entropie quadratique de Rao (Fig. 4.14). La diversité est moindre pour les communautés situées dans la zone située entre le delta du Danube et le sud d'Odessa. Ces stations sont caractérisées par des indices de bioturbation et d'irrigation plus faibles (Lepoint Irambona, 2021). Lepoint Irambona (2021) obtient des résultats similaires de diversité fonctionnelle en considérant des traits de bioturbation.

5.3.4 Composition fonctionnelle des sites et interprétation en fonction des conditions environnementales (hypoxie saisonnière et flux de carbone organique particulaire)

Les cartes de composition fonctionnelle permettent de distinguer des zones fonctionnellement différentes et de les relier aux conditions environnementales. La section 5.2.4 donne plus d'informations sur les liens entre les traits et l'environnement.

La période de 2010 se distingue de celle de 1995 par la présence du trait AMBI.5 au niveau du delta du Danube et au sud de celui-ci. Ce trait est porté par *Oligochaeta indet.* (Oin) et *Capitella capitata* (Ccap). *Capitella capitata* est une espèce connue pour son caractère opportuniste, abondant en masse dans les zones très polluées et soumises à l'hypoxie (Pearson and Rosenberg, 1977; Tsutsumi, 1987). Ce polychète au cycle de vie très court prolifère dans des environnements

azoïques où les communautés benthiques sont en récente reconstruction après une forte perturbation.

Dans le cas de la Mer Noire, la réduction de la biomasse de *Mytilus galloprovincialis* a entraîné le déclin des populations de polychètes suite à la quasi absence d'espèces épibenthiques. La croissance de *C. capitata* et d'autres espèces de polychètes de petite taille est indicatrice du rétablissement des communautés de polychètes. Plus tard, la recolonisation progressive par *M. galloprovincialis* induit une augmentation du nombre relatif d'espèces épibenthiques, au détriment de *C. capitata*. (Surugiu, 2005)

En revanche cette modalité n'est pas présente sur l'ensemble de la zone et est concentrée à l'embouchure et Danube et au sud de celui-ci, accompagnée par la modalité AMBI.4. Ceci suggère que la zone à proximité du delta du Danube et au sud de celui-ci, affectée par ses rejets y compris des polluants, est à un stade de restauration moins avancé que le reste du plateau.

Le reste du plateau nord-ouest est beaucoup plus homogène en terme de modalités des traits et la distinction de zones montrant des sensibilités différentes est moins aisée (Fig. 4.16 à 4.20).

Ces résultats mettent en évidence une réduction de l'impact des fleuves et de l'hypoxie saisonnière sur la ségrégation de traits de sensibilité et suggèrent une réduction de la gravité de cette dernière. Lepoint Irambona (2021) obtient des observations et conclusions similaires en ce qui concerne des traits de bioturbation. Mee et al. (2005) indique en effet que 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.

5.4 Comparaison

5.4.1 Diversité fonctionnelle

La comparaison de la diversité fonctionnelle (entropie quadratique de Rao) révèle des changements entre les deux périodes. Les cartes ne sont pas comparables de manière quantitative, cependant il est possible de comparer la variation spatiale des deux périodes.

Tout d'abord on constate que la diversité fonctionnelle a diminué en 2010 par rapport à 1995. Paganelli et al. (2012) indique qu'il n'est pas rare de voir le coefficient de Rao diminuer en conséquence de nombre d'espèces qui augmente. Ce coefficient, pour rappel, est influencé par l'abondance des espèces, et les différences entre les espèces.

Ensuite, la décomposition de l'entropie quadratique de Rao (Tab. 4.4. et Tab. 4.6) montre qu'en 1995 une plus grande partie de cette entropie était due à la différence entre les communautés (51,6%), révélant moins d'homogénéité sur l'ensemble du plateau et la ségrégation de ce plateau en zones plus distinctes alors qu'en 2010 la tendance s'inverse. Durant la période 2010, une majorité de l'entropie est due à la diversité au sein des communautés (57,7%).

Ce résultat est confirmé par la figure de la DPCoA qui montre trois groupes assez distincts de stations en 1995 alors qu'en 2010 il est beaucoup plus difficile d'identifier des groupes de stations distincts.

Cela suggère que les conditions environnementales contraignent moins la répartition des groupes de sensibilité en 2010 dans les différents sites. Lepoint Irambona (2021) obtient des résultats similaires en considérant des traits de bioturbation et constate également une augmentation des fonctions bioturbatrices en 2010.

5.4.2 Composition fonctionnelle

La période de 2010 est caractérisée par la présence de plus de diversité au niveau des modalités pour un trait. En 1995 on constate une dominance des catégories AMBI.3, Asup, MobN, Hsessile et Ssup alors qu'en 2010 en plus de ces traits on trouve également AMBI.1, AMBI.2, A2, MobL, Htube, Hburrrow, Hfree, S30, S60 et S100 de manière plus abondante.

En particulier, on peut constater que le trait AMBI.1 est bien plus représenté en 2010 qu'en 1995 et ce sur l'ensemble de la zone d'étude. Alors qu'en 1995 il n'était représenté de manière majoritaire dans les zones éloignées des côtes et du delta du Danube, dans une zone protégée de l'hypoxie et de flux de carbone organique importants, il est en 2010 fortement présent sur tout le plateau nord-ouest de la mer Noire. Ceci suggère un retour à des conditions viables pour des organismes dits sensibles, et donc à une amélioration globale de l'environnement en 2010.

Aussi, on note la présence des traits AMBI I, AMBI II et « mobilité faible » à proximité d'Odessa et de Varna, zones toutes deux affectées par l'hypoxie qui étaient dépourvues de ces traits en 1995.

La modalité AMBI.4 (opportunistes de 2e ordre) s'est quant à elle délocalisée vers le delta du Danube alors qu'en 1995 il était présent tout le long des côtes de la zone d'étude, et en particulier au nord du Danube et à proximité de l'embouchure du Dniestr.

En 1995, les cartes de composition fonctionnelle suggèrent que l'ensemble de côtes du plateau nord-ouest sont polluées. Les résultats de 2010 montrent que les perturbations plus intenses, indiquées par des traits opportunistes (A2, AMBI.4 et AMBI.5) se sont délocalisées vers le sud, à proximité du Danube. Ces observations suggèrent que le Danube est la principale pollution en 2010 alors qu'en 1995 le Dniestr et le Dniepr (Fig. 1.1) contribuent au moins autant que le Danube à la dégradation du milieu.

5.5 Limites de l'étude

5.5.1 Échantillonnage

Bien que la comparaison entre les deux périodes soit possible, il est tout de même important de noter que les campagnes utilisées pour la période de 1995 et pour 2010 sont différentes. La campagne de 2010 s'étend de 2008 à 2017 alors que la campagne EROS21 a été réalisée l'été de 1995. Aussi, bien que la zone couverte par les deux périodes soit commune, le nombre et la position précise des stations d'échantillonnage diffèrent. Il serait possible d'améliorer la qualité de l'étude de la variation temporelle en réalisant une campagne identique à celle d'EROS21 de nos jours, que ça soit au niveau de la période, du nombre et de la position des stations mais aussi de l'effort d'échantillonnage.

L'analyse de la variation spatiale effectuée permet, outre l'interprétation avec les conditions environnementales, de prendre conscience que la variabilité spatiale peut avoir un impact négatif sur la qualité de l'interprétation de la variation temporelle. Par chance, les résultats ont montré une nette distinction entre 1995 et 2010.

5.5.2 Subjectivité

L'approximation des traits représente une faiblesse dans les analyses de BTA. Bien que le travail de recherche fourni ait été conséquent et rigoureux, l'attribution d'un trait à une espèce reste propre à celui qui réalise le fuzzy coding lors de la lecture d'un article scientifique (en particulier pour le trait de mobilité). Une certaine logique et les recommandations de Bremer et al. (2006a) ont été suivies pour l'attribution des traits, mais il reste néanmoins une part de subjectivité.

En plus des interprétations des informations qui peut différer d'un auteur à un autre, il est important de mentionner que lorsqu'une information pour une espèce n'était pas disponible, l'information a été prise pour un rang taxonomique supérieur (genre ou famille). Bien qu'approximer les traits de cette manière ait du sens, rien ne garantit que cela fonctionne pour tous les traits et toutes les espèces. On peut en effet trouver une grande variabilité des traits dans une même famille et parfois même un même genre. Cela dépend aussi du trait considéré. Il est en effet assez pertinent d'utiliser ce système lorsque l'on détermine le « adult life habit », car les organismes d'une même famille ont souvent une morphologie similaire et donc un « adult life habit » identique (ex. : bivalves fouisseurs, anémones en tube...). Il est en revanche moins évident d'utiliser ce système lorsque l'on détermine la longévité ou le groupe écologique d'une espèce. C'est pourquoi la recherche bibliographique a été effectuée de manière extrêmement rigoureuse et que ce système n'a été utilisé que lorsque cela avait du sens, en étudiant les traits de plusieurs espèces de la même famille et lorsqu'il n'y avait vraiment pas d'autre choix.

6. Conclusion et perspectives

Il est maintenant généralement admis (Bremner, 2005; Fleddum, 2010) que l'analyse des traits biologiques (BTA) des communautés benthiques est un moyen plus efficace d'évaluer la santé d'un écosystème par rapport à des analyses traditionnelles de diversité taxonomique. Une BTA a été réalisée sur le plateau continental de la Mer Noire à deux périodes, soit en 1995 et dans les années 2010, et il était attendu d'observer une nette différence entre les deux périodes.

L'analyse de la présence des groupes et des traits aux deux périodes a permis de mettre en évidence l'avancée de la restauration de l'écosystème en 2010. L'étude de la variation spatiale a permis de mettre en évidence l'influence du Dniestr, du Dniepr et du Danube en 1995 et de la diminution de cette influence, particulièrement celle du Dniestr et du Dniepr en 2010.

Selon Mee et al. (2005), un retour vers un système initial est hypothétique car certains changements irréversibles se sont produits, telle que la colonisation du milieu par des espèces invasives comme le cténophore *Mnemiopsis leidyi*. Cependant, l'analyse par les traits biologiques du macrobenthos a permis de mettre en évidence la restauration des groupes de sensibilité plus élevée sur l'ensemble du plateau nord-ouest et ainsi l'amélioration des conditions environnementales de la Mer Noire en réponse aux mesures de gestion prises dans les années 2000.

Perspectives

L'interprétation des résultats pourrait être améliorée en réalisant une étude quantitative des relations entre les traits et l'environnement, à l'aide de corrélations.

Elle pourrait également être améliorée en considérant non pas seulement les espèces dominantes en biomasse mais l'ensemble des espèces présentes sur le plateau nord-ouest de la Mer Noire. Cela représente un travail conséquent. Il serait également possible de considérer plus de traits. En effet, les traits considérés ici apportent des informations de réponses aux conditions environnementales mais peu d'informations sur le fonctionnement de l'écosystème. Une approche plus complète telle que réalisée par Bremner (2005), Fleddum (2010), Drion (2014) et beaucoup d'autres études de BTA informerait de manière plus précise sur la structure fonctionnelle de l'écosystème. En particulier, les traits « profondeur d'enfouissement », « développement larvaire », « dispersion des propagules », « stratégie d'alimentation » et « adaptation à des valeurs faibles d'oxygène » ont montré des liens avec l'hypoxie (Caswell et al., 2018; Fleddum, 2010) et mériteraient d'être étudiés.

Il serait aussi très intéressant de considérer d'autres facteurs pouvant influencer sur la diversité fonctionnelle tels que la pêche et en particulier la pêche au chalut, la présence d'espèces invasives, le type de substrat, etc. Enfin il serait bon de reproduire une campagne identique à celle d'EROS21 afin d'obtenir une comparaison plus adéquate entre les deux périodes considérées lors de ce travail.

Bibliographie

- Bakan, G., Büyükgüngör, H., 2000. The black sea. *Marine pollution bulletin* 41, 24–43.
- Borja, A., Franco, J., Pérez, V., 2000. A Marine Biotic Index to Establish the Ecological Quality of Soft-Bottom Benthos Within European Estuarine and Coastal Environments. *Marine pollution bulletin* 40, 1100–1114. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(00\)00061-8](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00061-8)
- Bremner, J., 2005. Assessing ecological functioning in marine benthic communities.
- Bremner, J., Frid, C.L.J., Rogers, S.I., 2003a. Assessing Marine Ecosystem Health: The Long-Term Effects of Fishing on Functional Biodiversity in North Sea Benthos. *Aquatic ecosystem health & management* 6, 131–137. <https://doi.org/10.1080/14634980301470>
- Bremner, J., Rogers, S.I., Frid, C.L.J., 2003b. Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: A comparison of approaches. *Marine Ecology Progress Series* 254, 11–25. <https://doi.org/10.3354/meps254011>
- Capet, A., 2014. Study of the multi-decadal evolution of the Black Sea hydrodynamics and biogeochemistry using mathematical modelling. Université de Liège.
- 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?
- Caswell, B.A., Paine, M., Frid, C.L.J., 2018. Seafloor ecological functioning over two decades of organic enrichment. *Marine Pollution Bulletin* 136, 212–229. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.08.041>
- Díaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 646–655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Drion, M., 2014. 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). Uliège.
- Fleddum, A.L., 2010. Effects of human disturbance on biological traits and structure of macrobenthic communities.
- Gaston, K., Blackburn, T., 2000. Pattern And Process In Macroecology, Pattern and process in macroecology. <https://doi.org/10.1002/9780470999592>
- Glémarec, M., 1986. Ecological Impact of an Oil Spill: Utilization of Biological Indicators. *Water Science and Technology* 18, 203–211. <https://doi.org/10.2166/wst.1986.0196>
- Gogina, M., Darr, A., Zettler, M.L., 2014. Approach to assess consequences of hypoxia disturbance events for benthic ecosystem functioning. *Journal of marine systems* 129, 203–213. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.06.001>

Gower, J.C., 1971. A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics* 27, 857–871. <https://doi.org/10.2307/2528823>

Grall, J., Glémarec, M., 1997. Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbations in the Bay of Brest. *Estuarine, coastal and shelf science* 44, 43–53. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(97\)80006-6](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(97)80006-6)

Hily, C., 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hyper-trophiques de la rade de Brest. Université de Bretagne occidentale.

Jennings, S., Reynolds, J.D., Mills, S.C., 1998. Life history correlates of responses to fisheries exploitation. *Proceedings of the Royal Society. B, Biological sciences* 265, 333–339. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0300>

Krivoguz, D., Bepalova, L., 2020. Landslide susceptibility analysis for the Kerch Peninsula using weights of evidence approach and GIS. *Russian Journal of Earth Sciences* 20, 1–12. <https://doi.org/10.2205/2020ES000682>

Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quéfier, F., Thébault, A., Bonis, A., 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology* 22, 134–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>

Lepoint Irambona, M., 2021. Variations spatiales et temporelles de la bioturbation en mer Noire : Une approche par traits. Uliège.

Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111, 112–118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>

McLachlan, A., Brown, A.C., 2006. 7 - Benthic Macrofauna Communities, in: McLachlan, A., Brown, A.C. (Eds.), *The Ecology of Sandy Shores (Second Edition)*. Academic Press, Burlington, pp. 125–161. <https://doi.org/10.1016/B978-012372569-1/50007-0>

Mee, L., Friedrich, J., Gomoiu, M., 2005. Restoring the Black Sea in Times of Uncertainty. *oceanog* 18, 100–111. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2005.45>

Mouillot, D., Mason, W.H.N., Dumay, O., Wilson, J.B., 2005. Functional Regularity: A Neglected Aspect of Functional Diversity. *Oecologia* 142, 353–359. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1744-7>

Naeem, S., Chapin III, F.S., Costanza, R., Ehrlich, P., Golley, F.B., Hooper, D., Lawton, J.H., O'Neill, R.V., Mooney, H., Sala, O.E., Symstad, A., Tilman, D., 1999. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Maintaining Natural Life Support Processes. *Issues in Ecology* 4, 2–12.

Paganelli, D., Marchini, A., Occhipinti-Ambrogi, A., 2012. Functional structure of marine benthic assemblages using Biological Traits Analysis (BTA): A study along the Emilia-Romagna coastline (Italy, North-West Adriatic Sea). *Estuarine, coastal and shelf science* 96, 245–256. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.11.014>

- 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, 523–37. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2004.02.014>
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A., Gachet, S., Daniel, H., 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. <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.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology letters* 5, 402–411. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>
- Rao, C.R., 1986. Rao's axiomatization of diversity measures.
- Rao, C.R., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology* 21, 24–43. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(82\)90004-1](https://doi.org/10.1016/0040-5809(82)90004-1)
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* 80, 469–484. <https://doi.org/10.2307/20787442>
- Thioulouse, J., 2018. *Multivariate Analysis of Ecological Data with ade4*, 1st ed. 2018. ed. Springer New York, New York, NY. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8850-1>
- 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, 922–934. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00726.x>
- Van, A., Gümüş, A., 2021. Determination of functional structure of soft-bottom marine macrobenthic communities of the Samsun Shelf Area using biological traits analysis. *Oceanological and hydrobiological studies* 50, 473–487. <https://doi.org/10.2478/oandhs-2021-0040>
- Vespremeanu, E., Golumbeanu, M., 2017. *The Black Sea: Physical, Environmental and Historical Perspectives*, Springer Geography. Springer International Publishing AG, Cham.
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. *Ecology (Durham)* 89, 2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Wijsman, J., Herman, P., Gomoiu, M., 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>

Bibliographie des traits

Alyakrinskaya, I.O., 2004. Adaptations of Certain Mediterranean Mollusks to Living in the Littoral Zone. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences* 31, 406–415. <https://doi.org/10.1023/B:BIBU.0000036946.54166.b8>

ANDRÉ Frédéric, LAMARE Véronique, MARAN Vincent, PEAN Michel *in* : DORIS, 30/10/2020 : *Pachycerianthus solitarius* (Rapp, 1829), <https://doris.ffessm.fr/ref/specie/279>

Anistratenko, V., Anistratenko, O., Khaliman, I., 2014. Conchological Variability of *Anadara Inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) In the Black–Azov Sea Basin. *Vestnik Zoologii* 48. <https://doi.org/10.2478/vzoo-2014-0054>

Arking, R., 2006. *Biology of Aging: Observations and Principles*. Oxford University Press, USA.

Baxter, I.M., Jones, A.M., 1978. Growth and population structure of *Lepidochitona cinereus* (Mollusca: Polyplacophora) infected with *Minchinia chitonis* (Protozoa: Sporozoa) at Easthaven, Scotland. *Mar. Biol.* 46, 305–313. <https://doi.org/10.1007/BF00391401>

Bay-Nouailhat W., mars 2007, Description de *Cylista undata*, [En ligne] <http://www.mer-littoral.org/05/cylista-undata.php>, consultée le 13 avril 2021.

BAZILE Pascal, ANDRÉ Frédéric *in* : DORIS, 20/01/2021 : *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), <https://doris.ffessm.fr/ref/specie/5185>

Polytraits Team (2021). *Polytraits: A database on biological traits of polychaetes*. LifewatchGreece, Hellenic Centre for Marine Research. Accessed on 2021-06-28. Available from <http://polytraits.lifewatchgreece.eu>

Beldi, H., Draredja, B., Melouah, K., 2014. Dynamique de la Coque *Cerastoderma Glaucum* (Mollusca, Bivalvia) dans la Lagune Mellah, Algérie Nord-Est. *Synthèse (Algiers, Algeria)* 34–45. <https://doi.org/10.12816/0027838>

BORJA, A., 1986. Biología y ecología de tres especies de moluscos gasterópodos intermareales: *Rissoa parva*, *Barleeia unifasciata* y *Bittium reticulatum*. I: Estructura y dinámica de las poblaciones. *Cahiers de biologie marine* 27, 491–507.

Bozzeda, D.F., 2011. Impatto degli interventi antropici di difesa costiera sulla struttura e distribuzione della popolazione di *Lentidium mediterraneum* (Mollusca bivalvia).

Bremner, J., 2005. Assessing ecological functioning in marine benthic communities.

Budd, G.C. 2002. *Suberites carnosus* A sponge. In Tyler-Walters H. and Hiscock K. (eds) *Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information Reviews*, [on-line]. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom. [cited 20-04-2021]. Available from: <https://www.marlin.ac.uk/species/detail/1746>

Budd, G.C. 2007. *Abra alba* White furrow shell. In Tyler-Walters H. and Hiscock K. (eds) *Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information Reviews*, [on-line]. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom. [cited 22-04-2021]. Available from: <https://www.marlin.ac.uk/species/detail/1722>

Chattopadhyay, Debarati, Kella, V.G.S., Chattopadhyay, Devapriya, 2020. Effectiveness of small size against drilling predation: Insights from lower Miocene faunal assemblage of Quilon Limestone, India. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 551, 109742. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109742>

CONTI Cédric, MÜLLER Yves, LAMARE Véronique *in* : DORIS, 11/04/2021 : *Donax trunculus* Linnaeus, 1758, <https://doris.ffessm.fr/ref/specie/1365>

D'alelio, D., Cante, M.T., Russo, G.F., Totti, C., De Stefano, M., 2011. Epizoic Diatoms On Gastropod Shells, in: Dubinsky, Z., Seckbach, J. (Eds.), *All Flesh Is Grass: Plant-Animal Interrelationships, Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 345–364. https://doi.org/10.1007/978-90-481-9316-5_16

Deart, Y.V., Frolov, A.A., Manushin, I.E., 2013. Bivalves *Abra prismatica* (Montagu, 1808) and *Gari fervensis* (Gmelin, 1791)—Species new to the fauna of the Russian sector of the Barents Sea. *Russian journal of biological invasions* 4, 139–148. <https://doi.org/10.1134/S2075111713030028>

Domenico, M.D., Worsaae, K., Purschke, G., 2020. 7.11.2 Saccocirridae Czerniavsky, 1881, Volume 3 Pleistoannelida, Sedentaria III and Errantia I. De Gruyter.

Drion, M., 2014. 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). Uliège.

Fauvel, P., 1927. Polychètes sédentaires, in: *Faune de France* 16. pp. 430–431.

Fleddum, A.L., 2010. Effects of human disturbance on biological traits and structure of macrobenthic communities.

García-Souto, D., Ríos, G., Pasantes, J.J., 2017. Karyotype differentiation in tellin shells (Bivalvia: Tellinidae). *BMC genetics* 18, 66–66. <https://doi.org/10.1186/s12863-017-0535-1>

Heller, J., 1990. longevity in molluscs.

Jelnes, J.E., Petersen, G.H., Russell, P.J.C., 1971. Isoenzyme taxonomy applied on four Species of *Cardium* from Danish and British waters with a short description of the distribution of the species. (Bivalvia). *Ophelia* 9, 15–19. <https://doi.org/10.1080/00785326.1971.10430087>

Joly, J.-P., Bouget, J.-F., Hirata, T., 2002. Le gastéropode prédateur *Rapana venosa* : point sur les connaissances et expérimentations au laboratoire.

Kevrekidis, T., Kasapis, K., Kalpia, V., 2009. Life cycle, population dynamics, growth and production of *Abra segmentum* (Mollusca, Bivalvia) at low salinities in a Mediterranean lagoon. *Helgoland marine research* 63, 277–285. <https://doi.org/10.1007/s10152-009-0155-x>

Kopiy, V., 2017. Some Aspects of the Biology and the Present State of the Population of *Protodorvillea kefersteini* (Polychaeta: Dorvilleidae) in the Coastal Zone of the Crimea (The Black Sea). *Coastal Research Library*. https://doi.org/10.1007/978-3-319-57577-3_24

Lastra, M., Sánchez-Mata, A., Mora, J., 1993. Population dynamics and secondary production of *Parvicardium exiguum* (Gmelin, 1790) in santander bay (N of Spain). *Journal of Molluscan Studies* 59. <https://doi.org/10.1093/mollus/59.1.73>

Laubier, L., 1967. SUR QUELQUES ARICIDEA(POLYCHÈTES, PARAONIDAE)DE BANYULS-SUR-MER. Vie et Milieu 99–132.

Learner, M.A., Lochhead, G., Hughes, B.D., 1978. A review of the biology of British Naididae (Oligochaeta) with emphasis on the lotic environment. Freshwater Biology 8, 357–375. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1978.tb01457.x>

LE GRANCHÉ Philippe, BRETON Gérard in : DORIS, 11/11/2020 : *Suberites carnosus* (Johnston, 1842), <https://doris.ffessm.fr/ref/specie/1926>

Lord, J.P., 2012. Longevity and Growth Rates of the Gumboot Chiton, *Cryptochiton stelleri*, and the Black Leather Chiton, *Katharina tunicata*. mala 55, 43–54. <https://doi.org/10.4002/040.055.0104>

Maire, O., Duchêne, J.C., Grémare, A., Malyuga, V.S., Meysman, F.J.R., 2007. A comparison of sediment reworking rates by the surface deposit-feeding bivalve *Abra ovata* during summertime and wintertime, with a comparison between two models of sediment reworking. Journal of experimental marine biology and ecology 343, 21–36. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.10.052>

Milaschewitch, K.O. (1916). Mollyuski Russkikh Morey. Tom 1. Mollyuski Chernago i Azovskago Morey. *Fauna Rossii i sopredelnykh stran*. Imperatorskaya Akademiya Nauk, Zoologicheskiy Muzey, Petrograd, 312 pp., available online at <https://biodiversitylibrary.org/page/12116351> page(s): 125-126, pl. 3 fig. 72-77

MODRAK Gaël, CARO Valérie, ANDRÉ Frédéric in : DORIS, 25/01/2021 : *Liocarcinus holsatus* (Fabricius, 1798), <https://doris.ffessm.fr/ref/specie/3856>

MarLIN, 2006. *BIOTIC - Biological Traits Information Catalogue*. Marine Life Information Network. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom. [Cited insert date] Available from www.marlin.ac.uk/biotic

Moreno, T.R., de Faria, S.B., Rocha, R.M., 2014. Biogeography of Atlantic and Mediterranean ascidians. Marine biology 161, 2023–2033. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2483-x>

Müller Yves, Le Granché Philippe in : DORIS, 19/01/2021 : *Rissoa parva* (da Costa, 1778), <https://doris.ffessm.fr/ref/specie/4548>

Naylor, E., 1957. *Brachynotus sexdentatus* (Risso), a grapsoid crab new to Britain. Annals and Magazine of Natural History 10, 521–523. <https://doi.org/10.1080/00222935708655993>

Oliver, P. G., Holmes, A. M., Killeen, I. J. & Turner, J. A. (2016). *Marine Bivalve Shells of the British Isles*. Amgueddfa Cymru - National Museum Wales. Available from: <http://naturalhistory.museumwales.ac.uk/britishbivalves> [Accessed: 28 June 2021].

MolluscaBase eds. (2021). MolluscaBase. *Retusa variabilis* (Milaschewitsch, 1912). Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=576586> on 2021-06-28

Parr, C. S., N. Wilson, P. Leary, K. S. Schulz, K. Lans, L. Walley, J. A. Hammock, A. Goddard, J. Rice, M. Studer, J. T. G. Holmes, and R. J. Corrigan, Jr. 2014. The Encyclopedia of Life v2:

Providing Global Access to Knowledge About Life on Earth. Biodiversity Data Journal 2: e1079, doi:10.3897/BDJ.2.e1079

Pearce, B., Newell, R., Seiderer, L., Roberts, P., Grubb, L., 2008. Genus Trait Handbook.

Puljas, S., Peharda, M., Župan, I., Bukša, F., 2015. Maximum recorded life span of *Arca noae* Linnaeus, 1758 in the marine protected area Telašćica, Adriatic Sea. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2310.5448>

SABOURIN Nadine, HUET Sylvie, MÜLLER Yves in : DORIS, 20/01/2021 : *Tritia neritea* (Linnaeus, 1758), <https://doris.ffessm.fr/ref/specie/3781>

Salen-Picard, C., Darnaude, A.M., Arlhac, D., Harmelin-Vivien, M.L., 2002. Fluctuations of macrobenthic populations: a link between climate-driven river run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lions. *Oecologia* 133, 380–388. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1032-3>

Sampaio, L., Rodrigues, A.M., Quintino, V., 2011. Can biotic indices detect mild organic enrichment of the seafloor? *Ecological indicators* 11, 1235–1244. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.01.001>

SCOUPPE Christian, NOËL Pierre, JEGLOT Samuel in : DORIS, 15/11/2020 : *Diogenes pugilator* (Roux, 1829), <https://doris.ffessm.fr/ref/specie/2737>

SCOUPPE Christian, ZIEMSKI Frédéric, MÜLLER Yves in : DORIS, 27/02/2021 : *Macomangulus tenuis* (da Costa, 1778), <https://doris.ffessm.fr/ref/specie/2635>

Sewell, M.A., 1994. Birth, recruitment and juvenile growth in the intraovarian brooding sea cucumber *Leptosynapta clarki*. *Marine Ecology Progress Series* 114, 149–156.

Smith, I., 2021. *Bittium reticulatum* (da Costa, 1778) Identification and Biology. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.13262.18247>

Songeur, M., Monniot, F., Rebecq, J., Leray, C., van Bree, P.-J.-H., 1961. Documents faunistiques et écologiques. *Vie et Milieu* 375–380.

Stampar, S.N., Maronna, M.M., Kitahara, M.V., Reimer, J.D., Beneti, J.S., Morandini, A.C., 2016. Ceriantharia in Current Systematics: Life Cycles, Morphology and Genetics, in: Goffredo, S., Dubinsky, Z. (Eds.), *The Cnidaria, Past, Present and Future: The World of Medusa and Her Sisters*. Springer International Publishing, Cham, pp. 61–72. https://doi.org/10.1007/978-3-319-31305-4_5

Sureda, A., Box, A., Deudero, S., Pons, A., 2009. Reciprocal effects of caulerpenyne and intense herbivorism on the antioxidant response of *Bittium reticulatum* and *Caulerpa taxifolia*. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 72, 795–801. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2007.12.007>

Tillin, H.M. 2016. [*Protodorvillea kefersteini*] and other polychaetes in impoverished circalittoral mixed gravelly sand. In Tyler-Walters H. and Hiscock K. (eds) *Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information Reviews*, [on-line]. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom. [cited 11-05-2021]. Available from: <https://www.marlin.ac.uk/habitat/detail/1115>

Tondoh, J.E., Lavelle, P., 2005. Population Dynamics of *Hyperiodrilus africanus* (Oligochaeta, Eudrilidae) in Ivory Coast. *Journal of Tropical Ecology* 21, 493–500.

Trueman, E.R., Brown, A.C., 1992. Pedal function in nassariid gastropods: crawling and burrowing in *Cyclope neritea*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 157, 211–224. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(92\)90163-5](https://doi.org/10.1016/0022-0981(92)90163-5)

Tsikopoulou, I., Moraitis, M.L., Tsapakis, M., Karakassis, I., 2018. Can intensive fish farming for 20 years induce changes in benthic ecosystems on a scale of waterbody? An assessment from Cephalonia bay (Ionian Sea). *Environmental monitoring and assessment* 190, 1–12. <https://doi.org/10.1007/s10661-018-6846-5>

Tyler-Walters, H., 2003. *Obelia longissima* A hydroid. In Tyler-Walters H. and Hiscock K. (eds) *Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information Reviews*, [on-line]. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom. [cited 14-04-2021]. Available from: <https://www.marlin.ac.uk/species/detail/1912>

Verrill, A.E., 1885a. Notice of recent additions to the marine Invertebrata of the northeastern coast of America, with descriptions of new genera and species and critical remarks on others. Part V. Annelida, Echinodermata, Hydroida, Tunicata., in: Notice of Recent Additions to the Marine Invertebrata of the Northeastern Coast of America, with Descriptions of New Genera and Species and Critical Remarks on Others. Part V. Annelida, Echinodermata, Hydroida, Tunicata. Smithsonian Institution Press, [etc.], Washington, pp. 424–448.

Verrill, A.E., 1885b. Notice of recent additions to the marine Invertebrata of the northeastern coast of America, with descriptions of new genera and species and critical remarks on others. Part V. Annelida, Echinodermata, Hydroida, Tunicata. Smithsonian Institution Press, [etc.], Washington

Vogt, G., 2019. A compilation of longevity data in decapod crustaceans. *Nauplius* 27. <https://doi.org/10.1590/2358-2936e2019011>

White, N. 2002. *Cerastoderma glaucum* Lagoon cockle. In Tyler-Walters H. and Hiscock K. (eds) *Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information Reviews*, [on-line]. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom. [cited 14-04-2021]. Available from: <https://www.marlin.ac.uk/species/detail/1315>

WoRMS - World Register of Marine Species - *Retusa variabilis* (Milaschewitsch, 1912) [WWW Document], n.d. URL <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=576586#images> (accessed 4.22.21).

Zalota, A., Simakova, U., Kolyuchkina, G., Anosov, S., Spiridonov, V., 2016. The enigma of small crab *Brachynotus sexdentatus* Risso, 1827 (Crustacea Brachyura Varunidae) in the Black sea – Azov basin.

ZIEMSKI Frédéric, MÜLLER Yves in : DORIS, 21/01/2021 : *Lepidochitona* (*Lepidochitona cinerea* (Linnaeus, 1767), <https://doris.ffesm.fr/ref/specie/699>

Zvyagintsev, A.Y., Sanamyan, K.E., Koryakova, M.D., 2003. The introduction of the ascidian *Molgula manhattensis* (De Kay, 1843) into Peter the Great Bay (Sea of Japan). *Sessile Organisms* 20, 7–10. <https://doi.org/10.4282/sosj.20.7>

Annexes

Annexe A

Les stations des différentes campagnes de prélèvements sont reprises dans les figures A1 à A6.

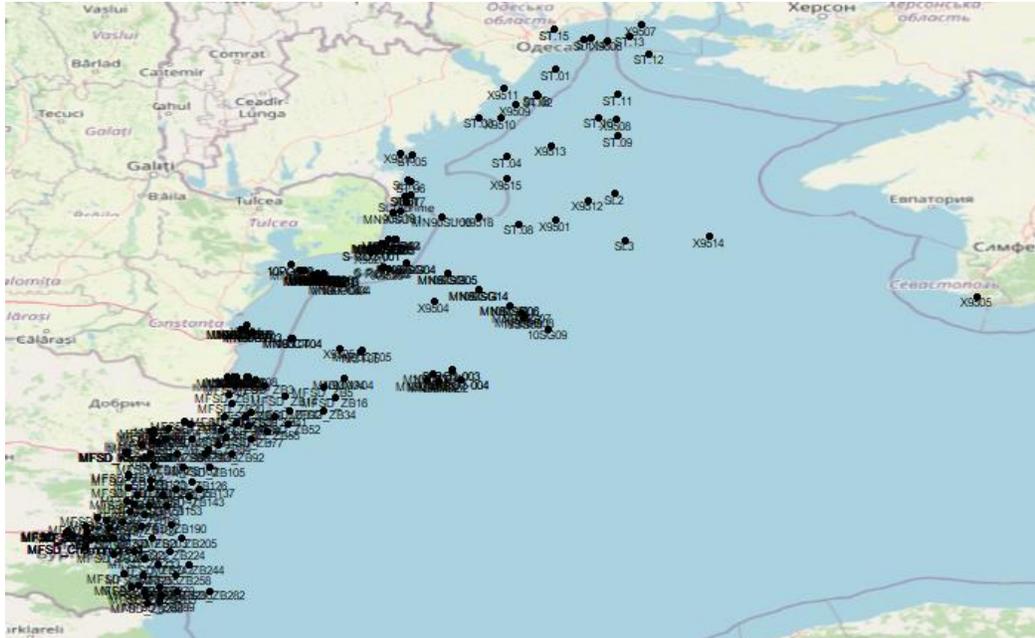


Figure A1 – Cartographie de l’ensemble des stations étudiées, regroupant les campagnes EROS21 (1995), Sesame (2008), HYPOX (2011), EMBLAS 2017, EMBLAS 2016 et MFSD (2017).

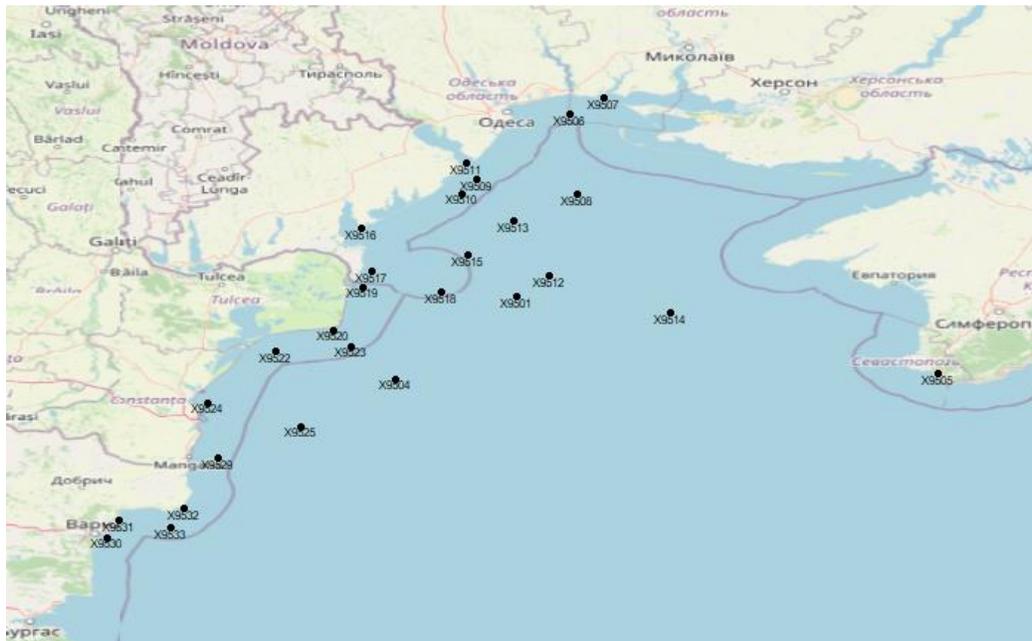


Figure A2 – Cartographie de l’ensemble des stations de la campagne EROS21 (1995).



Figure A3 – Cartographie de l’ensemble des stations de la campagne Sesame (2008).



Figure A4 – Cartographie de l’ensemble des stations étudiées, regroupant les campagnes HYPOX (2011).



Figure A5 – Cartographie de l’ensemble des stations des campagnes EMBLAS 2016 et EMBLAS 2017.

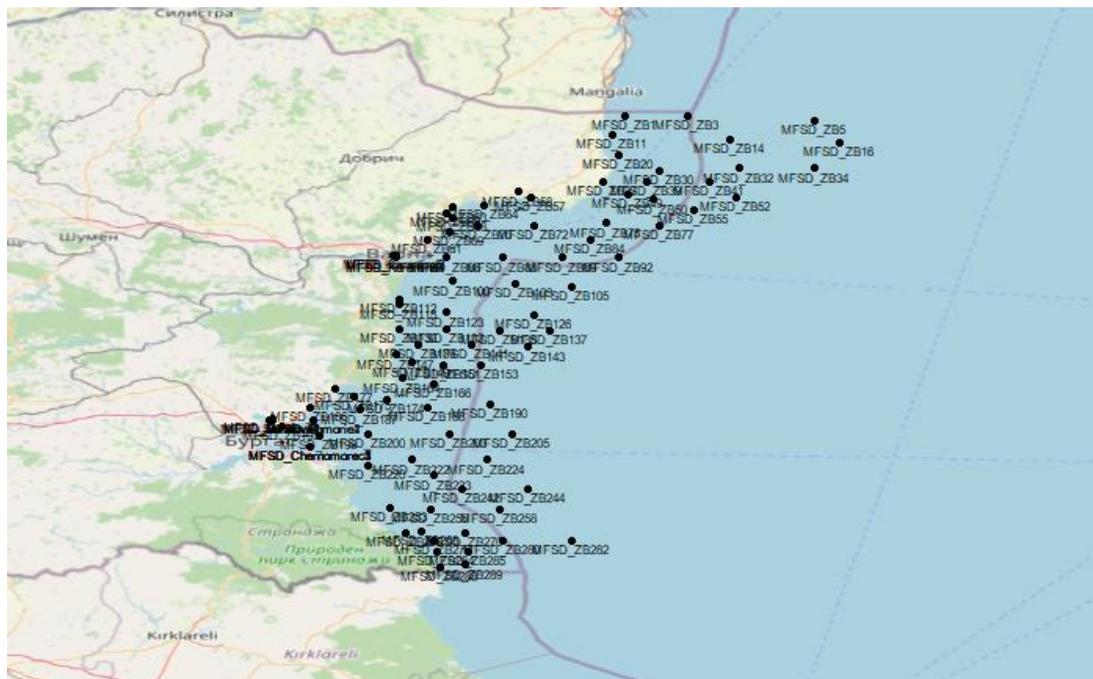


Figure A6 – Cartographie de l’ensemble des stations de la campagne MFSD (2017).