

Mémoire

Auteur : Cadonici, Davide

Promoteur(s) : Michel, Loïc; Lepoint, Gilles

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité approfondie

Année académique : 2023-2024

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/20893>

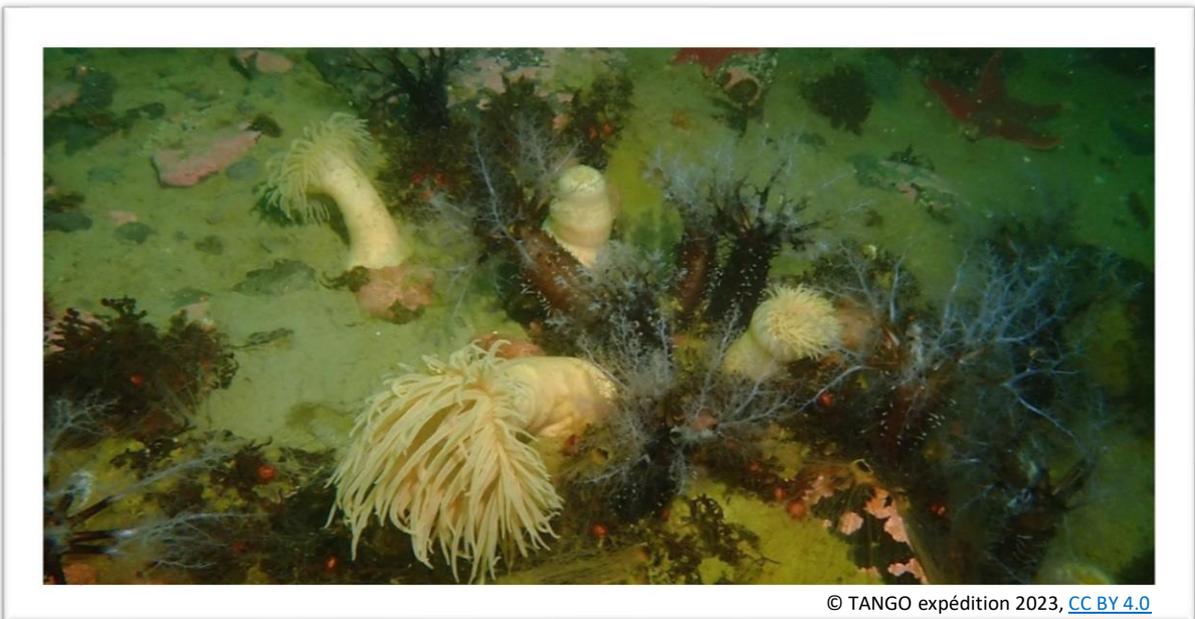
Avertissement à l'attention des usagers :

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.

Variabilité des réseaux trophiques benthiques côtiers de la Péninsule Antarctique

Davide Cadonici



Mémoire réalisé en vue de l'obtention du diplôme de Biologie des organismes et
écologie à finalité approfondie.

Promoteurs : Loïc Michel, Gilles Lepoint

Encadrant : Martin Dogniez

Année académique 2023-2024

Résumé

Les fonds marins côtiers de la Péninsule Antarctique abritent des écosystèmes diversifiés, qui se développent dans des conditions uniques. Régies par des saisons marquées, qui influent sur la couverture de glace de mer. La productivité primaires des microalgues pélagiques, des micro/macroalgues benthiques et des microalgues sympagiques, subit des variations annuelles et régionales très importantes. À cela viennent s'ajouter les perturbations dues aux glaciers qui sont nombreux sur ces côtes. Cependant, toutes ces conditions sont impactées par le changement climatique, qui est particulièrement intense en Péninsule Antarctique. Ce mémoire porte sur l'étude des réseaux trophiques au sein de ces écosystèmes benthiques. Il a comme objectif, de comprendre comment ces réseaux trophiques changent entre des habitats proches, entre autres à différentes distances d'un glacier. L'expédition TANGO, en 2023, a récolté des échantillons des organismes présents sur trois sites de Dodman Island et deux sites de Blaiklock Island. Pour répondre à cette question, les échantillons de producteurs et consommateurs récoltés sur ces sites ont été analysés via le prisme des isotopes stables du carbone, de l'azote et du soufre.

Les valeurs obtenues par cette technique ont d'abord servi à caractériser la structure des réseaux trophiques des communautés présentes sur chaque site étudié. Nos résultats ont montré qu'à Dodman Island les deux réseaux trophiques les plus proches du glacier, étaient plus simples et les organismes avaient des habitudes alimentaires moins divergentes. Les sites de Blaiklock étaient plus semblables entre eux.

De plus, ces mêmes traceurs ont été utilisés pour calculer les ellipses standards correspondant aux niches trophiques des principales guildes trophiques. À Dodman, tous les consommateurs avaient des niches plus réduites dans le site le plus près du glacier par rapport au plus éloigné, sauf pour les suspensivores. À Blaiklock, les niches trophiques ne changeaient pas fortement entre les deux sites.

Enfin, toujours avec ces mêmes données, le régime alimentaire sur les différents sites de deux consommateurs primaires, *Nacella concinna* et les *Terebellidae*, a été investigué. Grâce à l'utilisation de modèles de mélange. Il apparaît ainsi que les *Terebellidae* consomment moins de débris de macroalgues près du glacier à Dodman. *N. concinna* adapte également son régime aux conditions présentes, en se nourrissant d'Ochrophytes où elles sont présentes et de sources alternatives ailleurs. Cependant, nous discutons des biais possibles quant à ces calculs et notamment l'omission de source lors de l'échantillonnage.

Les deux stations étudiées présentent des réseaux trophiques avec une structure semblables. Cependant, à Dodman, les consommateurs liés aux producteurs benthiques changent de régime alimentaire près du glacier. Ceci, induit une réduction de la taille de leurs niches trophiques, qui à son tour cause une simplification de

tout le réseau trophique. Ces observations ne se maintiennent pas à Blaiklock. Par conséquent, les réseaux trophiques côtier benthiques de la Péninsule Antarctique ne varient pas partout de la même manière en se rapprochant à un glacier.

Table des matières

Avant-Propos	1
Introduction	2
1) Océan Austral et Péninsule Antarctique.....	2
1.1. Généralités.....	2
1.2. Écosystèmes pélagiques et sympagiques	3
1.3. Ecosystèmes benthiques.....	4
1.4. Changement climatique.....	7
2) Réseaux trophiques Antarctiques.....	9
2.1. Généralité	9
2.2. Variations spatiales et temporelles	10
3) Objectifs et Question de Recherche	12
4) Approche isotopique	12
4.1 Généralités.....	12
4.2 Carbone	13
4.3 Azote	14
4.4 Soufre.....	14
4.5 Niches isotopiques	14
4.6 Modèles de mélange	15
Matériel et Méthodes	17
1) Sites.....	17
2) Échantillonnage	18
3) Préparation des Échantillons	20
4) Analyse.....	20
5) Méthodes statistiques	21
5.1. Statistiques	21
5.2. Diversité trophique	22
5.3. Modèles de mélange	22
Résultats	24
1) Diversité taxonomique par site	24
2) Diversité isotopique par site	24
2.1 Statistiques descriptives	24
2.2 Convex Hulls et métriques de Layman par site.....	34
2.3 Ellipses standards des guildes trophiques	36

3) Modèles de mélange.....	39
Discussion	42
1) Structure du réseau trophique.....	42
1.1 Dimension horizontale ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{34}\text{S}$)	42
1.2 Dimension verticale ($\delta^{15}\text{N}$).....	43
1.3 Métriques de Layman.....	44
2) Niches trophiques des guildes trophiques	46
3) Régime alimentaire des consommateurs primaires	47
4) Conclusion.....	48
Bibliographie	50

Liste des figures

Figure 1 Carte montrant les principales régions de l'Antarctique et de l'Océan Austral. Source: LIMA https://lima.usgs.gov/documents/LIMA_overview_map.pdf	2
Figure 2 Écosystème benthique antarctique, dominé par des animaux suspensivores (éponges, holothuries). Source : © TANGO expedition 2023, CC BY 4.0.....	5
Figure 3 Faune benthique antarctique. A : Le gastéropode <i>Nacella concinna</i> , B : L'isopode <i>Glyptonotus antarcticus</i> , C : L'oursin <i>Sterechinus neumayeri</i> , D : Une anémone. Source : © TANGO expedition 2023, CC BY 4.0.....	6
Figure 4 Carte des changements, en pourcentage par décennie, de la concentration moyenne annuelle de glace de mer dans l'Océan Austral, sur la période 1979-2013. Source: Turner <i>et al.</i> , 2015.....	8
Figure 5 Carte de la Péninsule Antarctique présentant les stations et les sites échantillonnés au sein de celles-ci, lors de l'expédition TANGO1. Encadré vert: Dodman Island, encadré bleu: Blaiklock Island. Source: © TANGO expedition 2023, CC BY 4.0.....	17
Figure 6 Vues générales des sites échantillonnés par l'expédition TANGO. A : Dodman Island, fond mou, site 2 (DI2). B : Dodman Island, forêt de macroalgues, sites 1 et 3 (DI1, DI3). C : Blaiklock Island site 1 (BL1). D : Blaiklock Island site 2 (BL2) Source : © TANGO expedition 2023, CC BY 4.0.	18
Figure 7 Echantillonnage des organismes benthiques. A : Quadrat. B : Tansect. Source: © TANGO expedition 2023, CC BY 4.0.	19
Figure 8 Diagramme représentant la diversité taxonomique de chaque site, dans chaque section : nombre et noms des espèces présentes dans les sites concernés.	24
Figure 9 Valeurs individuelles de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (en ‰), de tous les échantillons analysés, par site. Couleur : Guilde Trophique. Symbole : Espèce. (Voir matériel et méthodes concernant l'exclusion de certaines valeurs de $\delta^{13}\text{C}$).	30
Figure 10 Valeurs individuelles de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{34}\text{S}$, de tous les échantillons analysés, par site. Couleur : Guilde Trophique. Symbole : Espèce. (Voir matériel et méthodes concernant l'exclusion de certaines valeurs de $\delta^{13}\text{C}$).	31
Figure 11 Distributions globales (tous sites confondus) des rapports isotopiques des producteurs primaires. Les lettres regroupent les producteurs primaires ne montrant pas de différence significative entre eux, selon un modèle linéaire mixte avec le site comme facteur aléatoire et ensuite utilisation du test post-hoc de Tukey. 10a. $\delta^{13}\text{C}$, 10b. $\delta^{15}\text{N}$, 10c. $\delta^{34}\text{S}$	32
Figure 12 Distributions globales (tous sites confondus) des rapports isotopiques des consommateurs par guilde trophique. Les lettres regroupent les guildes ne montrant pas de différence significative entre elles, selon un modèle linéaire mixte avec le site comme facteur aléatoire et ensuite utilisation du test post-hoc de Tukey. 10a. $\delta^{13}\text{C}$, 10b. $\delta^{15}\text{N}$, 10c. $\delta^{34}\text{S}$	33

Figure 13 Graphique des valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ par espèce et par site, avec les convex-hull associées aux communautés de chaque site (couleur). Les espèces sont regroupées par guildes trophiques (symbole).	34
Figure 14 Distribution des valeurs de chaque métrique de Layman pour chaque site, obtenues par le modèle bayésien de SIBER. Point noir : mode. Cases grisées : intervalles de crédibilité 50%, 75% et 95% . Point rouge : valeur déterministe.....	36
Figure 15 Ellipses standard (incluant 40% des valeurs) par guildes trophiques par site, calculées sur base des compositions isotopiques individuelles de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (points). Couleurs : guildes trophiques.....	37
Figure 16 Estimation des aires des ellipses standard ($\%o^2$) de chaque guildes sur chaque site (SEA-B), par le modèle SIBER. Point noir : mode de SEA-B. Cases grisées : intervalles de crédibilité 50%, 75% et 95% de SEA-B. Point rouge : aire de l'ellipse standard corrigée pour les petits effectifs (SEAc).	38
Figure 17 Compositions du régime alimentaire de <i>Nacella concinna</i> sur les 5 sites étudiés, en haut sites de Blaiklock Island, en bas sites de Dodman Island. Proportions obtenues avec le modèle de mélange simmr. Ligne verticale : Mode. Case colorée : intervalle de confiance 95%.	40
Figure 18 Compositions du régime alimentaire des <i>Terebellidae</i> sur les 5 sites étudiés. BL1, BL2 sites de Blaiklock Island. DI1,DI2,DI3 sites de Dodman Island. Proportions obtenues avec le modèle de mélange simmr. Ligne verticale : Mode. Case colorée : intervalle de confiance 95%.	41

Liste des tableaux

Tableau 1 : Tableau des résultats obtenus par analyse des isotopes stables. Taxon : Taxon supérieur des espèces. *sources utilisées pour le modèle de mélange. Espèce : identification de l'espèce. Guildes : nom de la guildes trophiques. Source : source dans la littérature de l'appartenance à la guildes trophiques. Tissu : tissu échantillonné pour l'analyse des isotopes stables. Acidif : traitement d'acidification utilisé sur l'échantillon, Vap. : acidification aux vapeurs, Forte : acidification forte. Sites/Effectif : nombre d'individus par site par espèce. $\delta^{13}\text{C}\%o\pm\text{SD}$, $\delta^{15}\text{N}\%o\pm\text{SD}$, $\delta^{34}\text{S}\%o\pm\text{SD}$: composition isotopique du carbone, azote, soufre moyenne par site et par espèce (en %) ; \pm déviation standard ; * donnée de Gillies (2012) ; **donnée de Michel (2019). 27	
Tableau 2 Métriques de Layman calculées de manière déterministe pour chaque site.	35
Tableau 3 Pour chaque métrique de Layman calculée par méthode bayésienne, probabilité en % que la valeur d'un site soit supérieure à celle d'un autre.....	35
Tableau 4 Pour chaque guildes trophiques, probabilité en % que l'aire de l'ellipse standard calculée par SIBER, soit supérieure sur un site par rapport à un autre site.	39

Avant-Propos

L'Océan Austral entoure le continent antarctique et offre des conditions uniques dans lesquelles s'est développée une faune endémique diversifiée. Cependant, le réchauffement climatique pose un danger pour ces écosystèmes. La Péninsule Antarctique est une des régions du monde qui se réchauffe le plus rapidement et dans laquelle les conséquences sont déjà visibles. Deux de ces conséquences sont la perturbation de la dynamique de la glace de mer et la fonte des glaciers continentaux, qui entraînent des changements majeurs dans les conditions environnementales des eaux côtières.

Ce mémoire porte sur les écosystèmes côtiers benthiques antarctiques, situés à environ 15m de profondeur. Ceux-ci sont d'un intérêt particulier car ces endroits abritent une variété de communautés, comme des forêts de macroalgues, des grandes populations d'invertébrés sessiles ou des fonds meubles dominés par les bivalves et polychètes. Les organismes qui habitent ces milieux sont adaptés aux grandes variations saisonnières de production primaire que le climat antarctique impose. Cependant, on ne connaît pas encore les conséquences sur le long terme de changements rapides du climat sur ces écosystèmes.

Ce mémoire s'inscrit dans le contexte de la thèse de doctorat de Martin Dogniez au sein du projet TANGO (Brain-Be, Belspo). Celui-ci a comme objectif général de comprendre quels sont les points de bascule qui pourraient causer des changements de régime dans les écosystèmes côtiers benthiques antarctiques, en réponse au changement climatique. L'objectif plus spécifique de la première expédition TANGO en 2023, était d'étudier comment ce type de communautés, en Péninsule Antarctique, répondent à des régimes glaciaires contrastés. Cela passe, entre autres, par une meilleure compréhension de la structure des réseaux trophiques qui se développent au fond des fjords et baies glacières et de comment ceux-ci varient selon différents facteurs environnementaux

Introduction

1) Océan Austral et Péninsule Antarctique

1.1. Généralités

Le continent Antarctique se situe entre les latitudes 63° et 90° Sud (Figure 1), ce qui induit de faibles températures relativement constantes toute l'année, à l'inverse des conditions de luminosité qui fluctuent fortement de manière saisonnière (Knox, 2006). Il est bordé de tous les côtés par l'Océan Austral. Celui-ci est formé de trois bassins profonds (4-6km) correspondant aux océans Pacifique, Atlantique et Indien; la plateforme continentale Antarctique atteint de son côté des profondeurs plus importantes que les autres continents, à cause de la masse de glace présente sur le continent (Knox, 2006).

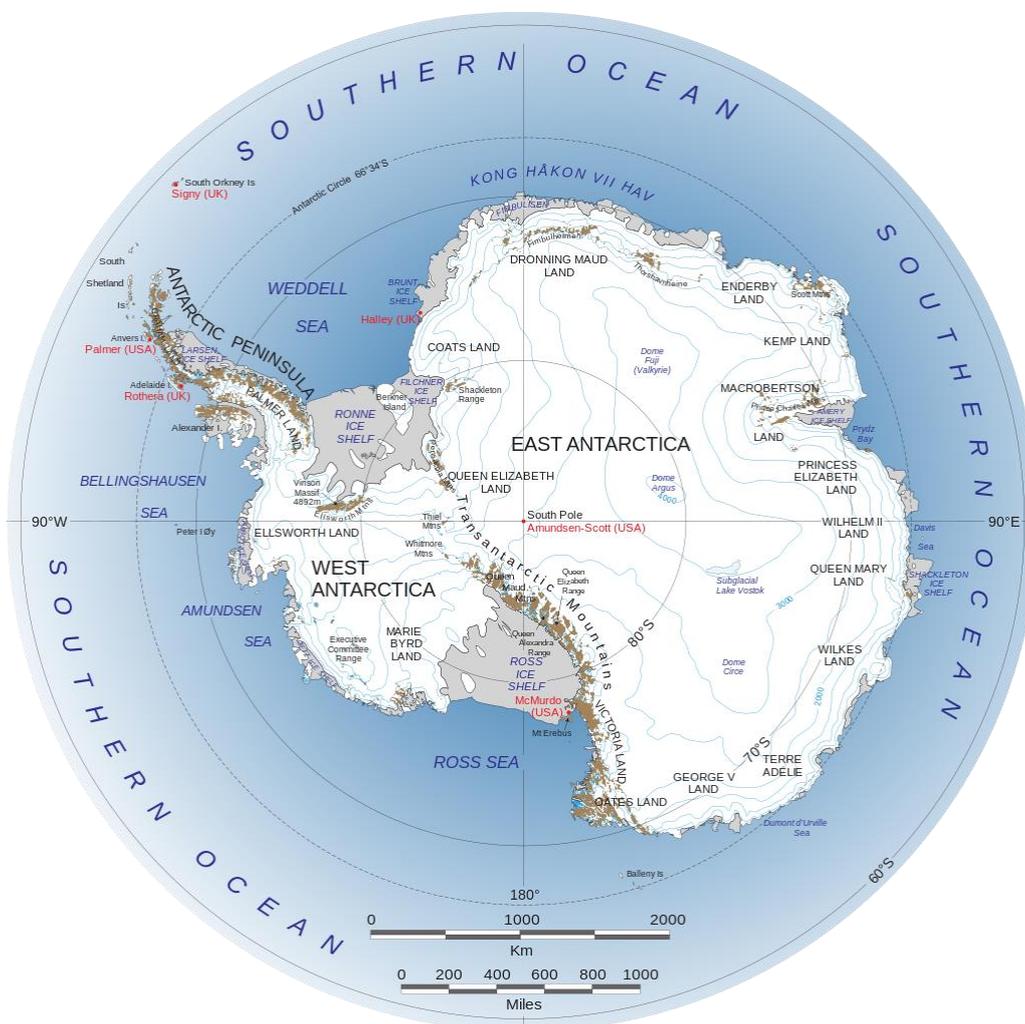


Figure 1 Carte montrant les principales régions de l'Antarctique et de l'Océan Austral. Source: LIMA https://lima.usgs.gov/documents/LIMA_overview_map.pdf

Les températures de l'eau de mer sont très faibles, elles varient entre un minimum en hiver correspondant à la température de gel -1,85 °C (variable selon la salinité) et un maxima en été de ~3 °C; la latitude et les saisons ayant un fort impact sur les températures (Barnes *et al.*, 2006). L'absence d'obstacles continentaux permet la

formation d'un courant circumpolaire allant d'ouest vers l'est (Knox, 2006). Celui-ci isole partiellement les eaux de l'Océan Austral, ce qui empêche les échanges biologiques avec des eaux plus tempérées mais favorise les migrations au sein de la région australe; il y a donc un fort endémisme, mais certaines espèces sont présentes sur tout le pourtour de l'Antarctique (Griffiths *et al.*, 2009). Le continent Antarctique est couvert d'une calotte et de glaciers. Ceux-ci vont jusqu'à s'étendre sur la mer dans certaines régions, comme les mers de Weddell et de Ross. A ces endroits, elles forment de très étendues et épaisses - entre 200-800m- plateformes de glace flottante desquelles se détachent des icebergs (Knox, 2006). Dans l'ouest de la Péninsule Antarctique, les glaciers sont plus réduits et produisent moins de glace flottante (Pritchard & Vaughan, 2007). Les eaux de surface de l'Océan Austral atteignent des températures négatives en hiver, ce qui provoque le gel de la surface de la mer. La plupart de cette glace de mer se désagrège et fond au printemps dans l'ouest de la Péninsule Antarctique. Elle persiste et s'accumule cependant sur plusieurs années dans des régions comme les mers de Weddell et Ross (Knox, 2006). La glace de mer structure les communautés biologiques et offre des niches écologiques particulières au sein de la glace et en dessous de celle-ci. Les organismes vivants ainsi associés à la glace de mer sont réunis sous l'appellation « sympagique » (Eicken, 1992). La glace sert de substrat pour les algues sympagiques, qui peuvent être une importante source de nourriture pour les organismes pélagiques et benthiques (Kohlbach *et al.*, 2018; Michel *et al.*, 2019). La sédimentation dans ces environnements est aussi particulière par rapport aux autres plateformes continentales. Une composante importante des sédiments sont les coquilles carbonatées, surtout d'échinodermes ($\pm 50\%$) et bivalves (Hauck *et al.*, 2012), ainsi que les frustules siliceuses des diatomées. Les apports fluviaux sont absents ou très faibles, la plupart des sédiments terrestres sont d'origine glaciaire. Les plateformes de glace et icebergs transportent des sédiments même de très grande taille, et les relâchent en mer lorsqu'ils fondent. Par conséquent, les sédiments sont mal triés, des graviers et rochers peuvent être présents dans des zones de sédiments fins (Dunbar *et al.*, 1985).

1.2. Écosystèmes pélagiques et sympagiques

L'Océan Austral est caractérisé par d'assez faibles quantités de phytoplancton en moyenne. En général, la concentration de chlorophylle n'excède pas 0,5 mg/m³. Cependant, une forte variabilité spatiale et temporelle est présente, marquée par des blooms saisonniers lors desquels des valeurs de chlorophylle supérieures à 25 mg/m³ peuvent être observées. La productivité est également plus importante près des côtes qu'en pleine mer (El-Sayed, 1984; Hayes *et al.*, 1984). Cependant, le phytoplancton n'est souvent pas limité par les nutriments, ceux-ci étant présents en quantité suffisante même après les blooms (Hayes *et al.*, 1984), à l'exception du fer qui est souvent limitant (Boyd *et al.*, 2007). La production primaire planctonique est principalement contrôlée par l'accès à la lumière, qui est absente en hiver et peut être en excès en été causant de la photo-inhibition dans le phytoplancton (El-Sayed, 1984). La température est aussi un facteur important. En effet, les algues antarctiques sont adaptées aux basses températures, elles ne supportent donc pas les températures supérieures à 10°C, et leur optimum de croissance est inférieur à 5 °C (El-Sayed, 1984). Le phytoplancton antarctique est diversifié. 109 espèces (et sous-espèces) de microalgues ont été décrites dans la partie atlantique de l'Océan

Austral. La plupart de celles-ci sont des diatomées (80%) ou des dinoflagellés (18%) (Kasyan *et al.*, 2022). Les diatomées sont responsables de la plupart des blooms et la plupart des espèces présentes dans l'Océan Austral sont coloniales. (Knox, 2006).

Les microalgues se développent aussi sous la surface de la glace dans l'habitat sympagique. Celles-ci peuvent y être abondantes. En moyenne, la concentration de chlorophylle dans le milieu sympagique Antarctique est de 133 mg/m² (Thomas & Dieckmann, 2003). En plus de l'habitat présent à l'interface glace-eau, les microalgues peuvent coloniser les fractures et pores de la glace. Ce milieu permet aux algues d'être plus protégées des herbivores, et d'obtenir une quantité de lumière plus importante et stable que dans la colonne d'eau. Cependant, ces espèces doivent faire face à des plus faibles températures et des salinités plus élevées (Eicken, 1992). Même si les deux habitats sont assez différents, les communautés de microalgues sympagiques et pélagiques ont une composition similaire. Ceci est probablement dû au fait que ces communautés sont fortement interconnectées et que d'importants échanges sont présents entre elles. D'un côté, le phytoplancton est piégé au sein de la glace lors de la formation de celle-ci, et peut ensuite s'y développer. De l'autre, les algues sympagiques sont libérées dans la colonne d'eau lors de la fonte, ce qui peut fournir une population de base pour les blooms (Knox, 2006). Par exemple, dans l'ouest de la Péninsule Antarctique, l'haptophyte *Phaeocystis antarctica* se développe en grande quantité au sein de la glace au printemps. Ces populations vont survivre à la fonte et coloniser la colonne d'eau dans un second temps (Selz *et al.*, 2018).

Le krill, représenté principalement par l'espèce *Euphasia superba*, occupe une place centrale dans l'écosystème pélagique et sympagique. Les larves, avant la fonte de la glace, vivent souvent dans le milieu sympagique et se nourrissent des microalgues ainsi que du zooplancton qui vit dans ce milieu (Jia *et al.*, 2016). Les sources sympagiques peuvent constituer plus de 80% de leur alimentation lors de leur premier hiver (Kohlbach *et al.*, 2017). En été, les adultes se nourrissent principalement en filtrant le phytoplancton et, dans une moindre mesure, en capturant du zooplancton (Knox, 2006; Schmidt & Atkinson, 2016). En hiver, les adultes peuvent aussi se nourrir dans le milieu sympagique et benthique pour survivre au manque de production pélagique (Schmidt & Atkinson, 2016). Le krill participe aussi au couplage des parties pélagiques et benthiques de l'écosystème, surtout grâce à la sédimentation de leur fèces, qui vont engendrer un flux de carbone vers le benthos (Schnack-Schiel & Isla, 2005). Ceci constitue environ 35% de l'export de carbone de l'écosystème pélagique de l'Océan Austral (Belcher *et al.*, 2019).

1.3. Ecosystèmes benthiques

Plusieurs écosystèmes distincts sont observés au sein du benthos, selon le substrat mais également en fonction de la proximité aux glaciers et icebergs. Par exemple, localement, les icebergs vont affouiller le fond et détruire une grande partie de la faune présente sur place. Ceci peut avoir un fort impact sur la diversité locale des écosystèmes benthiques, surtout à faible profondeur et près de la côte. Dans ces zones, la plupart des aires sont impactées une fois ou plus par année (Barnes & Conlan, 2006). Cependant, des niveaux intermédiaires d'affouillement par la glace favorisent la coexistence de plusieurs communautés, qui se succèdent après la

perturbation, augmentant ainsi la diversité (Robinson *et al.*, 2021). Les espèces présentes vont également varier selon la région et la profondeur étudiée (Gutt, 2007).



Figure 2 Écosystème benthique antarctique, dominé par des animaux suspensivores (éponges, holothuries). Source : © TANGO expedition 2023, [CC BY 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

Dans le milieu côtier sublittoral, les substrats rocheux sont généralement dominés par les macroalgues ou par les animaux suspensivores sessiles, selon la disponibilité en lumière (Clark *et al.*, 2017) (Figure 2). Tous ces organismes se développent pour former des écosystèmes possédant des biomasses élevées estimée à environ 942 tC/km² en Péninsule Antarctique (Morley *et al.*, 2022). Les algues brunes forment des couvertures denses qui se succèdent avec la profondeur. Entre 5 m et 9 m de profondeur, le genre *Desmarestia* domine le milieu, tandis que plus en profondeur, *Himantothallus grandifolius* prend sa place. Sous les frondes de ces espèces, des plus petites Rhodophytes peuvent se développer, comme *Iridea cordata* (Knox, 2006). Sur les rochers se développent aussi des algues rouges corallinacées encroûtantes. Les fonds sont colonisés par des microalgues, comme des diatomées filamenteuses qui couvrent parfois des grandes surfaces dans l'ouest de la Péninsule Antarctique (Morales *et al.*, 2024). Cependant, dans la plupart des cas, celles-ci sont contrôlées par les animaux brouteurs, comme les amphipodes (Amsler *et al.*, 2012). Les macroalgues portent sur leurs frondes de nombreuses diatomées épiphytes, ainsi que des bryozoaires et hydrozoaires (Majewska *et al.*, 2013). Dans la faune sessile de ces fonds durs, on peut trouver nombreuses espèces d'éponges (Figure 2), tuniciers et cnidaires représentés notamment par des anémones (Figure 3.D). Par exemple, dans l'ouest de la Péninsule Antarctique, on peut trouver les éponges du genre *Mycale* et le tunicier *Cnemidocarpa verrucosa*. Les

gastéropodes sont aussi nombreux dans ces milieux, on peut trouver *Margarella* spp. ou la patelle *Nacella concinna* (Figure 3.A) (Morales *et al.*, 2024).

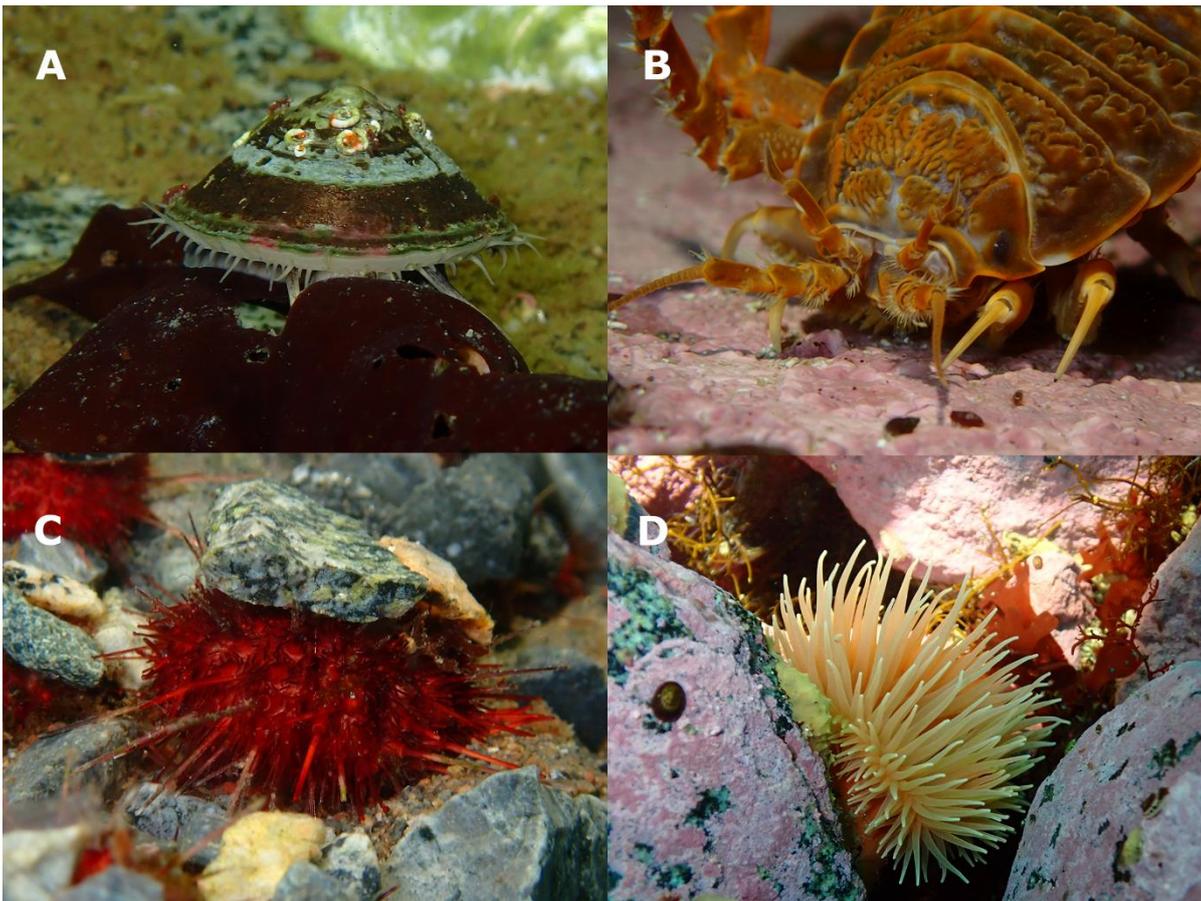


Figure 3 Faune benthique antarctique. A : Le gastéropode *Nacella concinna*, B : L'isopode *Glyptonotus antarcticus*, C : L'oursin *Sterechinus neumayeri*, D : Une anémone. Source : © TANGO expedition 2023, [CC BY 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

Sur les fonds meubles, les macroalgues sont généralement absentes (mais voir ci-dessous), tout comme la plupart des invertébrés sessiles. Dans ces environnements, on observe plutôt un grand nombre de bivalves, comme *Adamussium colbecki*, et des polychètes, représentés par des nombreux *Terebellidae* (Gambi *et al.*, 1997; Knox, 2006). La diversité de ces fonds meubles est assez élevée, mais la densité d'individus peut être très variable : de 464 à 16 000 individus/m² en Péninsule Antarctique (Vause *et al.*, 2019). Les espèces ayant besoin d'un support solide peuvent quand même parfois être trouvées, grâce à la présence éparse de rochers relâchés par les icebergs, ce qui permet de relier les différents écosystèmes côtier (Grimes *et al.*, 2023).

Le benthos de l'Océan Austral possède une très haute diversité d'échinodermes (Clarke, 2008). En Péninsule Antarctique, les espèces dominantes en termes de biomasse incluent l'oursin *Sterechinus neumayeri* (Figure 3.C), l'ophiure *Ophionotus victoriae*, l'holothurie *Heterocucumis steineni* et l'étoile de mer *Odontaster validus* (Knox, 2006; Morales *et al.*, 2024). D'autres organismes typiques des côtes antarctiques sont les pycnogonides géants, notamment ceux du genre *Colossendeis*, qui dans le reste du monde sont restreints aux milieux profonds. Ceux-ci sont des prédateurs opportunistes, surtout de mollusques et cnidaires (Moran *et al.*, 2018). Une autre espèce de grand arthropode présente en Antarctique est l'isopode prédateur et nécrophage

Glyptonotus antarcticus (Figure 3.B). Celui-ci est important dans ces milieux, par exemple en servant de support à des bryozoaires épizootiques (Key Jr & Barnes, 1999). Toutes les communautés benthiques antarctiques se distinguent aussi par l'absence de prédateurs durophages, comme des crabes ou les raies. C'est une des raisons qui permet entre autres aux échinodermes de proliférer plus que dans les autres océans (Aronson *et al.*, 2009).

1.4. Changement climatique

Le changement climatique impacte toutes les régions du monde et l'Antarctique ne fait pas exception. L'Océan Austral côtier est fortement impacté par le changement climatique, qui cause une augmentation des températures principalement dans l'ouest de la Péninsule Antarctique (Turner *et al.*, 2005, 2014). Dans cette région, on observe un des réchauffements les plus rapides sur Terre, avec une augmentation de 1,5°C de la température de l'eau de surface depuis les années '50. L'étendue de la glace de mer et sa saisonnalité a aussi changé, mais avec une forte variabilité régionale. Dans l'ouest de la Péninsule Antarctique, la glace de mer a diminué depuis 1979 et sa saisonnalité est altérée, cette région perd plus de 5% de sa glace de mer en moyenne annuelle toutes les décennies (Figure 4). Ceci se manifeste par un retrait plus tôt d'un mois au printemps et surtout par retard de la formation de glace de presque deux mois en automne (Turner *et al.*, 2014). D'un autre côté, une augmentation était présente dans le reste de l'Océan Austral entre 2009 et 2016, notamment en mer de Ross où elle avait augmenté de 4,3% par décennie. Ces différences entre les régions de l'Antarctique sont attribuées à l'influence des vents et courants marins (Stammerjohn *et al.*, 2008; Turner *et al.*, 2015). Cependant la tendance globale s'est récemment inversée. Dans les dernières années, la glace de mer a diminué dans tout l'Océan Austral, avec un minimum de couverture de glace enregistré en été 2023 (Eayrs *et al.*, 2021; Purich & Doddridge, 2023).

D'un autre côté, en Péninsule Antarctique, une grande partie des plateformes de glace qui étaient présentes se sont désagrégées (Turner *et al.*, 2014). Le front de 87% des glaciers débouchant dans la mer est en retrait et le flux de glace de ceux-ci a accéléré de 12% en moyenne entre 1992 et 2005 (Pritchard & Vaughan, 2007). Cela augmente la quantité d'icebergs et accélère le flux des glaciers et donc l'apport d'eau douce à la mer (Turner *et al.*, 2014). Le fait que de plus en plus de glacier se terminent sur terre au lieu qu'en mer va aussi affecter les régimes de sédimentation et le mélange des eaux, changeant ainsi la quantité de nutriments et de lumière disponible pour le phytoplancton (Jones *et al.*, 2023).

Le changement climatique peut aussi favoriser l'invasion par des espèces de mers plus tempérées, qui peuvent mettre en péril ces écosystèmes. En effet, ces espèces augmentent les pressions de compétition et de prédation sur la faune native. Ce phénomène pose un danger accru en Péninsule Antarctique, à cause de la proximité de l'Amérique du Sud qui facilite la dispersion des espèces invasives, notamment via les zones profondes et les radeaux de macroalgues flottantes. L'introduction de prédateurs capables de briser des coquilles ou des squelettes calcaires (i.e. prédateur durophages) (e.g. décapodes) pourrait affecter fortement les échinodermes et autres taxa calcifiés (mollusques) (Aronson *et al.*, 2009). Par exemple, l'arrivée du crabe *Neolithodes*

yaldwyni, près de l'Ouest de la Péninsule Antarctique, a provoqué une forte diminution de la diversité et a complètement changé le type d'écosystème présent. Cependant, ceux-ci sont limités à certaines zones profondes. Pour le moment les plus faibles températures présentes sur la plateforme empêchent leur expansion (Smith *et al.*, 2011).

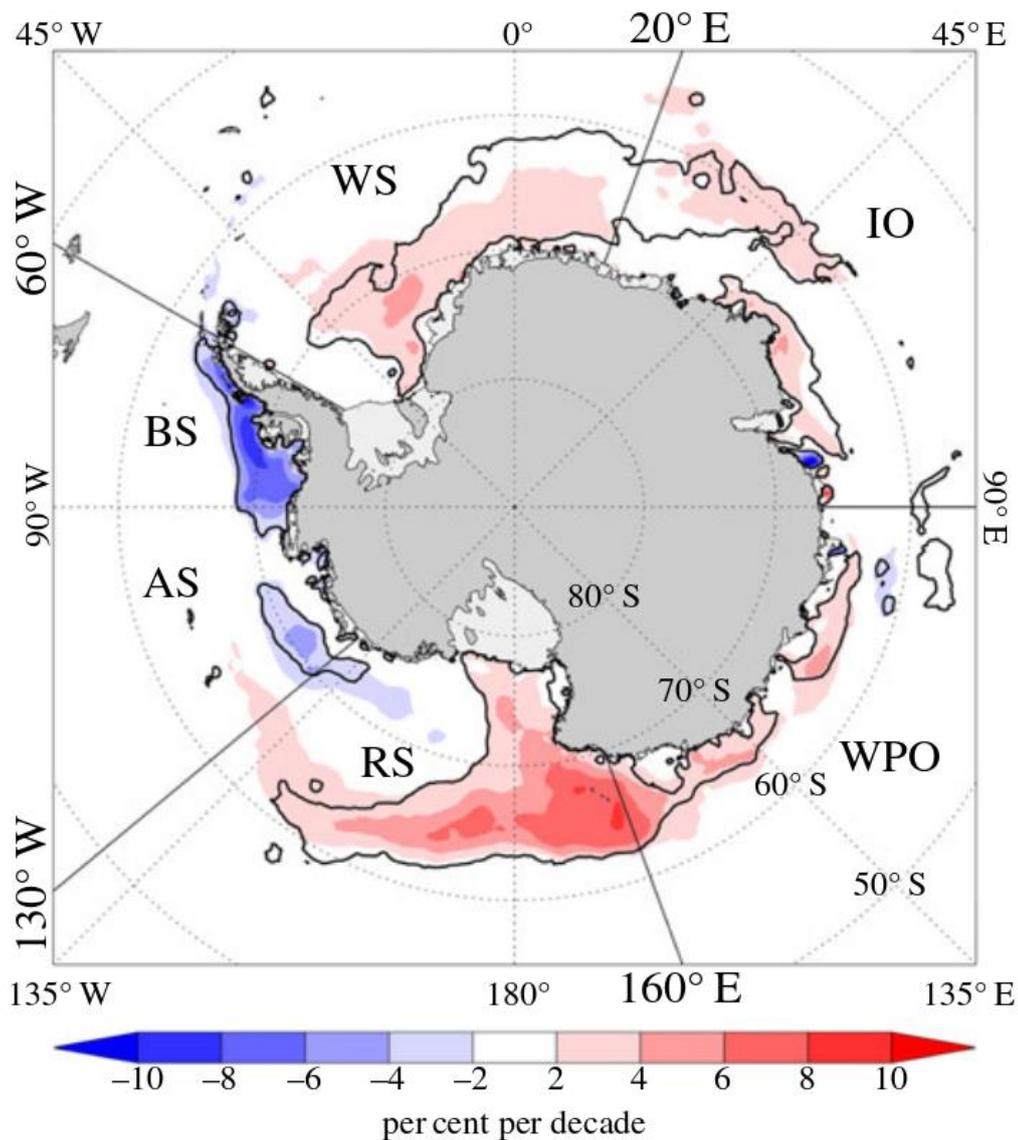


Figure 4 Carte des changements, en pourcentage par décennie, de la concentration moyenne annuelle de glace de mer dans l'Océan Austral, sur la période 1979-2013. Source: Turner *et al.*, 2015.

Le CO₂ d'origine anthropique cause aussi l'acidification des océans par sa dissolution dans l'eau de mer. Il est attendu que le pH moyen de l'océan passe de sa valeur préindustrielle de 8,2 à 7,8 avant la fin du siècle. Ceci aura un impact sur les taux de saturation d'aragonite et calcite dans la mer. L'Océan Austral, à cause de ses faibles températures, donc de sa plus haute capacité à dissoudre le CO₂, sera dans les premières zones du monde à être en sous-saturation d'aragonite (Feely *et al.*, 2009). Ceci va affecter les animaux antarctiques possédant des squelettes carbonatés. En effet, les coquilles du bivalve *Aequiyoldia eightsii* et de la patelle *N. concinna* sont fortement affaiblies par un pH de 7.4 (McClintock *et al.*, 2009).

2) Réseaux trophiques Antarctiques

2.1. Généralité

Les écosystèmes se structurent autour de réseaux trophiques (Pimm *et al.*, 1991). Ceux-ci sont basés sur des producteurs primaires, qui vont être la source de carbone et d'énergie pour les consommateurs primaires qui occupent la deuxième position trophique. Ces consommateurs vont être à leur tour la proie d'autres organismes, qui occupent donc une position trophique supérieure. Chaque organisme va consommer plus d'une source de nourriture et va être consommé par plus d'un organisme, formant un réseau trophique interconnecté (Pimm *et al.*, 1991).

La topologie du réseau trophique peut déterminer la probabilité d'extinction secondaire et est donc centrale à la compréhension de la robustesse d'un écosystème face à une perturbation (Staniczenko *et al.*, 2010). Les réseaux trophiques marins montrent en général une structure fortement interconnectée, ce qui les rend robustes face à une extinction, mais permet aussi aux perturbations de se répandre plus rapidement (Dunne *et al.*, 2004). De plus, une bonne connaissance de la structure des réseaux trophiques est nécessaire pour comprendre les flux d'énergie, matière et les changements de population dans les écosystèmes (McCann, 2011).

Les écosystèmes antarctiques sont caractérisés par différents producteurs primaires: les microalgues (pélagiques, sympagiques et benthiques) et les macroalgues benthiques (Gillies *et al.*, 2013). Ces sources de matière organique vont entrer dans le réseau trophique benthique par plusieurs voies (directement ou sous forme de débris), où elles vont être consommées en proportions différentes par chaque organisme (Zenteno *et al.*, 2019). Dans ces écosystèmes, les consommateurs primaires sont représentés principalement par des organismes dépositives, comme certains polychètes, ou suspensives comme des éponges et cnidaires. A ceux-ci viennent s'ajouter des organismes plutôt prédateurs, nécrophages ou détritivores comme des étoiles de mer (Gutt, 2007).

La plupart du carbone fixé par les macroalgues est consommé par des dépositives sous forme de débris (Dunton, 2001). En effet, les macroalgues vivantes sont protégées par des défenses chimiques. Par conséquent, les animaux brouteurs (gastéropodes, amphipodes) consomment plus les épiphytes sur les macroalgues (Amsler *et al.*, 2014). Ces herbivores nettoient les algues et celles-ci leur fournissent un support, il s'agit donc d'une forme de mutualisme. Cependant cette relation ne se maintient pas toujours, par exemple certains amphipodes (*Paradexamine fissicauda*) peuvent directement consommer les macroalgues et même séquestrer les défenses chimiques à leur avantage (Heiser *et al.*, 2020).

Sur des substrats plus meubles, les macroalgues sont absentes et il y a une plus grande abondance de dépositives (Vause *et al.*, 2019). En particulier, ces environnements sont caractérisés par une accumulation d'une "banque" de nourriture, sous forme de débris, pendant la saison productive du phytoplancton (Smith *et al.*, 2006). Des débris venant des forêts de macroalgues peuvent aussi être importés et contribuer au stock de nourriture (Fischer & Wiencke, 1992). Ceci permet aux dépositives de se nourrir aussi pendant l'hiver, même loin des zones productives (Smith *et al.*, 2006).

Dans ces écosystèmes, certaines espèces sont fortement connectées aux autres, comme *Adamussium colbecki* et *Sterechinus neumayeri*. Elles utilisent plusieurs sources de nourriture distinctes comme les algues sympagiques, la matière organique dans le sédiment et celle d'origine animale. Elles servent elles-mêmes de source de nourriture à d'autres espèces, reliant ainsi différentes parties du réseau trophique (Caputi *et al.*, 2024). Une perturbation pourrait vite se répandre à travers le réseau si elle affectait ces espèces (Caputi *et al.*, 2020). Ces écosystèmes seraient aussi très sensibles à la disparition des éponges, car de nombreuses espèces s'en nourrissent. Ceci aurait un impact sur la diversité de la plupart des clades présents (Mitchell *et al.*, 2020). La structure de ces écosystèmes est aussi très importante pour déterminer les flux de carbone dans l'Océan Austral. En effet, l'importance relative des interactions trophiques détermine si le carbone qui atteint le fond est recyclé ou stocké dans les sédiments (Brandt & Gutt, 2011).

2.2. Variations spatiales et temporelles

Les conditions climatiques influencent fortement les écosystèmes antarctiques. Dans ces derniers, la production primaire est caractérisée par une forte saisonnalité, à la fois dans les écosystèmes pélagiques et benthiques (Knox, 2006). La durée de la glace de mer et l'intensité du bloom algal d'été sont deux des facteurs saisonniers qui impactent le plus à la structure des réseaux trophiques antarctiques (Cardona *et al.*, 2021). Ces réseaux trophiques subissent par conséquent des changements importants pendant l'année. La rupture de la glace de mer au printemps va provoquer une libération des algues sympagiques de leur support ce qui augmente drastiquement la quantité de nourriture par apport à l'hiver pendant lequel peu de ressources sont disponibles. Dans la mer de Ross, ceci va induire un changement structurel du réseau qui va être moins interconnecté après la débâcle de la glace (Caputi *et al.*, 2020). De plus, certains organismes vont adopter une niche trophique plus spécialisée avec l'augmentation des ressources qui survient après la fonte (Caputi *et al.*, 2020). Par exemple, en été, *A. colbecki* se spécialise dans les ressources pélagiques et *S. neumayeri* se nourrit plus d'algues sympagiques. Leurs niches trophiques vont être plus étroites par apport à la mauvaise saison (Calizza *et al.*, 2018). D'un autre côté, au sein des espèces qui montrent globalement une haute diversité trophique, tous les individus ne vont pas avoir un régime représentatif de cette diversité. Ceux-ci, vont se nourrir préférentiellement d'une ressource particulière, améliorant ainsi son exploitation tout en réduisant la compétition intraspécifique qui pourrait leur être défavorable (Caputi *et al.*, 2024).

En Terre Adélie, une persistance anormale de la glace de mer sur plusieurs années a causé une simplification du réseau trophique et un changement de tout l'écosystème (Michel *et al.*, 2019). Cependant, contrairement au cas précédent, la position trophique des consommateurs a diminué. Les échinodermes omnivores sont notamment passés à un régime alimentaire plus herbivore, ce qui souligne leur plasticité trophique face à une diminution des proies animales. De plus, ici, les algues sympagiques étaient la composante principale du régime d'un grand nombre d'espèces. Ce fait n'est pas courant dans ces écosystèmes. Cela pourrait être

expliqué par leur abondance suite à la persistance de la glace, et elles pourraient être préférées grâce à leurs meilleures valeurs nutritionnelles (Michel *et al.*, 2019).

Similairement, dans l'ouest de la Péninsule Antarctique sur des sites avec une plus grande couverture de glace (associés à des plus hautes latitudes ou une proximité à la côte), il y a une contraction de la chaîne trophique, qui est causée par différents processus. Premièrement, par une diminution de la diversité des consommateurs. Deuxièmement, par une augmentation du niveau trophique des consommateurs primaires, car la matière dont ils vont se nourrir va subir plus de remaniement par des bactéries. Troisièmement, par le fait que moins de ressources sont disponibles et que les macroalgues sont moins diversifiées quand la glace est plus abondante. Tout ceci provoque une réduction de la taille des niches trophiques des consommateurs. (Iken *et al.*, 2023). D'autres facteurs climatiques peuvent affecter ces communautés. Des températures plus élevées, causées par le réchauffement climatique, vont augmenter la fonte des glaciers et affecter la structure du réseau trophique. Ces processus ont un impact notamment sur la composition et l'abondance du phytoplancton. En effet, la production primaire diminue si la couverture de glace de mer est moindre en hiver (Rozema *et al.*, 2017). D'un autre côté, la diminution de salinité qui s'ensuit permet aux cryptophytes de remplacer les diatomées. Par conséquent, certains types de zooplancton vont proliférer au détriment autres (Moline *et al.*, 2004). Cela va notamment favoriser une prolifération des salpes qui, étant des filtreurs pélagiques obligatoires, vont profiter des conditions plus ouvertes. Celles-ci rentrent ensuite en compétition avec le krill, car celui-ci n'a plus accès aux algues sympagiques. Les populations de krill vont par conséquent diminuer lors des années avec peu de glace de mer (Loeb *et al.*, 1997). Ceci impacte donc la production pélagique, ce qui a probablement aussi un effet sur les écosystèmes benthiques.

Une variabilité peut aussi être observée à plus petite échelle. Dans l'ouest de la Péninsule Antarctique, différents écosystèmes se succèdent dans une même zone à différentes distances d'un glacier en fonte. Ils y sont exposés à des apports de sédiments et d'eau douce différents. Ce gradient environnemental, a un impact sur les sources de nourritures disponibles pour les suspensivores (Alurralde *et al.*, 2020). Ce processus pourrait perturber toute la structure du réseau trophique. Ensuite, près du glacier, l'augmentation de la turbidité et de la sédimentation cause la diminution de la production primaire des fonds meubles. En effet, les diatomées benthiques souffrent du manque de lumière et de l'ensevelissement. Les organismes qui s'en nourrissent, comme *A. eightsii*, en sont négativement impactés. D'autres, comme le bivalve *Laternula elliptica*, supportent en revanche mieux les conditions près du glacier. La nutrition de cette espèce se base en effet plus sur le phytoplancton que les microalgues du sédiment. Ces changements causent une diminution des flux totaux de carbone de l'écosystème (Braeckman *et al.*, 2024). D'un autre côté, le retrait des glaciers expose de nouvelles parties du benthos de cette région. Les sites les plus récemment libérés, donc plus proches du glacier, sont soumis à des conditions différentes de ceux libérés précédemment. Une des conséquences pour le réseau trophique est qu'elles supportent des espèces avec des niches trophiques plus larges. Cela pourrait être dû aux

faits que ces espèces sont plus généralistes, ou que des sources plus diversifiées sont disponibles, comme plus d'algues sympagiques. Les habitats nouvellement colonisés vont également abriter des réseaux trophiques moins redondants (peu d'espèces ont une niche trophique similaire), car moins d'espèces auront eu le temps de coloniser ces endroits et le haut niveau de perturbations causé par l'affouillement des icebergs empêche certaines de s'installer (Pasotti *et al.*, 2015). Par exemple, l'étoile de mer *Odontaster validus* a une niche trophique plus réduite à l'intérieur d'un fjord de l'île du Roi-George. L'une des raisons de cette contraction, serait ainsi la possibilité pour les individus proches de l'ouverture du fjord d'exploiter des ressources plus diversifiées. De plus, la superposition entre la niche d'*O. validus* et celle d'une autre espèce d'étoile de mer, *Diplasterias brandti*, semble moins importante dans la partie intérieure du fjord. Cela pourrait également venir de la plus faible abondance et diversité de proies dans la zone intérieure, ce qui pousse les deux espèces à consommer des proies différentes (Le Bourg *et al.*, 2021).

3) Objectifs et Question de Recherche

L'objectif de ce travail est de comparer l'écologie trophique de différents écosystèmes benthiques côtiers de l'ouest de la Péninsule Antarctique, en se focalisant sur des sites de latitude et de distance aux glaciers différentes, ainsi que sur des sites ayant des substrats différents. Plus précisément, il s'agit de déterminer comment la structure du réseau trophique, ainsi que les sources de nourritures et niveau trophique des organismes étudiés, change entre les sites étudiés. Ceci pourrait permettre de mieux comprendre l'impact du changement climatique sur ces écosystèmes, en étudiant des environnements semblables mais sujets à des conditions de couverture de glace de mer et température différentes.

Cela amène plusieurs questions :

1. Comment la structure des réseaux trophiques des varie-t-elle entre des habitats différents ?
2. La niche trophique des principales guildes trophiques varie-t-elle entre des habitats différents ?
3. Le régime alimentaire de deux espèces de consommateurs primaires communs à tous les sites, varie-t-il entre des habitats différents ?

Pour répondre à ces questions, l'analyse par les isotopes stables a été utilisée, car elle permet potentiellement d'obtenir des informations à la fois sur la structure globale du réseau trophique, sur la niche trophique occupée par les guildes trophiques ainsi que sur leur régime alimentaire.

4) Approche isotopique

4.1 Généralités

L'analyse des isotopes stables est largement utilisée en écologie trophique, pour entre autres déterminer la composition du régime alimentaire d'espèces (Lepoint *et al.*, 2020; Michel *et al.*, 2019; Zenteno-Devaud *et al.*, 2022), déterminer leur position trophique (Michel *et al.*, 2019; Post, 2002) et pour en général mieux

comprendre les réseaux trophiques (Gillies *et al.*, 2013; Wada *et al.*, 1991). Cette technique a entre autres comme avantage de refléter l'alimentation des organismes sur une période plus ou moins longue en fonction du tissu analysé, à l'inverse par exemple de l'analyse des contenus stomacaux qui donnera une vue plus immédiate de cette alimentation (Boecklen *et al.*, 2011).

Chaque élément chimique peut être trouvé dans la nature sous forme de différents isotopes, contenant un nombre de neutrons différent mais un nombre de protons commun. Ils ont donc une masse différente. Une partie de ceux-ci sont stables, contrairement aux radioisotopes qui se désintègrent et ont donc une vie limitée (Strominger *et al.*, 1958). Le plus souvent, l'isotope stable le plus léger est de loin le plus abondant. Les rapports isotopiques sont pour cela le plus souvent exprimés comme le ratio R de l'isotope lourd sur l'isotope léger (Fry, 2006). Les rapports isotopiques sont généralement exprimés en notation δ , qui est calculée via la formule suivante :

$$\delta = [(R_{\text{ECHANTILLON}} - R_{\text{STANDARD}}) / R_{\text{STANDARD}}] * 1000$$

Ici $R_{\text{ECHANTILLON}}$ est le rapport isotopique mesuré dans l'échantillon, R_{STANDARD} est la composition isotopique de la référence internationale pour l'élément d'intérêt. L'équation étant multipliée par 1000 pour ne pas avoir des valeurs trop petites, δ est donc exprimé en ‰.

Les isotopes stables d'un même élément vont avoir en grande partie les mêmes propriétés. Cependant, leur différence de masse va affecter la vitesse et l'énergie nécessaire pour certaines réactions chimiques et processus physiques, dont les changements d'états (Fry, 2006). Les rapports isotopiques des substrats et produits vont donc être différents. Ce fractionnement isotopique (noté Δ), va résulter en des différences de rapports isotopiques entre différentes parties de la biosphère. Ceci va induire des différences dans la composition isotopique des sources de nourriture, en fonction à la fois de leur nature mais aussi de leur environnement (Fry, 2006). La composition isotopique du consommateur dépend donc du mélange des compositions isotopiques de ses sources de nourriture, auquel vient s'ajouter le fractionnement net dû au métabolisme du consommateur (DeNiro & Epstein, 1978).

4.2 Carbone

Le carbone possède deux isotopes stables, ^{13}C et ^{12}C , ce dernier étant le plus léger et abondant. À cause des différences de fractionnement entre organismes photosynthétiques, ceux-ci vont avoir des $\delta^{13}\text{C}$ différents entre eux. Par exemple les algues antarctiques ont des $\delta^{13}\text{C}$ distincts. Les microalgues pélagiques ont des valeurs comprises entre -27‰ et -24‰, tandis que celles benthiques entre -24‰ et -21‰ (Iken *et al.*, 2023) et celles sympagiques entre -20‰ et -5‰ (Gillies *et al.*, 2012). On peut aussi différencier les espèces de macroalgues, celles-ci ayant un $\delta^{13}\text{C}$ pouvant varier de -35‰ à -20‰ (Iken *et al.*, 2023). En ce qui concerne les consommateurs, leur $\delta^{13}\text{C}$ dépendra principalement du mélange de ses sources de nourriture, car le fractionnement isotopique net du carbone entre un consommateur et sa nourriture (i.e. enrichissement

trophique) est souvent proche de 0 ‰ (Peterson & Fry, 1987). Par exemple, Iken *et al.*, 2023 ont mesuré, en Péninsule Antarctique, pour l'éponge *Dendrilla antarctica* un $\delta^{13}\text{C}$ de -23,5‰, ce qui se rapproche du phytoplancton qui lui sert de nourriture. Le $\delta^{13}\text{C}$ est donc utile pour comprendre quels sont les producteurs primaires à la base de la chaîne trophique au sein de laquelle se trouve un organisme.

4.3 Azote

Comme le carbone, l'azote possède deux isotopes stables : ^{15}N et ^{14}N . Ici aussi, le plus léger est le plus abondant. Le $\delta^{15}\text{N}$ varie à la fois selon la source d'azote de l'organisme mais aussi selon la position trophique. En effet, le fractionnement net de l'azote est généralement positif car l'azote excrété par les animaux est enrichi en ^{14}N (Peterson & Fry, 1987). En moyenne, en milieu aquatique, le fractionnement est de +2.3‰. Cependant, il est variable selon les organismes considérés et le type de régime alimentaire (McCutchan Jr *et al.*, 2003). Il est possible d'utiliser des modèles de mélange simples pour pouvoir calculer la position trophique (Hobson & Welsh, 1992 ; Post, 2002) ou des algorithmes itératifs bayésiens pour obtenir des distributions de probabilités postérieures de la position trophique (Quezada-Romegialli *et al.*, 2018).

4.4 Soufre

L'analyse des isotopes stables du soufre porte sur le rapport entre ^{34}S et ^{32}S ; les autres isotopes stables sont trop peu abondants. Le $\delta^{34}\text{S}$ dépend en grande partie du cycle du soufre inorganique. Il va varier dans les différents stocks de soufre dans la colonne d'eau ou les sédiments. Ceci est principalement causé par le fractionnement dû aux réactions réalisées par les bactéries réductrices/oxydatrices des composés de soufre (Fry, 2006). Chez les consommateurs, comme le $\delta^{13}\text{C}$, le $\delta^{34}\text{S}$ varie selon les sources de nourriture à la base de la chaîne trophique d'un organisme, mais avec encore moins de fractionnement net (Peterson & Fry, 1987). Dans certains écosystèmes, comme les herbiers à angiospermes marines, il est plus efficace pour discriminer les différentes sources entre elles que le carbone (Connolly *et al.*, 2004). Associer le $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{34}\text{S}$ permet d'avoir une idée plus précise du mélange de sources de nourriture dans le régime d'un organisme.

4.5 Niches isotopiques

Au sein d'une population ou d'une espèce, la variabilité des compositions isotopiques des consommateurs est utilisée pour caractériser la niche isotopique de cette population ou espèce, ce qui permet d'obtenir des informations sur la niche écologique (en particulier la dimension trophique et, parfois, habitat de cette niche) (Bearhop *et al.*, 2004, Newsome *et al.*, 2007, Layman *et al.*, 2007). Plusieurs auteurs ont développé des métriques basées sur ces variabilités isotopiques. On peut par exemple comparer comment ces niches sont impactées par la disponibilité des ressources et des changements de l'habitat (Newsome *et al.*, 2007). Pour ce faire, différents outils sont utilisés, basés sur la distribution des organismes dans l'espace isotopique, formé habituellement par les axes du $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$. En premier lieu on peut opter pour l'utilisation du "convex hull" qui, dans l'espace isotopique, est le plus petit polygone convexe entourant les points pour lesquels on veut

analyser la niche isotopique (Layman *et al.*, 2007). Cette approche est généralement utilisée pour comparer différentes communautés entre elles (Cardona *et al.*, 2021). Les valeurs utilisées sont les rapports isotopiques moyens de chaque espèce (ou groupe fonctionnel) composant la communauté étudiée. À partir de l'approche par convex hull, des métriques, dites métriques de Layman, sont calculées de manière géométrique sur le polygone (Layman *et al.*, 2007). Les deux premières métriques sont les gammes de $\delta^{15}\text{N}$ (NR) et $\delta^{13}\text{C}$ (CR); qui respectivement informent sur la variabilité de position trophique et de source de nourriture. Ensuite, l'aire du polygone (TA) permet d'obtenir un proxy de la diversité trophique du groupe analysé. La distance au centroïde (CD) informe sur l'abondance d'habitudes alimentaires extrêmes au sein du polygone. La distance moyenne (MNND) au plus proche voisin est plus élevée quand il y a une forte divergence dans les niches trophiques des organismes. Enfin, la déviation standard de la distance au plus proche voisin (SDNND), augmente quand le polygone n'est pas rempli par les points de manière homogène; ce qui signifie qu'il existe des sous-groupes séparés au sein de la communauté (Layman *et al.*, 2007).

Une autre approche est d'utiliser des ellipses standard au lieu des polygones (Jackson *et al.*, 2011). L'aire de ces ellipses peut être calculée; cette valeur représente alors la niche centrale d'une communauté, d'une espèce ou d'un groupe d'individu (classe d'âge par exemple). D'un autre côté, l'aire de recouvrement entre plusieurs ellipses peut informer sur le recouvrement de niche trophique et la compétition trophique potentielle entre espèces ou groupes d'individus (Jackson *et al.*, 2011; Lejeune *et al.*, 2018). Les métriques d'ellipse et de polygone peuvent être aussi calculées par inférence bayésienne, grâce au modèle SIBER, ce qui permet d'effectuer des analyses statistiques sur les résultats et d'obtenir une estimation de l'incertitude associée à ces valeurs (Jackson *et al.*, 2011). Par exemple, Le Bourg *et al.* (2021) montrent que le recouvrement des ellipses pour deux espèces d'étoiles de mer est plus élevé à l'extérieur d'un fjord par rapport à l'intérieur.

4.6 Modèles de mélange

Les modèles de mélange sont utilisés pour déterminer les contributions relatives de sources de nourriture qui composent le régime alimentaire d'un consommateur. Le modèle le plus simple calcule le mélange des sources de manière déterministe (Fry, 2006). Ceci grâce aux équations:

$$\begin{cases} \delta X_{cons} = p1 \times \delta X_{Source1} + p2 \times \delta X_{Source2} \\ p1 + p2 = 1 \end{cases}$$

Où $p1$ et $p2$ sont les proportions des deux sources de nourriture analysées, pour lesquels on peut obtenir une valeur en partant des rapports isotopiques du consommateur et des sources (Fry, 2006).

Cependant, ces modèles ne permettent de tenir compte que d'un nombre de sources limité (un de plus que le nombre de traceurs différents analysés) et ils ne permettent pas de tenir compte de l'incertitude sur les données. Pour cela, des modèles bayésiens ont été développés comme SIAR, SMMR ou encore MixSIAR (Parnell *et al.*, 2010; Stock *et al.*, 2018). Ces modèles calculent les proportions des sources dans l'alimentation de chaque consommateur un grand nombre de fois en faisant varier les paramètres initiaux. Ces modèles peuvent ainsi

tenir compte de l'incertitude présente sur les ratios isotopiques des consommateurs, des sources et des fractionnements isotopiques. Comme résultat, ils vont fournir des intervalles de confiance pour chaque source dans le régime de chaque espèce (Parnell *et al.*, 2010; Stock *et al.*, 2018). SIAR a par exemple été utilisé pour déterminer quelles classes de taille de l'hydrozoaire *Veella veella* étaient préférées par le gastéropode neustonique *Janthina globosa* (Lepoint *et al.*, 2020); ou encore pour estimer la contribution des différentes sources de nourriture dans le régime des organismes benthiques en terre Adélie (Michel *et al.*, 2019).

Tous ces modèles doivent au préalable ajuster les compositions isotopiques des consommateurs en tenant compte du fractionnement, pour qu'il ne biaise pas les résultats. De plus, après cet ajustement, les rapports isotopiques des consommateurs doivent être compris dans la gamme de valeurs des sources pour chaque traceur. Plus précisément, pour qu'une solution soit possible, les consommateurs doivent se trouver au sein du polygone convexe formé en reliant les sources (polygone de mélange). Dans le cas contraire il se pourrait qu'une source supplémentaire n'ait pas été échantillonnée (Phillips *et al.*, 2014).

Matériel et Méthodes

1) Sites

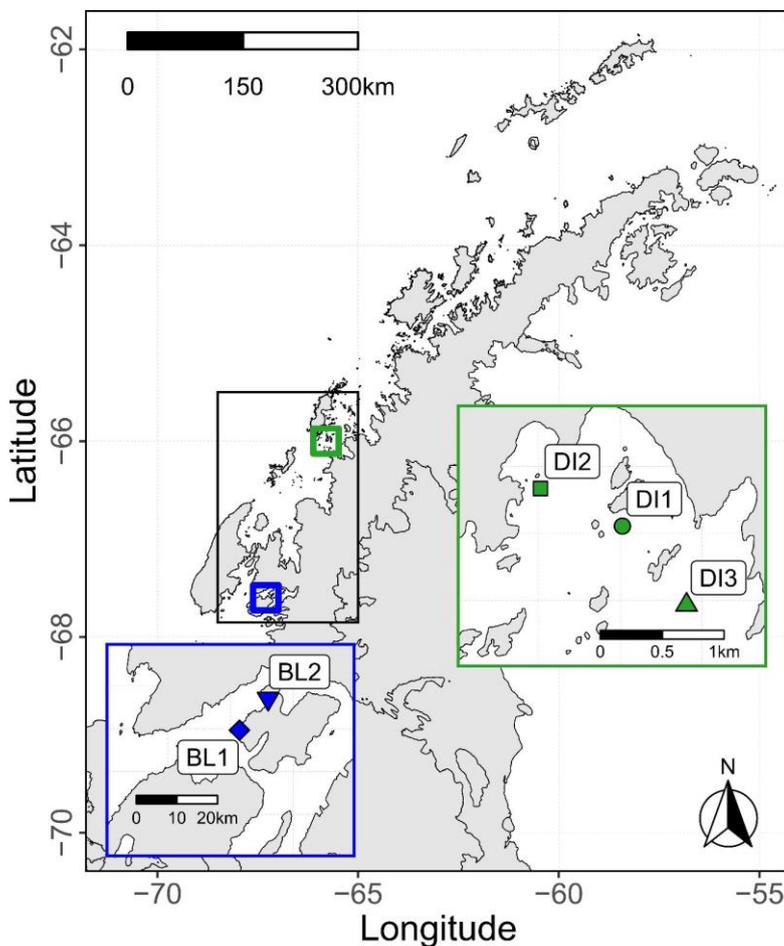


Figure 5 Carte de la Péninsule Antarctique présentant les stations et les sites échantillonnées au sein de celles-ci, lors de l'expédition TANGO1. Encadré vert: Dodman Island, encadré bleu: Blaiklock Island. Source: © TANGO expedition 2023, [CC BY 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Les échantillons utilisés ont été récoltés dans l'ouest de la Péninsule Antarctique lors de l'expédition TANGO1 entre février et mars 2023 (Danis *et al.*, 2023). L'échantillonnage s'est déroulé depuis le vaisseau de recherche R/V Australis. Deux stations ont été échantillonnées: Dodman Island (DI) entre le 18/02 et 25/02, Blaiklock Island (BL) entre le 26/02 et le 07/03. Les deux se trouvent dans l'Ouest de la Péninsule Antarctique mais à une latitude différente (Figure 5). De plus, chaque station comporte plusieurs sites placés à différentes distances de la côte, avec des régimes de glace de mer et sédimentation différents.

Dans la station de Dodman Island, trois sites proches ont été étudiés dans une baie avec une haute activité glaciaire. Ces sites étaient: deux forêts de macroalgues sur fond rocheux (DI1,DI3), ainsi qu'un site avec fond sédimentaire meuble (DI2). Ces trois sites se trouvaient dans un gradient de distance à un glacier dans l'ordre DI2, DI1, DI3.

Blaiklock Island comportait deux sites, situés dans un fjord. Le premier était caractérisé par un fond gravillonneux en pente faible recouvert d'une épaisse couche de sédiment, comportant une faible couverture de macroalgues rouges (BL1). Le second site (BL2), à la pente plus marquée, était quant à lui recouvert de gravier et de sédiments, avec une couverture en macroalgues quasiment absente. BL2 était le site le plus proche du glacier de Heim tandis que BL1 était proche de l'embouchure du fjord. BL1 comportait une plus haute turbidité et des sédiments plus fins (Danis *et al.*, 2023).

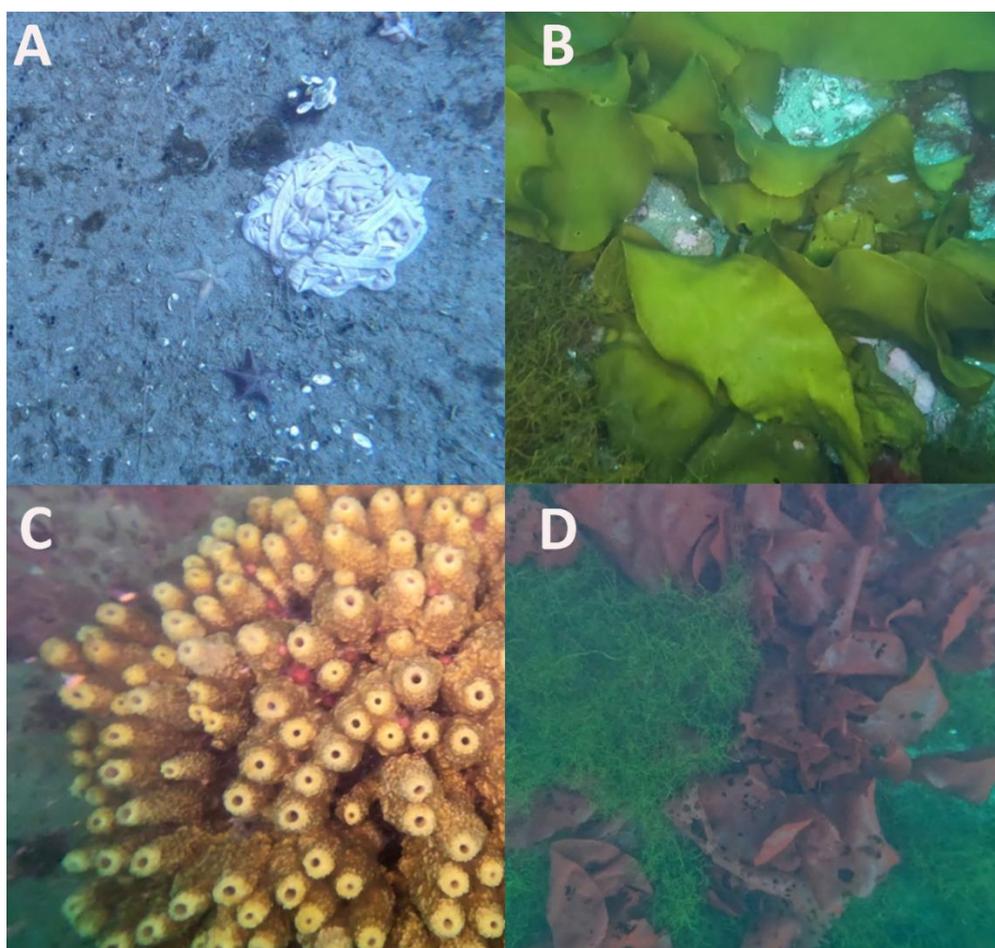


Figure 6 Vues générales des sites échantillonnés par l'expédition TANGO. A : Dodman Island, fond mou, site 2 (DI2). B : Dodman Island, forêt de macroalgues, sites 1 et 3 (DI1, DI3). C : Blaiklock Island site 1 (BL1). D : Blaiklock Island site 2 (BL2) Source : © TANGO expedition 2023, [CC BY 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

2) Échantillonnage

L'ensemble des échantillons a été récolté lors de plongées à une profondeur comprise entre 17m et 19m. Ils ont été prélevés de deux manières pour chaque site: trois quadrats (petite échelle) et trois transects (grande échelle) (Figure 7). Pour les quadrats, des cadres en PVC de 40x40cm ont été posés sur le fond et la totalité des organismes présents a été collectée. Les transects ont été réalisés sur une longueur de 10m sur lesquels les organismes de plus grande taille ont été collectés, et ce sur une largeur totale d'environ 1m. De plus, sur le site DI2, l'échantillonnage par quadrats a été remplacé par l'utilisation de bennes Van Veen qui facilitent la

récolte sur les fond meubles. Ces différentes méthodes ont permis de maximiser les chances de collecter un nombre optimal de répliques ($n=6$) pour chaque espèce de chaque classe de taille, et de rassembler des données quantitatives qui ne seront pas utilisées ici (ex. : biomasse totale des organismes mesurée *in situ*). Des échantillons de tissus ont été prélevés sur les organismes pour les analyses aux isotopes stables. Les tissus musculaires ont été préférés pour les animaux pour lesquels il était possible de les obtenir. Pour les petits organismes (amphipodes, isopodes) un ou plusieurs individus entiers, ont été prélevés dans un même échantillon. En parallèle de la collecte de consommateurs benthiques, des échantillons de producteurs primaires et autres sources basales de matière organique disponibles dans les écosystèmes ciblés ont aussi été récoltés. Ainsi, les macroalgues présentes dans les quadrats ont été prélevées pendant les plongées, de même que le microphytobenthos, qui a lui été raclé depuis la surface des sédiments à l'aide d'un tube Falcon de 50 mL. Enfin, la matière organique en suspension a été obtenue en filtrant 2L d'eau de mer (6 répliques par station), prélevée à l'aide de bouteilles Niskin, sur des en fibre de verre (47mm, GF/F, Whatmann, pré-combusté à 450°C, 24heures).

Tous ces échantillons (à l'exception des filtres de matière en suspension, qui ont quant à eux été conservés dans une chemise individuelle en aluminium) ont été placés dans des tubes en verre, puis l'entièreté a été séchée dans une étuve portable (Dejelin Nutridry ND900) à 60°C pendant un minimum de 24H avant stockage au congélateur (-20°C) sur le bateau. Les échantillons ont ensuite été ramenés en Belgique pour les analyses.

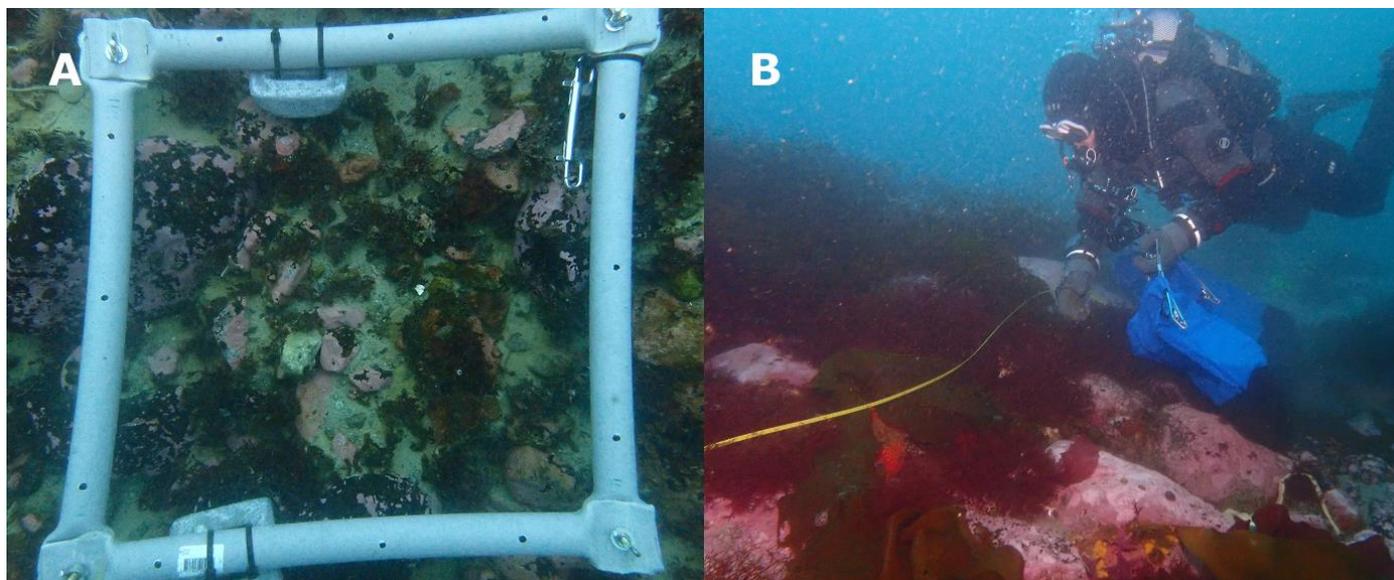


Figure 7 Échantillonnage des organismes benthiques. A : Quadrat. B : Tansect. Source: © TANGO expedition 2023, [CC BY 4.0](#).

3) Préparation des Échantillons

Les échantillons d'animaux, macroalgues et sédiments ont été broyés au mortier et pilon afin de les homogénéiser. Les échantillons réfractaires au broyage au mortier ont été broyés avec un vibrobroyeur (Retsch MM301).

Les échantillons contenant du carbone inorganique sous forme de carbonates (Tableau 1) ont été acidifiés pour l'éliminer. En effet, la composition isotopique des carbonates fixés dans les coquilles et autres pièces squelettiques minéralisées n'est pas directement déterminée par l'alimentation de l'animal (Fry, Lutes, *et al.*, 1982; Jaschinski *et al.*, 2008). L'acidification s'est déroulée dans une chambre de verre hermétique à température ambiante, contenant les échantillons à acidifier disposés autour d'un récipient rempli de HCl fumant (37%, Merck, pour analyse) placé au centre de l'enceinte pour générer des vapeurs acides pendant 24h à 48h. La présence de carbonates a été testée en immergeant une petite quantité de poudre dans de l'HCl, en vérifiant ensuite si une effervescence se produisait. Au bout de 48H, les échantillons pour lesquels une effervescence était toujours observée ont été acidifiés pendant deux jours supplémentaires.

Les échantillons de l'oursin *Sterechinus neumayeri* pour lesquels la lanterne d'Aristote a été entièrement broyée (sans séparer les muscles) et *Margarella sp.* (qui a été broyée avec coquille) ont subi une acidification forte. Ils ont été acidifiés en ajoutant de l'HCl dilué (1M) goutte à goutte, jusqu'à ce qu'il ne provoque plus d'effervescence. L'acide a ensuite été porté à niveau pour tous les tubes et ils ont été laissés reposer 24h. Enfin, au bout de ces 24H, un peu d'acide a été ajouté une dernière fois afin de vérifier la complétude de l'acidification. Les tubes ont ensuite été centrifugés pendant, 3 min à 3000 rpm pour séparer le surnageant, qui a été éliminé. Le culot a ensuite été rincé avec de l'eau milliQ et encore centrifugé ; ceci deux fois pour enlever tout reste d'acide. Les échantillons ont ensuite été séchés à l'étuve à 50°C pendant au moins 24h.

En ce qui concerne les échantillons de matière organique en suspension, la surface des filtres a été grattée pour récolter la matière organique, ceci afin d'avoir des échantillons de taille plus réduite ce qui aide pour la mise en cupule.

4) Analyse

Pour l'analyse, tous les échantillons ont été pesés à l'aide d'une balance analytique (Mettler Toledo XS3DU, résolution de 0,001mg) et placés dans des cupules d'étain avec de l'oxyde de tungstène (WO₃) en poudre. Celui-ci sert de catalyseur lors de la combustion de l'échantillon.

Les ratios d'isotopes stables et les compositions élémentaires de carbone, azote et soufre ont été obtenus grâce à un analyseur élémentaire (Vario MicroCube, Elementar, Allemagne) couplé à un spectromètre de masse

(precisiON, Elementar, Allemagne). Les ratios isotopiques sont exprimés sous forme de delta (δ), selon la formule : $\delta = [(R_{\text{ECHANTILLON}} - R_{\text{STANDARD}}) / R_{\text{STANDARD}}] * 1000$. Les contenus élémentaires en carbone, azote et soufre sont exprimés en pourcentage de la masse sèche (%DM) ce qui permet de calculer les rapport C/N (m:m).

Des blancs ont été utilisés au début et à la fin de chaque batch d'analyse pour pouvoir détecter une éventuelle contamination et corriger les valeurs élémentaires. Des substances certifiées par l'Agence Internationale pour l'Energie Atomique (IAEA, Vienne, Autriche) pour l'azote, le carbone et le soufre ont été placés au début et à la fin du batch: IAEA-N1 ($\delta^{15}\text{N} = 0,43 \pm 0,07\text{‰}$), IAEA-C6 ($\delta^{13}\text{C} = -10,8 \pm 0,47\text{‰}$), IAEA-S1 ($\delta^{34}\text{S} = -0,30\text{‰}$) ou IAEA-S3 ($\delta^{34}\text{S} = -32,49 \pm 0,08\text{‰}$). De plus, des échantillons de substances de référence IAEA-S1/S3 ont été placés tous les 12 échantillons réels. Enfin, de l'acide sulfanilique et un réplica (muscle de bar, *Dicentrarchus labrax*) ($\delta^{13}\text{C} = -18,96 \pm 0,66\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N} = 13,71 \pm 0,52\text{‰}$; $\delta^{34}\text{S} = 13,17 \pm 2,15\text{‰}$), placés au début, à la fin et entre les séries, ont été utilisés pour corriger les déviations au sein des batchs et comme standard élémentaire.

5) Méthodes statistiques

5.1. Statistiques

Les organismes ont été classés en guildes trophiques, qui ont été obtenues de plusieurs sources dans la littérature (Tableau 1). Les Carnivores regroupent les organismes prédateurs et nécrophages. Les Omnivores sont tous les organismes pouvant avoir un régime alimentaire incluant à la fois des proies/restes animaux et du détritus végétal. Les brouteurs sont les organismes se nourrissant d'algues (micro- et macro-) ou d'animaux fixés à l'aide d'un organe spécialisé leur permettant de racler le substrat et de détacher des particules nutritives (Arens, 1990). Les suspensivores se nourrissent de matière organique en suspension, tandis que les dépositivores consomment celle à la surface de sédiment. Nous avons inclus dans cette catégorie également les organismes consommant du sédiment (y compris endofaune).

Certains Asteroidea avaient des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ anormalement peu négatives (plus que -13‰), ce qui pouvait être lié à une mauvaise acidification. Par conséquent, pour chaque site, les étoiles de mer avec des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ supérieures au *Sterechinus neumayeri* du même site (n'ayant pas été acidifié) ayant la valeur plus élevée de $\delta^{13}\text{C}$, ont été éliminées de la base de données pour toutes les analyses.

Toute l'analyse des données a été réalisée sur R version 4.1.2 (R Core Team, 2021). Les guildes trophiques ont été comparées, séparément pour les rapports isotopiques de carbone, azote et soufre. Ceci en utilisant un modèle linéaire mixte, grâce à la fonction lmer du package R lme4 (Bates *et al.*, 2015). Ce modèle a ainsi permis de tester la présence de différences significatives entre les guildes, en tenant compte de la station

comme facteur aléatoire. Lorsque des différences significatives existaient, un test post hoc de Tukey a été utilisé pour obtenir la p-valeur associée à la comparaison de chaque guildes, les valeurs inférieures à 0,05 ont été considérées comme significatives. La même méthode a été utilisée pour comparer les compositions isotopiques des producteurs primaires.

5.2. Diversité trophique

L'approche par convex hull a été utilisée pour comparer les communautés de chaque site dans l'espace isotopique $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ (Layman *et al.*, 2007). Le package R SIBER version 2.1.9 a été utilisé pour calculer les métriques de Layman (Jackson *et al.*, 2011). Celles-ci étaient : l'aire totale (TA), la gamme de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, la distance au centroïde (CD), la distance moyenne au plus proche voisin (MNND), la déviation standard de la distance moyenne au plus proche voisin (SDNND). Celles-ci ont été calculées de manière déterministe et bayésienne. Pour l'approche bayésienne, les paramètres de l'algorithme MCMC (Markov Chain Monte Carlo) étaient : une longueur d'itération de 10^5 , un burn-in de 10^4 (itérations éliminées au début), un facteur d'échantillonnage de 100 (chaque $100^{\text{ème}}$ itération est conservée) et 4 chaînes exécutées en simultanément. La méthode bayésienne a fourni une distribution de probabilités pour les valeurs de chaque métrique pour chaque communauté, ce qui a permis de comparer (pour chaque métrique) les sites deux par deux. La probabilité que la valeur d'un site X soit supérieure à un autre a été calculée en divisant le nombre d'itération où la valeur de la métrique testée du site X était supérieure à celle du site Y par le nombre total d'itérations. La valeur de la métrique testée du site X a été considérée significativement supérieure à celle du site Y si cette probabilité était supérieure à 0,95.

Des ellipses standards (ellipses contenant 40% des données), ont été utilisées pour comparer les guildes trophiques entre les communautés, et ce en utilisant les données individuelles de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ regroupées par guildes trophiques. Comme pour les convex hulls, le package R SIBER version 2.1.9 a été utilisé pour calculer les aires d'ellipse standard de manière déterministe et bayésienne (Jackson *et al.*, 2011). Les mêmes paramètres que pour les métriques de Layman par communauté ont été utilisés. Les aires bayésiennes des guildes ont été comparées de la même manière que les métriques de Layman par communauté.

5.3. Modèles de mélange

Nous avons utilisé un modèle de mélange pour examiner le régime alimentaire d'espèces présentes sur l'ensemble des sites échantillonnés. La fonction `simmr_mcmc` du package R `simmr` version 0.5.1.216 a été utilisée pour ces modèles. Les paramètres de l'algorithme MCMC étaient les mêmes que ceux utilisés plus haut avec SIBER. Les espèces choisies étaient des consommateurs primaires qui avaient un nombre de réplica assez élevé ($n > 3$) et qui se plaçaient dans le polygone de mélange des sources de leur site. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{34}\text{S}$ ont été utilisées dans ce modèle de mélange. Les sédiments, le microphytobenthos et les microalgues sympagiques ont été considérés comme sources. Pour les sites DI1 et DI3 les Ochrophytes ont

aussi été prise en compte dans le modèle. La valeur de $\delta^{34}\text{S}$ du microphytobenthos ont été prises de Michel (2019). Pour les algues sympagiques qui n'ont pas été échantillonnées, les valeurs ont été prises de Gillies (2012), pour les rapports du carbone et de l'azote et de Michel (2019) pour celui du soufre. La matière organique en suspension n'a pas été prise en compte car les consommateurs analysés étaient brouteurs ou dépositivores. Des valeurs de fractionnement générales ont été insérées dans simmr pour ajuster les compositions isotopiques des consommateurs : $\Delta^{13}\text{C}=0,4\pm 1,2\text{‰}$, $\Delta^{15}\text{N}=2,3\pm 1,61\text{‰}$, $\Delta^{34}\text{S}=0,5\pm 1,14\text{‰}$ (McCutchan Jr *et al.*, 2003). Les sorties du modèle, les probabilités postérieures, sont présentées sous forme de boxplot, présentant la mode et l'intervalle de confiance 95%.

Résultats

1) Diversité taxonomique par site

Sur les 5 sites 48 espèces de consommateurs ont été échantillonnées, cependant seulement 5 de ces espèces sont en commun sur tous les sites : le gastéropode *Nacella concinna*, les polychètes *Polynoidae* et *Terebellidae*, le nemerte *Parborlasia corrugatus*, le tunicier *Cnemidocarpa verrucosa* (Figure 8). Le site avec le plus d'espèces différentes est DI3 avec 27 espèces ; ceux avec le moins d'espèces sont DI1 et BL1 avec 15 espèces.

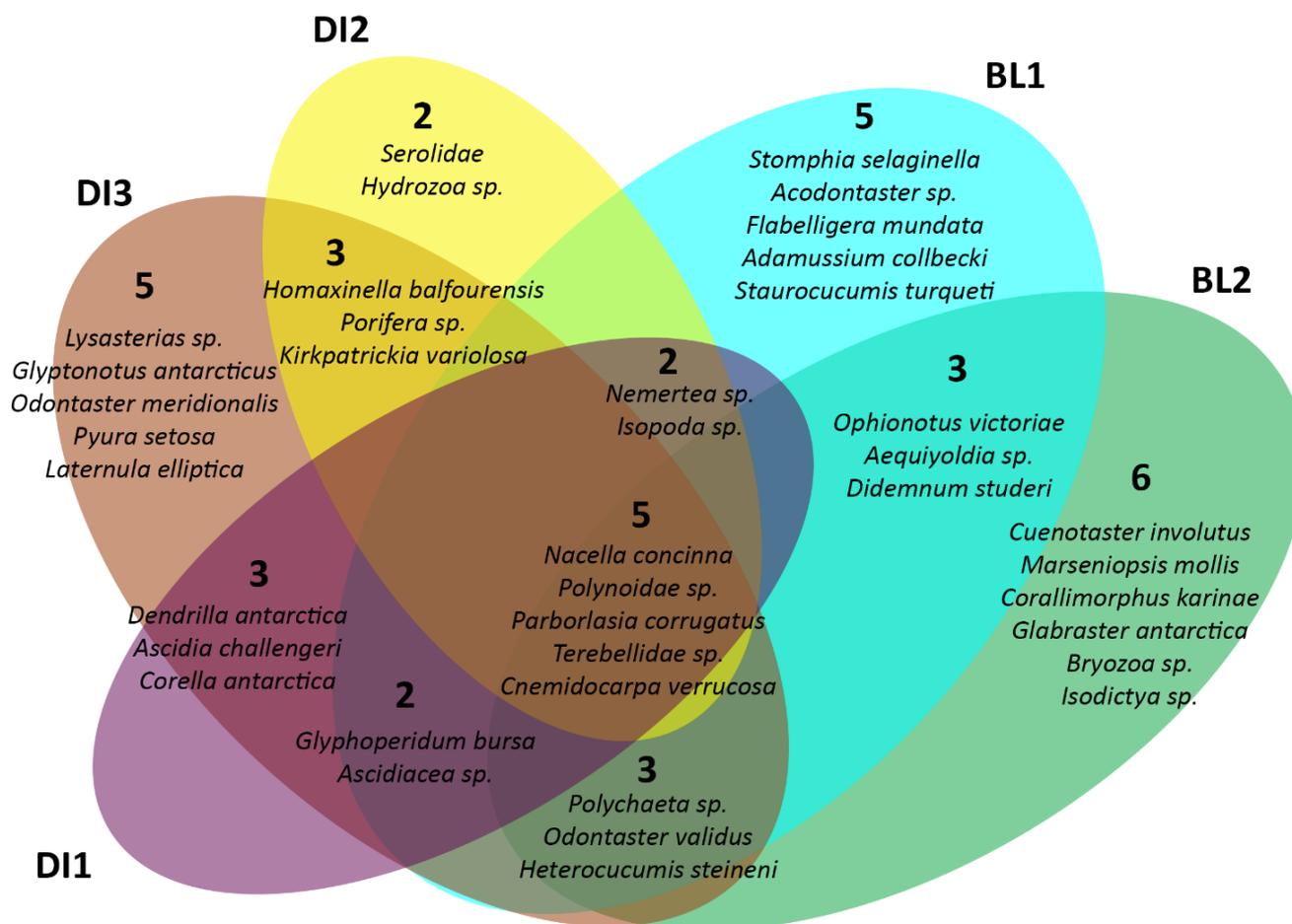


Figure 8 Diagramme représentant la diversité taxonomique de chaque site, dans chaque section : nombre et noms des espèces présentes dans les sites concernés.

2) Diversité isotopique par site

2.1 Statistiques descriptives

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ varient en général entre -34,5‰ et -10,2‰ (Figure 9, Tableau 1). Le modèle linéaire mixte montre que plusieurs différences significatives existent, mais beaucoup de ressources ont des distributions de $\delta^{13}\text{C}$ qui se superposent (Figure 11). Notamment, la macroalgue brune *Desmarestia sp.* est significativement inférieure à *Himontothallus grandifolius* (Tukey, $p=0,004$). Les plus faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont atteintes par

les Rhodophytes (<-30‰); sauf sur les sites DI1 et DI2, où les Rhodophytes présentes ont un $\delta^{13}\text{C}$ supérieur à -25‰. En effet, *Trematocarpus antarcticus* et *Iridea cordata* montrent une très forte variabilité (Figure 11). La SPOM et le sédiment ne montrent une différence significative que sur les sites DI1 (Tukey, $p<0,001$), DI2 (Tukey, $p=0,003$) et DI3 (Tukey, $p=0,05$). La SPOM et le microphytobenthos sont significativement différents que sur BL1 (Tukey, 0,013). Les valeurs de SPOM varient aussi entre sites ; elles sont plus faibles que tous les autres en DI1 (Tukey, $p<0,001$) ; elles sont plus élevées que tous les autres sites sur DI2 (Tukey, $p<0,001$). De plus, aucune source échantillonnée n'atteint des valeurs supérieures à -17‰ observées chez certains consommateurs (Figure 9). Tout site confondu, la plupart des guildes trophiques définies sont significativement différentes l'une de l'autre, exception faite des brouteurs et des carnivores qui ne diffèrent pas entre eux (Figure 12). Les suspensivores ont des plus faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ que toutes les autres guildes (Tukey, $p<0,001$). Les brouteurs ont donc un $\delta^{13}\text{C}$ plus élevé que ceux-ci, mais inférieur aux omnivores (Tukey, $p=0,003$). Les déposivores ont quant à eux des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ intermédiaires aux deux autres guildes de consommateurs primaires (Tukey, $p<0,001$). Les omnivores et carnivores ont des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ variables mais n'atteignent pas des valeurs aussi faibles que les suspensivores (<-20‰). De plus les carnivores ont un $\delta^{13}\text{C}$ significativement plus faible que les omnivores (Tukey, $p=0,002$) (Figure 12). Si on regarde les guildes site par site, ces tendances générales ne se maintiennent pas toujours. Sur DI2 les déposivores, carnivores, brouteurs ne sont pas significativement différents entre eux. Les suspensivores ont des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ significativement plus élevés sur les sites BL1, BL2 et DI2 par rapport à DI1 et DI3 (Tukey, $p=0,002$).

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de nos échantillons varient entre 1,9‰ et 12,9‰ (Figure 9, Tableau 1). Toutes les sources primaires (matière organique en suspension (SPOM), sédiments, microphytobenthos, Ochrophytes, Rhodophytes) ont des $\delta^{15}\text{N}$ inférieurs à 7,5‰. Les sources ne montrent que peu de différences significatives entre elles (Figure 11). Cependant, la SPOM est significativement inférieure au sédiment (Tukey, $p<0,001$) et au microphytobenthos (Tukey, $p=0,01$). Plusieurs différences sont présentes entre les guildes trophiques des consommateurs. Les suspensivores ont des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ significativement plus faibles que toutes les autres guildes (Tukey, $p<0,001$). Au sein de ceux-ci, chez certaines espèces (*Dendrilla antarctica*, *Corella antarctica*) des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ extrêmement faibles sont atteintes, inférieures même à la SPOM de leur site (Figure 9). D'un autre côté, les holothuries suspensivores ont des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ beaucoup plus élevées (>7‰). Le $\delta^{15}\text{N}$ des brouteurs n'est pas significativement différent de celui des déposivores, mais il est plus faible que celui des omnivores et carnivores (Tukey, $p<0,001$). Les déposivores ont aussi un $\delta^{15}\text{N}$ significativement inférieur aux omnivores (Tukey, $p=0,01$) et carnivores (Tukey, $p<0,001$). Il n'y a cependant pas de différence significative entre les omnivores et carnivores (Figure 12).

Les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ varient entre -6,9‰ et 22,4‰ (Figure 10, Tableau 1). Chez les producteurs primaires, le $\delta^{34}\text{S}$ des sédiments est largement inférieur à toutes les autres sources (Tukey, $p<0,001$) (Figure 11), notamment avec des valeurs négatives sur le site DI3 (Figure 10). Pour les guildes trophiques, on observe des valeurs

significativement plus faibles chez les déposivores par rapport à toutes les autres guildes (Tukey, $p < 0,001$). De plus, le $\delta^{34}\text{S}$ des carnivores est significativement inférieur à celui des suspensivores (Tukey, $p = 0,003$) et des brouteurs (Tukey, $p < 0,001$) (Figure 12).

Tableau 1 : Tableau des résultats obtenus par analyse des isotopes stables. Taxon : Taxon supérieur des espèces. *sources utilisées pour le modèle de mélange. Espèce : identification de l'espèce. Guilde : nom de la guilde trophique. Source : source dans la littérature de l'appartenance à la guilde trophique. Tissu : tissu échantillonné pour l'analyse des isotopes stables. Acidif : traitement d'acidification utilisé sur l'échantillon, Vap. : acidification aux vapeurs, Forte : acidification forte. Sites/Effectif : nombre d'individus par site par espèce. $\delta^{13}\text{C}\text{‰}\pm\text{SD}$, $\delta^{15}\text{N}\text{‰}\pm\text{SD}$, $\delta^{34}\text{S}\text{‰}\pm\text{SD}$: composition isotopique du carbone, azote, soufre moyenne par site et par espèce (en ‰) ; \pm déviation standard ; * donnée de Gillies (2012) ; ** donnée de Michel (2019).

Taxon	Espèce	Guilde	Source	Tissu	Acidif.	Sites	Effectif	$\delta^{13}\text{C}\text{‰}\pm\text{SD}$	$\delta^{15}\text{N}\text{‰}\pm\text{SD}$	$\delta^{34}\text{S}\text{‰}\pm\text{SD}$	
Tunicata	<i>Ascidia challengeri</i>	Suspensivore	Alurralde (2020)	Paroi du corps	/	DI1	3	-24,8 ± 0,5	3,1 ± 0,2	20,2 ± 0,3	
							DI3	1	-23,7	3,7	18,9
	Ascidacea sp.	Suspensivore	Alurralde (2020)	Paroi du corps	/	DI1	2	-24,6 ± 1	3	20,5 ± 0,5	
							DI3	2	-25,3	/	19,2
							BL1	1	-21,1	4,8	17,6
	<i>Cnemidocarpa verrucosa</i>	Suspensivore	Alurralde (2020)	Paroi du corps	/	DI1	6	-24,6 ± 0,7	5,3 ± 0,5	17,7 ± 2,7	
							DI2	5	-22,4 ± 0,6	4,5 ± 0,7	16,4 ± 0,9
							DI3	6	-24,5 ± 2,3	5,1 ± 1	17,5 ± 1
							BL1	6	-20,4 ± 0,3	6,3 ± 0,6	18,4 ± 0,8
							BL2	2	-21,9 ± 1,6	5,5 ± 1,4	17,2 ± 2
<i>Corella antarctica</i>	Suspensivore	Alurralde (2020)	Paroi du corps	/	DI1	6	-26,4 ± 0,6	2,6 ± 0,5	17,5 ± 1,1		
						DI3	1	-27,2	/	20,5	
<i>Didemnum studeri</i>	Suspensivore	Gili (2001)	Paroi du corps	Vap.	BL1	1	-15,3	6,8	15,9		
						BL2	3	-22,3 ± 0,8	5,5 ± 0,4	17,3 ± 0,6	
<i>Molgula</i> sp.	Suspensivore	Alurralde (2020)	Paroi du corps	/	DI1	11	-24,1 ± 1,3	4,9 ± 0,7	18,8 ± 1		
						BL2	1	-21	4,4	19	
<i>Pyura setosa</i>	Suspensivore	Alurralde (2020)	Paroi du corps	/	DI3	1	-19,7	/	/		
Holothuroidea	<i>Heterocucumis steineni</i>	Suspensivore	McClintock (1994)	Paroi du corps	/	DI3	4	-23,2 ± 0,4	7,8 ± 0,8	20 ± 0,7	
							BL1	5	-20,5 ± 0,4	9 ± 0,6	19,2 ± 1,3
							BL2	6	-21,3 ± 0,5	9,2 ± 0,4	18 ± 1
<i>Staurocucumis turqueti</i>	Suspensivore	McClintock (1994)	Paroi du corps	/	BL1	2	-21,6 ± 0,1	8,9 ± 0,6	20,2 ± 0,6		
Asteroidea	<i>Acodontaster</i> sp.	Carnivore	McClintock (1994)	Épiderme dorsal	Vap.	BL1	1	-17,1	10	19,1	
	<i>Cuenotaster involutus</i>	Carnivore	McClintock (1994)	Épiderme dorsal	Vap.	BL2	1 (3)	-15,3	11,2	/	
	<i>Diplasterias</i> sp.	Carnivore	McClintock (1994)	Épiderme dorsal	Vap.	DI3	6	-18,3 ± 1,2	8,3 ± 0,5	19,8 ± 1,6	
							BL2	2	-16,4 ± 1	9,4 ± 0,4	/
	<i>Glabraster antarctica</i>	Carnivore	McClintock (1994)	Épiderme dorsal	Vap.	BL1	6	-13,9 ± 0,7	10 ± 0,5	18,5 ± 0,6	
	<i>Lysasterias</i> sp.	Carnivore	McClintock (1994)	Épiderme dorsal	Vap.	DI3	2(6)	-14,9 ± 1,5	8 ± 0,3	20 ± 1,8	
	<i>Odontaster meridionalis</i>	Omnivore	McClintock (1994)	Épiderme dorsal	Vap.	DI3	3	-20,2 ± 0,6	8,4 ± 0,7	/	
	<i>Odontaster validus</i>	Omnivore	McClintock (1994)	Épiderme dorsal	Vap.	DI3	1(6)	-13,5	9,2	/	
BL1							5(9)	-13,2 ± 0,6	10,2 ± 0,8	/	
BL2							5	-15 ± 1,1	9,6 ± 0,6	/	
<i>Psilaster charcoti</i>	Omnivore	McClintock (1994)	Épiderme dorsal	Vap.	DI2	0(1)	/	/	/		
Echinoidea	<i>Sterechinus neumayeri</i>	Omnivore	Norkko (2007)	Muscle	/	DI1	7	-14,9 ± 1	6,7 ± 0,4	20 ± 0,7	
							BL1	5	-14,8 ± 1,5	7,5 ± 0,9	19,2 ± 1,7
							BL2	6	-15,1 ± 1,6	8,5 ± 0,5	19,3 ± 0,5
				Lanterne d'Aristote	Forte	BL1	5	-15,7 ± 0,3	8,1 ± 0,2	14 ± 0,7	
Ophiuroidea	<i>Ophionotus victoriae</i>	Carnivore	Norkko (2007)	Bras entiers	Vap.	BL1	7	-15,5 ± 0,7	9,4 ± 0,7	/	
							BL2	6	-15,8 ± 0,2	8,2 ± 0,5	16,3 ± 0,3
Nemertea	<i>Parbortasia corrugatus</i>	Carnivore	Gibson (1983)	Fragment corps	/	DI1	1	-16,7	9,5	16,3	
							DI2	1	-17	9,4	19
							DI3	6	-17,1 ± 1,5	8,9 ± 0,5	18,7 ± 0,7
							BL1	2	-16,8 ± 0,9	8,9 ± 1,3	15,7 ± 0,5
							BL2	2	-15,2 ± 0	11,2 ± 0,5	19,3 ± 0,2
							Indet.	Carnivore	Gibson (1983)	Fragment corps	/
	DI2	6	-16,9 ± 4	8,3 ± 2,3	17,3 ± 2,2						
							BL1	6	-16,5 ± 0,9	9,2 ± 1,7	15,4 ± 1,4

Taxon	Espèce	Guilde	Source	Tissu	Acidif.	Sites	Effectif	$\delta^{13}\text{C}\text{‰}\pm\text{SD}$	$\delta^{15}\text{N}\text{‰}\pm\text{SD}$	$\delta^{34}\text{S}\text{‰}\pm\text{SD}$	
Bivalvia	<i>Adamussium collbecki</i>	Suspensivore	Norkko (2007)	Muscle adducteur	/	BL1	4	-20,9 ± 0,7	4,7 ± 0,9	16,4 ± 1,4	
	<i>Laternula elliptica</i>			Muscle adducteur	/	DI3	1	-23,3	3,9	19,3	
	<i>Aequiyoldia sp.</i>	Deposivore	Pasotti (2015)	Muscle adducteur	/	BL1	2	-14,4 ± 0,3	6,6 ± 0,6	/	
	Indet.	Inconnu		Muscle adducteur	/	BL2	3	-14,9 ± 0,2	7,2 ± 0,4	14 ± 0,4	
Gastropoda	<i>Margarella sp.</i>	Brouteur	Linse et al, (2006)	Individu entier	Forte	BL1	6	-17,6 ± 1,6	8 ± 0,5	16,5 ± 2,2	
						DI2	6	-16,5 ± 4	7,2 ± 1,4	15,3 ± 2,9	
						DI3	6	-20,9 ± 1,5	7 ± 0,6	14,9 ± 1,6	
	<i>Marseniopsis mollis</i>	Carnivore	McClintock (1994)	Muscle du pied	/	BL2	1	-20,3	7,4	17,4	
	<i>Nacella concinna</i>	Brouteur	Suda (2015)	Muscle du pied	/	DI1	6	-16,4 ± 0,6	5,7 ± 0,3	18,9 ± 1,8	
						DI2	6	-13 ± 1,1	6,6 ± 0,4	20,7 ± 0,6	
						DI3	7	-16,1 ± 1,6	5,3 ± 0,5	21,5 ± 0,5	
						BL1	6	-15,8 ± 2,5	7 ± 1,4	19 ± 1,5	
						BL2	6	-17,5 ± 1,8	6,6 ± 1,4	20,6 ± 2,3	
	Polyplacophora	Indet.	Brouteur ?	Latyshev (2004)	Muscles	Vap.	DI3	1	-26,4	8,2	20,4
Polychaeta	<i>Flabelligera mundata</i>	Deposivore	Gambi (1997)		/	BL1	4	-16,1 ± 0,8	7,6 ± 2,6	15,1 ± 3,6	
	Polynoidae sp.	Carnivore	Gambi (1997)	Fragment corps	/	DI1	5	-17,1 ± 1,3	8,5 ± 0,8	17 ± 1,5	
						DI2	3	-15,5 ± 1,1	8,6 ± 0,2	16,8 ± 2,1	
						DI3	7	-17,8 ± 1,6	8,9 ± 0,6	19,6 ± 1	
						BL1	8	-16,4 ± 0,9	9,8 ± 0,3	15,7 ± 1,3	
						BL2	6	-15,8 ± 0,5	10,8 ± 0,6	17,1 ± 2,2	
						Terebellidae sp.	Deposivore	Gambi (1997)	Fragment corps	/	DI1
							DI2	8	-14,8 ± 0,8	8,2 ± 0,9	13,9 ± 2,7
							DI3	9	-22,7 ± 2	6,9 ± 0,5	16,3 ± 1,1
							BL1	12	-19,5 ± 0,8	7,9 ± 0,5	15,7 ± 1,1
							BL2	6	-19,6 ± 1	7,7 ± 0,3	15,9 ± 0,6
							Indet.	Inconnu		Fragment corps	/
							BL2	3	-21,1 ± 3,6	8,7 ± 0,6	18,7 ± 0,5
						DI3	6	-21,3 ± 3,4	7,9 ± 1,4	18,2 ± 2,7	
Bryozoa	Indet.	Suspensivore	Gili (2001)	Fragment colonie	Vap.	BL2	5	-23,6 ± 0,6	5,1 ± 0,3	19,7 ± 1,9	
Amphipoda	Indet.	Inconnu		Plusieurs individus	/	DI1	3	-20,8 ± 0,5	6,1 ± 0,7	17,2 ± 2,6	
						DI2	5	-14,8 ± 0,6	7,6 ± 0,3	17,3 ± 1,5	
						DI3	3	-21,9 ± 0,9	6,4 ± 0,4	20,2 ± 0,4	
						BL1	3	-17,4 ± 1,2	6,8 ± 0,3	18,7	
Isopoda	<i>Glyptonotus antarcticus</i>	Carnivore	Dearborn (1967)	Périopode	/	DI3	3	-16,6 ± 2,6	10,5 ± 0,5	19,7 ± 0,8	
	Serolidae sp.	Carnivore	Luxmoore (1985)	Organisme entier	/	DI2	8	-14,5 ± 2,4	7,5 ± 0,8	17,1 ± 2,7	
	Indet.	Inconnu		Plusieurs individus	/	DI1	3	-20,5	6,8	20	
						DI2	3	-17,2 ± 6,4	5,1 ± 0,4	17,2 ± 1,7	
						BL1	1	-14,8 ± 0,8	5,7 ± 0,3	16 ± 1,4	
Cnidaria	<i>Corallimorphus karinae</i>	Carnivore	Riemann&Iken(2003)	Ectoderme	/	BL2	1	-16,1	9,1	18,1	
	<i>Glyphoperidium bursa</i>	Carnivore	Watson et al, (2018)	Ectoderme	/	DI1	2	-17,8 ± 0,3	10 ± 0,8	16,9 ± 1,8	
						DI3	1	-15,7	11,2	19,5	
						BL1	1	-18,5	10,5	16,3	
	<i>Stomphia selaginella</i>	Carnivore	Watson et al, (2018)	Ectoderme	/	BL1	6	-18,1 ± 0,9	12,1 ± 0,5	15,1 ± 1,8	
Hydrozoa sp.	Suspensivore	Gili (2001)		/	DI2	3	-21,4 ± 5,9	5,4 ± 2,1	14,6 ± 0,1		
Porifera	<i>Dendrilla antarctica</i>	Suspensivore	McClintock (1991)	Fragment corps	/	DI1	5	-22,6 ± 3,2	5 ± 3,3	16,1 ± 1,1	
						DI3	5	-27,5 ± 0,3	3,3 ± 0,1	20,6 ± 0,2	
	<i>Homaxinella balfourensis</i>	Suspensivore	McClintock (1991)	Fragment corps	/	DI2	3	-23,4 ± 1,5	3,4 ± 0,1	18,5 ± 1,9	
						DI3	1	-26,2	3,9	20,1	
	<i>Isodictya sp.</i>	Suspensivore	McClintock (1991)	Fragment corps	/	BL2	5	-20,2 ± 0,6	4 ± 0,6	20 ± 1,4	
	<i>Kirkpatrickia variolosa</i>	Suspensivore	McClintock (1991)	Fragment corps	/	DI2	3	-20,9 ± 5,4	5,2 ± 0,7	16,9 ± 3,2	
						DI3	4	-26,3 ± 0,5	7 ± 0,7	17,9 ± 2	
	<i>Mycale sp</i>	Suspensivore	McClintock (1991)	Fragment corps	/	DI3	2	-26,1 ± 0,3	4 ± 0,9	20,6 ± 0,4	
						BL1	6	-21,4 ± 0,2	5,7 ± 0,3	18 ± 1	
Porifera sp1	Suspensivore	McClintock (1991)	Fragment corps			DI2	5	-23,3 ± 1,3	5 ± 0,6	17,3 ± 1,1	
Indet.	Suspensivore	McClintock (1991)	Fragment corps	/		DI3	1	-27,3	2,8	/	

Taxon	Espèce	Guilde	Source	Tissu Acidif.	Sites	Effectif	$\delta^{13}\text{C}\text{‰}\pm\text{SD}$	$\delta^{15}\text{N}\text{‰}\pm\text{SD}$	$\delta^{34}\text{S}\text{‰}\pm\text{SD}$
Ochrophyta*	<i>Desmarestia</i> sp.	/		Lames Vap.	DI1	3	-28,2 ± 0,4	4 ± 0,9	19,3 ± 1,1
					DI2	1	-23,1	5,1	16,6
					DI3	3	-26,4 ± 1	4,3 ± 0,3	21,3 ± 0,4
	<i>Himantothallus grandifolius</i>	/		Lames Vap.	DI3	3	-20,9 ± 0,9	4,7 ± 1,7	20,4 ± 1,9
Rhodophyta	<i>Iridaea cordata</i>	/		Lames Vap.	DI2	4	-16,9 ± 2	6,7 ± 1,7	19,1 ± 1,3
					DI3	2	-33,3 ± 1	4 ± 0,3	19,8 ± 0,2
	<i>Plocamium</i> sp.	/		Lames Vap.	DI3	3	-32,4 ± 0,8	4,7 ± 0,8	20 ± 0,8
	<i>Trematocarpus antarcticus</i>	/		Lames Vap.	DI1	3	-22,3 ± 0,7	3,9 ± 0,4	20 ± 0,7
					DI3	1	-34,5	3,2	18,8
				BL1	3	-31,9 ± 2,1	3,7 ± 0,3	19,7 ± 0,9	
				BL2	3	-32,4 ± 1,9	3,7 ± 0,1	20 ± 0,9	
Sédiment*	/	/		Vap.	DI1	3	-20,5 ± 0,4	5,1 ± 0,9	3,8
					DI2	3	-23,6 ± 1	5,1 ± 0,2	/
					DI3	3	-22,4 ± 0,4	/	-5,4 ± 1,5
					BL2	3	-24,5 ± 1,3	5,4 ± 0,4	/
Microphytobenthos*	/	/		Vap.	DI2	3	-18,1 ± 0,3	5 ± 1,4	10,35±3**
					BL1	3	-22,5 ± 0,3	5,6 ± 0,1	10,35±3**
Matière organique en suspension (SPOM)	/	/		/	DI1	6	-25,3 ± 0,4	3,6 ± 0,4	/
					DI2	6	-19,4 ± 0,2	3,3 ± 0,3	/
					DI3	6	-24,2 ± 0,6	4,8 ± 0,6	/
					BL1	7	-23,5 ± 0,2	4 ± 0,6	/
					BL2	6	-23,8 ± 0,2	3,3 ± 0,6	/
Microalgues sympagiques*	/			/	6	-10,35±1,6*	2,85 ± 0,4*	5,6± 2,7*	

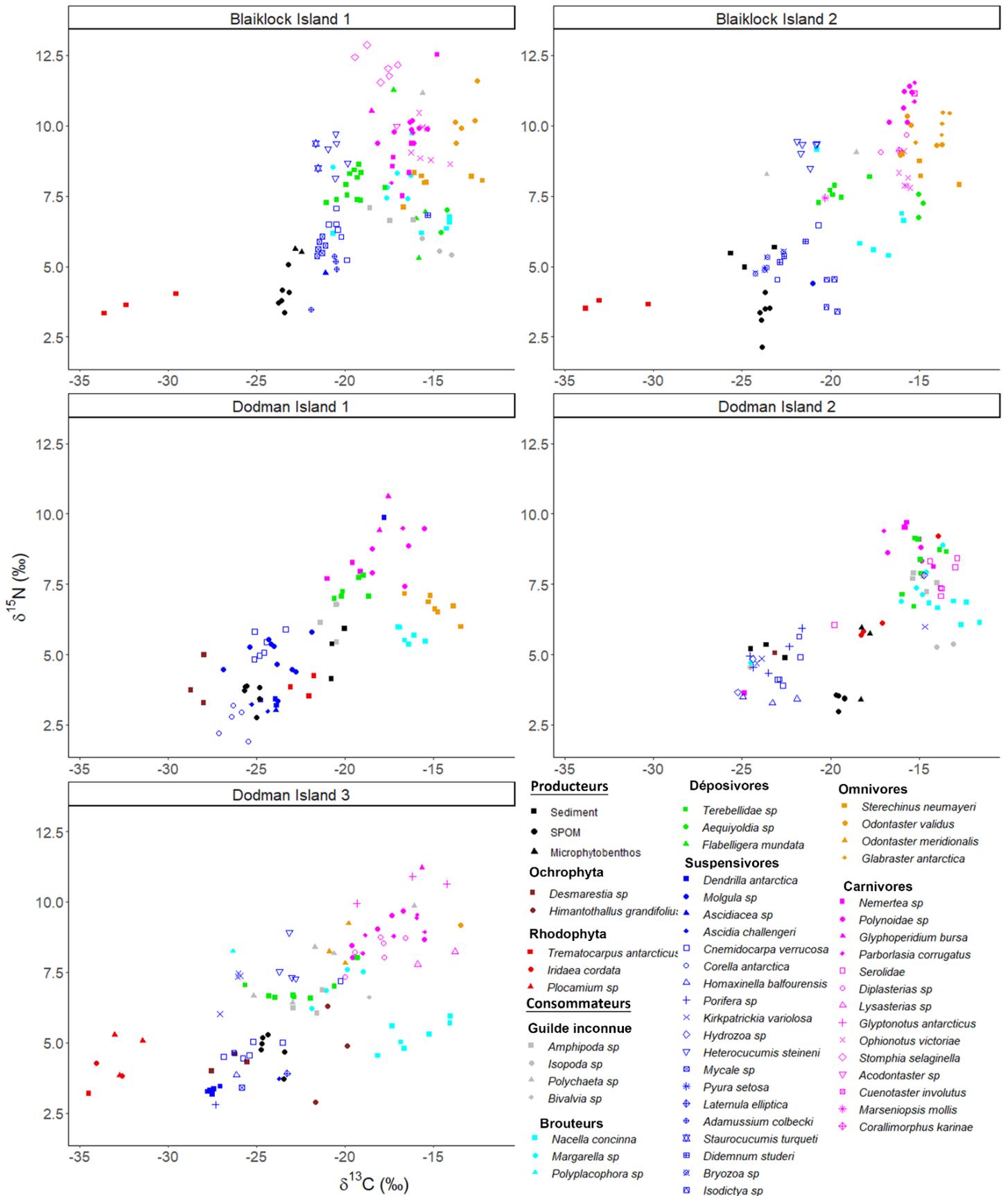


Figure 9 Valeurs individuelles de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (en ‰), de tous les échantillons analysés, par site. Couleur : Guildes Trophique. Symbole : Espèce. (Voir matériel et méthodes concernant l'exclusion de certaines valeurs de $\delta^{13}\text{C}$).

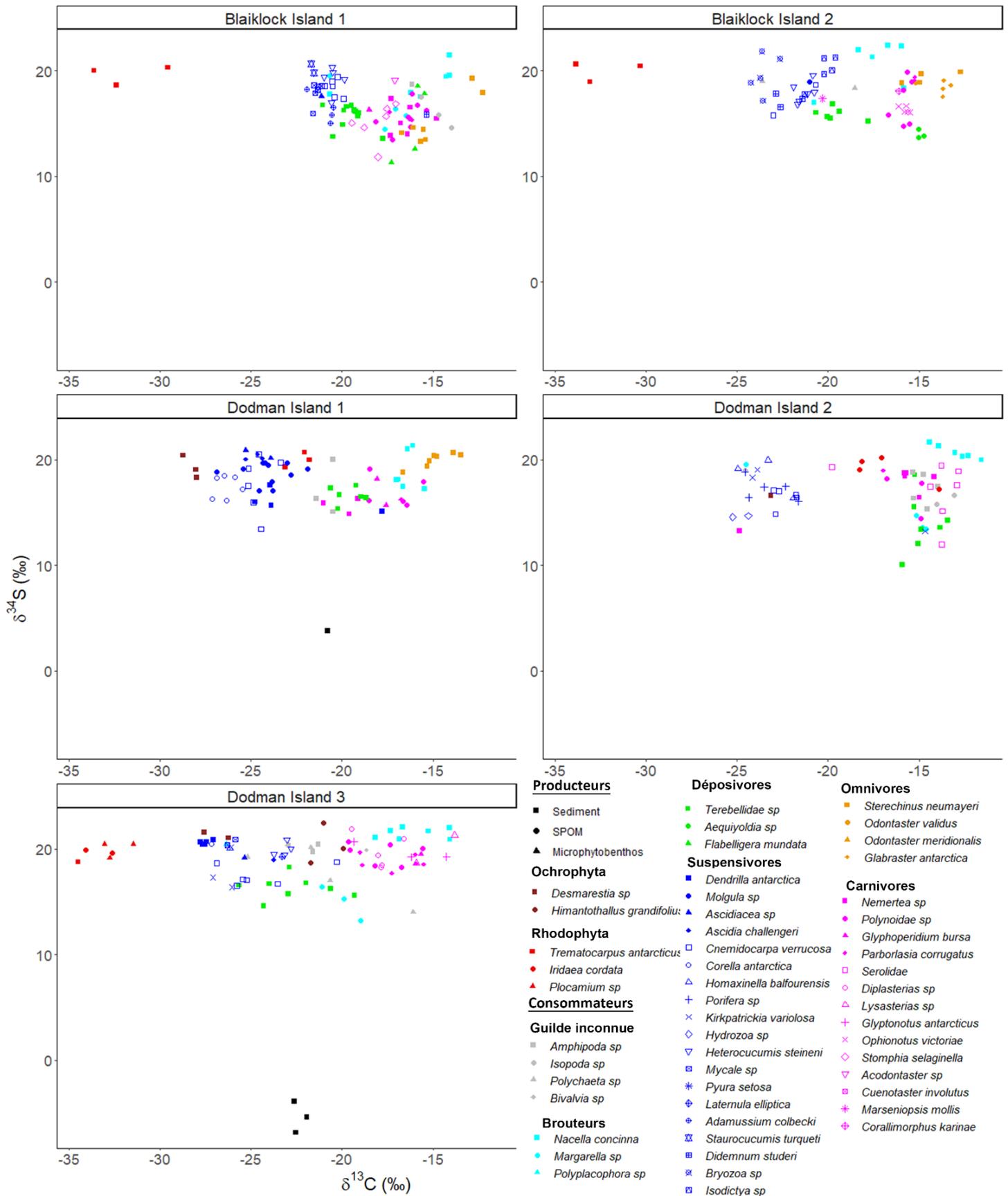


Figure 10 Valeurs individuelles de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{34}\text{S}$, de tous les échantillons analysés, par site. Couleur : Guilde Trophique. Symbole : Espèce. (Voir matériel et méthodes concernant l'exclusion de certaines valeurs de $\delta^{13}\text{C}$).

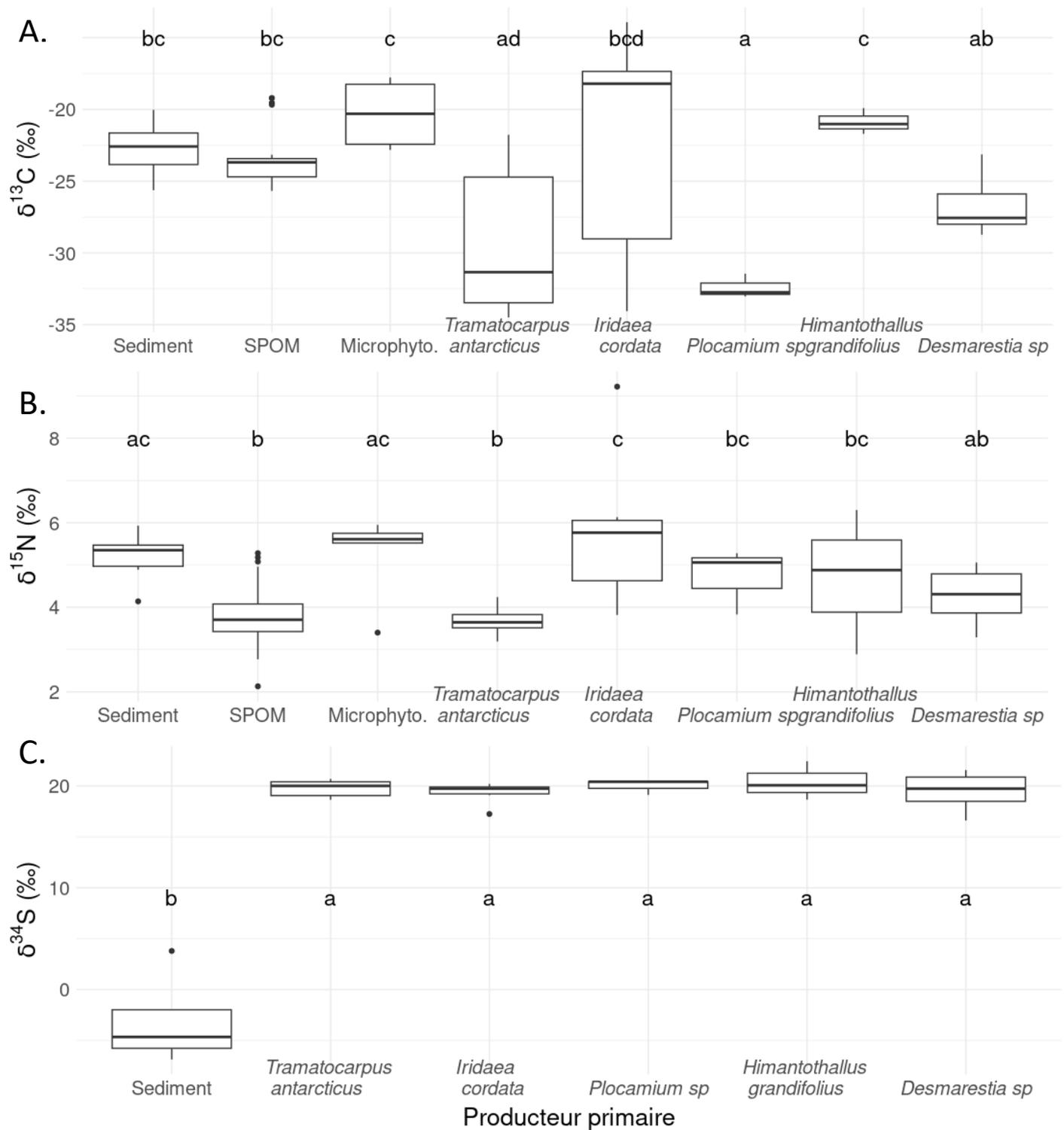


Figure 11 Distributions globales (tous sites confondus) des rapports isotopiques des producteurs primaires. Les lettres regroupent les producteurs primaires ne montrant pas de différence significative entre eux, selon un modèle linéaire mixte avec le site comme facteur aléatoire et ensuite utilisation du test post-hoc de Tukey. 10a. $\delta^{13}\text{C}$, 10b. $\delta^{15}\text{N}$, 10c. $\delta^{34}\text{S}$.

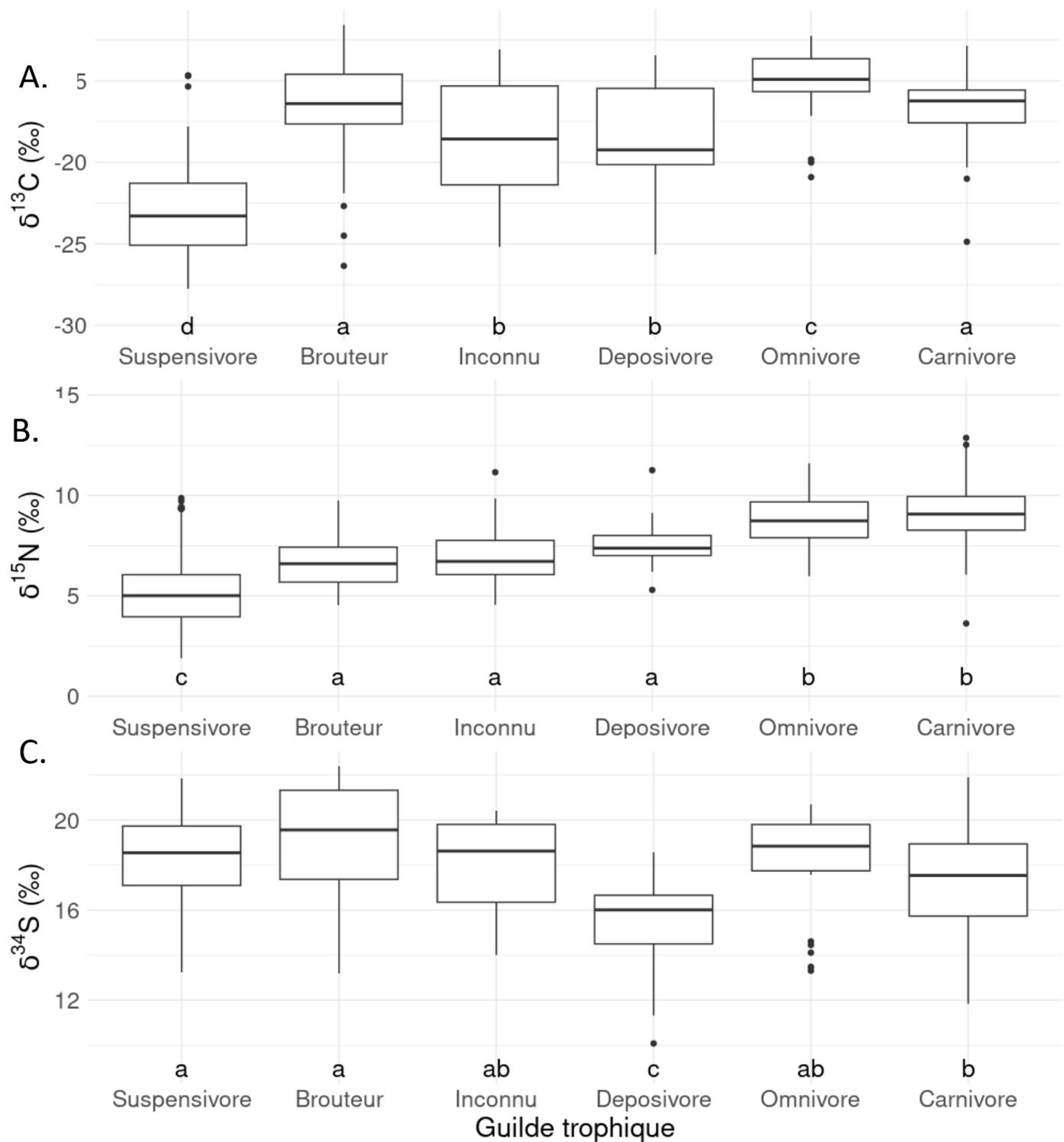


Figure 12 Distributions globales (tous sites confondus) des rapports isotopiques des consommateurs par guildes trophiques. Les lettres regroupent les guildes ne montrant pas de différence significative entre elles, selon un modèle linéaire mixte avec le site comme facteur aléatoire et ensuite utilisation du test post-hoc de Tukey. 10a. $\delta^{13}\text{C}$, 10b. $\delta^{15}\text{N}$, 10c. $\delta^{34}\text{S}$.

2.2 Convex Hulls et métriques de Layman par site

Des différences significatives ont été détectées pour toutes les métriques de Layman calculées sur les convex hulls par site, obtenus en utilisant les moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ par espèce (Figure 6). La comparaison des probabilités postérieures obtenues grâce au modèle bayésien, a permis de mettre en évidence les différences significatives. Tout d'abord, l'aire totale des convex hulls (TA) associées aux sites BL1, BL2 et DI3 est significativement supérieure à celle des sites DI1 et DI2 (Tableau 3), les premières ayant une valeur déterministe égale à plus du double des deuxièmes (Tableau 2). De plus, les convex hulls de BL1, BL2 et DI3 occupent une gamme de $\delta^{13}\text{C}$ significativement plus large que celle des deux autres sites (Tableau 3). Les sites BL1 et BL2 ont des gammes dans l'axe $\delta^{15}\text{N}$ significativement supérieures aux sites DI1 et DI2, le site DI3 ayant une valeur intermédiaire (Tableau 3). La distance moyenne du centroïde est significativement plus élevée sur les sites BL2 et DI3 par rapport aux trois autres sites (Tableau 3). La distance moyenne au plus proche voisin (MNND) du site DI2 est significativement inférieure à toutes les autres. Ensuite, la MNND du site DI1 est significativement inférieure aux sites BL2 et DI3, tandis que la MNND du site DI3 est significativement inférieure à la valeur de BL2 (Tableau 3). Pour la déviation moyenne de la distance au plus proche voisin (SDNND), les sites de Blaiklock Island ont des valeurs supérieures aux sites des Dodman Island. De plus le site DI3 a un SDNND significativement supérieur aux deux autres sites de Dodman Island (Tableau 3).

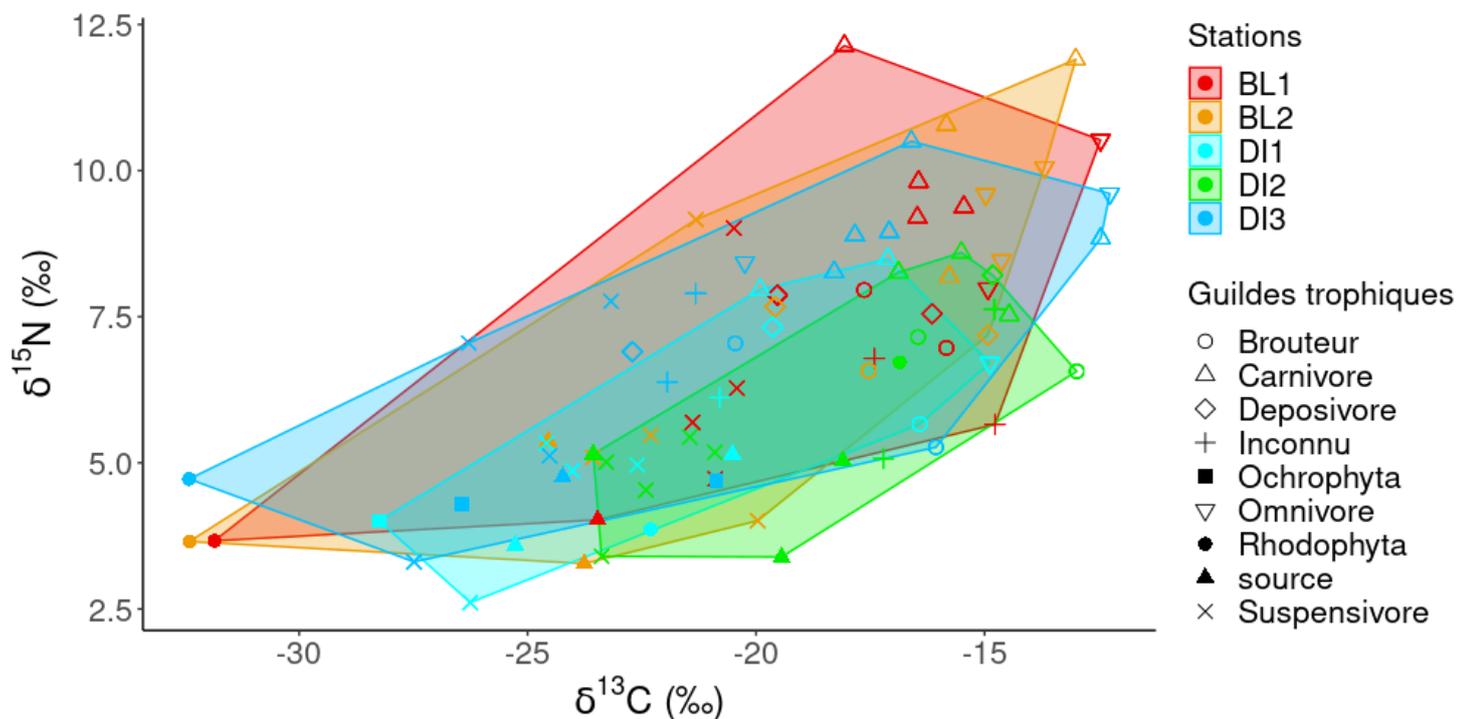


Figure 13 Graphique des valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ par espèce et par site, avec les convex-hull associées aux communautés de chaque site (couleur). Les espèces sont regroupées par guildes trophiques (symbole).

Tableau 2 Métriques de Layman calculées de manière déterministe pour chaque site.

Métrique	BL1	BL2	DI1	DI2	DI3
NR (‰)	8,5	8,6	5,9	5,2	7,2
CR (‰)	19,4	19,4	13,4	10,4	20,2
TA (‰ ²)	79,4	68,4	33,1	28,3	68,7
CD (‰)	3,7	4,9	3,6	3,5	4,3
MNND (‰)	1,8	2	1,4	0,8	1,4
SDNND (‰)	1,8	1,7	0,7	0,6	1,2

Tableau 3 Pour chaque métrique de Layman calculée par méthode bayésienne, probabilité en % que la valeur d'un site soit supérieure à celle d'un autre.

Comparaison	Gamme dN	Gamme dC	TA	CD	MNND	SDNND
Prob_BL1_vs._BL2	41,98	46,03	75,41	0,02	8,15	60,44
Prob_BL1_vs._DI1	97,04	99,74	99,64	64,24	88,88	99,52
Prob_BL1_vs._DI2	96,54	99,9	99,88	81,64	99,84	99,58
Prob_BL1_vs._DI3	84,03	22,27	68,19	0,28	92,14	98,25
Prob_BL2_vs._DI1	97,44	99,75	99,29	99,94	98,48	99,24
Prob_BL2_vs._DI2	96,96	99,9	99,75	99,99	99,96	99,37
Prob_BL2_vs._DI3	86,67	27,76	41,72	98,33	99,24	95,41
Prob_DI1_vs._DI2	55,62	96,61	73,78	69,07	97,58	65,92
Prob_DI1_vs._DI3	14,3	0,11	0,54	0,5	50,21	3,66
Prob_DI2_vs._DI3	13,52	0,06	0,19	0,13	1,62	1,93

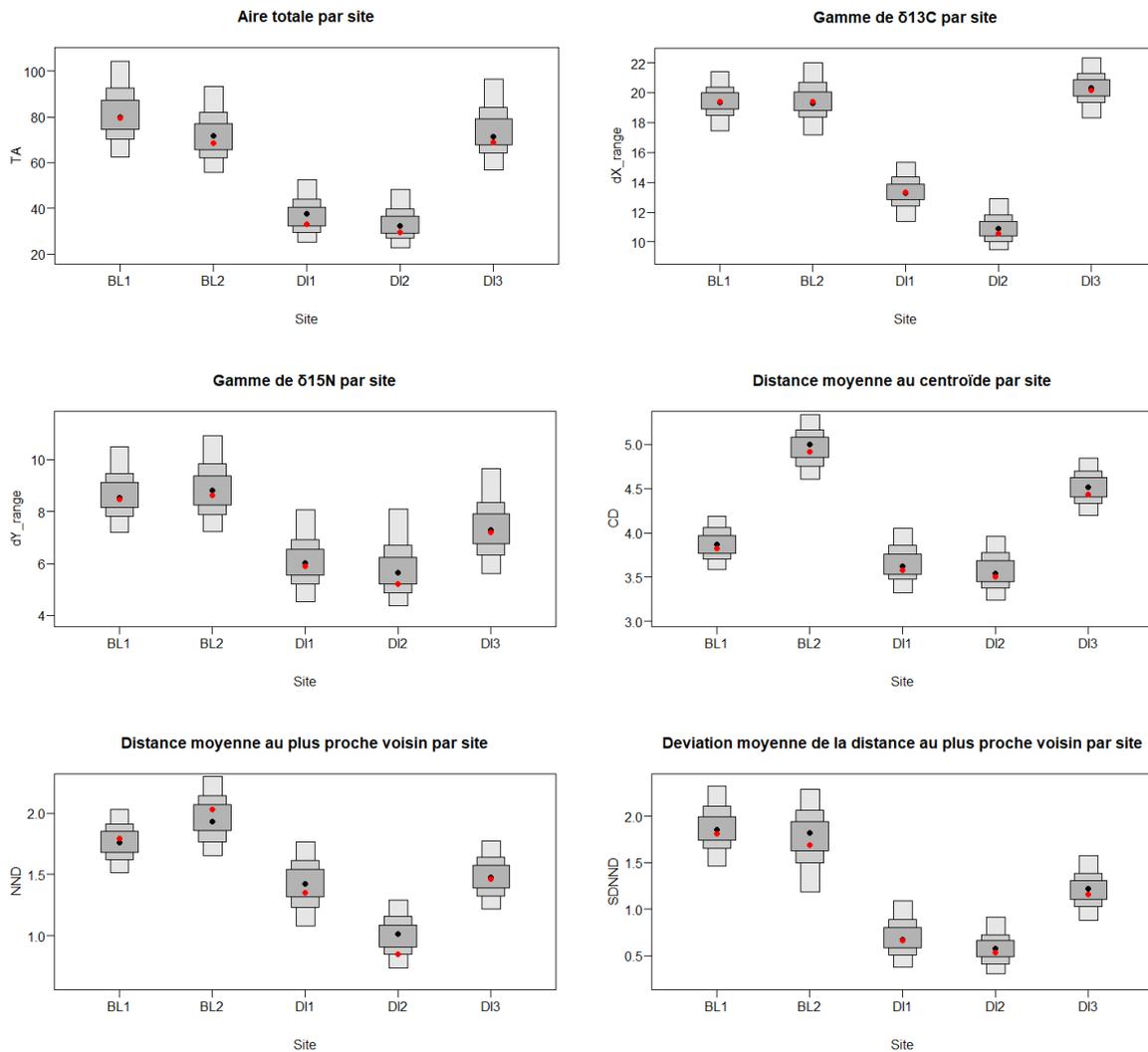


Figure 14 Distribution des valeurs de chaque métrique de Layman pour chaque site, obtenues par le modèle bayésien de SIBER. Point noir : mode. Cases grisées : intervalles de crédibilité 50%, 75% et 95% . Point rouge : valeur déterministe

2.3 Ellipses standards des guildes trophiques

Les ellipses standard des guildes ont été utilisées pour comparer leurs niches trophiques sur les différents sites. On peut tout d'abord observer que l'ellipse des suspensivores est déplacée vers des valeurs moins faibles de $\delta^{13}\text{C}$ à Blaiklock Island par rapport à Dodman Island (Figure 15). Cependant il n'y a aucune différence significative dans la taille de ces ellipses (Tableau 4). Chez les brouteurs, on observe une taille d'ellipse significativement plus faible en DI1 par rapport à tous les autres sites (Figure 16, Tableau 4). En ce qui concerne les déposivores, les ellipses ont une position similaire sur les deux sites de Blaiklock Island, mais les positions de celles des sites de Dodman Island sont très différentes. De plus, l'aire des ellipses standards est significativement plus grande pour BL1 par rapport à tous les autres sites, tandis que celle du site DI1 est significativement plus faible à tous les sites sauf DI2 (Figure 16, Tableau 4). Similairement, pour les omnivores, l'aire d'ellipse standard pour le site DI1 est significativement plus petite que tous les autres sites. A l'inverse, l'aire de l'ellipse de ce même groupe est supérieure à BL2 par rapport à tous les autres sites (Figure

16, Tableau 4). Enfin, les carnivores ont une aire d'ellipse standard significativement plus grande en DI2 par rapport à BL1 et DI1 (Figure 16, Tableau 4).

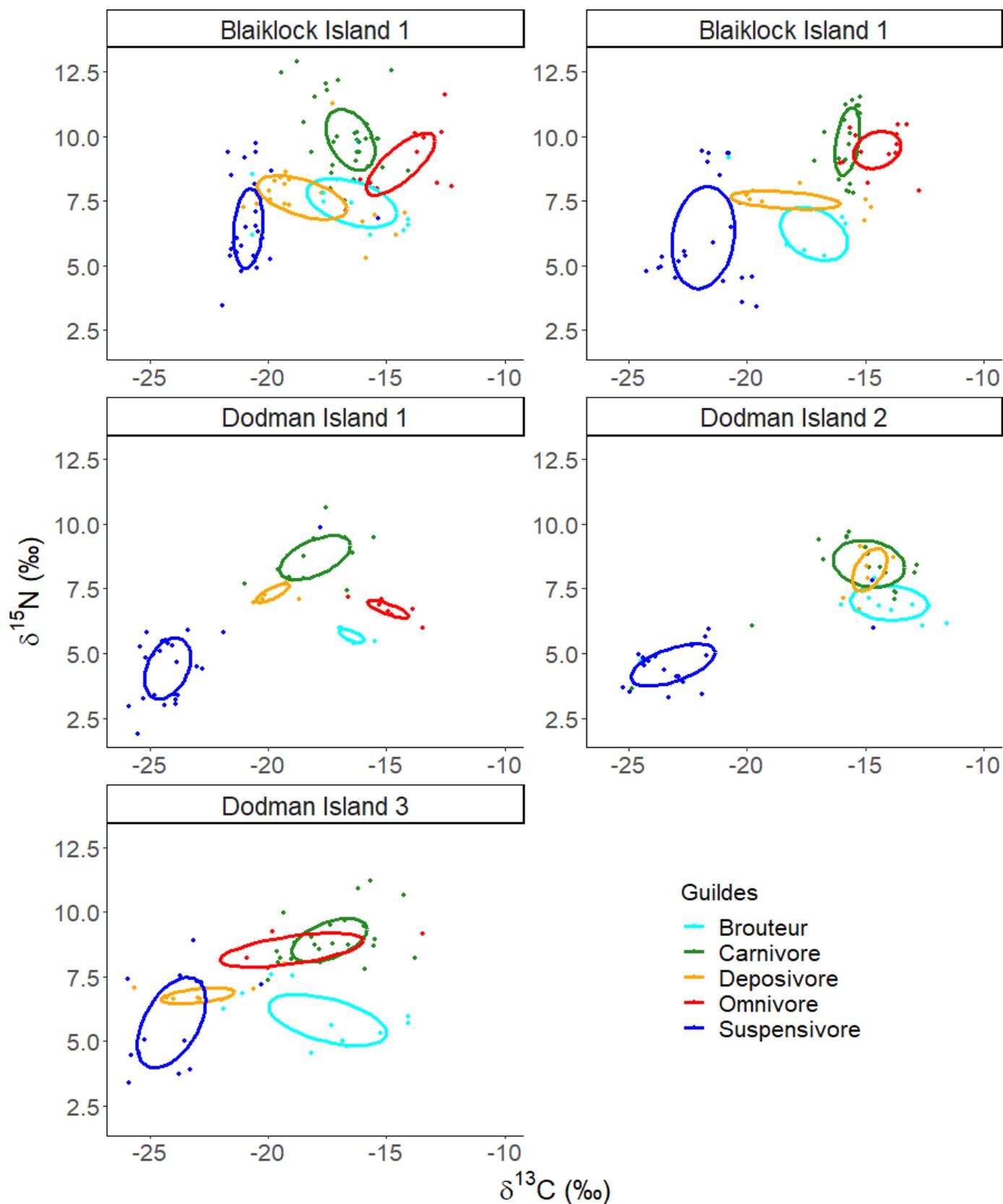


Figure 15 Ellipses standard (incluant 40% des valeurs) par guildes trophique par site, calculées sur base des compositions isotopiques individuelles de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (points). Couleurs : guildes trophiques.

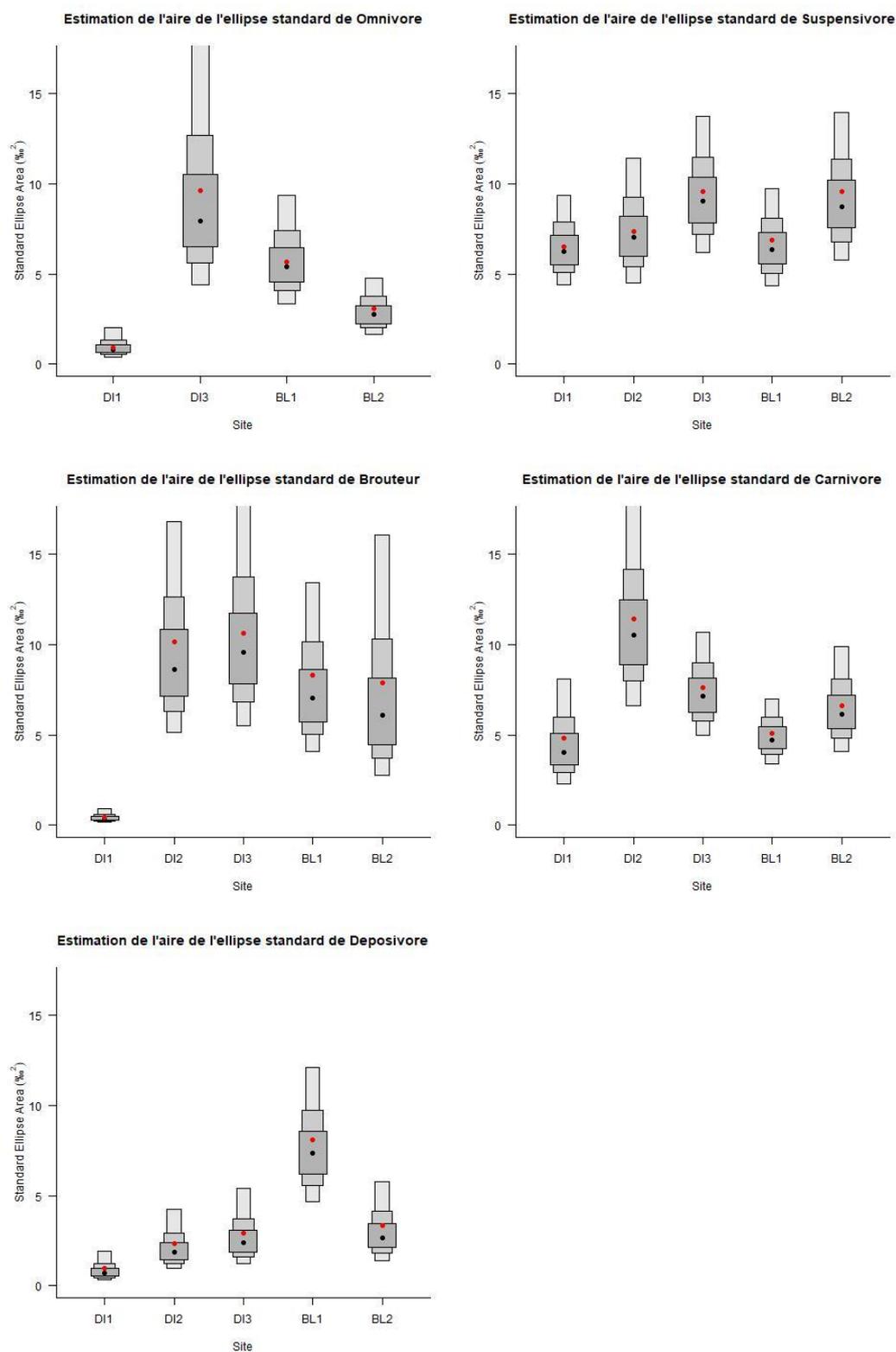


Figure 16 Estimation des aires des ellipses standard (%²) de chaque guild sur chaque site (SEA-B), par le modèle SIBER. Point noir : mode de SEA-B. Cases grisées : intervalles de crédibilité 50%, 75% et 95% de SEA-B. Point rouge : aire de l'ellipse standard corrigée pour les petits effectifs (SEAc).

Tableau 4 Pour chaque guildes trophique, probabilité en % que l'aire de l'ellipse standard calculée par SIBER, soit supérieure sur un site par rapport à un autre site.

Comparaisons	Brouteurs	Carnivores	Deposivores	Omnivores	Suspensivores
DI1_vs_DI2	0	1,37	5,33	/	33,28
DI1_vs_DI3	0	9,54	2,23	0,01	9,02
DI1_vs_BL1	0	40,29	0,01	0,04	47,4
DI1_vs_BL2	0	17,12	1,23	1,44	11,67
DI2_vs_DI3	41,29	91,43	31,38	/	21,71
DI2_vs_BL1	70,27	99,74	0,32	/	64,14
DI2_vs_BL2	71,38	94,99	23,52	/	24,93
DI3_vs_BL1	77,21	93,77	1,3	/	89,2
DI3_vs_BL2	76,69	66,96	41,18	99,74	53,16
BL1_vs_BL2	55,68	16,49	98,3	96,95	13,78

3) Modèles de mélange

Les modèles de mélange simmr ont fournis des estimations des régimes alimentaires pour deux espèces présentes sur chaque site. Premièrement, le régime du gastéropode brouteur *Nacella concinna* est composé en majorité d'algues sympagiques sur tous les sites, sauf BL2. Pour les sites BL1 et BL2, le microphytobenthos compose également une partie importante de son alimentation. Enfin, sur les sites où ils sont présents (i.e. DI1 et DI3), une contribution de plus de 75 % des Ochrophytes au régime alimentaire de ce mollusque n'est observée qu'à DI3 (Figure 17).

Le régime des *Terebellidae*, est composé quant à lui d'au moins une moitié de microphytobenthos sur les sites BL1, BL2 et DI2. D'un autre côté, sur les sites DI1 et DI3 il est composé en grande partie d'Ochrophytes, tandis que sur le site DI2, c'est jusqu'à un tiers du régime alimentaire qui est composé d'algues sympagiques (Figure 18).

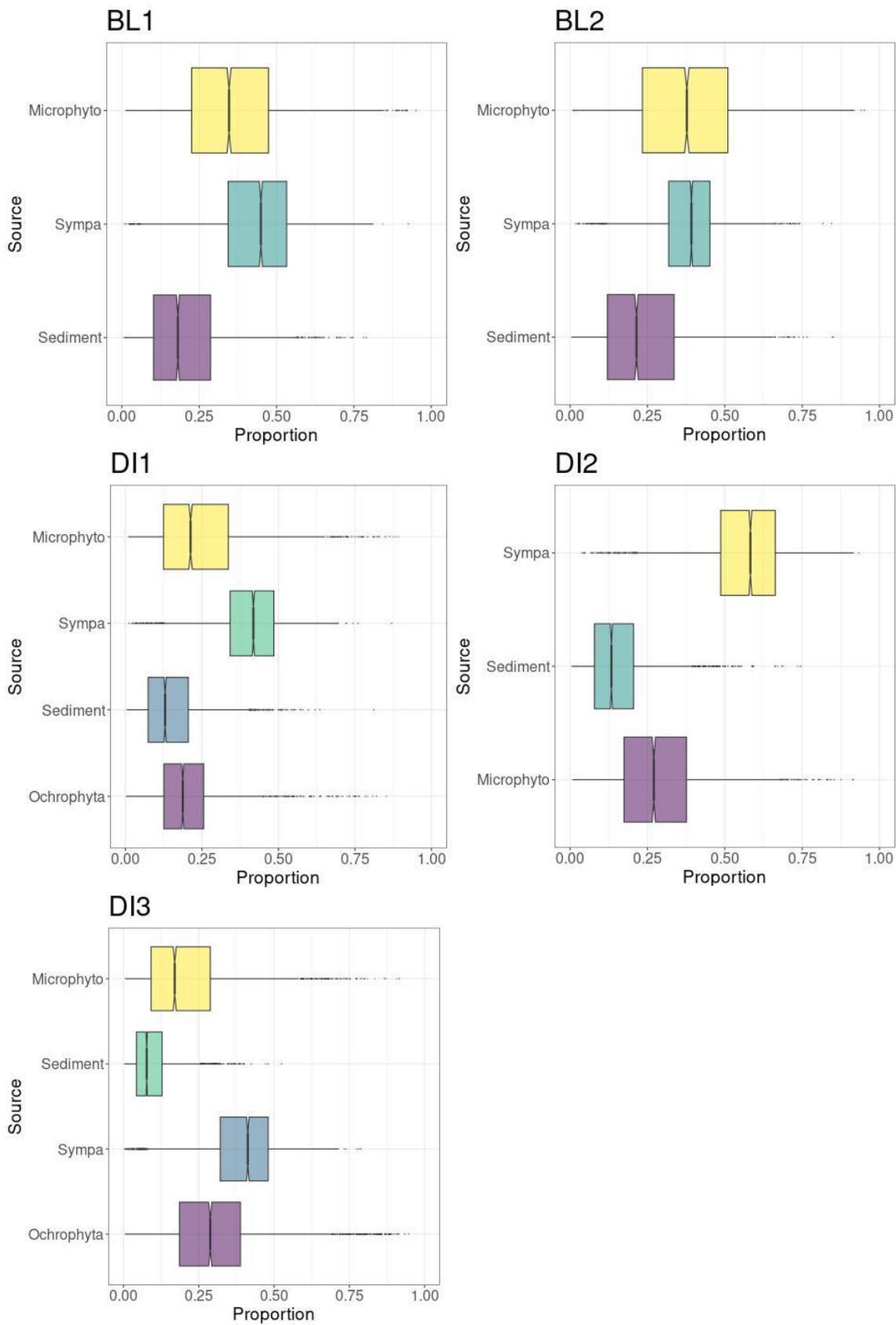


Figure 17 Compositions du régime alimentaire de *Nacella concinna* sur les 5 sites étudiés, en haut sites de Blaiklock Island, en bas sites de Dodman Island. Proportions obtenues avec le modèle de mélange simmr. Ligne verticale : Mode. Case colorée : intervalle de confiance 95%.

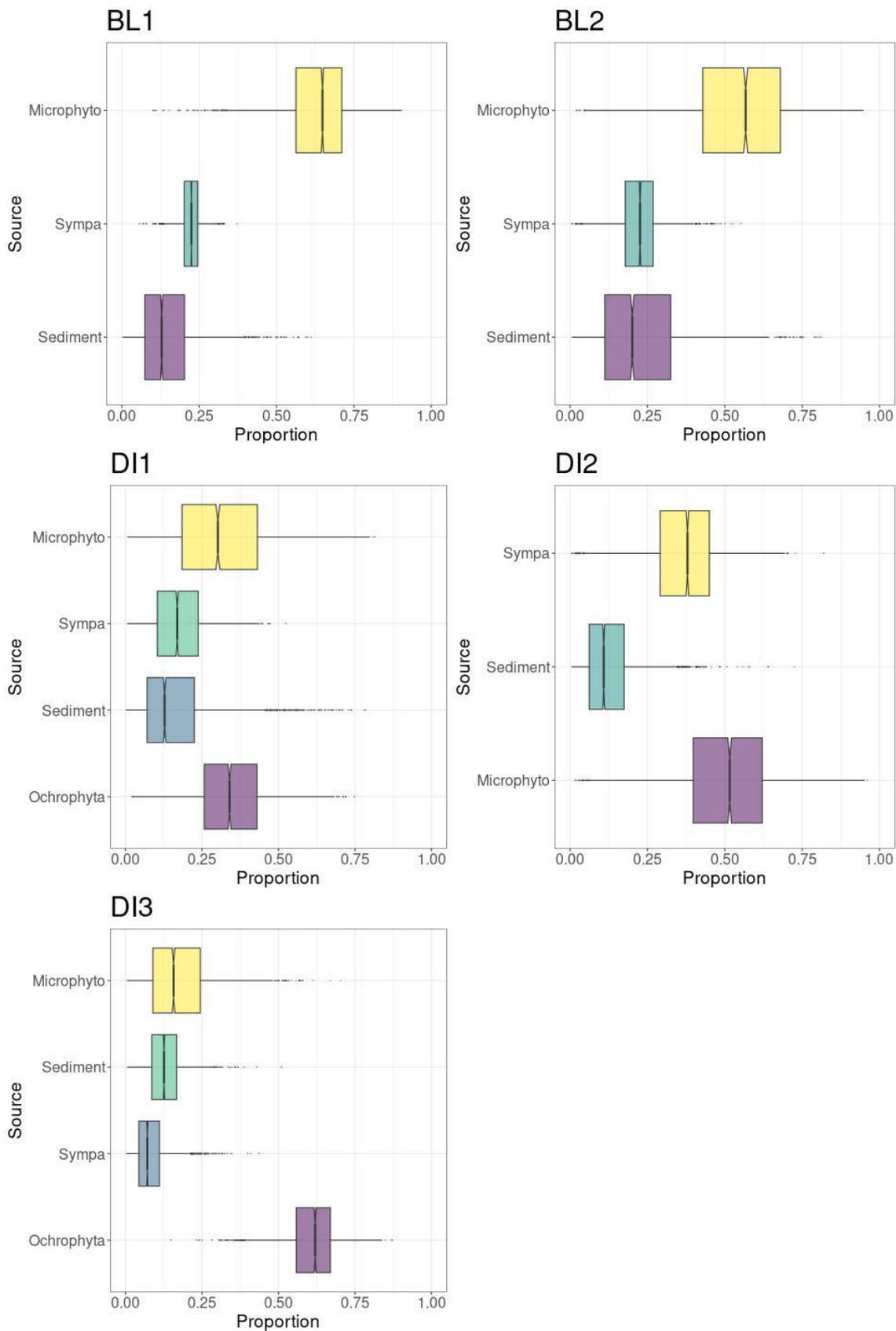


Figure 18 Compositions du régime alimentaire des *Terebellidae* sur les 5 sites étudiés. BL1, BL2 sites de Blaiklock Island. DI1, DI2, DI3 sites de Dodman Island. Proportions obtenues avec le modèle de mélange simmr. Ligne verticale : Mode. Case colorée : intervalle de confiance 95%.

Discussion

Les habitats benthiques côtiers antarctiques sont fortement affectés par des variations locales et régionales de plusieurs paramètres environnementaux. La forte saisonnalité de ces milieux entraîne des différences dans la structure de réseaux trophiques d'habitats proches (Caputi *et al.*, 2020; Iken *et al.*, 2023; Michel *et al.*, 2019). Les glaciers affectent aussi fortement ces écosystèmes, en apportant d'importantes quantités de sédiments et d'eau douce et en produisant des icebergs qui peuvent perturber les fonds (phénomène d'affouillement) (Alurralde *et al.*, 2020; Braeckman *et al.*, 2024; Le Bourg *et al.*, 2021; Pasotti *et al.*, 2015). Les réseaux trophiques de deux stations de la Péninsule Antarctique ont été étudiés grâce à une approche isotopique. La station la plus septentrionale, Dodman Island, comporte trois sites distincts. Le plus proche du glacier, DI2 est un site à fond meuble. En s'éloignant du glacier, DI1 est une forêt de macroalgues. Le site le plus éloigné, DI3, est aussi une forêt de macroalgues mais elles y sont plus développées que sur DI1. La deuxième station, Blaiklock Island, comportait quant à elle deux sites : un situé à proximité du glacier (BL2) qui est en pente et présente que très peu de macroalgues rouges et un second site (BL1) qui est plus proche de l'embouchure du fjord. Les Rhodophytes, y sont un peu plus abondantes.

L'analyse des isotopes stable a été utilisée ici pour mieux comprendre comment ces réseaux trophiques changent en fonction de l'habitat considéré. Il s'agit d'une technique largement utilisée, cependant le traitement des échantillons peut affecter les résultats obtenus (McCutchan Jr *et al.*, 2003). En premier lieu, l'acidification des organismes possédant un squelette carboné, est très importante pour pouvoir analyser seulement le carbone organique. Ici, nous avons pris la décision de ne pas prendre en compte certaines des données d'étoile de mer à cause de leurs valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ élevées comparé au set de données de Le Bourg, 2021 (set de données contenant 2500 échantillons, y compris le long de la Péninsule). Ces valeurs pourraient témoigner d'une acidification incomplète. Ces échantillons seront remesurés plus tard. D'un autre côté certains oursins ont été acidifiés tandis que d'autres non (pour lesquels le muscle a été prélevé), mais les valeurs étant similaires pour les deux groupes, ils ont tous été gardés.

1) Structure du réseau trophique

1.1 Dimension horizontale ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{34}\text{S}$)

Les rapports isotopiques $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{34}\text{S}$ fournissent généralement des informations sur les sources de nourriture à la base du réseau trophique (Peterson & Fry, 1987). Sur les sites étudiés, correspondant tous à des habitats différents, les réseaux trophiques présentent des caractéristiques communes sur cette dimension horizontale. Elle sépare les consommateurs primaires, qui ont des régimes variés : dépositivores, brouteurs, suspensivores. Cela correspond à ce qui a été observé au sein d'écosystèmes similaires de la Péninsule Antarctique (Corbisier *et al.*, 2004; Dunton, 2001; Iken *et al.*, 2023). Cependant, tout site confondu, les producteurs primaires se distinguent peut les uns des autres grâce à leur valeur de $\delta^{13}\text{C}$. Mis à part les Rhodophytes qui sur la plupart

des sites ont des valeurs très négatives. Cela dit, celles-ci ne sont pas consommées par les animaux échantillonnés, étant fortement protégées chimiquement (Amsler *et al.*, 2014). En effet, aucun brouteur ni déposivore ne se rapproche de ces faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (Figure 9). D'un autre côté, aucune source de nourriture primaire n'a des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ élevées, contrairement à certains consommateurs placés dans les omnivores et les brouteurs. Au moins une source a donc été probablement omise de l'échantillonnage. Il pourrait s'agir des algues sympagiques, qui auraient pu agir comme une source de nourriture importante lors de la débâcle de la glace de mer (antérieure à la période d'échantillonnage). En Antarctique, les algues sympagiques ont souvent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ très peu négatives. Elles peuvent servir de source de nourriture à la fois pour les brouteurs que pour les omnivores (Gillies *et al.*, 2012; Michel *et al.*, 2019). Ceci pourrait bien expliquer les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ peu négatives obtenues chez ces deux guildes trophiques sur tous les sites. Ensuite les suspensivores avaient des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ les plus négatives. Celles-ci correspondent, sur la plupart des sites, assez bien aux valeurs de la matière organique en suspension (SPOM) du même site. Les déposivores ont des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ intermédiaires aux deux autres guildes de consommateurs primaires. Ils pourraient ainsi, avoir consommé du microphytobenthos/algues sympagiques, mais aussi des détritiques d'Ochrophytes. En effet celles-ci ont des valeurs faibles de $\delta^{13}\text{C}$, proches de la SPOM. Le $\delta^{34}\text{S}$, permet de distinguer le sédiment des autres sources. Les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ du sédiment sont beaucoup plus faibles. Cela résulte de la présence de bactéries, dans les sédiments anoxiques. Celles-ci, réduisent les sulfates présents dans l'eau entraînant un fort fractionnement du soufre (Fry, Scalan, *et al.*, 1982). C'est peut-être pour ça, que tout site confondu, chez les consommateurs, les déposivores sont ceux qui ont les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ plus faibles. Mais ils n'atteignent en aucun cas des valeurs aussi faibles que les sédiments.

Certains sites, présentent des différences sur la dimension horizontale par rapport aux autres. Par exemple, les suspensivores, ont des plus faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ dans les forêts de macroalgues de Dodman Island (DI1, DI3) par rapport à Blaiklock. Cependant sur ces sites la SPOM a des valeurs plus faibles que Blaiklock Island, seulement en DI1. Le faible $\delta^{13}\text{C}$ des suspensivores en DI3, pourraient être expliqué par un plus fort import de détritiques de macroalgues dans leur régime. Facteur qui peut être fortement impacté par la circulation des courants locaux (Alurralde *et al.*, 2020). Un facteur temporel peut aussi entrer en jeu. Les rapports isotopiques de la SPOM, pourraient varier selon la saison. Des tissus qui se renouvellent lentement pourraient donc garder une trace de ces anciennes valeurs.

1.2 Dimension verticale ($\delta^{15}\text{N}$)

Comme attendu, les consommateurs primaires (suspensivores, déposivores, brouteurs) avaient des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ inférieures aux consommateurs de position trophique plus élevée (omnivores, carnivores), car l'isotope lourd de l'azote s'accumule tout le long d'une chaîne trophique (Peterson & Fry, 1987). Ensuite, certains brouteurs avaient un $\delta^{15}\text{N}$ relativement élevé (par rapport aux suspensivores), ceci pourrait être expliqué par

le fait qu'ils consomment, en plus des algues, des animaux encroûtants (Suda *et al.*, 2015). Similairement, les déposivores avaient aussi un $\delta^{15}\text{N}$ en moyenne plus haut que les suspensivores. Dans leur cas, cela pourrait être dû au fait qu'ils consomment du détritit dégradé par des bactéries, ou d'origine animale. Cependant, le microphytobenthos a un $\delta^{15}\text{N}$ en moyenne supérieur à la SPOM, ce qui affecte sûrement les valeurs à la fois des brouteurs et des déposivores.

D'un autre côté, il y avait beaucoup de différences des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs primaires entre les sites. Sur le site à fond mou DI2, les déposivores présentaient des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ aussi élevées que certains carnivores. Ceci pourrait être dû, au fait que ce site ne présentant pas de couverture de macroalgues, a une productivité inférieure. Ainsi, plus de matière organique consommé par les déposivores va provenir des sites proches et de la banque de nourriture qui s'accumule dans le sédiment (Fischer & Wiencke, 1992; Smith *et al.*, 2006). Ces sources-ci, vont être plus dégradées par les bactéries et présenter des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées. De plus certains suspensivores ont des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus faibles que toutes les sources de leur site. Ceci pourrait être dû au fait qu'ils sélectionnent les particules qu'ils ingèrent. Même si leur source de nourriture, la matière organique en suspension est commune, ils ont des modes de nutrition variés, lesquels leur permettent d'utiliser une sous partie différente de la SPOM (Gili *et al.*, 2001). Ce phénomène pourrait aussi expliquer en général la haute diversité de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ (et $\delta^{13}\text{C}$) chez les suspensivores. Par exemple, les holothuries suspensivores (*Heterocucumis steineni*, *Staurocucumis turqueti*) possèdent, sur tous les sites où elles sont présentes, des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées que la plupart des éponges et tuniciers. Ces organismes, peuvent se nourrir de zooplancton, en plus des microalgues pélagiques (Pierrat *et al.*, 2022). Contrairement aux autres suspensivores qui sont limités à des particules de plus petite taille (Gili *et al.*, 2001). Ainsi, cet apport de matière organique animale va influencer positivement les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des holothuries.

1.3 Métriques de Layman

Pour investiguer, la structure de ces réseaux trophiques les métriques de Layman (Layman *et al.*, 2007) ont été calculées pour la communauté de chaque site, ceci en utilisant les convex-hull des moyennes des espèces dans l'espace $\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{15}\text{N}$.

Premièrement, l'aire totale du convex-hull (TA), est utilisée pour estimer la diversité trophique de la communauté. Sur la station de Dodman Island, la TA des sites proches du glacier : DI1 (forêt de macroalgues) et DI2 (fond meuble), est plus faible que DI3 (forêt de macroalgues). Ceci peut être expliqué : d'un côté par l'absence de Rhodophytes avec des faibles $\delta^{13}\text{C}$ et aussi par une plus faible présence de Carnivores/Omnivores à haut $\delta^{15}\text{N}$. Ce qui cause une diminution de la largeur de la communauté, à la fois sur l'axe $\delta^{13}\text{C}$ que $\delta^{15}\text{N}$. Pour Blaiklock, on n'observe pas de différence significative de TA entre les deux sites. Par conséquent, le fait que BL2 soit plus proche du glacier ne semble pas impacter la diversité trophique de la communauté.

En second lieu, la distance au centroïde (CD), indique à quel point les organismes ont des niches trophiques extrêmes (vers le bord du polygone). Sur Dodman Island, DI1 et DI2 ont une plus faible CD que DI3. Ceci indique, que, sur ces deux sites, la plupart des organismes ont des habitudes alimentaires plus proches de la moyenne que sur DI3. Par exemple, les dépositivores se rapprochent des carnivores sur ces deux sites par rapport à DI3, ce qui pourrait être dû au fait qu'ils consomment de la matière organique ayant été plus dégradée par des bactéries, sur les sites proches du glacier (Iken *et al.*, 2023). Sur la station de Blaiklock Island, on observe aussi une différence, BL1 ayant une valeur plus faible que BL2. De ce fait, les habitudes alimentaires des organismes de BL1, le site le plus éloigné du glacier, sont moins extrêmes. Ainsi, entre les deux stations, la divergence des habitudes alimentaires change de manière opposée, en s'éloignant du glacier.

Ensuite, la distance moyenne au plus proche voisin (MNND) sert à estimer la divergence des habitudes alimentaires des organismes. À Dodman, DI1 présente une valeur de MNND élevée proche de DI3, l'autre site possédant une forêt de macroalgues. DI2 au contraire à une valeur faible, il y a donc une plus haute redondance trophique sur ce site contrairement aux autres sites de Dodman. Cette redondance, plus importante s'explique probablement par le peu de diversité des ressources à ce site où les macroalgues sont absentes, ce qui limite les sources de nourritures accessibles au faible nombre de consommateurs présents sur ce site, le plus proche du glacier. Sur Blaiklock Island, les deux sites ont une haute MNND. Par conséquent, les espèces ont des habitudes alimentaires très divergentes à sur les deux sites (i.e. peu de redondance).

La dernière métrique, la déviation de la distance au plus proche voisin (SDNND), informe sur l'uniformité de la divergence des habitudes alimentaires. Sur la station de Dodman, DI2 et DI1 ont une faible SDNND, par rapport à DI3. Ceci met en avant, que les espèces se distribuent de manière plus homogène dans le convex-hull près du glacier. Ces deux sites, présentent moins de sous-groupes d'espèces avec des habitudes alimentaires similaires. Au contraire, sur Blaiklock, les deux sites montrent des hautes valeurs de SDNND. Les organismes se répartissent de manière homogène dans l'espace isotopique. Ils forment des groupes, correspondant à des habitudes alimentaires particulières.

Finalement, ces métriques montrent d'un côté que les sites DI1 et DI2 de Dodman plus proches du glacier, sont plus simples que DI3 (le plus éloigné). Ils présentent une plus faible diversité trophique totale, moins d'organismes avec des niches extrêmes et peut d'espèces avec des niches similaires. De plus, le site le plus proche du glacier (DI2), qui a un fond mou, a un réseau trophique avec une forte redondance trophique. Comme à Dodman, en plusieurs endroits sur les côtes antarctiques, les réseaux trophiques benthiques se simplifient en se rapprochant des glaciers, ceci à cause du plus haut niveau/durée de glace de mer et la plus haute turbidité. Ces facteurs induisent une diminution de la production primaire. Les consommateurs auront donc accès à une plus faible quantité de ressources et sont contraints à se spécialiser, tandis que d'autres ne seront pas présents (Braeckman *et al.*, 2024; Iken *et al.*, 2023). D'un autre côté, à Blaiklock les deux sites

avaient des réseaux trophiques semblables, exception faite, que les habitudes alimentaires des organismes de BL1, le site le plus éloigné du glacier, sont moins extrêmes.

2) Niches trophiques des guildes trophiques

Des conditions environnementales, comme la couverture de glace de mer, les apports de sédiments et d'eau douce des glaciers, vont influencer les niches trophiques des espèces (Braeckman *et al.*, 2024; Caputi *et al.*, 2020; Le Bourg *et al.*, 2021). Les ellipses standards ont été utilisées pour comparer les niches trophiques des guildes présentes sur chaque site.

Pour les suspensivores, il n'y a pas de variation significative de la taille de l'ellipse entre les sites de Dodman Island. Par conséquent, chez cette guildes trophique, il y a une diversité trophique comparable sur tous les sites, malgré les différences environnementales qui peuvent être présentes. Cependant, pour les autres guildes, on peut observer d'importantes différences entre les deux forêts de macroalgues (DI1 et DI3). Du côté des brouteurs, on observe une aire d'ellipse plus petite sur DI1. Ceci est dû en partie à l'absence de *Margarella sp.* sur ce site. Mais même en tenant compte de cette absence, les seules valeurs de *Nacella concinna* sont plus rapprochées sur ce site par rapport aux autres sites (Figure 9). Par conséquent, les brouteurs occupent une niche trophique beaucoup plus petite sur cette forêt de macroalgues, proche du glacier, par rapport à celle plus éloignée de DI3. Ceci témoigne d'une plus faible diversité de sources disponibles pour les brouteurs proches du glacier. Similairement, les déposivores ont une faible aire d'ellipse standard en DI1 par rapport à DI3. Les consommateurs primaires dépendant plus des sources benthiques sont impactés, tandis que ceux dépendant des sources pélagiques ne le sont pas. Une explication pourrait être que le plus haut taux de sédimentation près du glacier enseveli les microalgues benthiques, diminuant ainsi la productivité de ces fonds. Ce processus cause une diminution en quantité et diversité des sources disponibles pour les brouteurs et déposivores. Ceci a déjà été montré pour des fonds mous de la Péninsule Antarctique (Braeckman *et al.*, 2024). Cette diminution de la taille des niches trophiques va aussi impacter les niveaux trophiques supérieurs. En effet, pour les carnivores et omnivores la situation est similaire, avec des plus faibles valeurs en DI1. Cela a déjà été observé chez certaines espèces de consommateurs secondaires, comme *Odontaster validus*, pour lequel il y a aussi une diminution de l'abondance et diversité des proies en proximité du glacier (Le Bourg *et al.*, 2021). Du côté de DI2, les tailles des niches trophiques étaient toutes similaires à DI3. Même si, il s'agissait d'un habitat à fond mou et proche du glacier, le rendant très différent de DI3. Il y a donc entre les sites avec un habitat similaire, sauf pour les suspensivores, une réduction de la taille des niches trophiques, en se rapprochant du glacier. Cela contribue sûrement en partie à la simplification du réseau trophique mentionnée dans la partie précédente.

En revanche, à Blaiklock Island, il y a moins de différences entre les niches des guildes trophiques des sites BL1 et BL2. Mais on observait quand même une réduction des niches trophiques des déposivores et omnivores

en BL2, ce site étant le plus proche du glacier. Les autres guildes trophiques semblent pouvoir s'adapter aux différences entre BL1 et BL2, sans changer drastiquement leurs habitudes alimentaires. Ainsi, les guildes trophiques associées aux ressources benthiques semblent être impactées, sur les deux stations, par la proximité au glacier. D'autres types de changements peuvent survenir dans des réseaux trophiques similaires. Par exemple, dans la mer de Ross, à la suite d'une augmentation saisonnière des ressources, les niches diminuent de taille et le réseau trophique se simplifie (Caputi *et al.*, 2020). De plus en Péninsule, dans les habitats nouvellement libérés par les glaciers, les organismes vont plutôt avoir des niches plus larges. En effet, les généralistes vont coloniser en premier ces environnements et des ressources plus variées peuvent y être disponibles. Mais sur ces sites colonisés depuis peu, la redondance trophique sera faible, à cause de la faible diversité d'espèces présentes (Pasotti *et al.*, 2015).

3) Régime alimentaire des consommateurs primaires

Le régime alimentaire de deux espèces de consommateurs primaires a été analysé en détail grâce à un modèle de mélange. La première espèce d'intérêt est le mollusque gastéropode *Nacella concinna*. Celui-ci est connu pour être un brouteur surtout de microalgues (diatomées), mais qui peut aussi se nourrir de macroalgues (dont *Himantothallus grandifolius*) et d'algues rouges corallinacées (Suda *et al.*, 2015). Cet organisme semble consommer en plus d'une partie importante de microphytobenthos, mais aussi des algues sympagiques sur les sites de Blaiklock Island. Toutefois, les algues rouges corallinacées étaient présentes sur les sites, mais n'ont pas été échantillonnées à cause de la difficulté de prélèvement. Une des sources, possiblement importante, n'est donc pas présente dans le modèle de mélange. Les corallinacées auraient des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (-13‰) (Norkko *et al.*, 2007), plus proches de celles des microalgues sympagiques que des autres sources considérées par le modèle de mélange. De plus, les épiphytes des macroalgues, une autre source importante pour les brouteurs en Antarctique (Amsler *et al.*, 2014), n'a pas été échantillonnée. Ainsi, la part importante d'algues sympagiques trouvée dans le régime de *Nacella concinna* sur plusieurs sites, pourrait être au moins en partie surestimée. Comme Blaiklock, sur la station de Dodman, on observe des hautes proportions d'algues sympagiques sur les trois sites. De plus, sur DI1 et DI3, les sites avec des macroalgues brunes, celles-ci sont présentes dans le régime de *Nacella concinna*. Ce gastéropode, semble ainsi capable d'adapter son régime à des environnements différents. Ceci est intéressant, car ce mollusque est un espèce importante, servant notamment de proie pour *Odontaster validus*, dans des conditions où d'autres proies ne sont plus disponibles (Zenteno-Devaud *et al.*, 2022).

Deuxièmement, le régime des *Terebellidae* a aussi été analysé. Ceux-ci sont des polychètes déposivores sessiles, qui peuvent être abondants et diversifiés en Antarctique (Gambi *et al.*, 1997). Ces organismes, se nourrissent dans la couche superficielle du sédiment grâce à leurs tentacules (Hutchings *et al.*, 2021). Leur régime, est composé pour la plupart de microphytobenthos à Blaiklock Island. A l'inverse, sur DI3 à Dodman

Island, ils consomment surtout des Ochrophytes, probablement des fragments de celles-ci qui se déposent sur le fond. Sur le site de DI1, plus proche du glacier, ils consomment moins d'Ochrophytes et semblent avoir un régime plus généraliste. Cela pourrait être lié au fait que plus de macroalgues étaient présentes en DI3. De plus, DI1 étant plus proche du glacier, ce site pourrait être plus couvert par de la glace de mer pendant une plus grande partie de l'année. Ce dernier facteur est connu pour impacter le régime d'autres dépositores comme *Adamussium collbecki*, qui va pouvoir consommer des détritits algaux plus frais (et donc plus proches des rapports isotopiques de l'algue vivante) dans des stations avec moins de glace de mer (Norkko *et al.*, 2007). Les dépositores ayant une niche plus étroite en DI1, ils consomment peut-être tous les détritits sans effectuer de sélection. Tandis qu'en DI3, les sources de nourriture étant plus abondantes, ils pourraient sélectionner de manière préférentielle le détritits de macroalgues frais ; les individus vont donc avoir des régimes plus variés entre eux. En effet, des détritivores en Antarctiques sont connus pour sélectionner la partie du détritits la plus nourrissante (Mincks *et al.*, 2008). Les *Terebellidae*, quant à eux, sont connus pour se nourrir de détritits de macroalgues sur les côtes de la Péninsule Antarctique (Dunton, 2001). Contrairement aux autres sites de Dodman, sur DI2, les *Terebellidae* consomment surtout des algues sympagiques et du microphytobenthos, comme à Blaiklock. Cependant, il aurait peut-être été intéressant d'inclure le détritits de macroalgues, s'il était présent sur ce site ; pour plus facilement comparer avec les autres localités. De plus, le microphytobenthos, n'a pas été directement échantillonné sur DI1 et DI3 et les valeurs de DI2 ont été utilisées. Les *Terebellidae* se nourrissant dans la couche superficielle de sédiment (Hutchings *et al.*, 2021), obtenir ces valeurs aurait été intéressant pour les deux autres sites, les rapports isotopiques du microphytobenthos étant assez variables entre sites (Tableau 1).

En outre, les valeurs des algues sympagiques prises de la littérature pourraient s'éloigner fortement de la réalité ; il y a aussi une forte variabilité régionale des rapports isotopiques de celles-ci par rapport aux autres sources (Gillies *et al.*, 2012). Pour améliorer la fiabilité de ces modèles de mélange, il faudrait donc échantillonner toutes les sources qui peuvent entrer dans le régime des organismes d'intérêt, sur chaque site. La SPOM, n'a pas été considéré comme source dans le modèle de mélange des *Terebellidae*, même s'il pourrait participer dans leur alimentation (par exemple la partie de SPOM qui se dépose sur le fond), ceci car les ratios isotopiques de cette source se rapprochaient trop de ceux du microphytobenthos et des Ochrophytes, sur certains sites. Par conséquent, le modèle n'aurait pas pu correctement les distinguer.

4) Conclusion

Le réchauffement climatique, est désormais présent sur toutes les côtes de l'Antarctique. En Péninsule Antarctique, celui-ci provoque déjà depuis des années le retrait des glaciers et la diminution de la glace de mer (Eayrs *et al.*, 2021; Purich & Doddridge, 2023). Le retrait des glaciers, libère à la fois de nouveaux environnements pour la colonisation, mais change aussi la sédimentation, l'apport de nutriments et d'eau

douce (Jones *et al.*, 2023). Ceci affecte la production primaire, en entraînant des effets à la fois sur les écosystèmes pélagiques (Moline *et al.*, 2004) et benthiques (Braeckman *et al.*, 2024; Pasotti *et al.*, 2015). Dans le cadre de ce travail, on observe que même si la station de Blaiklock est située à une plus haute latitude et pourrait être soumise à des couvertures de glace de mer plus élevées qu'à Dodman, ceci ne semble pas impacter la structure globale du réseau trophique, un résultat qui contraste avec d'autres études menées dans la région (Iken *et al.*, 2023). Cependant, à petite échelle il y a d'importantes différences entre les deux stations. À Dodman, plus on se rapproche du glacier plus le réseau trophique se simplifie, avec une réduction des niches trophiques de la plupart des guildes de consommateurs utilisant les ressources benthiques. Les consommateurs sont contraints par une plus faible quantité/diversité de ressources et ne peuvent pas sélectionner ce qu'ils consomment, tous les individus vont donc consommer des ressources similaires. Par exemple, sur les deux sites plus proches du glacier, les *Terebellidae* consomment moins de détritiques frais de macroalgues, ce qui diminue la taille de leur niche trophique. D'un autre côté, à Blaiklock les niches trophiques des dépositores et omnivores se réduisent comme à Dodman près du glacier. Cependant les deux sites de Blaiklock ont des réseaux trophiques similaires, même s'il s'agit d'habitats très différents. Dans des écosystèmes similaires, la structure de réseaux trophiques, pourrait changer de manière différente face au réchauffement climatique, bien que certaines espèces soient communes et s'adaptent de manière semblable. Mais il reste à définir pour quelle raison. Il serait aussi intéressant d'étudier plus de sites afin de voir si ces constatations sont généralisables à toute la Péninsule Antarctique, ce qui va être fait dans la suite du projet TANGO. De plus, il serait utile d'échantillonner plus de sources, comme les algues sympagiques, les épiphytes sur les macroalgues ou les corallinacées afin de mieux caractériser les régimes des organismes.

Bibliographie

- Alurralde, G., Fuentes, V. L., De Troch, M., & Tatián, M. (2020). Suspension feeders as natural sentinels of the spatial variability in food sources in an Antarctic fjord: A stable isotope approach. *Ecological Indicators*, *115*, 106378. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106378>
- Amsler, C. D., McClintock, J. B., & Baker, B. J. (2012). Amphipods exclude filamentous algae from the Western Antarctic Peninsula benthos: Experimental evidence. *Polar Biology*, *35*(2), 171–177. <https://doi.org/10.1007/s00300-011-1049-3>
- Amsler, C. D., McClintock, J. B., & Baker, B. J. (2014). Chemical mediation of mutualistic interactions between macroalgae and mesograzers structure unique coastal communities along the western Antarctic Peninsula. *Journal of Phycology*, *50*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1111/jpy.12137>
- Arens, W. (1990). Wear and tear of mouthparts: A critical problem in stream animals feeding on epilithic algae. *Canadian Journal of Zoology*, *68*(9), 1896–1914. <https://doi.org/10.1139/z90-269>
- Aronson, R. B., Moody, R. M., Ivany, L. C., Blake, D. B., Werner, J. E., & Glass, A. (2009). Climate Change and Trophic Response of the Antarctic Bottom Fauna. *PLoS ONE*, *4*(2), e4385. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004385>
- Barnes, D. K. A., & Conlan, K. E. (2006). Disturbance, colonization and development of Antarctic benthic communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *362*(1477), 11–38. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1951>
- Barnes, D. K. A., Fuentes, V., Clarke, A., Schloss, I. R., & Wallace, M. I. (2006). Spatial and temporal variation in shallow seawater temperatures around Antarctica. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *53*(8), 853–865. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.03.008>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, *67*, 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Belcher, A., Henson, S. A., Manno, C., Hill, S. L., Atkinson, A., Thorpe, S. E., Fretwell, P., Ireland, L., & Tarling, G. A. (2019). Krill faecal pellets drive hidden pulses of particulate organic carbon in the marginal ice zone. *Nature Communications*, *10*(1), 889. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-08847-1>
- Boecklen, W. J., Yarnes, C. T., Cook, B. A., & James, A. C. (2011). On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *42*(1), 411–440. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726>
- Boyd, P. W., Jickells, T., Law, C. S., Blain, S., Boyle, E. A., Buesseler, K. O., Coale, K. H., Cullen, J. J., de Baar, H. J. W., Follows, M., Harvey, M., Lancelot, C., Levasseur, M., Owens, N. P. J., Pollard, R., Rivkin, R. B., Sarmiento, J., Schoemann, V., Smetacek, V., ... Watson, A. J. (2007). Mesoscale Iron Enrichment Experiments 1993-2005: Synthesis and Future Directions. *Science*, *315*(5812), 612–617. <https://doi.org/10.1126/science.1131669>
- Braeckman, U., Soetaert, K., Pasotti, F., Quartino, M. L., Vanreusel, A., Saravia, L. A., Schloss, I. R., & van Oevelen, D. (2024). Glacial melt impacts carbon flows in an Antarctic benthic food web. *Frontiers in Marine Science*, *11*. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1359597>
- Brandt, A., & Gutt, J. (2011). Biodiversity of a Unique Environment: The Southern Ocean Benthos Shaped and Threatened by Climate Change. In F. E. Zachos & J. C. Habel (Eds.), *Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas* (pp. 503–526). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_25
- Calizza, E., Careddu, G., Caputi, S. S., Rossi, L., & Costantini, M. L. (2018). Time- and depth-wise trophic niche shifts in Antarctic benthos. *PLOS ONE*, *13*(3), e0194796. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194796>
- Caputi, S., Careddu, G., Calizza, E., Fiorentino, F., Maccapan, D., Rossi, L., & Costantini, M. L. (2020). Seasonal Food Web Dynamics in the Antarctic Benthos of Tethys Bay (Ross Sea): Implications for Biodiversity Persistence

- Under Different Seasonal Sea-Ice Coverage. *Frontiers in Marine Science*, 7, 594454.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2020.594454>
- Caputi, S., Kabala, J. P., Rossi, L., Careddu, G., Calizza, E., Ventura, M., & Costantini, M. L. (2024). Individual diet variability shapes the architecture of Antarctic benthic food webs. *Scientific Reports*, 14(1), 12333.
<https://doi.org/10.1038/s41598-024-62644-5>
- Cardona, L., Lloret-Lloret, E., Moles, J., & Avila, C. (2021). Latitudinal changes in the trophic structure of benthic coastal food webs along the Antarctic Peninsula. *Marine Environmental Research*, 167, 105290.
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105290>
- Clark, G. F., Stark, J. S., Palmer, A. S., Riddle, M. J., & Johnston, E. L. (2017). The roles of sea-ice, light and sedimentation in structuring shallow antarctic benthic communities. *PLoS ONE*, 12(1). Scopus.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168391>
- Clarke, A. (2008). Antarctic marine benthic diversity: Patterns and processes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1), 48–55. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.008>
- Connolly, R. M., Guest, M. A., Melville, A. J., & Oakes, J. M. (2004). Sulfur stable isotopes separate producers in marine food-web analysis. *Oecologia*, 138(2), 161–167. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1415-0>
- Corbisier, T. N., Petti, M. A. V., Skowronski, R. S. P., & Brito, T. A. S. (2004). Trophic relationships in the nearshore zone of Martel Inlet (King George Island, Antarctica): $\delta^{13}\text{C}$ stable-isotope analysis. *Polar Biology*, 27(2), 75–82. <https://doi.org/10.1007/s00300-003-0567-z>
- Danis, B., Amenabar, M., Bombosch, A., Brusselman, A., Buydens, M., Delille, B., Dogniez, M., Katz, L., Moreau, C., Pasotti, F., Robert, H., & Wallis, B. (2023). *Report of the TANGO 1 expedition to the West Antarctic Peninsula*. 106 pp.
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42(5), 495–506. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(78\)90199-0](https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0)
- Dunbar, R. B., Anderson, J. B., Domack, E. W., & Jacobs, S. S. (1985). Oceanographic Influences on Sedimentation Along the Antarctic Continental Shelf. In *Oceanology of the Antarctic Continental Shelf* (pp. 291–312). American Geophysical Union (AGU). <https://doi.org/10.1029/AR043p0291>
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2004). Network structure and robustness of marine food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 273, 291–302. <https://doi.org/10.3354/meps273291>
- Dunton, K. H. (2001). $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ Measurements of Antarctic Peninsula Fauna: Trophic Relationships and Assimilation of Benthic Seaweeds1. *American Zoologist*, 41(1), 99–112. [https://doi.org/10.1668/0003-1569\(2001\)041\[0099:NACMOA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1668/0003-1569(2001)041[0099:NACMOA]2.0.CO;2)
- Eayrs, C., Li, X., Raphael, M. N., & Holland, D. M. (2021). Rapid decline in Antarctic sea ice in recent years hints at future change. *Nature Geoscience*, 14(7), 460–464. <https://doi.org/10.1038/s41561-021-00768-3>
- Eicken, H. (1992). The role of sea ice in structuring Antarctic ecosystems. *Polar Biology*, 12(1), 3–13.
<https://doi.org/10.1007/BF00239960>
- El-Sayed, S. (1984). Productivity of the Antarctic Waters—A Reappraisal. In *Marine Phytoplankton and Productivity* (pp. 19–34). American Geophysical Union (AGU). <https://doi.org/10.1029/LN008p0019>
- Feely, R. A., Doney, S. C., & Cooley, S. R. (2009). Ocean Acidification: Present Conditions and Future Changes in a High- CO_2 World. *Oceanography*, 22(4), 36–47.
- Fischer, G., & Wiencke, C. (1992). Stable carbon isotope composition, depth distribution and fate of macroalgae from the Antarctic Peninsula region. *Polar Biology*, 12(3), 341–348. <https://doi.org/10.1007/BF00243105>
- Fry, B. (2006). *Stable Isotope Ecology*. Springer. <https://doi.org/10.1007/0-387-33745-8>
- Fry, B., Lutes, R., Northam, M., Parker, P., & Ogden, J. (1982). A $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ comparison of food webs in Caribbean seagrass meadows and coral reefs. *Aquatic Botany*, 14, 389–398. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(82\)90112-7](https://doi.org/10.1016/0304-3770(82)90112-7)

- Fry, B., Scalan, R. S., Winters, J. K., & Parker, P. L. (1982). Sulphur uptake by salt grasses, mangroves, and seagrasses in anaerobic sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 46(6), 1121–1124. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(82\)90063-1](https://doi.org/10.1016/0016-7037(82)90063-1)
- Gambi, M. C., Castelli, A., & Guizzardi, M. (1997). Polychaete populations of the shallow soft bottoms off Terra Nova Bay (Ross Sea, Antarctica): Distribution, diversity and biomass. *Polar Biology*, 17(3), 199–210. <https://doi.org/10.1007/s003000050123>
- Gili, J.-M., Coma, R., Orejas, C., López-González, P. J., & Zabala, M. (2001). Are Antarctic suspension-feeding communities different from those elsewhere in the world? *Polar Biology*, 24(7), 473–485. <https://doi.org/10.1007/s003000100257>
- Gillies, C. L., Stark, J., Johnstone, G., & Smith, S. (2013). Establishing a food web model for coastal Antarctic benthic communities: A case study from the Vestfold Hills. *Marine Ecology Progress Series*, 478, 27–41. <https://doi.org/10.3354/meps10214>
- Gillies, C. L., Stark, J. S., Johnstone, G. J., & Smith, S. D. A. (2012). Carbon flow and trophic structure of an Antarctic coastal benthic community as determined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 97, 44–57. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.11.003>
- Griffiths, H. J., Barnes, D. K. A., & Linse, K. (2009). Towards a generalized biogeography of the Southern Ocean benthos. *Journal of Biogeography*, 36(1), 162–177. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01979.x>
- Grimes, C. J., Donnelly, K., Ka, C., Noor, N., Mahon, A. R., & Halanych, K. M. (2023). Community structure along the Western Antarctic continental shelf and a latitudinal change in epibenthic faunal abundance assessed by photographic surveys. *Frontiers in Marine Science*, 10. Scopus. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1094283>
- Gutt, J. (2007). Antarctic macro-zoobenthic communities: A review and an ecological classification. *Antarctic Science*, 19(2), 165–182. <https://doi.org/10.1017/S0954102007000247>
- Hauck, J., Gerdes, D., Hillenbrand, C.-D., Hoppema, M., Kuhn, G., Nehrke, G., Völker, C., & Wolf-Gladrow, D. A. (2012). Distribution and mineralogy of carbonate sediments on Antarctic shelves. *Journal of Marine Systems*, 90(1), 77–87. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.09.005>
- Hayes, P. K., Whitaker, T. M., & Fogg, G. E. (1984). The distribution and nutrient status of phytoplankton in the Southern Ocean between 20° and 70° W. *Polar Biology*, 3(3), 153–165. <https://doi.org/10.1007/BF00442647>
- Heiser, S., Amsler, C. D., McClintock, J. B., Shilling, A. J., & Baker, B. J. (2020). Every Rule Has an Exception: A Cheater in the Community-Wide Mutualism in Antarctic Seaweed Forests. *Integrative and Comparative Biology*, 60(6), 1358–1368. <https://doi.org/10.1093/icb/icaa058>
- Hutchings, P., Carrerette, O., Nogueira, J. M. M., Hourdez, S., & Lavesque, N. (2021). The Terebelliformia-Recent Developments and Future Directions. *Diversity*, 13(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/d13020060>
- Iken, K., Amsler, C., Gorman, K., Klein, A., Galloway, A., Amsler, M., Heiser, S., Whippo, R., Lowe, A., Schram, J., Schneider, Z., & McClintock, J. (2023). Macroalgal input into the coastal food web along a gradient of seasonal sea ice cover along the Western Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series*, 718, 1–22. <https://doi.org/10.3354/meps14388>
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER — Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595–602.
- Jaschinski, S., Hansen, T., & Sommer, U. (2008). Effects of acidification in multiple stable isotope analyses. *Limnology and Oceanography: Methods*, 6(1), 12–15. <https://doi.org/10.4319/lom.2008.6.12>
- Jia, Z., Swadling, K. M., Meiners, K. M., Kawaguchi, S., & Virtue, P. (2016). The zooplankton food web under East Antarctic pack ice – A stable isotope study. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 131, 189–202. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2015.10.010>
- Jones, R. L., Meredith, M. P., Lohan, M. C., Woodward, E. M. S., Van Landeghem, K., Retallick, K., Flanagan, O., Vora, M., & Annett, A. L. (2023). Continued glacial retreat linked to changing macronutrient supply along the West Antarctic Peninsula. *Marine Chemistry*, 251. Scopus. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2023.104230>

- Kasyan, V. V., Bitiutskii, D. G., Mishin, A. V., Zuev, O. A., Murzina, S. A., Sapozhnikov, P. V., Kalinina, O. Y., Syomin, V. L., Kolbasova, G. D., Voronin, V. P., Chudinovskikh, E. S., & Orlov, A. M. (2022). Composition and Distribution of Plankton Communities in the Atlantic Sector of the Southern Ocean. *Diversity*, *14*(11). Scopus. <https://doi.org/10.3390/d14110923>
- Key Jr, M. M., & Barnes, D. K. A. (1999). Bryozoan colonization of the marine isopod *Glyptonotus antarcticus* at Signy Island, Antarctica. *Polar Biology*, *21*(1), 48–55. <https://doi.org/10.1007/s003000050331>
- Knox, G. A. (2006). *Biology of the Southern Ocean* (2nd ed.). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781420005134>
- Kohlbach, D., Graeve, M., Lange, B. A., David, C., Schaafsma, F. L., van Franeker, J. A., Vortkamp, M., Brandt, A., & Flores, H. (2018). Dependency of Antarctic zooplankton species on ice algae-produced carbon suggests a sea ice-driven pelagic ecosystem during winter. *Global Change Biology*, *24*(10), 4667–4681. <https://doi.org/10.1111/gcb.14392>
- Kohlbach, D., Lange, B. A., Schaafsma, F. L., David, C., Vortkamp, M., Graeve, M., van Franeker, J. A., Krumpen, T., & Flores, H. (2017). Ice Algae-Produced Carbon Is Critical for Overwintering of Antarctic Krill *Euphausia superba*. *Frontiers in Marine Science*, *4*. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00310>
- Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., & Post, D. M. (2007). Can Stable Isotope Ratios Provide for Community-Wide Measures of Trophic Structure? *Ecology*, *88*(1), 42–48.
- Le Bourg, B., Kuklinski, P., Balazy, P., Lepoint, G., & Michel, L. N. (2021). Interactive effects of body size and environmental gradient on the trophic ecology of sea stars in an Antarctic fjord. *Marine Ecology Progress Series*, *674*, 189–202. <https://doi.org/10.3354/meps13821>
- Lejeune, B., Sturaro, N., Lepoint, G., & Denoël, M. (2018). Facultative paedomorphosis as a mechanism promoting intraspecific niche differentiation. *Oikos*, *127*(3), 427–439. <https://doi.org/10.1111/oik.04714>
- Lepoint, G., Bernard, L., Gobert, S., & Michel, L. N. (2020). Trophic interactions between two neustonic organisms: Insights from Bayesian stable isotope data analysis tools. *Belgian Journal of Zoology*, *146*(2). <https://doi.org/10.26496/bjz.2016.47>
- Loeb, V., Siegel, V., Holm-Hansen, O., Hewitt, R., Fraser, W., Trivelpiece, W., & Trivelpiece, S. (1997). Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature*, *387*(6636), 897–900. Scopus. <https://doi.org/10.1038/43174>
- Majewska, R., Gambi, M. C., Totti, C. M., Pennesi, C., & De Stefano, M. (2013). Growth form analysis of epiphytic diatom communities of Terra Nova Bay (Ross Sea, Antarctica). *Polar Biology*, *36*(1), 73–86. <https://doi.org/10.1007/s00300-012-1240-1>
- McCann, K. S. (2011). *Food Webs*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400840687>
- McClintock, J. B., Angus, R. A., McDonald, M. R., Amsler, C. D., Catledge, S. A., & Vohra, Y. K. (2009). Rapid dissolution of shells of weakly calcified Antarctic benthic macroorganisms indicates high vulnerability to ocean acidification. *Antarctic Science*, *21*(5), 449–456. <https://doi.org/10.1017/S0954102009990198>
- McCutchan Jr, J. H., Lewis Jr, W. M., Kendall, C., & McGrath, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, *102*(2), 378–390. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x>
- Michel, L. N., Danis, B., Dubois, P., Eleaume, M., Fournier, J., Gallut, C., Jane, P., & Lepoint, G. (2019). Increased sea ice cover alters food web structure in East Antarctica. *Scientific Reports*, *9*(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44605-5>
- Mincks, S. L., Smith, C. R., Jeffreys, R. M., & Sumida, P. Y. G. (2008). Trophic structure on the West Antarctic Peninsula shelf: Detritivory and benthic inertia revealed by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *55*(22), 2502–2514. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.06.009>
- Mitchell, E. G., Whittle, R. J., & Griffiths, H. J. (2020). Benthic ecosystem cascade effects in Antarctica using Bayesian network inference. *Communications Biology*, *3*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-01310-8>

- Moline, M. A., Claustre, H., Frazer, T. K., Schofield, O., & Vernet, M. (2004). Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend. *Global Change Biology*, *10*(12), 1973–1980. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00825.x>
- Morales, S., Cárdenas, C. A., Bravo-Gómez, D., & Lagler, C. (2024). Shallow Hard-Bottom Benthic Assemblages of South Bay (Antarctic Peninsula): An Update 40 Years Later. *Diversity*, *16*(3), Article 3. <https://doi.org/10.3390/d16030162>
- Moran, A. L., Woods, H. A., Shishido, C. M., Lane, S. J., & Tobalske, B. W. (2018). Predatory behavior of giant Antarctic sea spiders (Colossendeis) in nearshore environments. *Invertebrate Biology*, *137*(2), 116–123. <https://doi.org/10.1111/ivb.12210>
- Morley, S. A., Souster, T. A., Vause, B. J., Gerrish, L., Peck, L. S., & Barnes, D. K. A. (2022). Benthic Biodiversity, Carbon Storage and the Potential for Increasing Negative Feedbacks on Climate Change in Shallow Waters of the Antarctic Peninsula. *Biology*, *11*(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/biology11020320>
- Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *5*(8), 429–436. <https://doi.org/10.1890/060150.1>
- Norkko, A., Thrush, S. F., Cummings, V. J., Gibbs, M. M., Andrew, N. L., Norkko, J., & Schwarz, A.-M. (2007). Trophic Structure of Coastal Antarctic Food Webs Associated with Changes in Sea Ice and Food Supply. *Ecology*, *88*(11), 2810–2820. <https://doi.org/10.1890/06-1396.1>
- Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S., & Jackson, A. L. (2010). Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PLOS ONE*, *5*(3), e9672. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009672>
- Pasotti, F., Saravia, L. A., De Troch, M., Tarantelli, M. S., Sahade, R., & Vanreusel, A. (2015). Benthic trophic interactions in an Antarctic shallow water ecosystem affected by recent glacier retreat. *PLoS ONE*, *10*(11). Scopus. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141742>
- Peterson, B. J., & Fry, B. (1987). Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *18*, 293–320.
- Phillips, D. L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A. L., Moore, J. W., Parnell, A. C., Semmens, B. X., & Ward, E. J. (2014). Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*, *92*(10), 823–835. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0127>
- Pierrat, J., Bédier, A., Eeckhaut, I., Magalon, H., & Frouin, P. (2022). Sophistication in a seemingly simple creature: A review of wild holothurian nutrition in marine ecosystems. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, *97*(1), 273–298. <https://doi.org/10.1111/brv.12799>
- Pimm, S. L., Lawton, J. H., & Cohen, J. E. (1991). *Food Web Patterns and Their Consequences*. *350*(6320), 669. <https://doi.org/10.1038/350669a0>
- Post, D. M. (2002). USING STABLE ISOTOPES TO ESTIMATE TROPHIC POSITION: MODELS, METHODS, AND ASSUMPTIONS. *83*(3).
- Pritchard, H. D., & Vaughan, D. G. (2007). Widespread acceleration of tidewater glaciers on the Antarctic Peninsula. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, *112*(F3). <https://doi.org/10.1029/2006JF000597>
- Purich, A., & Doddridge, E. W. (2023). Record low Antarctic sea ice coverage indicates a new sea ice state. *Communications Earth & Environment*, *4*(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s43247-023-00961-9>
- Quezada-Romegialli, C., Jackson, A. L., Hayden, B., Kahilainen, K. K., Lopes, C., & Harrod, C. (2018). tRophicPosition, an R package for the Bayesian estimation of trophic position from consumer stable isotope ratios. *Methods in Ecology and Evolution*, *9*(6), 1592–1599. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13009>
- Robinson, B. J. O., Barnes, D. K. A., Grange, L. J., & Morley, S. A. (2021). Intermediate ice scour disturbance is key to maintaining a peak in biodiversity within the shallows of the Western Antarctic Peninsula. *Scientific Reports*, *11*(1), 16712. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-96269-9>
- Rozema, P. D., Venables, H. J., van de Poll, W. H., Clarke, A., Meredith, M. P., & Buma, A. G. J. (2017). Interannual variability in phytoplankton biomass and species composition in northern Marguerite Bay (West Antarctic

- Peninsula) is governed by both winter sea ice cover and summer stratification. *Limnology and Oceanography*, 62(1), 235–252. <https://doi.org/10.1002/lno.10391>
- Schmidt, K., & Atkinson, A. (2016). Feeding and Food Processing in Antarctic Krill (*Euphausia superba* Dana). In V. Siegel (Ed.), *Biology and Ecology of Antarctic Krill* (pp. 175–224). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29279-3_5
- Schnack-Schiel, S. B., & Isla, E. (2005). The role of zooplankton in the pelagic-benthic coupling of the Southern Ocean. *Scientia Marina*, 69(S2), Article S2. <https://doi.org/10.3989/scimar.2005.69s239>
- Selz, V., Lowry, K. E., Lewis, K. M., Joy-Warren, H. L., Van De Poll, W., Nirmel, S., Tong, A., & Arrigo, K. R. (2018). Distribution of *Phaeocystis antarctica*-dominated sea ice algal communities and their potential to seed phytoplankton across the western Antarctic Peninsula in spring. *Marine Ecology Progress Series*, 586, 91–112. Scopus. <https://doi.org/10.3354/meps12367>
- Smith, C. R., Grange, L. J., Honig, D. L., Naudts, L., Huber, B., Guidi, L., & Domack, E. (2011). A large population of king crabs in Palmer Deep on the west Antarctic Peninsula shelf and potential invasive impacts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1730), 1017–1026. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1496>
- Smith, C. R., Mincks, S., & DeMaster, D. J. (2006). A synthesis of benthic-pelagic coupling on the Antarctic shelf: Food banks, ecosystem inertia and global climate change. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53(8), 875–894. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.02.001>
- Stammerjohn, S. E., Martinson, D. G., Smith, R. C., Yuan, X., & Rind, D. (2008). Trends in Antarctic annual sea ice retreat and advance and their relation to El Niño–Southern Oscillation and Southern Annular Mode variability. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 113(C3). <https://doi.org/10.1029/2007JC004269>
- Staniczenko, P. P. A., Lewis, O. T., Jones, N. S., & Reed-Tsochas, F. (2010). Structural dynamics and robustness of food webs. *Ecology Letters*, 13(7), 891–899. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01485.x>
- Stock, B. C., Jackson, A. L., Ward, E. J., Parnell, A. C., Phillips, D. L., & Semmens, B. X. (2018). Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ*, 6, e5096. <https://doi.org/10.7717/peerj.5096>
- Strominger, D., Hollander, J. M., & Seaborg, G. T. (1958). Table of Isotopes. *Reviews of Modern Physics*, 30(2), 585–904. <https://doi.org/10.1103/RevModPhys.30.585>
- Suda, C. N. K., Vani, G. S., de Oliveira, M. F., Rodrigues, E., Rodrigues, E., & Lavrado, H. P. (2015). The biology and ecology of the Antarctic limpet *Nacella concinna*. *Polar Biology*, 38(12), 1949–1969. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1789-6>
- Thomas, D. N., & Dieckmann, G. (Eds.). (2003). *Sea ice: An introduction to its physics, chemistry, biology, and geology*. Blackwell Science.
- Turner, J., Barrand, N. E., Bracegirdle, T. J., Convey, P., Hodgson, D. A., Jarvis, M., Jenkins, A., Marshall, G., Meredith, M. P., Roscoe, H., Shanklin, J., French, J., Goosse, H., Guglielmin, M., Gutt, J., Jacobs, S., Kennicutt, M. C., Masson-Delmotte, V., Mayewski, P., ... Klepikov, A. (2014). Antarctic climate change and the environment: An update. *Polar Record*, 50(3), 237–259. <https://doi.org/10.1017/S0032247413000296>
- Turner, J., Colwell, S. R., Marshall, G. J., Lachlan-Cope, T. A., Carleton, A. M., Jones, P. D., Lagun, V., Reid, P. A., & lagovkina, S. (2005). Antarctic climate change during the last 50 years. *International Journal of Climatology*, 25(3), 279–294. <https://doi.org/10.1002/joc.1130>
- Turner, J., Hosking, J. S., Bracegirdle, T. J., Marshall, G. J., & Phillips, T. (2015). Recent changes in Antarctic Sea Ice. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 373(2045), 20140163. <https://doi.org/10.1098/rsta.2014.0163>
- Vause, B. J., Morley, S. A., Fonseca, V. G., Jażdżewska, A., Ashton, G. V., Barnes, D. K. A., Giebner, H., Clark, M. S., & Peck, L. S. (2019). Spatial and temporal dynamics of Antarctic shallow soft-bottom benthic communities: Ecological drivers under climate change. *BMC Ecology*, 19(1), 27. <https://doi.org/10.1186/s12898-019-0244-x>

- Wada, E., Mizutani, H., & Minagawa, M. (1991). The use of stable isotopes for food web analysis. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 30(4), 361–371. <https://doi.org/10.1080/10408399109527547>
- Zenteno, L., Cárdenas, L., Valdivia, N., Gómez, I., Höfer, J., Garrido, I., & Pardo, LM. (2019). Unraveling the multiple bottom-up supplies of an Antarctic nearshore benthic community. *Progress in Oceanography*, 174, 55–63. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.10.016>
- Zenteno-Devaud, L., Aguirre-Martinez, G. V., Andrade, C., Cárdenas, L., Pardo, L. M., González, H. E., & Garrido, I. (2022). Feeding Ecology of *Odontaster validus* under Different Environmental Conditions in the West Antarctic Peninsula. *Biology*, 11(12). Scopus. <https://doi.org/10.3390/biology11121723>