

Université des Antilles

Habilitation à Diriger les Recherches

Section CNU 67

La méiofaune dans les réseaux trophiques

Pierre-Yves PASCAL

Institut de Biologie Paris-Seine
UMR 7138 Evolution Paris-Seine
Equipe Biologie de la Mangrove

Rapporteurs :

Eric Feunteun – Professeur au Museum National d’Histoire Naturelle, Dinard

Hervé Le Guyader – Professeur à l’Université Pierre et Marie Curie, Paris

Dominique Monti – Maître de conférences à l’Université des Antilles, Pointe-à-Pitre

Examineurs :

Christine Dupuy – Professeur à l’Université de La Rochelle, La Rochelle

Olivier Gros - Professeur à l’Université des Antilles, Pointe-à-Pitre

REMERCIEMENTS

Il est particulièrement difficile de remercier l'ensemble des personnes ayant eu un rôle dans mes recherches depuis plus de dix ans. Le risque d'en oublier est trop important si bien que j'ai opté pour la solution de ne citer personne...

Malgré ce choix, la question de l'organisation des remerciements demeure et plusieurs stratégies sont envisageables.

La plus évidente serait le remerciement des personnes par ordre chronologique d'apparition. Cette technique est inadaptée car le rôle de l'entourage évolue. Ainsi, par exemple, en dix ans, mon colocataire de bureau de rédaction de thèse est devenu mon collaborateur avec charlotte sur la tête à l'Agence International de l'Energie Atomique.

Une alternative consisterait à ordonner selon la géographie mais c'est peu concluant car les gens voyagent. Ce sont les mêmes qui se retrouvent à patauger dans la vase en Charente Maritime ou en Guyane, ce sont les même qui plongent sur les plates-formes pétrolières de Louisiane et qui se font dévorer par les moustiques estuariens de Nouvelle Angleterre.

Une troisième méthode serait le classement selon la nature des relations mais c'est encore une fois bien délicat, car la frontière entre les relations professionnelles et amicales n'existe pas toujours.

Il existerait la solution d'organiser selon l'accueil que j'ai reçu au cours de ces dix années. Cette classification n'est pas plus pertinente car il n'y a pas de différences entre mes expériences à La Rochelle, aux Etats-Unis ou en Guadeloupe. J'ai toujours eu la chance d'avoir des encadrants me faisant une grande confiance et me laissant une totale liberté. J'ai toujours eu la chance de trouver des collaborateurs intéressés par mes recherches.

Il me reste donc a remercier sincèrement l'ensemble des personnes aillant eu un rôle dans mon parcours scientifique et les membres du jury pour avoir accepté de juger ce travail.

Je remercie bien évidemment la famille et les amis pour m'avoir toujours soutenu dans mon projet professionnel de vasologie. Je remercie celle qui est aveugle au point d'être éprise d'un passionné de sédiments malodorants.

SOMMAIRE

CURRICULUM VITAE	4
ETAT CIVIL	4
ACTIVITÉS PROFESSIONNELLES	4
FORMATION	5
ACTIVITÉS D'ENSEIGNEMENT	5
RESPONSABILITÉS ADMINISTRATIVES D'ENSEIGNEMENT	6
ACTIVITÉS D'ENCADREMENT D'ETUDIANTS	6
SEMINAIRES	6
DIFFUSION DE L'INFORMATION SCIENTIFIQUE	7
ACTIVITÉS DE RELECTEUR	7
COLLABORATIONS	7
LISTE DES TRAVAUX	8
PUBLICATIONS DE RANG A	8
TRAVAUX EN PRÉPARATION	9
RAPPORTS	9
CONFÉRENCES	9
LA MÉIOFAUNE DANS LES RÉSEAUX TROPHIQUES	10
AVANT-PROPOS	10
INTRODUCTION	11
I - APPROCHES MÉTHODOLOGIQUE	14
A. OBSERVATION	14
B. UTILISATION DE TRACEURS	18
C. PRÉ-MARQUAGE DE PROIES	25
II – RÔLE TROPHIQUE DES BACTÉRIES POUR LA MÉIOFAUNE DES VASIÈRES	34
A. INTRODUCTION	34
B. APPROCHE EXPÉRIMENTALE	35
C. APPROCHE <i>IN SITU</i>	39
D. CONCLUSION	41
III – ÉVOLUTION DU REGIME ALIMENTAIRE DE LA MÉIOFAUNE SELON LES MODIFICATIONS DE RESSOURCES DISPONIBLES	42
A. MODIFICATIONS NATURELLES	42
B. MODIFICATIONS THÉORIQUES	46
C. MODIFICATIONS EXPÉRIMENTALES	46
D. MODIFICATIONS ANTHROPIQUES	50
IV – CONCLUSION	53
V - PERSPECTIVES	56
VI - BIBLIOGRAPHIE	62
RÉSUMÉ	73

CURRICULUM VITAE

ETAT CIVIL

Pierre-Yves PASCAL

Docteur en écologie marine

Né le 20 janvier 1980 à Paris

Nationalité française, célibataire

Adresse professionnelle : Laboratoire de Biologie Marine, Université des Antilles, Institut de Biologie Paris-Seine, UMR-CNRS 7138 Evolution Paris-Seine, Equipe Biologie de la Mangrove, BP 592 - 97 159 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe

Téléphone : 05 90 48 30 09

e-mail : pypascal@univ-ag.fr

ACTIVITES PROFESSIONNELLES

2012 à aujourd'hui : **Maître de conférences, Université des Antilles, Guadeloupe.** Equipe biologie de la mangrove (UMR-CNRS 7138)

2011 à 2012 : **Postdoctorat, Université des Antilles et de la Guyane, Guadeloupe.**
Avec Olivier GROS
Rôle trophique des thiobactéries au sein des mangroves

2008 à 2010 : **Postdoctorat, Louisiana State University, USA**
Avec Kevin R. CARMAN et John W. FLEEGER
- Effet de l'acidification des océans sur la toxicité des métaux chez les copépodes benthiques
- Effets des engrais sur les réseaux trophiques en milieu estuarien (Project TIDE)
- Réseau trophique associé aux plates-formes pétrolières offshore

2008 : **ATER, Université de La Rochelle, France**
Avec Nathalie NIQUIL et Christine DUPUY
Recherche (modélisation de réseaux trophiques) et enseignement

FORMATION

2004 à 2008 : **Thèse en écologie marine, Université de La Rochelle**

« Devenir des bactéries dans les réseaux trophiques des vasières intertidales : le cas de Brouage (Baie de Marennes-Oléron) »

Date de soutenance : 24/01/2008 ; Directrice : Nathalie NIQUIL

Mots clés: bactéries benthiques, réseau trophique, grazing, vasière, méio-macrofaune, isotope stable

Très honorable avec les félicitations du jury

2004 : **Diplôme d'Etudes Approfondies, Université de La Rochelle**

Exploitation Durable des Ecosystèmes Littoraux

Sujet de recherche : « Evaluation du degré de diversité génétique du gastéropode perceur *Ocenebra erinacea* en présence et absence du gastéropode invasif *Ocenebrellus inornatus* »

Avec mention bien (3^{ème}/15)

1998 à 2002 : **DEUG - Licence - Maîtrise, Université de Rennes I**

Avec mention assez bien

Biologie des Organismes et des Populations

Semestre de la licence passé à l'université de Bilbao (Espagne) dans le cadre des échanges ERASMUS

ACTIVITES D'ENSEIGNEMENT

	Matière	Niveau	Durée (h ETD an ⁻¹)		
			TD	TP	CM
Maître de Conférences 2012 à aujourd'hui	Ecosystèmes littoraux ❖○	M2			9
	Ecophysiologie animale ❖	M1			16,5
	Zoologie des vertébrés ❖○	L3		12	33
	Evolution ❖	L3			30
	Zoologie des invertébrés ❖○	L2	18	24	
	Biologie-Géologie	L1		48	
	Monde du vivant	L1			6
	Vie et paysage	L1			6
			Durée totale (h ETD)		
Vacataire et ATER 2005 à 2008	Echantillonnage sous-marin	M2	3	20	5
	Qualité des eaux côtières	M2	8		
	Méthode d'échantillonnage	M1			4
	Ecologie	L3	23		
	Ecologie microbienne	L3		12	
	Ecosystèmes côtiers	L3			
	Systématique	L3	25		
	Biologie végétale	L2		35	
	Biologie animale	L2		12	
	Physiologie animale et végétale	L2		26	

❖ Mise en place des enseignements

○ Utilisation des travaux de recherche dans les enseignements

RESPONSABILITES ADMINISTRATIVES D'ENSEIGNEMENT

Responsable des enseignements de zoologie (L2 et L3)
Président de jurys L2 (2013-15) et L3 (2012-13) BEST

ACTIVITES D'ENCADREMENT D'ETUDIANTS

Doctorat : **Aurélié BOISNOIR**, Diversité, répartition et abondance des dinoflagellés benthiques toxiques en Martinique et en Guadeloupe et rôle de la méiofaune dans le transfert de leurs toxines dans les réseaux trophiques. Université des Antilles et de la Guyane. 50% de l'encadrement. Directeur : Rodolphe Lemée, Observatoire Océanologique de Villefranche-sur-mer, Université Pierre-et-Marie-Curie. Début en Février 2015.

Master 2 : **Anais GOFFETTE**, Rôle trophique des bactéries soufrées dans un écosystème marin influencé par les rejets d'usine géothermique. 100 % de l'encadrement. Université de Liège, Février à Septembre 2014.
Sara DAIGLE, Influence des plates-formes pétrolières sur la structure et l'alimentation des communautés marines du Golfe du Mexique. Louisiana State University. 30 % de l'encadrement. Directeur : John FLEEGER. Janvier à Décembre 2012.

Licence 3 : **Xavier LOURENCO**, Influence de rejets de bactéries soufrées par une usine géothermique sur les abondances de méiofaune et de poissons. Université des Antilles et de la Guyane. 100 % de l'encadrement. Janvier à Mars 2014.
Maeva BOUZAT, Influence des mattes de *Beggiatoa* sur la méiofaune des mangroves. Université de La Rochelle. 100 % de l'encadrement. Avril à Mai 2013.
Claude BELLEMARE, Recherche d'une association symbiotique chez un organisme de la méiofaune. Université des Antilles et de la Guyane. 100 % de l'encadrement. Janvier à Mars 2012.
Amélie SALLON, Etude de l'effet de la température sur la consommation bactérienne des foraminifères en utilisant la technique du marquage aux isotopes stables. Université de La Rochelle. 100 % de l'encadrement. Juin à juillet 2005.

Licence 2 : **Precilla PERRICHON** et **Stéphanie BOLLARD**, Bactériorivorie des nématodes. Université de La Rochelle. 100 % de l'encadrement. Octobre 2006.

SEMINAIRES

Pascal P Y, Trophic role of benthic bacteria in mudflat, Seminar of the department of biology of the University of Lafayette, 18 mars 2010, Lafayette, Louisiana, USA.

Pascal P Y, Trophic role of benthic bacteria in mudflat, Seminar of the Museum of Natural History of Louisiana State University, 6 mars 2009, Baton Rouge, Louisiana, USA.

DIFFUSION DE L'INFORMATION SCIENTIFIQUE

Membre du comité scientifique de la Fête de la Science en Guadeloupe (2013).

Pascal PY (2005) Le film bactérien, Festival du très court métrage de vulgarisation scientifique (La Rochelle). Prix *i*) du jury, *ii*) du public et *iii*) des lycéens.

ACTIVITES DE RELECTEUR

Relecteur pour différentes revues internationales (total de 19 manuscrits) :

Academia da Brasileira de Ciências ($n = 1$, $IF_{2014} = 0,88$), *Estuarine, Coastal and Shelf Science* ($n = 2$, $IF_{2014} = 2,32$), *Helgoland Marine Research* ($n = 1$, $IF_{2014} = 1,44$), *Marine Biodiversity* ($n = 1$), *Marine Biology* ($n = 2$, $IF_{2014} = 2,39$), *Marine Ecology Progress Series* ($n = 4$, $IF_{2014} = 2,64$) ; *Marine Environmental Research* ($n = 2$, $IF_{2014} = 2,33$), *Marine and Freshwater Research* ($n = 1$, $IF_{2014} = 2,25$), *Marine Pollution Bulletin* ($n = 3$, $IF_{2014} = 2,79$), *PLOS ONE* ($n = 1$, $IF_{2014} = 3,24$), *Science of the Total Environment* ($n = 1$, $IF_{2014} = 4,10$)

COLLABORATIONS

Nationales

Stanislas DUBOIS (DYNECO – IFREMER – Plouzané)

Christine DUPUY (LIENSS - UMR 7266 - ULR - La Rochelle)

Olivier GROS (UMR 7138 - UAG - Pointe à Pitre)

Thomas LACOUÉ-LABARTHE (LIENSS - UMR 7266 - CNRS - La Rochelle)

Nathalie NIQUIL (FRE3484 BioMEA – Caen)

Internationales

Henricus T S BOSCHKER (NIOO-KNAW - The Netherlands)

Linda A DEEGAN (MBL - Woods Hole - Massachusetts – USA)

John W FLEEGER (Louisiana State University - USA)

Gilles LEPOINT (MARE – Université de Liège – Belgique)

Hanan M M METWALLY (University of Alexandria - Egypt)

LISTE DES TRAVAUX

Les noms soulignés sont ceux d'étudiants dont j'ai encadré le travail.

PUBLICATIONS DE RANG A

17. Pante E, **Pascal PY**, Becquet V, Simon-Bouhet B, Garcia P (*In press*) Evaluating the genetic effects of the invasive *Ocenebra inornata* on the native oyster drill *Ocenebra erinacea*. *Mar Ecol* (IF₂₀₁₄ = 1,84)
16. **Pascal PY**, Bellemare C, Sterrer W, Boschker HTS, Gonzales-Rizzo S, Gros O (2015) Diet of *Haplognathia ruberrima* (Gnathostomulida) in a Caribbean marine mangrove. *Mar Ecol* 36: 246-257 (IF₂₀₁₄ = 1,84)
15. **Pascal PY**, Dubois S, Boschker HTS, Gros O (2014) Trophic role of large benthic sulfur bacteria in mangrove sediment. *Mar Ecol Prog Ser* 516: 127-138 (IF₂₀₁₄ = 2,64)
14. Saint-Béat B, Dupuy C, Agogue H, Carpentier A, Chalumeau J, Como S, David V, De Crignis M, Duchêne JC, Fontaine C, Feunten E, Guizen K, Hartmann HJ, Lavaud J, Lefebvre S, Lefrançois E, Mallet C, Montanié H, Mouget JL, Orvain F, Ory P, **Pascal PY**, Radenac G, Richard P, Vézina AF, Niquil N (2014) How does the resuspension of the biofilm alter the functioning of the benthos-pelagos coupled food web of the bare mudflat in Marennes-Oléron Bay (NE Atlantic)? *J Sea Res* 92: 144-157 (IF₂₀₁₄ = 1,86)
13. Saint-Béat B, Dupuy C, Bocher P, Chalumeau J, De Crignis M, Fontaine C, Guizen K, Lavaud J, Lefebvre S, Montanié H, Mouget JL, Orvain F, **Pascal PY**, Quintenne G, Radenac G, Richard P, Robin F, Vézina A, Niquil N (2013) Key features of intertidal food webs that support migratory shorebirds: the case of the bare mudflat in Marennes-Oléron Bay (NE Atlantic). *PLoS ONE* 8: e76739 (IF₂₀₁₄ = 3,53)
12. **Pascal PY**, Fleeger JW (2013) Diverse dietary responses by saltmarsh consumers to chronic nutrient enrichment. *Estuar Coast* 36: 1115-1124 (IF₂₀₁₄ = 2,56)
11. Daigle ST, Fleeger JW, Cowan JH, **Pascal PY** (2013) What is the relative importance of phytoplankton and attached macroalgae and epiphytes to food webs on offshore oil platforms? *Mar Coast Fisheries* 5: 53-64 (IF₂₀₁₄ = 1,81)
10. **Pascal PY**, Fleeger JW, Boschker HTS, Metwally HM, Johnson DS (2013) Response of the benthic food web to short- and long-term nutrient enrichment in saltmarsh mudflats. *Mar Ecol Prog Ser* 474: 27-41 (IF₂₀₁₄ = 2,64)
9. **Pascal PY**, Fleeger JW, Galvez F, Carman KR (2010) The toxicological interaction between ocean acidity and metals in coastal meiobenthic copepods. *Mar Pollut Bull* 60: 2201-2208 (IF₂₀₁₄ = 2,79)
8. Dupuy C, Rossignol L, Geslin E, **Pascal PY** (2010) Predation of mudflat meio-macrofaunal metazoans by a calcareous foraminifer, *Ammonia tepida* (Cushman, 1926). *J Foraminifer Res* 40: 305-312 (IF₂₀₁₄ = 2,06)
7. **Pascal PY**, Dupuy C, Richard P, Niquil N (2009) Seasonal variation in consumption of benthic bacteria by meio- and macrofauna in an intertidal mudflat. *Limnol Oceanogr* 54: 1048-1059 (IF₂₀₁₄ = 3,61)
6. **Pascal PY**, Dupuy C, Haubois AG, Richard P, Niquil N (2008a) Influence of environmental factors on bacterial ingestion rate of the deposit-feeder *Hydrobia ulvae* and comparison with meiofauna. *J Sea Res* 60: 151-156 (IF₂₀₁₄ = 1,86)
5. **Pascal PY**, Dupuy C, Richard P, Rzeznik-Orignac J, Niquil N (2008b) Bacterivory of a mudflat nematode community under different environmental conditions. *Mar Biol* 154: 671-682 (IF₂₀₁₄ = 2,39)
4. **Pascal PY**, Dupuy C, Richard P, Niquil N (2008c) Bacterivory in the common foraminifer *Ammonia tepida*: isotope tracer experiment and the controlling factors. *J Exp Mar Biol Ecol* 359: 55-61 (IF₂₀₁₄ = 2,48)
3. **Pascal PY**, Dupuy C, Mallet C, Richard P, Niquil N (2008d) Bacterivory by benthic organism in sediment: quantification using ¹⁵N enriched bacteria. *J Exp Mar Biol Ecol* 35: 18-26 (IF₂₀₁₄ = 2,48)
2. Rossignol L, Dupuy C, **Pascal PY**, Debenay JP (2007) *Hydrobia ulvae*: a deposit feeder for cleaning living hard-shelled foraminifera. *J Foraminifer Res* 37: 8-11 (IF₂₀₁₄ = 2,06)
1. Niquil N, Kerleguer G, Leguerrier D, Richard P, Legrand H, Dupuy C, **Pascal PY**, Bacher C (2006) How would the loss of production due to an herbicide have repercussions in the food web of an intertidal mudflat? Sensitivity analysis of an inverse model for Brouage mudflat, Marennes-Oléron Bay, France. *Cah Biol Mar* 47: 63-71 (IF₂₀₁₄ = 0,62)

TRAVAUX EN PREPARATION

Lacoue-Labarthe T, Warnau M, Beaugeard L, **Pascal PY** (soumis) Trophic transfer of radioisotopes in Mediterranean sponges through bacteria consumption. *Chemosphere* (IF₂₀₁₄ = 3,50)

RAPPORTS

Pascal PY (2002) Inter-annual and inter-habitat comparison of the demographical numbers of *Patella ferruginea* from Lavezzi Island (Corsica) *Biologos I* : 1-5.

CONFERENCES

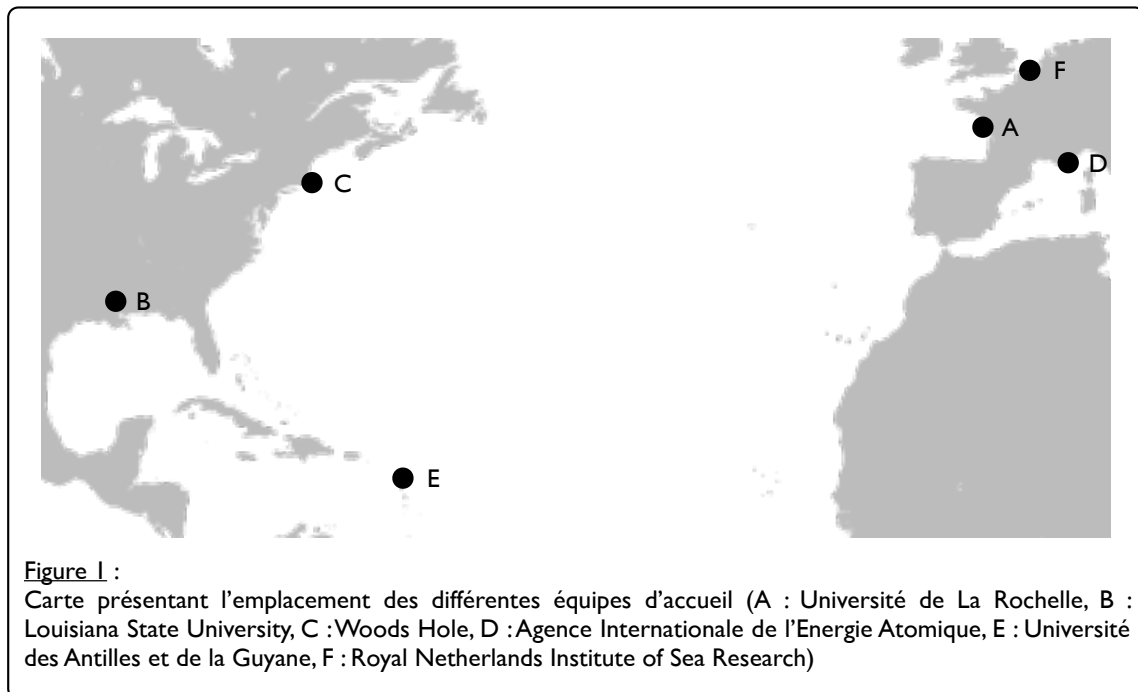
14. **Goffette A**, Dubois S, Fransolet D, **Pascal PY** Trophic role of thiobacteria in a marine coastal ecosystem influenced by geothermal power plant, 9th International Conference on Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies, 3-8 Août 2014, Perth, Australia (poster)
13. **Pascal PY**, Dubois S, Boschker HTS, Gros O Trophic role of giant benthic thiobacteria in a Caribbean mangrove (Guadeloupe, FWI), 8th International Conference on Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies, 20-24 Août 2012, Brest, France (oral)
12. **Pascal PY**, Bellemare C, Gonzalez-Rizzo S, Gros O Low $\delta^{13}\text{C}$ composition of *Haplognathia* sp. in a Caribbean mangrove (Guadeloupe, FWI), 8th International Conference on Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies, 20-24 Août 2012, Brest, France (poster)
11. **Pascal PY**, Fleeger JW, Boschker HTS, Deegan LA, Metwally HM, Carman KR Chronic fertilizer influence on mudflat food web, International Symposium-Trophic significance of microbial biofilm in tidal flats, 6-10 Juin 2011, La Rochelle, France (oral - jeune chercheur invité)
10. **Pascal PY**, Fleeger JW, Galvez F, Carman KR The toxicological interaction between ocean acidity and metals in coastal meiobenthic copepods, 14th International Meiofauna Conference, 11-16 Juillet 2010, Ghent, Belgique (oral)
9. **Pascal PY**, Fleeger JW, Boschker HTS, Deegan LA, Metwally HM, Carman KR Fertilizer effect on food webs of mudflats of a salt marsh of New England, 14th International Meiofauna Conference, 11-16 Juillet 2010, Ghent, Belgique (poster)
8. **Pascal PY**, Fleeger JW, Galvez F, Carman KR Toxicity of CO_2 and its effect on the toxicity of metal to benthic copepods, SETAC North America annual meeting, 19-23 Novembre 2009, New Orleans, Louisiane, USA (poster)
7. **Pascal PY**, Dupuy C, Richard P, Niquil N Bacteria in benthic food web of intertidal mudflat. Benthic Ecology Meeting, 4-7 Mars 2009, Corpus Christi, Texas, USA (oral)
6. Dupuy C, Marquis E, **Pascal PY**, Hartmann H, Niquil N Richard P Role of heterotrophic protists in microbial webs functioning: comparison between benthic and pelagic domains in coastal ecosystems. ASLO meeting, 25-30 Janvier 2009, Nice, France (poster)
5. **Pascal PY**, Dupuy C, Richard P, Niquil N Bacteria in benthic food web of intertidal mudflat. ASLO summer meeting, 9-13 Juin 2008, St John's, Newfoundland, Canada (oral)
4. **Pascal PY**, Dupuy C, Richard P, Arminot du Chatelet E, Mallet C, Niquil N Trophic role of benthic bacteria along the year in an intertidal mudflat. Estuarine Research Federation (ERF), 4-8 novembre 2007, Providence, Rhode Island, USA (oral)
3. **Pascal PY**, Dupuy C, Richard P, Rzeznik-Orignac J, Niquil N Bacterial ingestion by a nematode community from intertidal mudflat: influence of biotic and abiotic factors. 13th International Meiofauna Conference (THIRIMCO). 29 juillet - 03 aout 2007, Recife, Bresil (oral)
2. **Pascal PY**, Niquil N, Dupuy C, Richard P, Mallet C, Debenay JP Bacterivory of foraminifera (*Ammonia tepida*) in intertidal mudflat according to various biotic and abiotic factors. ASLO summer meeting, 4-9 juin 2006, Victoria, British Columbia, Canada (oral)
1. **Pascal PY** Shellfish farming and benthic macrofauna: case of Mont Saint Michel Bay. 20^{ème} Forum des Jeunes Océanographes de France, 10-11 juin 2003, Concarneau, France (poster)

LA MEIOFAUNE DANS LES RESEAUX TROPHIQUES

AVANT-PROPOS

Mes activités de recherche ont été et sont effectuées au sein des équipes présentées sur la figure I :

- Equipe A : Travaux de thèse, Encadrement scientifique : Nathalie NIQUIL, Christine DUPUY & Pierre RICHARD, Laboratoire d'accueil : Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Littoraux Anthropisés, UMR 6217 CNRS – IFREMER - Université de La Rochelle.
- Equipe B : Travaux de post doctorat, Encadrement scientifique : Kevin CARMAN & John FLEEGER, Laboratoire d'accueil : Department of Biological Sciences - Louisiana State University – USA.
- Equipe C : Travaux de post doctorat, Encadrement scientifique : John FLEEGER & Linda DEEGAN, Laboratoires d'accueil : Department of Biological Sciences - Louisiana State University et Marine Biological Laboratory - Woods Hole – USA.
- Equipe D : Travaux de post doctorat, Collaboration scientifique : Michel WARNAU & Thomas LACOUÉ-LABARTHE, Laboratoire d'accueil : Agence Internationale de l'Energie Atomique - Monaco.
- Equipe E : Travaux de post doctorat, Encadrement scientifique : Olivier GROS, Travaux de Maître de Conférences, Laboratoire d'accueil : UMR-CNRS-7138 Systématique–Adaptation–Evolution – Equipe Biologie de la Mangrove - Laboratoire de Biologie Marine - Université des Antilles et de la Guyane.
- Equipe F : Travaux de Maître de Conférences, Collaboration scientifique : Henricus BOSCHKER, Laboratoire d'accueil : Royal Netherlands Institute of Sea Research – The Netherlands.



INTRODUCTION

La méiofaune se définit par des organismes d'une taille intermédiaire entre la microfaune et la macrofaune. La dimension de ces organismes fluctue entre 40-63 et 500 μm (Higgins & Thiel 1988). Le choix de ces dimensions peut sembler arbitraire, cependant les organismes de la méiofaune partagent un certain nombre de particularités biologiques et écologiques (Warwick *et al.* 1986) comme par exemple la reproduction (*in situ* sans phase de dispersion) et les traits d'histoire de vie (les juvéniles ressemblent aux adultes). Les organismes de la méiofaune sont aquatiques et principalement mobiles dans les sédiments meubles bien qu'une minorité soit temporairement sessiles sur des plantes ou autres substrats durs. Certains organismes comme les mollusques et les annélides ne font partie de la méiofaune que durant une période limitée de leur vie, car les adultes appartiennent à la macrofaune. Une autre caractéristique importante de la méiofaune est sa diversité taxonomique : en effet, la méiofaune héberge des représentants de presque tous les phylums animaux.

Les premiers organismes de la méiofaune ont été décrits au cours de la première moitié du XIX^e siècle. Cependant la recherche sur la méiofaune est relativement récente et ce terme n'a été défini que tardivement (Mare 1942). Ce n'est qu'au cours des années 60 qu'ont été réalisées les premières expériences utilisant la méiofaune marine (Boaden 1962, Gray 1966a, Gray 1966b). Dans les années 70, les travaux de Coull abordent l'écologie de la méiofaune en utilisant des approches expérimentales de terrain (Coull 1973). A cette époque, l'étude de la méiofaune est très minoritaire et n'est pas intégrée à l'écologie benthique qui se focalise sur la macrofaune. En effet, la méiofaune a alors la réputation de nécessiter du matériel d'échantillonnage spécialisé et d'importantes compétences taxonomiques (Eleftheriou 2013). Le retard d'intérêt pour la méiofaune s'explique également par sa discrétion et ses habitats généralement peu attrayants. Depuis, les méthodes d'études ont été simplifiées et standardisées et des clefs de détermination simplifiées ne s'adressent plus uniquement aux spécialistes. Cette démocratisation de la recherche sur la méiofaune est mise en évidence par la

publication d'ouvrages de synthèse sur le sujet (Higgins & Thiel 1988, Giere 2009). Actuellement des centaines de chercheurs travaillent sur la méiofaune dans des environnements à des altitudes et latitudes variables : depuis les lacs de montagne jusqu'au milieu marin profond et depuis les environnements polaires jusqu'à l'équateur.

Cet engouement pour la méiofaune s'explique principalement par les raisons suivantes : *i*) une facilité d'utilisation expérimentale, *ii*) des qualités de bioindicateur et *iii*) un rôle écologique très structurant.

En effet, la mise en culture de certaines espèces de la méiofaune est relativement aisée. Ces cultures demandent peu d'espace, de temps d'entretien, de matériel et sont donc particulièrement économiques par rapport à celles utilisant d'autres modèles biologiques. Le faible volume nécessaire au maintien des organismes autorise la multiplication des conditions expérimentales d'incubation. A titre d'exemple, j'ai mené des expériences d'écotoxicologie examinant l'effet cumulé de la toxicité des métaux lourds et de l'acidification de l'eau de mer par le gaz carbonique (Pascal *et al.* 2010). L'approche expérimentale utilisée aurait été très difficile à employer avec des organismes de plus grande taille.

Les organismes de la méiofaune présentent également de nombreuses caractéristiques qui en font d'excellents bioindicateurs. Parmi celles-ci, on retrouve une répartition cosmopolite, une abondance et une diversité forte, une importante accessibilité (recherche peu onéreuse), une sensibilité importante permettant des études à petites échelles de temps et un développement direct sans phase pélagique les exposant aux conditions du milieu de manière permanente. Ces caractéristiques en font généralement de meilleurs bioindicateurs que la macrofaune (Giere 2009).

Un aspect important de la recherche sur la méiofaune concerne également son rôle écologique. Les fonds marins sont recouverts dans leur quasi-totalité de sédiments si bien que les fonds meubles favorables à la méiofaune constituent un des habitats les plus répandus à l'échelle mondiale. De plus, la méiofaune présente un rôle particulièrement structurant dans les systèmes benthiques en raison de la dynamique très importante des populations de ces organismes de petite taille. Bien que de biomasses généralement plus faibles, la méiofaune peut présenter des productions

supérieures à celles de la macrofaune. Cette production est importante dans les environnements pauvres en macrofaune comme les plages et les milieux abyssaux, mais peut aussi exister dans les environnements riches en macrofaune, comme les vasières et les milieux côtiers peu profonds (Schwinghamer *et al.* 1986). A titre d'exemple, la méiofaune peut être quatre fois plus productive que la macrofaune malgré une biomasse deux fois moins importante (Warwick *et al.* 1979). En moyenne, la méiofaune représenterait entre 10 et 25% des flux benthiques marins (Schwinghamer *et al.* 1986). Malgré cette importance, les données concernant le rôle écologique de la méiofaune sont rares et son intégration dans les réseaux trophiques est susceptible d'être grandement modifiée par l'apport de nouvelles connaissances. C'est pour cette raison que j'ai orienté prioritairement mes recherches sur la quantification des flux entre microorganismes et méiofaune.

Ce document se focalise sur cet aspect de mes recherches et s'articule de la façon suivante. Une première partie décrit l'ensemble des approches méthodologiques que j'ai employées afin de quantifier les flux trophiques vers la méiofaune. Ces approches sont présentées à l'aide des exemples concrets de mes travaux. Les parties suivantes présentent les travaux réalisés en utilisant ces méthodes afin d'évaluer les modifications des flux trophiques selon les évolutions de ressources disponibles. Après une conclusion générale, une dernière partie présente les perspectives de recherche suggérées par ces différents travaux.

I – APPROCHES METHODOLOGIQUES

Différentes méthodes permettent de documenter les liens trophiques existant entre les organismes de la méiofaune. Chacune de ces approches techniques présente des biais potentiels (Tab. 1). Ainsi les méthodes d'étude sont en perpétuelle évolution et la mise au point méthodologique est particulièrement importante dans l'étude de la méiofaune dans les réseaux trophiques.

Parmi les méthodes les plus communément employées, j'ai eu l'occasion d'utiliser l'observation, l'utilisation de traceurs et le suivi d'ingestion de proies prémarquées.

Ces différentes méthodes sont présentées dans ce premier chapitre méthodologique au travers des exemples concrets de mes travaux. Les données présentées dans les deux chapitres suivants sont issues de l'utilisation de ces différentes méthodes.

A. Observation

L'observation d'une proie en cours d'ingestion ou dans le système digestif d'un consommateur est le moyen le plus simple pour quantifier une relation trophique.

J'ai eu l'occasion d'utiliser ce type d'approche à deux reprises : dans un premier temps avec l'observation du comportement de prédation du foraminifère *Ammonia tepida* sur d'autres membres de la méiofaune et dans un deuxième temps avec la recherche de symbiotes et l'observation du contenu digestif du gnathostomulide *Haplognathia ruberrima*.

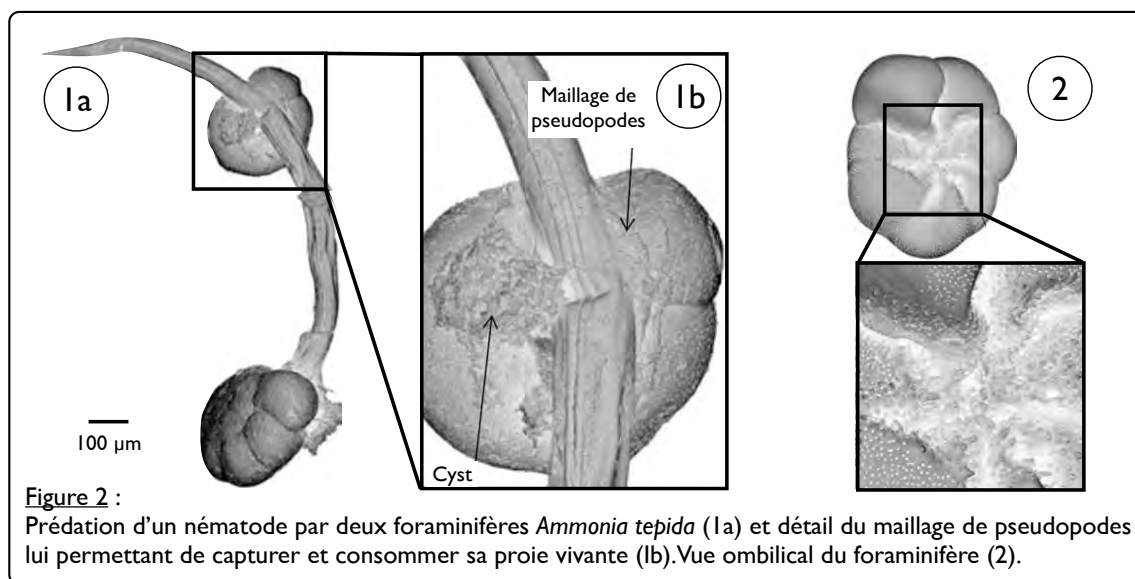
1) Le cas du foraminifère Ammonia tepida (Dupuy et al. 2010)

Les foraminifères sont des protistes hétérotrophes présents dans les environnements pélagiques et benthiques. De par leurs tailles, les foraminifères benthiques appartiennent à la méiofaune et se trouvent à toutes les profondeurs dans une grande diversité d'habitats et d'environnements marins (Murray 1991). Ils présentent des modes de nutrition très diversifiés : symbiote, parasite, carnivore, consommateur de matière organique dissoute et majoritairement dépositivore (Goldstein 1999). La carnivorie des foraminifères est relativement bien documentée en

milieu pélagique, mais reste peu connue en milieux benthiques (Goldstein 1999). Le foraminifère *Ammonia tepida* est une espèce cosmopolite dans les environnements côtiers qui présente un mode de nutrition dépositore s'alimentant avec des algues (Moodley *et al.* 2000, Pascal *et al.* 2008c) et des bactéries (Goldstein & Corliss 1994, Langezaal *et al.* 2005, Pascal *et al.* 2008c).

Des foraminifères *A. tepida* et les métazoaires les plus abondants des vasières de Brouage (20 km au Sud de La Rochelle, France) ont été collectés. La réalisation d'incubations en milieux contrôlés a permis de mettre en évidence des comportements de prédation des foraminifères pour différentes proies : copépodes et nématodes (Fig. 2). Les foraminifères émettent un réseau de pseudopodes adhérents particulièrement efficaces pour capturer des proies aussi actives que des copépodes harpacticoïdes. Les observations suggèrent que les foraminifères utilisent les ornements de leurs tests pour détruire la cuticule des nématodes afin d'y insérer leurs pseudopodes jusqu'à consommation complète de l'intérieur de l'animal.

Cette étude suggère que le foraminifère *A. tepida* n'est pas un dépositore strict mais un omnivore opportuniste qui semble capable d'adapter sa nutrition selon la ressource disponible.



Les observations directes d'ingestions se restreignent au laboratoire et sont préférables quand les particules alimentaires sont de grande taille par rapport au consommateur comme dans le cas d'*A. tepida*. Dans de rares cas, des ingestions de

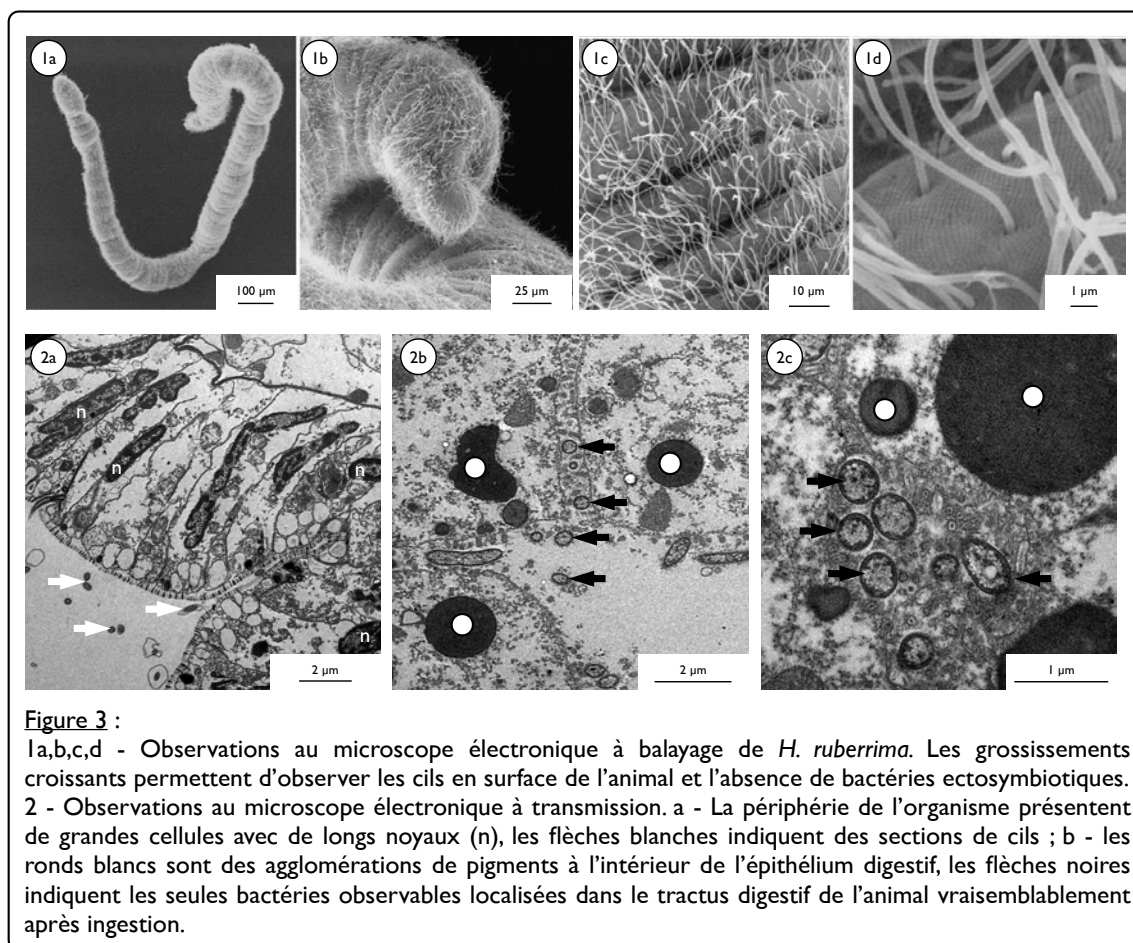
proies de plus petites tailles peuvent être quantifiées. En effet, les mouvements pharyngiens de certaines espèces de nématodes rhabditides sont facilement observables et peuvent être utilisés afin de quantifier des taux d'ingestion de bactéries (Moens et al. 1996). Cependant, la majorité des espèces de la méiofaune ne peuvent pas être utilisées avec cette approche, car les mouvements du pharynx sont observables uniquement quand l'animal se déplace lentement dans un plan fixe. De plus, le sédiment est un habitat obscur et les observations impliquent que l'organisme soit maintenu dans un environnement transparent comme l'agar ou une fine couche d'eau. Il existe donc des biais liés aux observations dans des milieux simplifiés et éloignés de la complexité du milieu sédimentaire naturel (Moens et al. 2000). De plus, les milieux expérimentaux privés de sédiments présentent un nombre limité de ressources alimentaires disponibles. Ce biais peut potentiellement être important dans la mesure où de nombreux organismes de la méiofaune sont opportunistes et changent leur comportement alimentaire selon les ressources alimentaires disponibles (Moens & Vincx 1997). Les données obtenues sont généralement qualitatives et l'obtention des données quantitatives nécessite des observations prolongées, répétées et laborieuses.

Une autre utilisation de l'observation est l'identification de proies dans le contenu digestif des organismes de la méiofaune.

2) Le cas du gnathostomulide *Haplognathia ruberrima* (Pascal et al. 2015)

Les gnathostomulides constituent un groupe méiobenthique vermiforme récemment élevé au rang de phylum (Riedl 1969). Leur répartition est mondiale principalement dans les sédiments riches en matière organique (Sterrer 1971) et dans les environnements sulfidiques (Fenchel & Riedl 1970, Powell et al. 1983). Leur régime alimentaire est peu connu et le mode de nutrition le plus probable serait le raclement des particules sédimentaires grâce aux parties cuticulaires de leurs appareils buccaux (Sterrer 1971). Le contenu digestif de l'animal est rarement identifiable, même si des bactéries, cyanobactéries et hyphes de champignons, ont déjà été observés (Riedl 1969, Kristensen & Nørrevang 1977, 1978). La distribution des Gnathostomulides dans le sédiment semble être associée à de fortes productions bactériennes suggérant un rôle trophique des bactéries (Powell & Bright 1981)

Haplognathia ruberrima (Sterrer, 1996) est l'espèce la plus cosmopolite des gnathostomulides. Des spécimens ont été collectés en Guadeloupe dans la mangrove de la Rivière Salée et leur composition isotopique du carbone suggère que la majorité des ressources disponibles (diatomées, matière organique particulaire et champignons) serait peu consommée et que *H. ruberrima* pourrait s'alimenter de manière exclusive de bactéries sulfo-oxydantes. Le principe des analyses isotopiques sera abordé plus en détail dans le chapitre suivant. Cette interprétation de la signature isotopique nécessite des vérifications complémentaires afin de s'assurer qu'elle est bien liée à des bactéries ingérées et non à des bactéries sulfo-oxydantes ecto ou endo-symbiotiques. Des observations directes de *H. ruberrima* en microscopie électronique à balayage ont permis de vérifier l'absence de bactéries symbiotiques (Fig. 3). La microscopie électronique à transmission a révélé l'existence de rares bactéries à l'intérieur du tractus digestif vraisemblablement issues d'une ingestion, avec une absence de bactéries endosymbiotiques (Fig. 3).



Ces observations suggèrent donc que la signature isotopique de *H. rubberima* n'est pas liée à la présence de bactéries sulfo-oxydantes symbiotes mais plus vraisemblablement à l'ingestion sélective et exclusive de bactéries sulfo-oxydantes libres comme les *Beggiatoa* spp. Dans le cadre de cette étude, l'observation a donc permis d'appuyer les résultats obtenus avec d'autres méthodes comme les traceurs (Tab. 2).

B. Utilisation de traceurs

1) Isotopes stables naturels

Les isotopes sont des formes d'un élément chimique qui diffèrent par leur nombre de neutrons et donc par leurs masses. Les formes stables (non radioactives) existent naturellement dans l'environnement dans des proportions connues et ces proportions sont mesurables grâce à un spectromètre de masse (Peterson & Fry 1987). La composition isotopique d'un échantillon est exprimée en δ (‰) qui est la différence relative entre l'échantillon et une référence standard (Le rostre fossile de Bélemnite Pee-Dee pour le carbone et l'azote atmosphérique pour l'azote).

La composition d'un tissu animal est liée à celle de sa nourriture. Selon cette relation, il est possible de retracer les relations trophiques entre le consommateur et sa proie. En moyenne, il est admis qu'à chaque échelon trophique, il existe un enrichissement relativement faible pour le carbone de l'ordre de 1 ‰ (DeNiro & Epstein 1978, Rau et al. 1983), et plus important pour l'azote, de l'ordre de 3-4 ‰ (DeNiro & Epstein 1981).

Le régime alimentaire d'un organisme comporte souvent un mélange de sources. Des modèles mathématiques ont été développés pour déterminer les contributions de n sources à partir de l'analyse isotopique de $n+1$ éléments (Phillips 2001, Phillips & Gregg 2003). Pour que l'incertitude des résultats obtenus soit réduite, les sources doivent présenter des signatures isotopiques bien distinctes.

Les spectromètres de masse sensibles requièrent un poids sec minimum de 100 μg pour mesurer la composition isotopique du carbone et de l'azote. Cette exigence rend possible la majorité des études à l'échelle de la communauté de la méiofaune (e.g.

nématodes, copépodes, foraminifères, ostracodes) et même à l'échelle des genres ou espèces dominants. Une mise au point du spectromètre permet d'augmenter cette sensibilité afin d'analyser des échantillons de méiofaune de plus petite taille (Carman & Fry 2002). De par leur taille réduite, les échantillons de méiofaune sont sensibles aux contaminations par des substances organiques comme l'alcool ou le formaldéhyde. Elles doivent être évitées au profit d'autres processus de conservation comme la congélation.

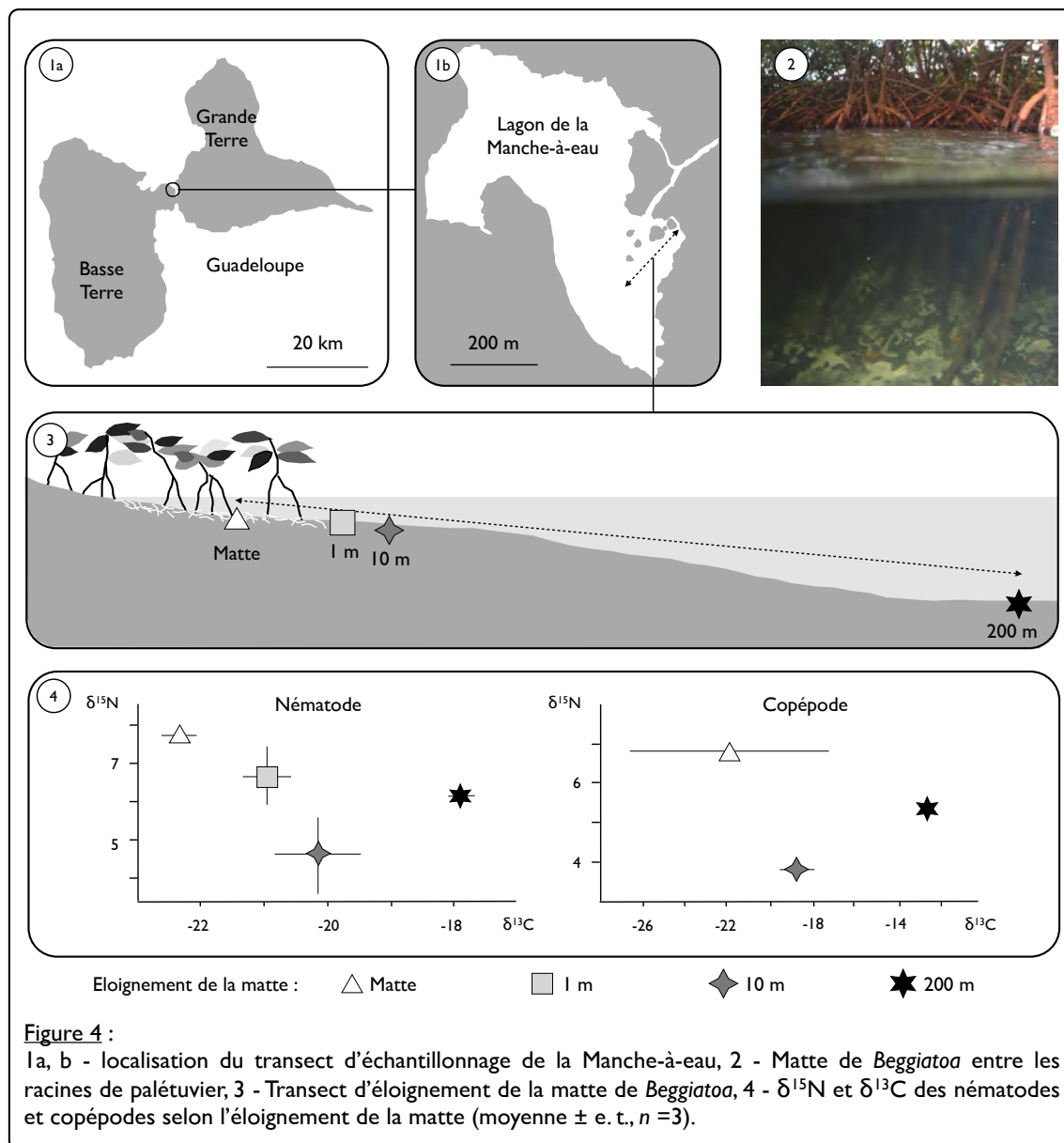
Au cours de mes différents travaux, j'ai eu l'occasion d'utiliser les signatures isotopiques naturelles pour déterminer l'évolution du régime alimentaire d'organismes mis en contact avec des nouvelles ressources dans leurs environnements (Tab. 2). A titre d'exemple, je présenterai l'étude du rôle trophique des *Beggiatoa* dans les mangroves de Guadeloupe.

Rôle trophique des *Beggiatoa* dans les mangroves (Pascal et al. 2014)

La « Manche-à-eau » est une étendue d'eau connectée au chenal de la Rivière Salée séparant les deux îles principales de la Guadeloupe (Fig. 4). Ce lagon est bordé par une forêt de mangrove dominée par *Rhizophora mangle*. Le sédiment localisé au pied des racines des palétuviers, par 1 mètre de fond, est fortement anoxique et contient de fortes concentrations de sulfures (Maurin 2009). Dans certaines zones de la mangrove, ce sédiment est recouvert par des tapis de bactéries sulfureuses blanches et filamenteuses (20 à 60 µm de diamètre), de la famille des *Beggiatoa*, visibles à l'œil nu. L'étendue de ces tapis est très variable, avec un diamètre variant de quelques centimètres à plusieurs mètres. Le but de cette étude est de déterminer si la consommation de bactéries par les organismes benthiques est modifiée par la présence du tapis de *Beggiatoa*.

Dans un premier temps, la signature isotopique des organismes a été évaluée le long d'un transect d'éloignement du tapis de *Beggiatoa* (0, 1, 10 et 200 mètres de la matte, fig. 4). Pour chaque station, le sédiment superficiel de 10 carottes de 5,5 cm de diamètre a été collecté et homogénéisé en triplicats. Une partie de ce sédiment a été utilisé pour mesurer la signature isotopique du sédiment brut, extraire la méiofaune par centrifugation au ludox HS40 (de Jonge & Bouwman 1977) et mesurer sa composition isotopique. Parmi les sources alimentaires potentielles, le tapis de *Beggiatoa* présente la

plus grande déplétion en ^{13}C avec un $\delta^{13}\text{C}$ de $-31,7\text{‰}$ alors que celui du sédiment brut est $-24,3\text{‰}$ et que celui des diatomées est de $-23,5\text{‰}$. La composition en ^{13}C de tous les organismes de la méiofaune diminue à mesure que la distance de la matte augmente (Fig. 4). La différence en ^{13}C des organismes collectés dans la matte et à 200 m est plus grande pour les copépodes ($9,3\text{‰}$) et les nématodes ($4,4\text{‰}$) que pour un mollusque de la macrofaune ($0,6\text{‰}$).



Les *Beggiatoa* présentent une signature isotopique du carbone distincte de celle des diatomées en raison d'un métabolisme différent (Güde *et al.* 1981). *A priori*, la

présence des *Beggiatoa* est le seul élément évoluant le long du transect. La diminution du $\delta^{13}\text{C}$ de la méiofaune à proximité de la matre pourrait donc s'expliquer par une consommation de *Beggiatoa*.

Cependant, pour valider cette hypothèse, il convient de s'assurer que la signature de chaque ressource est constante tout au long du transect.

2) Isotopes stables des acides gras

Les acides gras sont couramment étudiés en écologie microbienne car ce sont des composés biologiques spécifiques de certains organismes. Ainsi il existe des acides gras caractéristiques des algues, des champignons, des bactéries... et même des bactéries sulfato-réductrices ou méthanotrophes (Parkes 1987, Tunlid & White 1992). Les récents progrès techniques du couplage entre chromatographie gazeuse et spectrométrie de masse (GC-c-IRMS) rendent possible l'analyse isotopique des acides gras (Boschker & Middelburg 2002). La chromatographie gazeuse se fait au sein d'un capillaire et permet de séparer les composés d'intérêt avec une grande résolution. En sortie de colonne, une combustion permet de transformer les molécules organiques en CO_2 qui est alors analysable par le spectromètre de masse. On utilise ensuite la mesure de la signature isotopique de ces acides gras pour évaluer celle de l'organisme entier. Les lipides présentent en général une diminution de ^{13}C de 3-6‰ comparée à la biomasse totale (Hayes 2001).

Les spectromètres de masse les plus sensibles requièrent un poids sec minimum de 100 μg . Pour les bactéries du milieu naturel, cette biomasse peut être isolée dans de très rares cas, comme avec les *Beggiatoa* où les cellules bactériennes sont de grandes tailles et concentrées (Pascal *et al.* 2014). Cet isolement est impossible avec la majorité des bactéries en raison de leurs tailles très réduites, de leurs répartitions diffuses dans le sédiment et de leurs associations fortes avec les particules détritiques (Joint *et al.* 1982). La communauté de diatomées peut éventuellement être collectée par centrifugation en gradient de silice colloïdale (Hamilton *et al.* 2005) ou grâce au comportement de migration des algues qui vont se déplacer à la surface des filets de nylon posés sur le sédiment (Galván *et al.* 2011). Cependant, les abondances de

diatomées ne permettent pas toujours cet isolement et les diatomées ne présentent pas toutes ce comportement de migration. L'analyse des acides gras est donc bien souvent la seule méthode permettant d'évaluer la signature isotopique des bactéries et diatomées.

Dans le cadre de l'écologie trophique de la méiofaune, il est particulièrement pertinent d'étudier les bactéries et diatomées qui sont des sources alimentaires potentiellement très importantes (Moens & Vincx 1997).

Rôle trophique des *Beggiatoa* dans les mangroves (Pascal et al. 2014)

Une partie du sédiment prélevé le long du transect de la Manche-à-Eau (Fig. 4) a été lyophilisée et les acides gras à dérivés phospholipidiques (PLFA) ont été extraits et analysés par GC-c-IRMS selon le protocole de Boschker et al. (1999). Les concentrations et les $\delta^{13}\text{C}$ des PLFA spécifiques des bactéries (i14:0, i15:0, ai15:0, i16:0, C18:1 ω 7c and cy19:0) et diatomées (C20:4 ω 6, C20:5 ω 3, C22:5 ω 3 and C22:6 ω 3) ont été mesurés.

Les $\delta^{13}\text{C}$ des PLFA a révélé un enrichissement continu des bactéries et diatomées avec l'éloignement de la matte de *Beggiatoa*. Ainsi les $\delta^{13}\text{C}$ des bactéries et de la méiofaune covarient montrant un enrichissement similaire le long du transect (Fig.5). Ce résultat suggère que la contribution des bactéries au régime alimentaire de la méiofaune est constante le long du transect. Ainsi le rôle alimentaire des bactéries ne semble pas modifié par la présence du tapis de *Beggiatoa*.

Des expériences complémentaires sont maintenant nécessaires pour quantifier la consommation spécifique des *Beggiatoa* par la méiofaune.

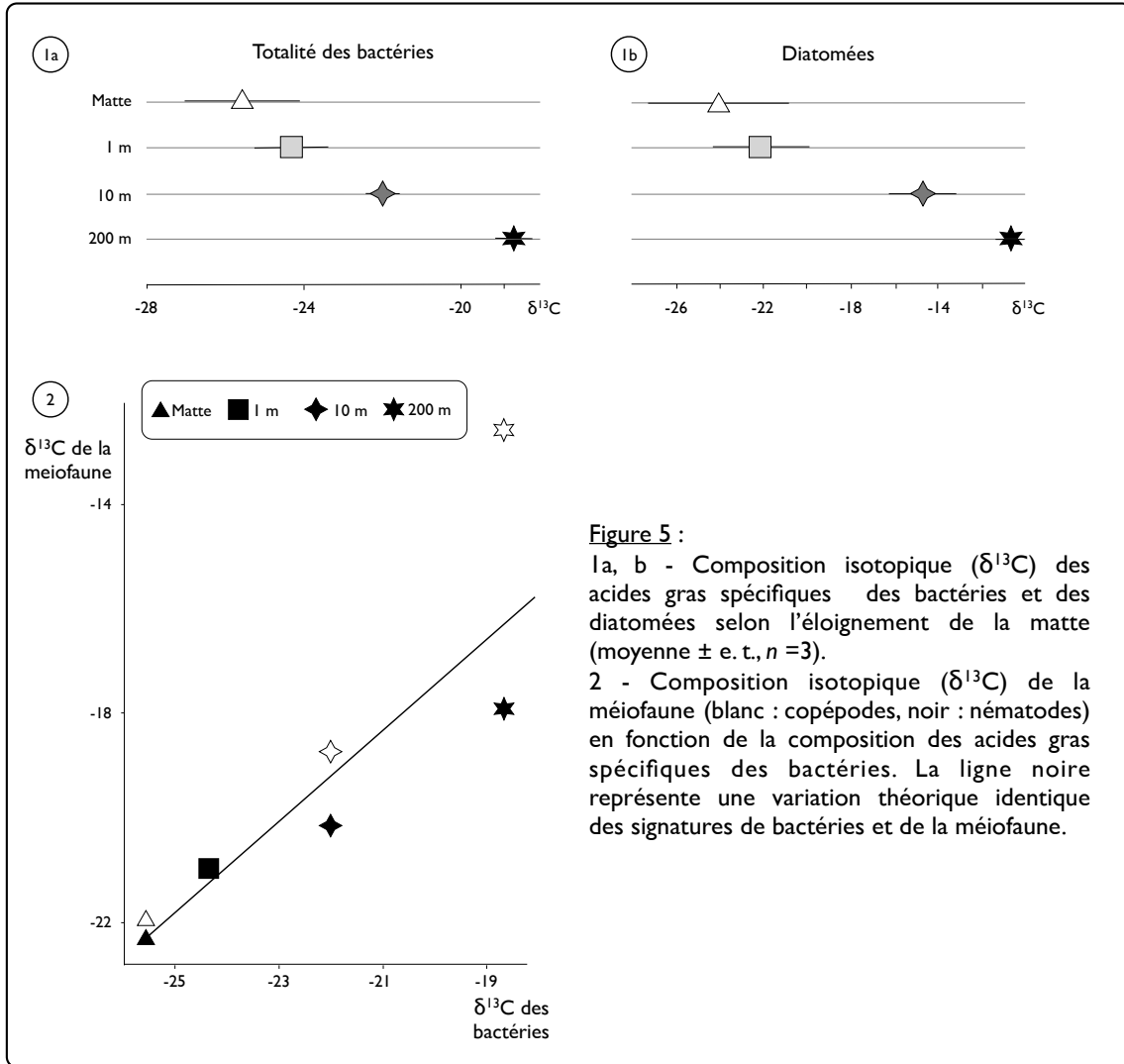


Figure 5 :

1a, b - Composition isotopique ($\delta^{13}C$) des acides gras spécifiques des bactéries et des diatomées selon l'éloignement de la matre (moyenne \pm e. t., $n = 3$).

2 - Composition isotopique ($\delta^{13}C$) de la méiofaune (blanc : copépodes, noir : nématodes) en fonction de la composition des acides gras spécifiques des bactéries. La ligne noire représente une variation théorique identique des signatures de bactéries et de la méiofaune.

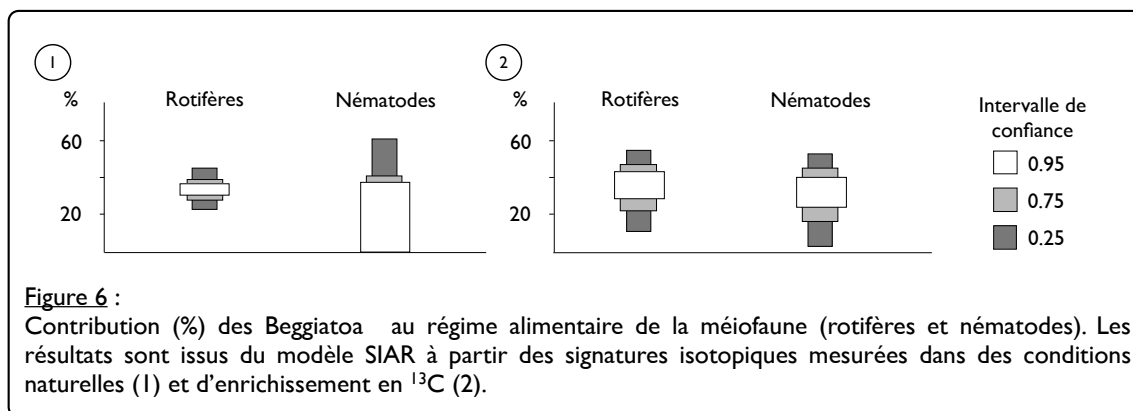
3) Isotopes stables après enrichissement

Pour que le régime alimentaire d'un organisme soit déterminé à partir des isotopes stables, il est nécessaire que ses différentes sources alimentaires présentent des signatures isotopiques différenciées (Fry 2006). Dans le cas contraire, on peut artificiellement augmenter les différences de composition isotopique des sources afin de connaître leurs rôles alimentaires respectifs. Ces enrichissements peuvent se faire sur le terrain (van Oevelen et al. 2006a, van Oevelen et al. 2006b, Galván et al. 2008) comme en laboratoire (Pascal et al. 2014).

Rôle trophique des *Beggiatoa* dans les mangroves (Pascal et al. 2014)

Pour les organismes de la méiofaune vivant au sein de la matrice de *Beggiatoa*, différentes ressources alimentaires sont disponibles : les bactéries, les algues et les débris. Les débris du sédiment contiennent, en partie, du matériel végétal dégradé provenant de *Rhizophora mangle* qui est pauvre en ^{13}C avec des valeurs atteignant -30‰. La signature du sédiment intègre tous les composants détritiques avec une moyenne de -24‰. Une ingestion sélective des débris pauvres en ^{13}C conduirait donc à surévaluer la contribution des *Beggiatoa* qui sont elles aussi pauvres en ^{13}C . Afin d'augmenter les différences de signatures isotopiques entre les sources alimentaires, des enrichissements ont été réalisés dans le noir afin d'enrichir les bactéries sans modifier les diatomées ou les débris. Du sédiment avec de la matrice a été placé pendant 4 jours dans des aquariums avec un système clos de flux lamellaire d'eau oxygénée et enrichie en $\text{NaH}^{13}\text{CO}_3$ (<99% ^{13}C) à une concentration de 1g.m^{-2} (Middelburg et al. 2000).

Le modèle bayésien SIAR (Parnell et al. 2010) a été utilisé pour déterminer les contributions de chaque source alimentaire au régime alimentaire de la méiofaune de la matrice de *Beggiatoa*. En conditions naturelles et après enrichissement, les signatures de diatomées et des débris du sédiment sont comparables et ont donc été groupées en une unique source. Les incubations en milieu enrichi en ^{13}C ont conduit à un enrichissement des *Beggiatoa* de -31,7 à 1693 ‰. Les nématodes et rotifères incubés dans ces conditions présentent un enrichissement en ^{13}C . La modélisation par SIAR conduit à des contributions identiques des *Beggiatoa* avec et sans enrichissement pour les nématodes (23 vs. 24 %) et les rotifères (27 vs. 28 %) (Fig. 6). L'expérience d'enrichissement a donc permis de lever le doute sur la contribution des débris aux signatures isotopiques de la méiofaune. La consommation de *Beggiatoa* suggérée par les signatures isotopiques en conditions naturelles a été confirmée par l'expérience d'enrichissement en ^{13}C .



C. Pré-marquage de proies

L'utilisation de proies pré-marquées permet de mesurer des taux d'ingestion. Pendant des incubations de courtes durées, les consommateurs non marqués sont mis en contact avec les proies marquées. En fin d'incubation, l'ingestion de proies peut être évaluée à partir de la différence de concentration de marqueurs entre les consommateurs vivants et les témoins préalablement tués.

La distinction entre ingestion et absorption de la méiofaune est délicate pour deux raisons. Premièrement, en raison de sa petite taille, il n'est pas possible de disséquer le contenu stomacal des organismes de la méiofaune et c'est l'animal entier qui est analysé. Deuxièmement, le temps de passage dans le système digestif de la méiofaune peut être extrêmement court (Moens *et al.* 1999b).

Il existe différentes méthodes pour le marquage des proies. Les proies marquées par fluorescence sont principalement utilisées pour des consommateurs de petite taille comme les flagellés et les ciliés (Epstein & Shiaris 1992b, Hondeveld *et al.* 1992, Starink *et al.* 1996, Hamels *et al.* 2001). Ce type de marquage est peu utilisé pour la méiofaune de plus grande taille car la reconnaissance des proies marquées peut être délicate et laborieuse. Bien que cette méthode ait été utilisée pour les foraminifères (Langezaal *et al.* 2005) et les nématodes (Epstein 1997), le marquage des proies se fait principalement à l'aide d'isotopes radioactifs ou stables.

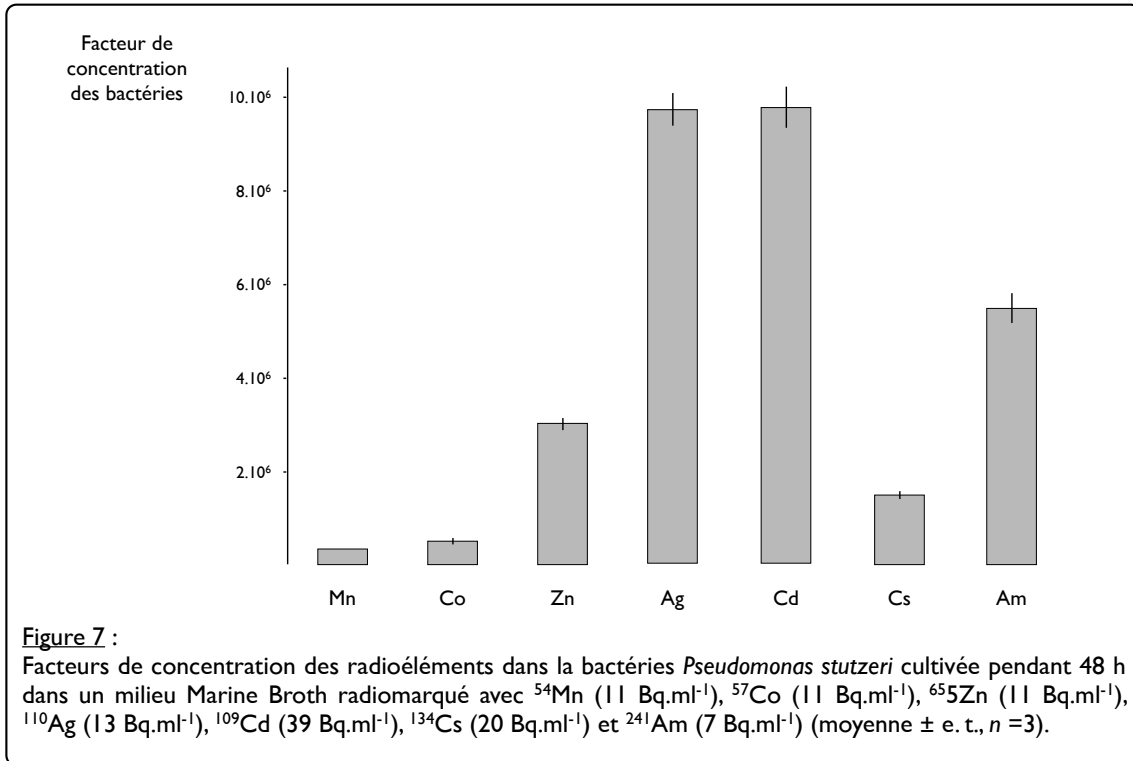
1) Isotopes radioactifs

L'utilisation de bactéries marquées radioactivement a principalement été utilisée pour quantifier la consommation de bactéries par les nématodes (Duncan *et al.* 1974, Herman & Vranken 1988, Moens & Vincx 2000b, a).

Marquage radioactif de bactéries (Lacoue-Labarthe *et al.* soumis)

Au cours de mes travaux, j'ai eu l'occasion de réaliser du marquage de bactéries par différents métaux lourds radioactifs afin d'évaluer le transfert de contaminants par voie trophique. Cette étude se focalisait sur les éponges qui constituent un modèle biologique classiquement utilisé comme bioindicateur. Seule la première partie de ce travail sera présentée car ce protocole de marquage des bactéries est utilisable pour l'étude de la consommation bactérienne de la méiofaune.

Les bactéries *Pseudomonas stutzeri*, communes dans la colonne d'eau et le sédiment (Lalucat *et al.* 2006) ont été cultivées dans un milieu contenant ^{110}Ag , ^{109}Cd , ^{241}Am , ^{57}Co , ^{134}Cs , ^{54}Mn et ^{65}Zn . A la fin de l'incubation, le culot de bactéries obtenu après centrifugation (3000 rpm) a été remis en suspension dans de l'eau de mer filtrée (0.2 μm) à trois reprises afin de supprimer les radioéléments du milieu de culture. La bioaccumulation de chaque radioélément dans les bactéries a été exprimée en facteur de concentration qui est le ratio entre l'activité du radiotraceur dans la bactérie et l'activité dans le milieu de culture. La concentration du radiotraceur en Becquerel par cellule a été transformée en utilisant une valeur de masse volumique de 5.10^{-14} gramme de poids sec par cellule (Troussellier *et al.* 1997). Tous les éléments ont été accumulés dans les bactéries (Fig. 7). Les concentrations les plus fortes concernent les métaux non-essentiels (^{110}Ag , ^{109}Cd et ^{241}Am) alors que les éléments essentiels sont accumulés de 3 à 30 fois moins.



Cette étude est la première à révéler la grande capacité de bioaccumulation de la bactérie *P. stutzeri*. Une importante capacité de bioaccumulation a déjà été observée chez le picoplancton *Synechococcus* sp (Fisher 1985). Cette capacité s'expliquerait par la taille réduite des bactéries et une surface d'échange importante par rapport à un volume réduit. Deux processus expliquent l'intégration d'éléments traces dans les microorganismes : l'adsorption sur la paroi cellulaire et l'absorption dans les cellules par des canaux ioniques (Gadd *et al.* 1989). Le classement des éléments selon leurs affinités aux charges négatives n'est pas conforme à celui qui a été observé dans cette étude (Metian *et al.* 2008, Metian *et al.* 2009). Cette différence pourrait s'expliquer par l'activité de protéines de transport spécifiques et l'intégration serait alors un phénomène actif dépendant du métabolisme (Chang & Hong 1994). D'autre part, le milieu de culture Marine Broth contient des composés essentiels qui pourraient concurrencer les éléments traces et diminueraient ainsi leur bioaccumulation.

Le protocole utilisé est adapté au marquage des bactéries et a permis de quantifier leur rôle dans le transfert de contaminants chez les éponges (Lacoue-Labarthe *et al.* soumis). Ce protocole pourrait être utilisé avec la méiofaune pour

mesurer des taux d'ingestion de bactéries ainsi que des taux d'assimilation des différents éléments traces.

2) Isotopes stables

Les isotopes radioactifs ne peuvent pas être utilisés sur le terrain en raison des risques environnementaux. De plus, leur utilisation en laboratoire est contrainte par une réglementation stricte. Les isotopes stables ne présentent pas ces inconvénients

Marquage de bactéries avec des isotopes stables (Pascal et al. 2008a)

Le but de cette étude a été de mettre au point une méthode de marquage de bactéries avec du ^{15}N afin de quantifier la bactériovorie de la méiofaune. La méiofaune peut être très sélective dans son ingestion de proies. Afin de valider la méthode de marquage, des expériences ont été menées pour examiner si la taille, la diversité et l'activité des bactéries pré-marquées étaient comparables à celles des bactéries de l'environnement.

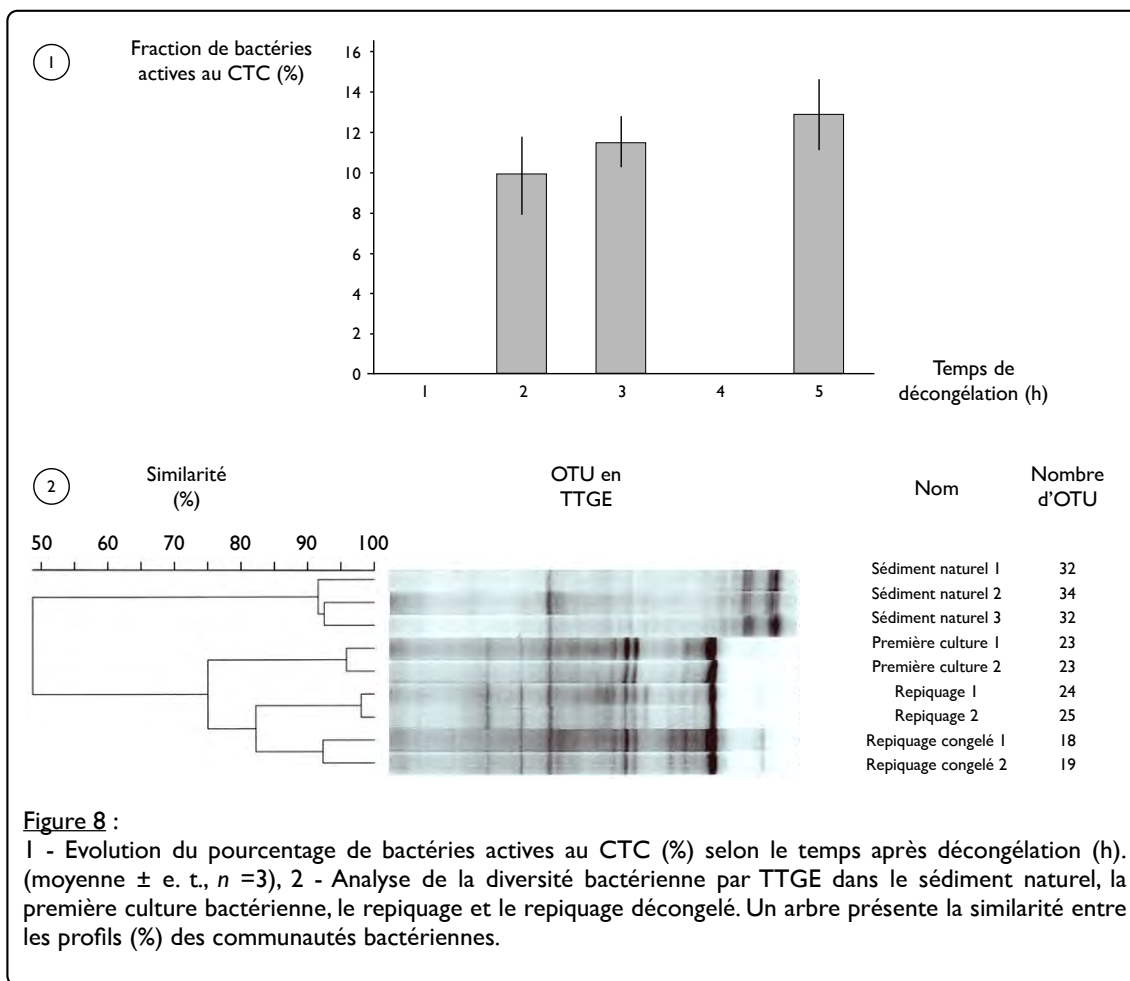
Du sédiment de la vasière de Brouage à Marennes-Oléron ($45^{\circ}55\text{ N}$, $1^{\circ}06\text{ O}$) a été mis en culture dans un milieu liquide enrichi en ^{15}N ($^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$ 1g.l^{-1} – 99% ^{15}N). Après repiquage, obtention d'une culture de concentration de 10^9 cellules. ml^{-1} , les bactéries ont été rincées par centrifugation et congelées (-80°C) jusqu'aux expériences de broutage. Cette étape de congélation limite la dégradation enzymatique, maintient la viabilité des bactéries et permet d'utiliser le même lot de bactéries au cours de suivis sur des longues périodes.

L'ingestion préférentielle de proies selon leurs tailles est bien connue chez les protozoaires planctoniques (Pérez-Uz 1996, Hahn & Höfle 1999). Cette préférence a aussi été observée chez des consommateurs de la méiofaune comme les nématodes s'alimentant préférentiellement avec des bactéries de petite taille (Avery & Shtonda 2003). Dans le cadre de cette étude, le biais lié à la taille des bactéries semble limité car les bactéries présentent un biovolume ($0,21\ \mu\text{m}^3 \pm 0,62$) comparable à celui des bactéries de l'environnement naturel.

Les nématodes sont connus pour ingérer les proies différemment selon leurs stades physiologiques ou leurs valeurs nutritives (Grewal & Wright 1992). Certaines

espèces comme *Pellioiditis marina* n'assimilent que des proies vivantes (Moens 1999) alors que d'autres comme *Diplolaimelloides meyli* sont attirées préférentiellement par les proies mortes (Moens 1999). Dans le cadre de cette étude, le rapport entre les bactéries actives et non-actives révélées par un indicateur de respiration (CTC) fluctue entre 9,9 et 12,9% (Fig. 8). Ce rapport est dans l'intervalle de valeur trouvé dans le sédiment de surface des vasières intertidales où 4 à 25% des bactéries benthiques sont actives (van Duyl et al. 1999, Proctor & Souza 2001). La plupart des méthodes utilisées pour quantifier la bactériovorie utilise une communauté bactérienne avec des niveaux d'activité différents de ceux du milieu naturel. Quand le marqueur est ajouté directement dans le sédiment, seule la fraction active des bactéries est marquée : 100 % des bactéries marquées sont actives. Les bactéries marquées à la fluorescence sont généralement mortes : aucune des bactéries marquée n'est active. Avec la méthode employée, les consommateurs de bactéries ont l'opportunité d'ingérer des bactéries actives ou inactives selon leurs préférences, comme dans le milieu naturel.

Les consommateurs de la méiofaune peuvent être très sélectifs dans le choix des espèces de proies ingérées, ce qui a été démontré chez les nématodes (Moens et al. 1999a) et les foraminifères (Lee et al. 1966, Bernhard & Bowser 1992, Langezaal et al. 2005). Le taux de reproduction des nématodes varie selon les souches bactériennes consommées (Venette & Ferris 1998, Blanc et al. 2006). De même, chez les foraminifères, les taux d'ingestion sont variables selon les souches bactériennes (Lee et al. 1966). Chaque espèce bactérienne est caractérisée, entre autres, par sa paroi cellulaire, ses qualités nutritives ou sa composition chimique qui peuvent influencer son ingestion par les consommateurs. Dans le cadre de cette étude, ces différences ont été évaluées à partir de la diversité de la communauté bactérienne, en utilisant la technique de la TGGE. Le nombre d'Unités Taxonomiques Opérationnelles (OTU) trouvé dans les cultures fluctue entre 56 et 75% de celui trouvé dans le sédiment naturel (Fig. 8). Même si la communauté bactérienne des cultures est légèrement différente de celle du milieu naturel, la probabilité pour qu'un consommateur y trouve sa nourriture préférée est plus importante qu'avec une culture monospécifique de bactéries utilisée classiquement lors des expériences de broutage.

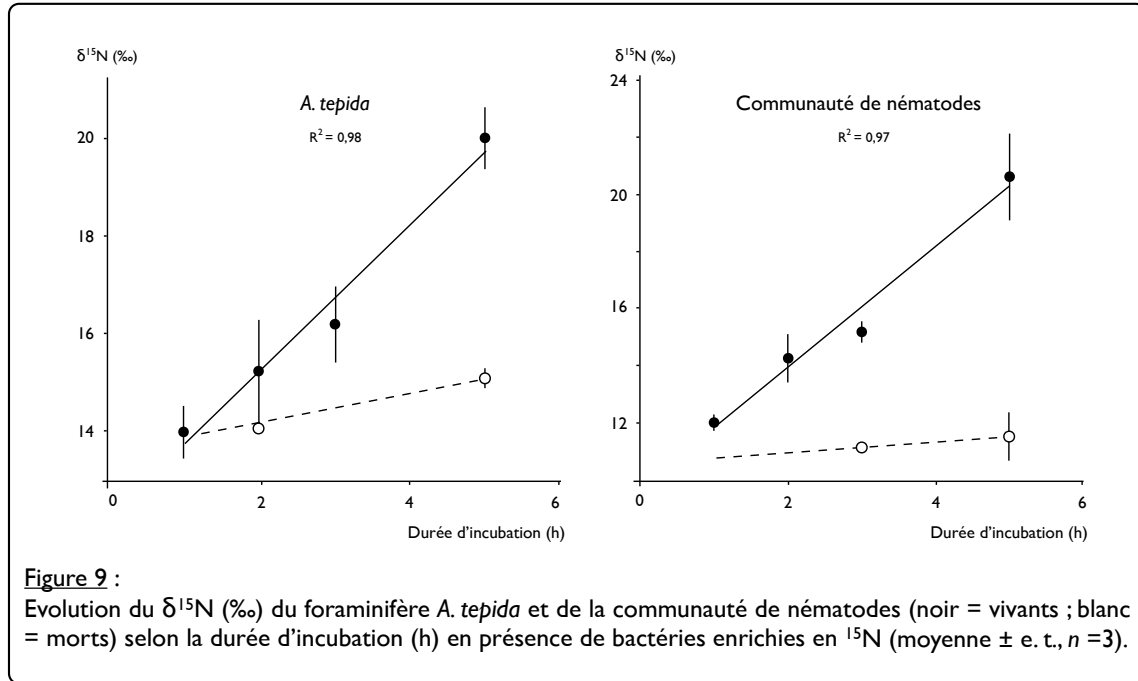


Une communauté de nématodes et le foraminifère *Ammonia tepida* ont été prélevés par tamisage de sédiment de la vasière. Ces organismes ont ensuite été mis en contact avec des bactéries marquées mélangées à du sédiment dans des microcosmes pendant des durées définies. La proportion relative des bactéries enrichies et non enrichies a été évaluée par comptage. A la fin des incubations, les consommateurs sont tués par congélation (-80°C) afin de limiter les phénomènes de régurgitation liés à l'utilisation de conservateurs chimiques (Moens *et al.* 1999b).

Du mucus est sécrété par les nématodes (Gerlach 1978) et les foraminifères du genre *Ammonia* (Chandler 1989). Ainsi, il est nécessaire d'évaluer la proportion de bactéries enrichies collées aux mucus. En effet ces bactéries associées aux organismes par des processus autres que l'ingestion modifient la signature isotopique. Pour tenir

compte de ce biais, des témoins ont donc été réalisés en tuant par congélation les organismes avant les expériences de broutage.

L'évolution de la signature isotopique est détectable chez les nématodes et foraminifères dès 2 heures d'incubation (Fig. 9).



A partir de l'enrichissement isotopique des bactérovores (vivants – morts), du $\delta^{15}\text{N}$ des bactéries, du rapport entre l'abondance du carbone et de l'azote des bactéries enrichies, du rapport entre l'abondance des bactéries totales et enrichies et du temps d'incubation, il est possible de calculer un taux de consommation.

$$\text{Consommation (gC ind}^{-1} \text{ h}^{-1}) = \frac{\text{Enrichissement en } ^{15}\text{N} \text{ du bactérivore}}{\text{Abondance du } ^{15}\text{N} \text{ dans les bactéries enrichies}} \times \frac{\text{C/N des bactéries enrichies}}{\text{C/N des bactéries totales}} \times \frac{[\text{Bactéries totales}]}{[\text{Bactéries enrichies}]} \times \frac{1}{\text{Temps d'incubation}}$$

Toutes les méthodes actuelles permettant de mesurer des flux trophiques associés à la méiofaune présentent des biais variables dont les principaux sont listés dans le tableau I. Afin de quantifier l'intégration de la méiofaune dans les réseaux trophiques de manière réaliste, la multiplication des approches constitue un bon moyen de s'affranchir, au moins partiellement, de ces biais. Au cours de mes différentes études relatives à la méiofaune, j'ai donc cherché à multiplier ces approches (Tab. 2).

Méthode	Avantage	Inconvénient
Observation directe	Fiabilité de la mesure.	Rarement réalisable dans le sédiment opaque. Le milieu translucide nécessaire aux observations est très différent du milieu naturel.
Evolution des abondances	Facilité et coût limité des mesures.	La co-variation des abondances de deux organismes n'est pas forcément liée à une relation trophique.
Isotopes stables naturels	Intégration du régime alimentaire sur une longue période dans le milieu naturel. Utilisation sur le terrain.	Pas de mesure de flux. Nécessité de sources avec des signatures bien différenciées. Le nombre de sources n doit être inférieur à $n+1$ isotopes étudiés.
Isotopes stables enrichis	Utilisation sur le terrain.	Pas de mesure de flux.
Prémarquage radioactivité	Mesure de flux.	Restriction d'utilisation en milieu naturel et en laboratoire. Manipulation des consommateurs potentiellement perturbatrice.
Prémarquage isotopes stables	Utilisation sur le terrain. Mesure de flux.	Manipulation des consommateurs potentiellement perturbatrice.

Tableau I. Principaux avantages et inconvénients des différentes méthodes permettant de quantifier les flux trophiques vers la méiofaune.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	p1	p2	p3	p4	
Observation directe	X							X							X	X						
Evolution des abondances							X		X						X					X	X	X
Isotope stables naturel										X	X	X			X	X				X	X	X
Isotope stable enrichi															X							
Prémarquage radioactivité																		X				
Prémarquage isotope stable			X	X	X	X	X		X		X											X
Pas de quantification de flux	X								X				X	X								

Tableau 2. Méthodes employées pour quantifier les flux trophiques vers la méiofaune au cours des travaux passés et futurs : 1 (Niquil et al. 2006), 2 (Rossignol et al. 2007), 3 (Pascal et al. 2008a), 4 (Pascal et al. 2008b), 5 (Pascal et al. 2008c), 6 (Pascal et al. 2008d), 7 (Pascal et al. 2009), 8 (Dupuy et al. 2010), 9 (Pascal et al. 2010), 10 (Pascal & Fleeger 2013), 11 (Daigle et al. 2013), 12 (Pascal et al. 2013), 13 (Saint-Béat et al. 2013), 14 (Saint-Béat et al. 2014), 15 (Pascal et al. 2014), 16 (Pascal et al. 2015), 17 (Pante et al. In press), p1 (Lacoue-Labarthe et al. soumis), p2 (Pascal et al. In prep-a), p3 (Pascal et al. In prep-b), p4 (Pascal et al. In prep-c)

II – ROLE TROPHIQUE DES BACTERIES POUR LA MEIOFAUNE DES VASIERES

A. Introduction

L'étude du fonctionnement des réseaux trophiques microbiens dans les systèmes aquatiques constitue un thème majeur de l'océanographie biologique (Ducklow 2000). En milieu pélagique, le concept de chaîne alimentaire herbivore a, dans un premier temps, été établi : une grande partie de la biomasse phytoplanctonique est consommée par le zooplancton herbivore qui à son tour est consommé par les poissons (Steele 1974). Il est ensuite apparu que la production primaire n'est pas majoritairement assurée par de grandes cellules phytoplanctoniques, mais par des organismes de taille inférieure à 3 μm (cyanobactéries, picoeucaryotes) (Pomeroy 1974, Platt *et al.* 1983). Une autre avancée majeure dans la description des réseaux trophiques planctoniques a été la mise en évidence de la boucle microbienne : la matière organique dissoute (MOD) produite par le phytoplancton est assimilée par les bactéries, elles-mêmes consommées par les flagellés (Azam *et al.* 1983). Ainsi, les bactéries jouent un rôle central en rendant accessible une partie de la production primaire sous forme de MOD, d'abord aux flagellés, puis à l'ensemble du réseau trophique. Sans l'intervention des bactéries, cette MOD ne serait pas utilisée. Ce réseau microbien permet donc un transfert de la production bactérienne au réseau trophique supérieur (Rassoulzadegan 1993).

De nombreux travaux se sont donc appliqués à décrire les réseaux trophiques planctoniques. En revanche, très peu d'études portent sur les systèmes benthiques et le devenir trophique des bactéries : leur intégration dans le réseau trophique benthique demeure en conséquence peu documentée (synthèse dans Kemp 1990). Ce manque d'intérêt est probablement dû aux difficultés techniques de mesure de la bactériovorie des organismes benthiques. Ces difficultés pourraient être à l'origine des résultats contradictoires obtenus lors des expériences de mesure de bactériovorie benthique (Kemp 1990). En effet, certains auteurs considèrent que la fraction de la production bactérienne consommée par la méiofaune est inférieure à 3 % (Epstein & Shiaris 1992a,

van Oevelen *et al.* 2006a) alors que Montagna (1984) considère que la méiofaune seule peut réguler le compartiment bactérien.

Actuellement, il est donc relativement délicat d'établir un schéma général du fonctionnement du réseau microbien en milieu benthique comme cela a été réalisé en milieu pélagique. Par conséquent, l'apport de connaissances sur la bactériovorie des organismes benthiques est susceptible de contribuer à l'élaboration d'un tel schéma.

B. Approche expérimentale (Pascal *et al.* 2008b, c & d)

Les vasières intertidales sont sujettes à des variations de conditions environnementales importantes. En effet, l'alternance de périodes d'émersion et d'immersion liée au cycle tidal a des conséquences sur les sédiments intertidaux qui subissent de fortes variations de facteurs environnementaux. Entre l'émersion et l'immersion, l'interface sédimentaire évolue rapidement : variation de température, dessalure en cas de précipitation, variation de luminosité, formation d'un biofilm microphytobenthique, font partie des caractéristiques spécifiques aux sédiments des vasières intertidales. Ces variations pourraient jouer un rôle important dans la dynamique de la bactériovorie de la vasière. L'objectif de ce travail a été de déterminer de manière expérimentale l'influence de ces variables environnementales sur la consommation de bactéries par les principaux bactérivores de la méiofaune d'une vasière.

Des bactéries ont été enrichies en ^{15}N avec le protocole présenté dans la partie I méthodologie. Les consommateurs de la méiofaune (communauté de nématodes et le foraminifère *Ammonia tepida*) ont été prélevés sur le terrain et mis en contact avec un mélange de sédiment et de bactéries enrichies dans des microcosmes. Différents facteurs environnementaux ont été modifiés pendant les incubations : la température, la salinité, l'abondance de bactéries et d'algues. Les abondances d'algues enrichies en ^{13}C ont été modifiées afin de mesurer simultanément la consommation d'algues et de bactéries.

1) Facteurs abiotiques

Les foraminifères et les nématodes présentent une réponse classique à la température avec un optimum de consommation de bactéries à 30°C (Fig. 10). La luminosité augmente la consommation de bactéries par les nématodes mais pas celle des foraminifères (Fig. 10).

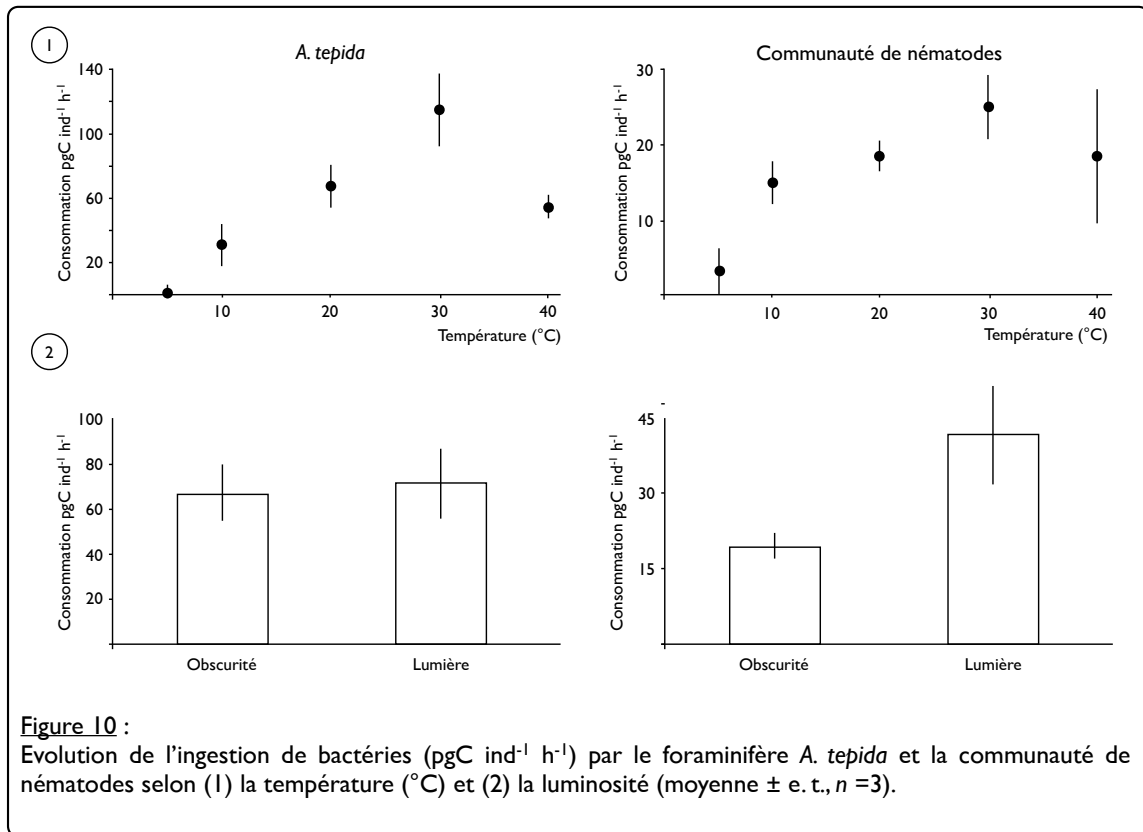


Figure 10 :

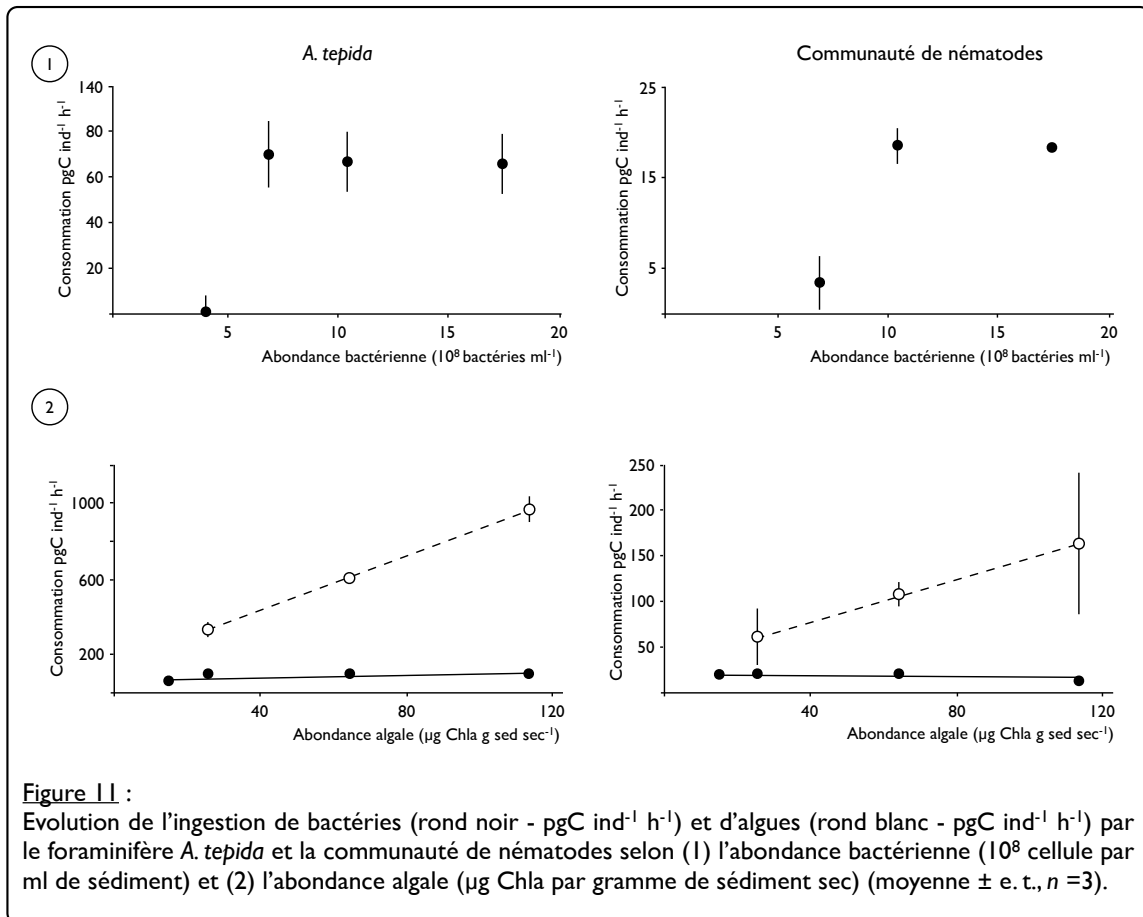
Evolution de l'ingestion de bactéries (pgC ind⁻¹ h⁻¹) par le foraminifère *A. tepida* et la communauté de nématodes selon (1) la température (°C) et (2) la luminosité (moyenne ± e. t., $n = 3$).

Ces résultats suggèrent que les nématodes sont plus tolérants que les foraminifères aux conditions hypervariables de l'interface air-sédiment des vasières. Une corrélation positive entre production algale et ingestion d'algues a déjà été observée chez les nématodes de vasières intertidales (Montagna *et al.* 1995). Dans ces expériences, la production algale était modifiée en augmentant la luminosité. Dans les vasières, cette luminosité conditionne la migration des algues en surface du sédiment (Serôdio *et al.* 1997). La communauté de nématodes de cette étude est dominée à 75% par des suceurs d'épistrate dont le régime alimentaire est dominé par les algues. Ces nématodes pourraient s'alimenter préférentiellement quand la lumière est importante afin de maximiser l'ingestion des algues qui sont alors concentrées en biofilm. Un

comportement alimentaire comparable a déjà été observé chez les copépodes (Decho 1988, Buffan-Dubau & Carman 2000). Ce résultat suggère que les nématodes auraient un comportement alimentaire principalement dirigé par les algues et que les bactéries seraient secondaires dans leur alimentation.

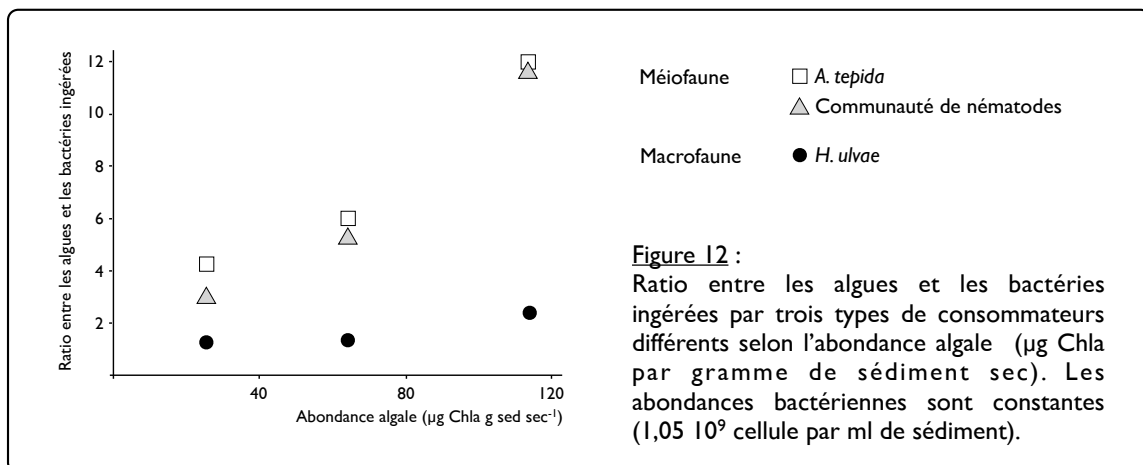
2) Facteurs biotiques

Les foraminifères et les nématodes présentaient la même réponse à l'augmentation du nombre de bactéries disponibles : la bactériovorie augmentait mais restait constante quand une valeur seuil était passée (Fig. 11). Cette réponse correspond à une réponse fonctionnelle proie-dépendante de type III (Holling 1959). Cette valeur seuil était atteinte à des concentrations bactériennes de 10^9 bactéries par ml. Les concentrations bactériennes sont rarement inférieures dans les sédiments marins (Schmidt et al. 1998), ainsi les consommations bactériennes mesurées constitueraient des maximums.



Pour les foraminifères et les nématodes, la consommation d'algues augmente de manière linéaire avec la concentration d'algues. Le fait que les seuils ne soient pas atteints suggère que les consommations pourraient être plus importantes. Dans les conditions naturelles, la concentration de chlorophylle a (Chla) du premier centimètre de sédiment varie entre 0 et 50 $\mu\text{gChla g sed sec}^{-1}$ (McIntyre 2010). Cependant, les migrations verticales des diatomées conduisent à créer des biofilms. Dans ces biofilms, les concentrations peuvent atteindre 150 (Serôdio *et al.* 1997) à 300 $\mu\text{gChla g sed sec}^{-1}$ (Kelly *et al.* 2001). Avec de telles concentrations, les consommateurs pourraient donc avoir des taux d'ingestion d'algues supérieurs.

L'utilisation simultanée de bactéries marquée au ^{15}N et d'algues marquées au ^{13}C permet d'évaluer simultanément la consommation d'algues et de bactéries. Alors que la consommation d'algues augmente avec l'abondance d'algues, celle de bactéries demeure constante (Fig. 11). Les bactéries sont donc toujours consommées alors qu'une autre ressource est disponible. Il a été suggéré que les bactéries contiennent des composés essentiels car les foraminifères sont incapables de se reproduire sans ingérer de bactéries (Muller & Lee 1969). La consommation d'algues est toujours au moins trois fois supérieure à celle de bactéries. Cette faible contribution des bactéries a déjà été observée chez les foraminifères (van Oevelen *et al.* 2006b, McIntyre 2010) ainsi que chez les nématodes (Montagna 1984, Sundbäck *et al.* 1996).

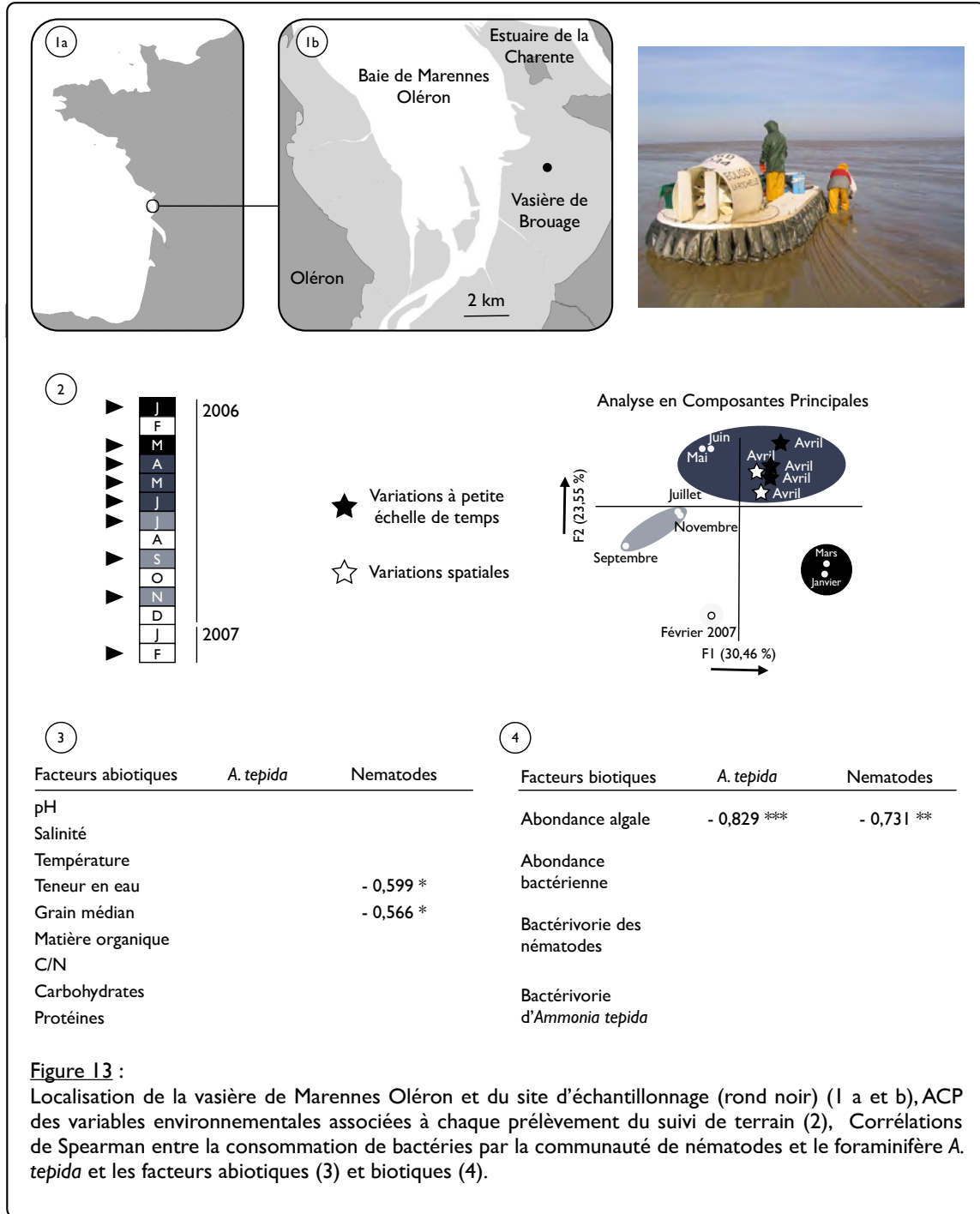


Le ratio entre les algues et les bactéries ingérées reflète la capacité du consommateur à sélectionner les algues du mélange sédiment/bactéries. Pour chaque concentration algale, ce ratio est toujours plus important pour les consommateurs de la méiofaune (foraminifères et nématodes) que pour celui de la macrofaune (*Hydrobia ulvae*) (Fig. 12). Cette meilleure capacité de sélection s'explique par la taille plus réduite et le mode de nutrition de la méiofaune (Montagna & Yoon 1991, Moodley *et al.* 2000). Ce résultat indique que les organismes qui ont une capacité de sélection délaissent les bactéries au profit des algues.

Les facteurs abiotiques ont donc peu d'influence sur l'ingestion de bactéries contrairement aux facteurs biotiques. Les foraminifères et les nématodes semblent donc principalement dépendants de la ressource algale. Ces études expérimentales doivent être interprétées avec précaution car l'influence de chaque paramètre a été étudiée de manière indépendante. Dans le milieu naturel, ces paramètres covarient et peuvent avoir des effets synergiques ou antagonistes (Tietjen & Lee 1972, 1977). De plus des phénomènes d'acclimatation peuvent se mettre en place au cours du temps justifiant la réalisation d'un suivi complémentaires *in situ*.

C. Approche *in situ* (Pascal *et al.* 2009)

Un suivi a été réalisé dans la baie de Marennes Oléron (Fig. 13) où la consommation de bactéries par la méiofaune a été mesurée régulièrement sur le terrain en utilisant des bactéries pré-enrichies en ^{15}N . Lors de chaque échantillonnage, des paramètres environnementaux biotiques et abiotiques (15 au total) ont été mesurés afin d'identifier les paramètres influençant la consommation de bactéries.



La bactériorivie de la méiofaune est peu influencée par les paramètres abiotiques (Fig. 13). Ce résultat est en contradiction avec ceux obtenus avec l'approche expérimentale. Cette différence pourrait s'expliquer par des acclimations des organismes aux conditions ambiantes avec cette approche *in situ*. La consommation de bactéries n'est pas liée à l'abondance de bactéries suggérant que les bactéries ne

constituent pas une ressource limitante. L'absence de relation entre la bactériovorie des différents groupes de la méiofaune suggère qu'il n'existe pas de compétition pour la ressource bactérienne. En revanche, il existe une importante corrélation négative entre la consommation de bactéries et l'abondance algale pour les deux groupes de la méiofaune. Ce résultat suggère que les bactéries constituent une ressource alternative consommée quand les algues sont peu abondantes.

D. Conclusion

Durant ce suivi, la production bactérienne consommée n'excède jamais 3% de la production totale dans la partie basse de la vasière. Le devenir trophique des bactéries semble donc limité dans cet environnement. Cette conclusion générale est en accord avec d'autres études réalisées dans des vasières intertidales (Epstein & Shiaris 1992a, van Oevelen *et al.* 2006b). Les bactéries sont consommées par la méiofaune à un taux 12 fois moins important que celui de la macrofaune ce qui a également été observé dans d'autres vasières (van Oevelen *et al.* 2006b).

Les approches expérimentales et *in situ* arrivent à des conclusions comparables : les bactéries ne constituent pas une ressource préférentiellement ingérée en comparaison des algues. Plusieurs éléments permettent d'expliquer cette préférence. Premièrement, les bactéries et les algues diffèrent dans leur distribution spatiale. En effet, les algues sont concentrées à l'interface air-sédiment pendant les marées basses de journée. De plus, les bactéries benthiques sont attachées aux particules sédimentaires contrairement aux algues. Les consommateurs de la méiofaune se nourrissent de ce biofilm algal (Buffan-Dubau & Carman 2000). La concentration de la ressource permet de limiter la perte d'énergie associée à la sélection de particules alimentaires et/ou la digestion de particules non alimentaires. La distribution verticale homogène des bactéries (Joint *et al.* 1982) ferait alors des bactéries une ressource alimentaire moins rentable énergétiquement. Une seconde explication à l'aspect désavantageux des bactéries pourrait être leur abondance. Les bactéries sont généralement moins abondantes que les algues dans les sédiments des vasières intertidales (Ruble 1982).

A la suite de ces travaux, j'ai focalisé mes recherches sur l'évolution de la nutrition de la méiofaune en fonction des modifications de la distribution spatiale et des abondances des ressources alimentaires.

III – ÉVOLUTION DU RÉGIME ALIMENTAIRE DE LA MEIOFAUNE SELON LES MODIFICATIONS DE RESSOURCES DISPONIBLES

A. Modifications naturelles

Les bactéries sulfo-oxydantes de la famille des *Beggiatoa* font partie des plus gros procaryotes car elles forment des filaments atteignant 200 µm de diamètre (Larkin *et al.* 1994). D'importantes concentrations de sulfures sont produites dans leurs habitats (1 mM, Maurin 2009, Jean 2013) et ces bactéries obtiennent leur énergie de l'oxydation du sulfite en sulfate. Elles vivent donc à l'interface entre milieux oxique et anoxique et forment des mattes qui peuvent atteindre trois centimètres d'épaisseur (Lloyd *et al.* 2010). Ces bactéries sont généralement localisées dans des eaux calmes et dans des sédiments riches en matière organique (Montagna & Spies 1985). On les trouve dans une grande diversité d'environnements aquatiques et en milieu marin, et elles ont été observées des milieux abyssaux jusqu'aux milieux côtiers, sous des latitudes polaires aussi bien que tropicales (Montagna & Spies 1985, Fenchel & Bernard 1995, Van Gaever *et al.* 2006, Jørgensen *et al.* 2010). La consommation de *Beggiatoa* par la méiofaune a déjà été montrée par observation directe (Bernard & Fenchel 1995). En milieu abyssal, les fortes abondances et la signature isotopique de la méiofaune suggèrent une consommation des *Beggiatoa* (Spies & DesMarais 1983, Van Gaever *et al.* 2006, Pape *et al.* 2011). Leur rôle trophique en milieu côtier demeure incertain (Bernard & Fenchel 1995).

Les *Beggiatoa* sont concentrées sous forme de mattes si bien que leur consommation est *a priori* peu coûteuse en énergie. Le but de ces études a donc été de déterminer si la présence de la ressource concentrée *Beggiatoa* augmentait la consommation de bactéries par la méiofaune.

1) *Variations spatiales (Pascal et al. 2014)*

Cette approche a consisté à comparer le régime alimentaire des organismes d'une matre avec celui des organismes vivants dans les environnements adjacents. Le protocole et les résultats de cette étude ont déjà été présentés dans le chapitre méthodologique.

Qu'elles soient naturelles ou issues d'un enrichissement, les signatures isotopiques de la méiofaune confirment une consommation des *Beggiatoa* (Fig. 6). L'appauvrissement régulier en ^{13}C de la méiofaune à proximité de la matre (Fig. 4) est lié à une modification de la signature isotopique des ressources le long du transect (Fig. 5). Ainsi la présence des *Beggiatoa* n'augmente pas la contribution générale des bactéries dans le régime alimentaire de la méiofaune, et la structure générale du réseau trophique ne semble pas modifiée.

La structure des mattes de *Beggiatoa* évolue à échelle saisonnière mais aussi à plus petite échelle de temps (Bernard & Fenchel 1995). Il a été suggéré que de telles modifications pouvaient être liées à des évolutions de la consommation de *Beggiatoa* par la faune (Bernard & Fenchel 1995). Ainsi les évolutions rapides d'abondance de *Beggiatoa* observables dans la mangrove pourraient être liées à des taux variables de consommation. Le faible rôle trophique des *Beggiatoa* observé avec l'approche spatiale pourrait donc être temporaire.

2) *Variations temporelles (Pascal et al. In prep-a)*

Cette approche a consisté à évaluer le régime alimentaire des organismes de la matre au cours d'un suivi annuel. Pour chaque échantillonnage, le $\delta^{13}\text{C}$ des sources a été évalué par mesure directe (détritrus, *Beggiatoa*) ou par analyse des acides gras (bactéries totales et diatomées) avec les méthodes précédemment décrites. Les consommateurs de la méiofaune ont été extraits directement (*Nereididae* sp. et *Macrostomum* sp.) ou après centrifugation au ludox HS40 (communautés de nématodes et de rotifères) pour analyser leurs signatures isotopiques (Fig. 14). La signature isotopique des nématodes est corrélée à celle des diatomées, ce qui suggère un lien trophique important. En revanche, aucun des consommateurs ne présente de signature corrélée à celle des

Beggiatoa. Les résultats de ce suivi suggèrent que le rôle trophique des *Beggiatoa* est continuellement réduit au sein des mangroves.

La majorité des études réalisées en milieu abyssal montrent une augmentation des abondances de la faune quand les *Beggiatoa* sont présentes, suggérant un important rôle trophique (Levin 2005). Des analyses isotopiques révèlent que le rôle des bactéries chimiosynthétiques dans le régime alimentaire de la faune augmente avec la profondeur et la diminution de la production primaire associée (Levin & Michener 2002, Levin 2005). Malgré cette relation avec la profondeur, les bactéries sulfo-oxydantes peuvent constituer une importante ressource dans des environnements peu profonds (Powell et al. 1983, Montagna & Spies 1985). Les mangroves constituent un environnement très productif avec de nombreuses sources alimentaires telles que les détritiques issus des palétuviers et des producteurs primaires comme les diatomées et les cyanobactéries. Dans ce système de mangrove, l'apparition d'une nouvelle ressource ne modifie pas la contribution générale des bactéries au régime alimentaire.

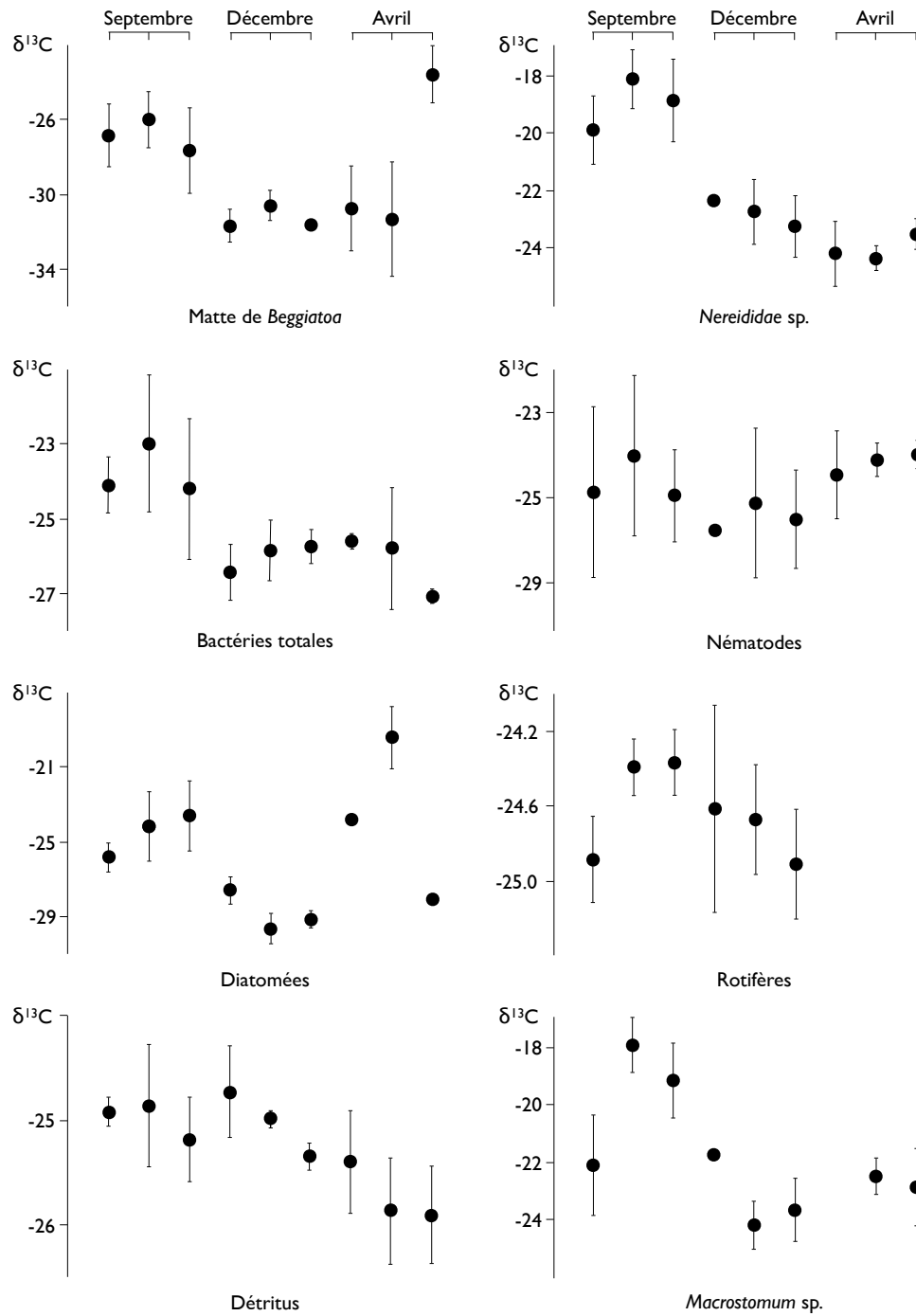


Figure 14 : Fluctuations temporelles de la composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$) des détritits, de la matre de *Beggiatoa*, de quatre consommateurs de la méiofaune et des acides gras spécifiques des bactéries et diatomées (moyenne \pm e. t., $n=3$).

B. Modifications théoriques (Niquil et al. 2006)

L'influence de la modification d'abondance d'une ressource sur le régime alimentaire de la méiofaune peut être déterminée théoriquement. Cette approche consiste à modéliser le fonctionnement naturel d'un réseau trophique puis à observer les évolutions de la structure de ce réseau en faisant varier virtuellement l'abondance des ressources dans le modèle mathématique.

A partir de données collectées lors de vingt années de recherche, la méthode de l'analyse inverse (Vézina & Platt 1988) a été utilisée pour modéliser le fonctionnement du réseau trophique de la vasière de Brouage dans la Baie de Marennes Oléron (Degré et al. 2006). Les conséquences théoriques de la diminution de production primaire liée aux herbicides (Pratt et al. 1997, Dorigo & Leboulanger 2001) ont été évaluées à l'aide de ce modèle.

D'après ce travail, les herbicides provoquent une diminution de la consommation des algues chez certains consommateurs et cette réduction est compensée par l'ingestion de détritus et de bactéries associés. Ces modifications sont importantes chez les consommateurs de petite taille de la méiofaune mais diminuent à mesure que le niveau trophique augmente, si bien que les effets sont absents chez les consommateurs supérieurs.

Cette approche présente des limites dans la mesure où l'on considère que la communauté de consommateurs demeure inchangée et que le métabolisme des espèces n'évolue pas. Les approches expérimentales ne présentent pas ces limites.

C. Modifications expérimentales (Pascal & Fleeger 2013, Pascal et al. 2013)

Le projet TIDE est une expérience à échelle spatiale de l'estuaire de Plum Island (Massachusetts – USA) (Deegan et al. 2007, Johnson et al. 2007). Cet estuaire mésotidal est dominé par des macrophytes du genre *Spartina* et n'a historiquement pas connu de contamination par les engrais. Des distributeurs d'engrais ont été mis en place dans deux criques d'environ 12 hectares chacune. A chaque marée, ces systèmes permettent d'augmenter artificiellement de 10 à 15 fois les concentrations en azote et phosphate dans l'eau qui rentre dans la crique (Fig. 15). Cet enrichissement correspond à une

eutrophisation « modérée à importante » (E.P.A. 2002). Une crique a connu un enrichissement chronique (CCE) pendant 6 ans, une autre crique a été nouvellement enrichie (CNE) pendant 2 mois et une troisième n'a pas connu d'enrichissement et sert de référence (RC) (Fig. 15). Les échelles spatiales (10 ha) et temporelles (6 ans) employées rendent ces expériences très réalistes par rapport à une eutrophisation d'origine anthropique.

L'enrichissement en engrais modifie les ressources trophiques présentes et peut agir sur la structure du réseau trophique de trois manières différentes : i) les consommateurs peuvent changer de régime alimentaire et devenir plus sélectifs, ii) l'ingestion individuelle de bactéries ou d'algues peut être modifiée et iii) les abondances des consommateurs sont modifiées, si bien que la consommation totale des algues et bactéries est affectée. Ces trois mécanismes ont une influence sur le réseau trophique de la crique enrichie de manière chronique (Fig. 16).

Les signatures isotopiques naturelles révèlent une augmentation du rôle trophique des algues dans CCE pour 5 des 6 consommateurs examinés. Des incubations en présence de bactéries et algues pré-marquées en isotopes stables indiquent que l'ingestion individuelle d'algues des nématodes et copépodes est accrue dans cette crique. En revanche, l'ingestion de bactéries est peu influencée par l'ajout d'engrais. L'identification des nématodes et copépodes révèle que ces changements ne sont pas liés à une évolution de la structure des communautés, mais à une évolution du régime alimentaire de chaque espèce. D'autres études menées en estuaire indiquent aussi une très bonne adaptabilité des consommateurs au changement de disponibilité de ressources avec des régimes alimentaires devenant plus variés (Armitage & Fourqurean 2009) ou des omnivores devenant plus herbivores (Keats *et al.* 2004, Fox *et al.* 2009). Dans le cadre du projet TIDE, de telles modifications de régime alimentaire avaient déjà été observées chez la macrofaune (Galván *et al.* 2008).

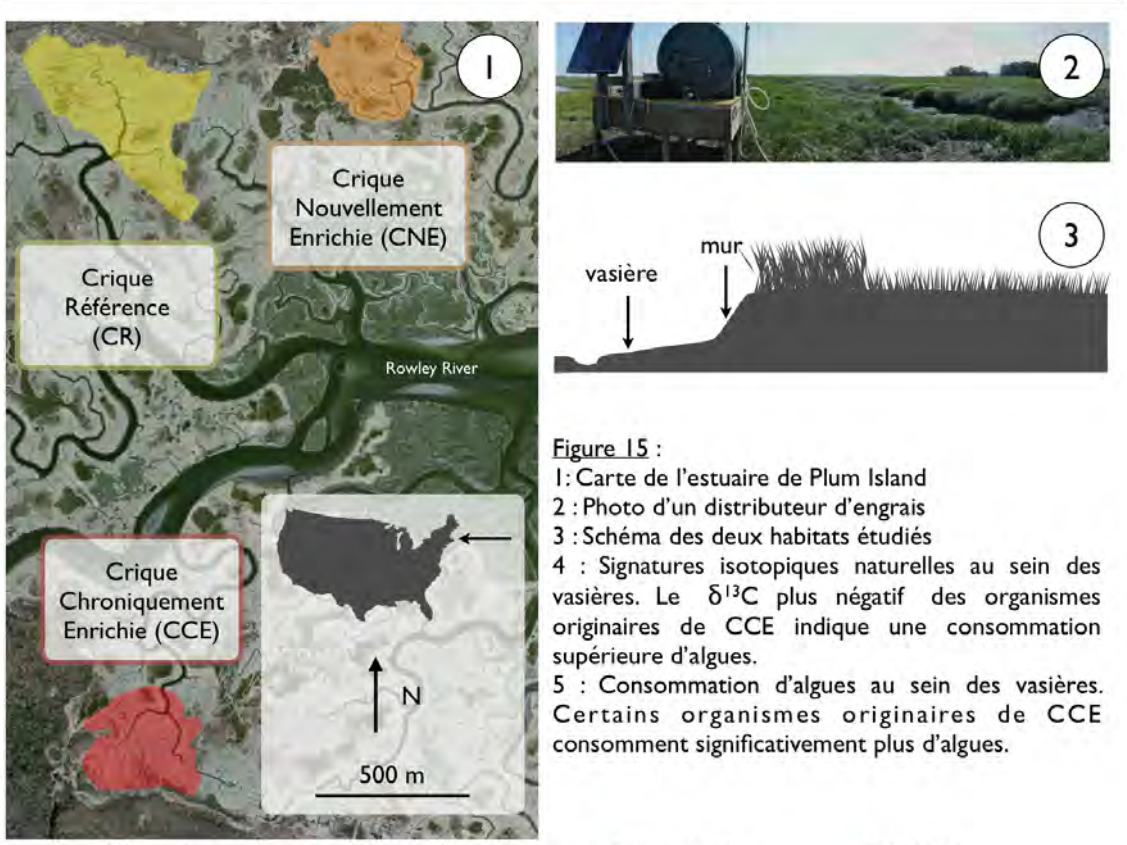
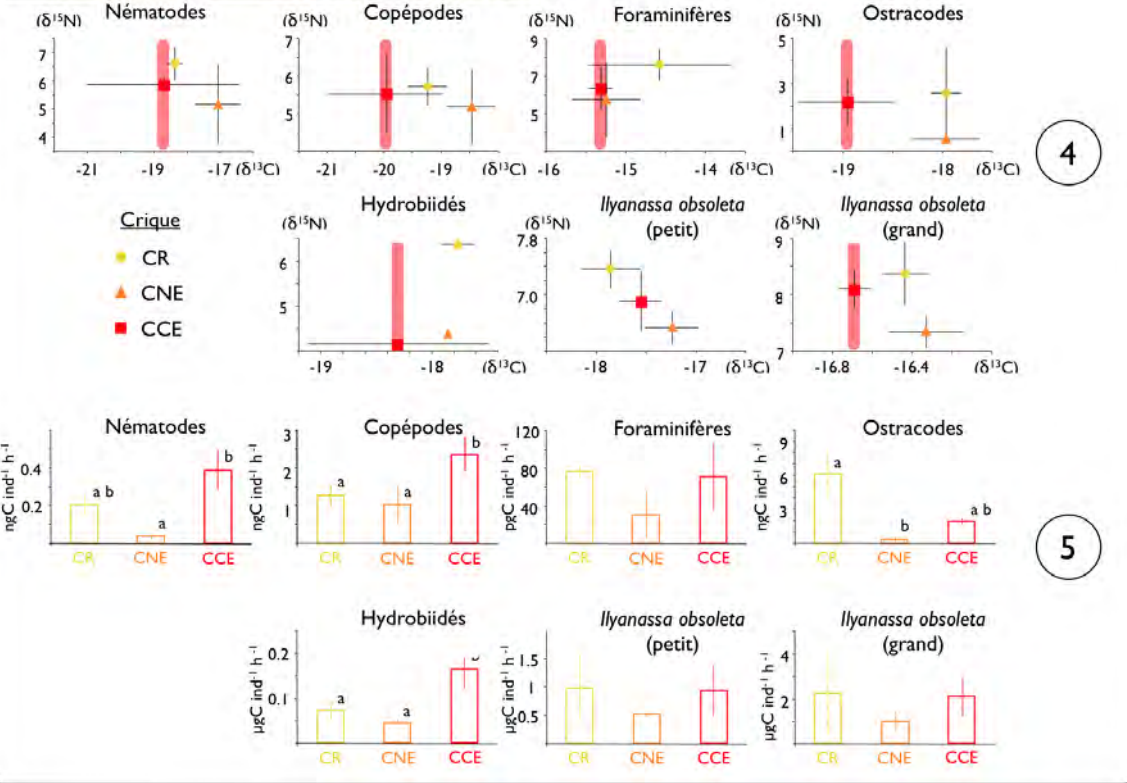
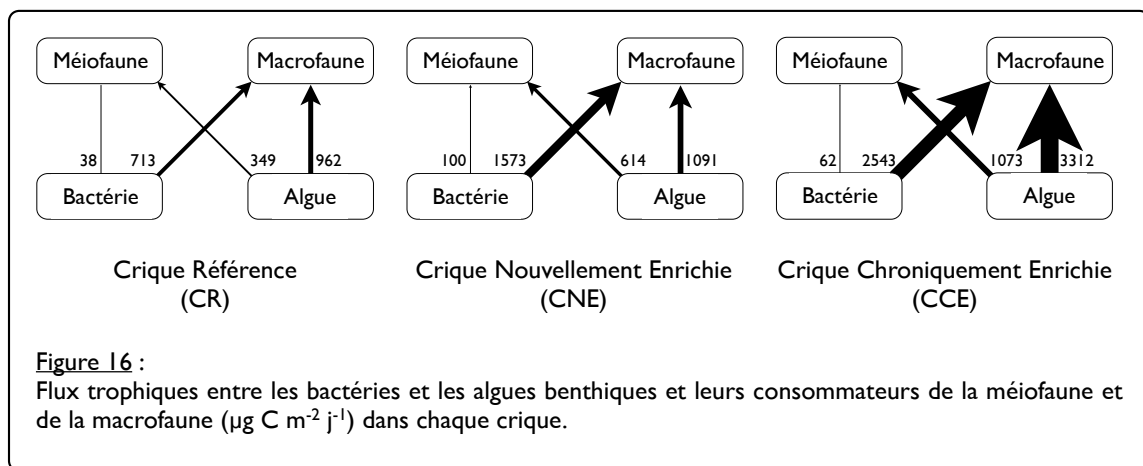


Figure 15 :
 1: Carte de l'estuaire de Plum Island
 2: Photo d'un distributeur d'engrais
 3: Schéma des deux habitats étudiés
 4 : Signatures isotopiques naturelles au sein des vasières. Le $\delta^{13}\text{C}$ plus négatif des organismes originaires de CCE indique une consommation supérieure d'algues.
 5 : Consommation d'algues au sein des vasières. Certains organismes originaires de CCE consomment significativement plus d'algues.



La consommation globale d'algues et de bactéries a été déterminée en multipliant les taux d'ingestion d'algues et de bactéries par les abondances de chaque consommateur (Fig. 16). La consommation d'algues et de bactéries est dominée par la macrofaune, comme cela a déjà été observé dans d'autres vasières intertidales (van Oevelen *et al.* 2006b, Pascal *et al.* 2009). La fraction d'algues consommées augmente de 235% dans la crique enrichie de manière chronique. Cette augmentation est liée à des évolutions du régime alimentaire mais est principalement due à l'augmentation d'abondance d'un consommateur de la macrofaune. Dans le cadre du projet TIDE, les engrais ne provoquent pas une augmentation de l'abondance algale. Cette absence d'effet pourrait être due à une augmentation de la consommation d'algues par les consommateurs. Ainsi, dans un premier temps, l'eutrophisation modifierait les réseaux trophiques alors que l'augmentation de l'abondance algale interviendrait de façon secondaire. La différence de réponses observées entre les criques enrichies de manières nouvelle et chronique suggère que les engrais ont des effets cumulatifs au cours du temps.



Les murs des criques sont des habitats verticaux, couverts d'algues, localisés entre les macrophytes et les vasières. Au sein de cet habitat, des expériences de broutage ont révélé que, tout comme les organismes des vasières, certains animaux de la macrofaune présentent des consommations algales supérieures dans la crique enrichie de manière chronique.

D. Modifications anthropiques

Une quatrième manière d'examiner l'influence des modifications des disponibilités des ressources sur le régime alimentaire de la méiofaune est d'utiliser les perturbations d'origines anthropiques. L'histoire de ces changements est généralement connue, ce qui facilite l'identification de leurs influences.

1) Plate-forme pétrolière (Daigle et al. 2013)

Les récifs artificiels constituent de nouveaux substrats dans les zones photiques marines, si bien qu'ils augmentent la production primaire. Des producteurs benthiques tels que les algues rouges et vertes ainsi que les diatomées épiphytes, inexistantes en l'absence de ces récifs, sont susceptibles d'être consommés par les organismes associés aux récifs. Les récifs artificiels ont donc un rôle potentiel de nutrition en augmentant ainsi la productivité des zones marines. En offrant des abris, les récifs peuvent aussi concentrer la faune sans pour autant influencer la productivité. L'importance relative de chacun de ces deux processus demeure peu documentée bien qu'ayant un rôle crucial dans la gestion des stocks d'intérêt commercial. Dans le Golfe du Mexique, 4 000 plates-formes pétrolières jouent le rôle de récifs artificiels. Cette étude a porté sur le rôle de la production primaire locale de ces plates-formes dans le fonctionnement des réseaux trophiques.

L'utilisation des isotopes stables a mis en évidence une consommation des macroalgues par les copépodes et des membres de la macrofaune. Malgré cette consommation, le phytoplancton constituerait la ressource alimentaire dominante des organismes associés aux récifs artificiels. Les suspensivores capturent une importante quantité de la production pélagique et sont à leur tour ingérés par les consommateurs secondaires. Ces récifs artificiels rendraient donc la production primaire pélagique accessible alors que leur production primaire benthique serait peu consommée.

2) Usine géothermique (Pascal et al. In prep-b)

La commune de Bouillante se situe dans une zone de subduction de l'arc antillais, où l'intense activité volcanique chauffe l'eau souterraine. La centrale géothermique de Bouillante fait remonter cette eau chaude ($> 180^{\circ}\text{C}$) pour actionner des turbines et produire de l'électricité (fig 7). Cette eau est ensuite refroidie par de l'eau de mer et le mélange ($< 45^{\circ}\text{C}$) est rejeté dans la baie de Bouillante par un canal. En raison de son origine hydrothermale, cette eau est riche en sulfure d'hydrogène. Ainsi des bactéries sulfo-oxydantes se développent sur le fond du canal, se détachent sous l'effet du courant ($2,5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) et sont entraînées dans la baie.

Cette étude a cherché à déterminer l'influence de l'apport de cette nouvelle ressource alimentaire bactérienne sur la structure du réseau trophique de la baie. Les organismes des méiofaune, macrofaune et ichtyofaune ont été étudiés le long d'un transect depuis la zone de rejet jusqu'à 400 m d'éloignement (Fig. 7). A proximité des rejets, la méiofaune (nématodes et copépodes) ne présente pas d'abondances augmentées. La signature isotopique de cette méiofaune est peu modifiée par l'apport de cette nouvelle ressource suggérant un rôle trophique limité. Des conclusions comparables sont obtenues à partir des analyses isotopiques d'autres organismes de la macrofaune présentant des régimes alimentaires variés : suspensivore (3 éponges : *Amphimedon compressa*, *Aplysina fistularis*, *Iotrochota birotulta*, 1 balane *Balanus* sp. et 1 mollusque *Spondylus tenuis*), prédateur (1 annélide : *Hermodica carunculata*) et charognard (1 ophiure : *Ophioderma langicauda*). En revanche une différence significative de signatures isotopiques est observée pour un organisme brouteur de la macrofaune : l'oursin *Diadema antillarum* (Fig. 17). En réalisant l'hypothèse que le régime alimentaire des organismes est identique à l'échelle de la baie, l'apparition de différences à proximité de la nouvelle ressource bactérienne est liée à sa consommation. Les isotopes du soufre ont été analysés afin de conforter cette conclusion. L'utilisation de cette méthode n'a pas été détaillée dans la première partie de ce document (Chapitre 1) car elle est inadaptée à la méiofaune en raison de son exigence de biomasse d'échantillon trop importante.

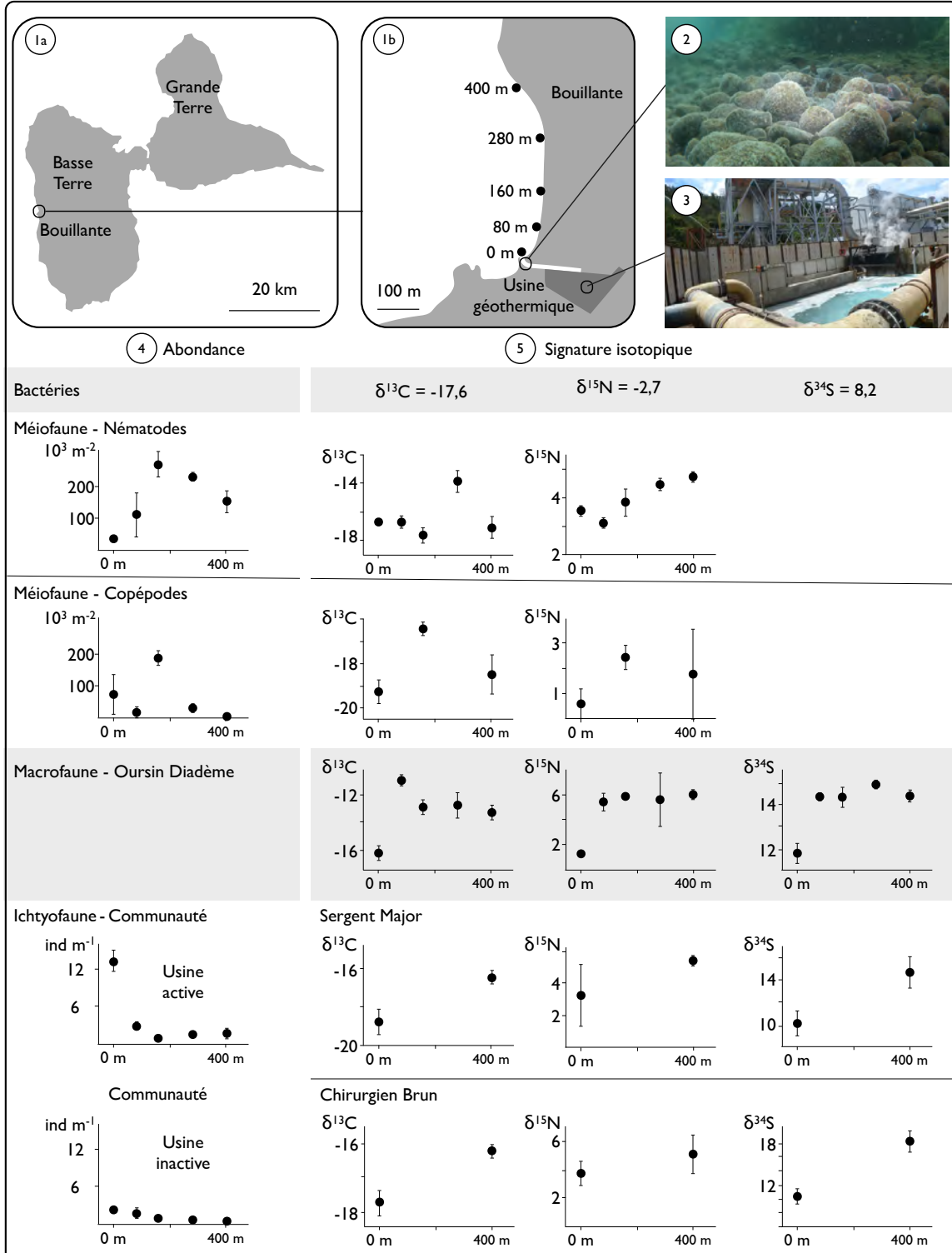


Figure 17 : Localisation de l'usine géothermique de Bouillante et du transect d'étude (1a, b),matte de bactéries sulfo oxydante au fond du chenal (2), usine (3), évolution le long du transect de la méiofaune, macrofaune et ichtyofaune par ses abondances (4) et ses compositions isotopiques (C, N, S) (moyenne \pm e. t., $n = 3$).

Quand l'usine fonctionne, les abondances totales de poissons sont significativement plus importantes à proximité des rejets alors que cette différence est inexistante quand l'usine est arrêtée (Fig. 7). Les compositions isotopiques (C, N, S) suggèrent une ingestion des bactéries par deux espèces de poissons brouteurs le Sergent Major (*Abudefduf saxatilis*) et le Chirurgien Brun (*Acanthurus bahianus*).

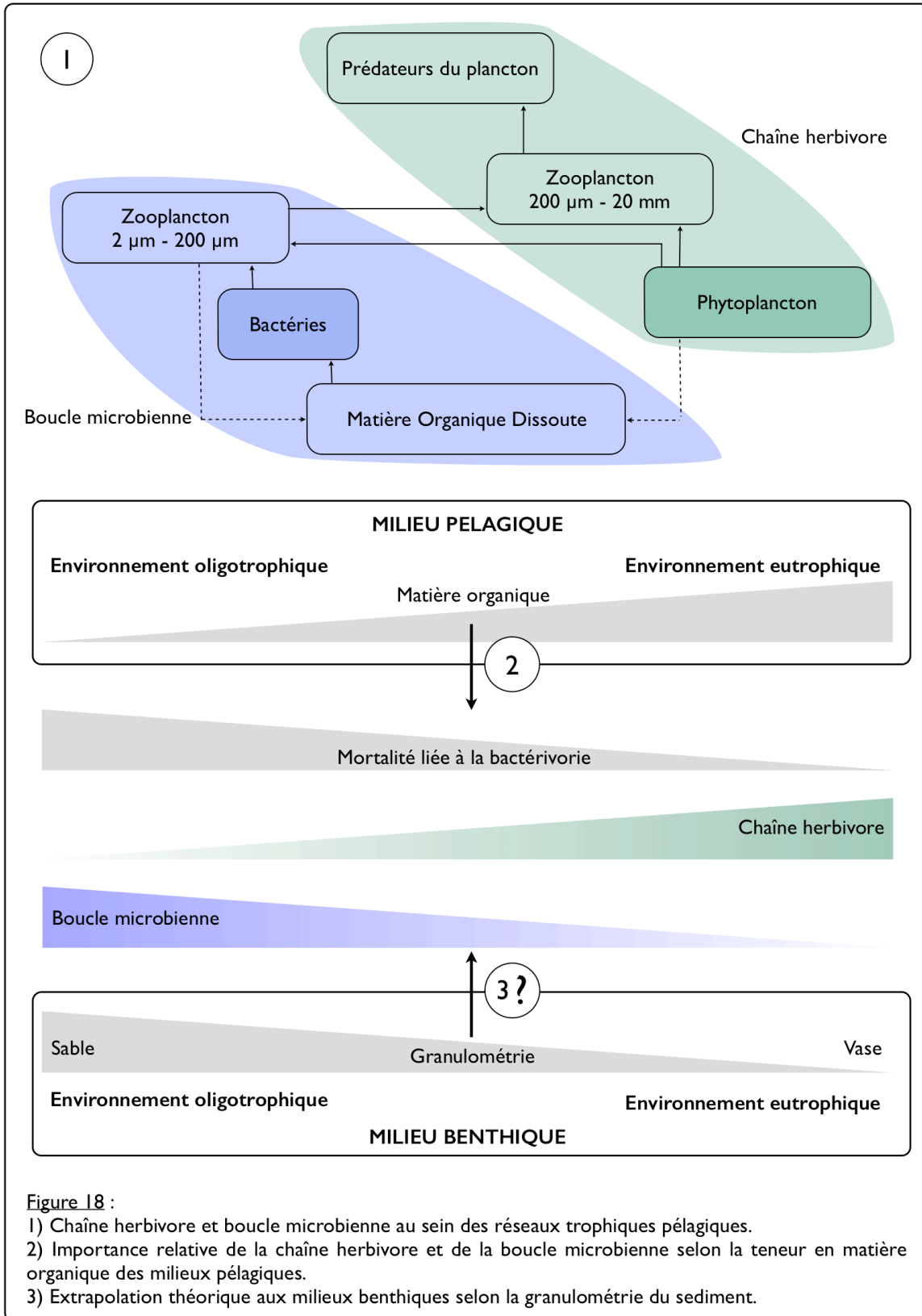
L'apparition de cette nouvelle source alimentaire a peu d'influence sur le comportement alimentaire de la méiofaune en comparaison avec celui d'organismes de plus grosse taille de la macrofaune et de l'ichtyofaune.

IV – CONCLUSION

1) Boucle microbienne versus chaîne herbivore

En conditions expérimentales, la méiofaune de vasière intertidale tempérée (Brouage) présente une bonne capacité de sélection des algues par rapport aux bactéries (Fig. 12). Les expériences de terrain confirment que les bactéries ne sont pas ingérées préférentiellement car l'ingestion de bactéries par ces organismes est négativement corrélée aux abondances d'algues alors qu'elle n'est pas corrélée aux abondances bactériennes. Ces résultats suggèrent que, pour ces organismes, les bactéries constituent une ressource alternative, consommée préférentiellement quand les abondances d'algues sont faibles. L'ensemble des consommateurs n'ingèrent jamais plus de 6% de la production bactérienne. En conséquence, le broutage apparaît comme un devenir limité de la production bactérienne dans cette vasière.

Les expériences TIDE de l'estuaire de Plum Island révèlent que l'ajout d'engrais modifie le comportement alimentaire de la méiofaune des vasières intertidales. La consommation des algues est augmentée, alors que celle des bactéries demeure constante. Ce résultat conforte l'idée selon laquelle les bactéries ne sont pas une ressource préférentiellement ingérée.



Cette préférence pour la ressource algale pourrait s'expliquer par la concentration en biofilm des algues contrairement aux bactéries réparties de manière plus homogène. Pour les consommateurs, s'alimenter au sein de ce biofilm limiterait les pertes d'énergie liées à la sélection des particules alimentaires et/ou à l'élimination des particules non digérées ingérées. Au sein de la mangrove de Guadeloupe, la concentration des bactéries du genre *Beggiatoa* sous forme de mattes a permis de tester cette hypothèse. Le rôle des bactéries dans le régime alimentaire de la méiofaune n'est pas augmenté par la présence des mattes de *Beggiatoa*. Ce résultat suggère que la préférence pour les algues par rapport aux bactéries ne serait pas liée aux différences de distribution spatiale. Cette préférence pourrait être liée à une meilleure qualité nutritive des algues due à leur composition en acide gras et en lipides plus complexes (Alongi 1989, Zhukova & Kharlamenko 1999).

Dans la boucle microbienne planctonique, la Matière Organique Dissoute (MOD) produite par le phytoplancton est assimilée par les bactéries qui sont elles-mêmes consommées par les flagellés (Azam *et al.* 1983) (Fig. 18). Ainsi, les bactéries jouent un rôle central en rendant accessible une partie de la production primaire, aux flagellés puis à l'ensemble du réseau trophique, sous forme de MOD. L'importance de la boucle microbienne étant proportionnelle à la consommation des bactéries par les bactérovores, son rôle semble limité dans les différents systèmes étudiés. En milieu pélagique, les systèmes eutrophiques sont dominés par les herbivores et leurs prédateurs alors que les systèmes oligotrophiques sont dominés par les bactéries et leurs prédateurs (Cotner & Biddanda 2002). La contribution des bactéries hétérotrophes aux flux de matière et d'énergie est donc maximale dans les écosystèmes hétérotrophiques et diminue dans les systèmes mésotrophiques et eutrophiques (Legendre & Rassoulzadegan 1995). En dépit de la pertinence de la question du rôle des bactéries dans les réseaux trophiques benthiques, le nombre d'études qui leur est consacré est actuellement trop réduit pour en inférer des schémas généraux de fonctionnement comme cela a été le cas pour le milieu pélagique. Le fonctionnement du milieu benthique pourrait être comparable avec une importance maximale de la boucle microbienne dans les environnements pauvres en matières organiques (Fig. 18). Les différents systèmes étudiés, vasières intertidales (Brouage, France et Plum Island, US) et

mangroves (Guadeloupe), sont des environnements caractérisés par une forte teneur en matière organique. Dans ces différents systèmes, le rôle trophique des bactéries est apparu limité comparé à celui des producteurs primaires. Le travail réalisé à Plum Island a mis en évidence une importance grandissante du compartiment des producteurs primaires avec l'augmentation du caractère eutrophique de l'écosystème.

V - PERSPECTIVES

Ces travaux sont à l'origine de différentes perspectives de recherche.

La mise au point méthodologique d'enrichissement de proies avec des isotopes stables (Pascal *et al.* 2008b) a permis l'évaluation de leur consommation par différents compartiments de la méiofaune (Pascal *et al.* 2008a, Pascal *et al.* 2008c, Pascal *et al.* 2008d).

Des approches méthodologiques comparables devraient permettre d'évaluer la consommation de méiofaune par d'autres compartiments (perspective n° 1) et de mesurer la consommation de dinoflagellés benthiques par la méiofaune (perspective n°2).

L'utilisation de ces méthodes devraient permettre d'évaluer le rôle de la teneur en matière organique dans la structuration des réseaux trophiques benthiques (perspective n° 3) et l'influence de la présence de la macrofaune sur la place de la méiofaune dans le réseau trophique (perspective n° 4).

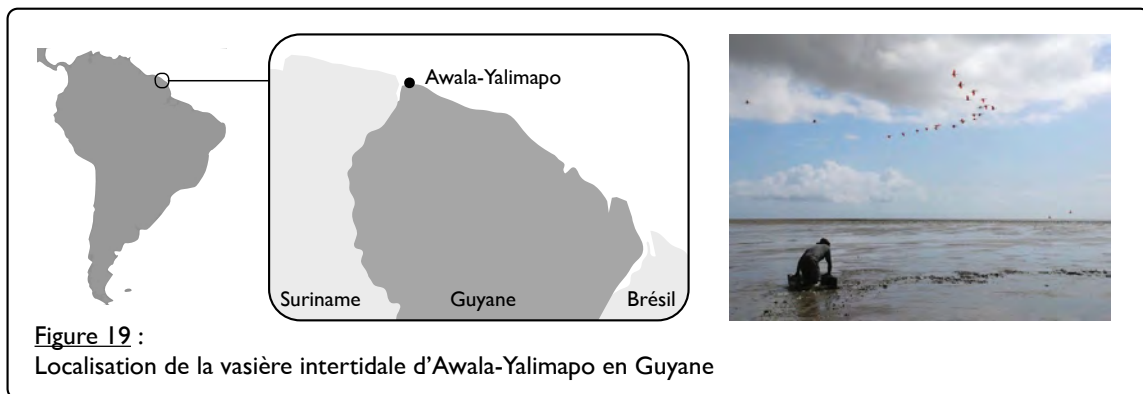
Perspective n°1 – Rôle trophique de la méiofaune

La mise au point de la méthode d'enrichissement en isotopes stables (^{13}C ou ^{15}N) des bactéries et des algues permet de mesurer des taux d'ingestion de la méiofaune et de la macrofaune.

De nouvelles mises au point devraient permettre d'adapter cette méthode à la mesure d'autres flux trophiques.

La méiofaune constitue une source trophique pour de nombreuses espèces de macrofaune, poissons et épifaune (Coull 1990, Chardy & Dauvin 1992, Heip *et al.* 1995,

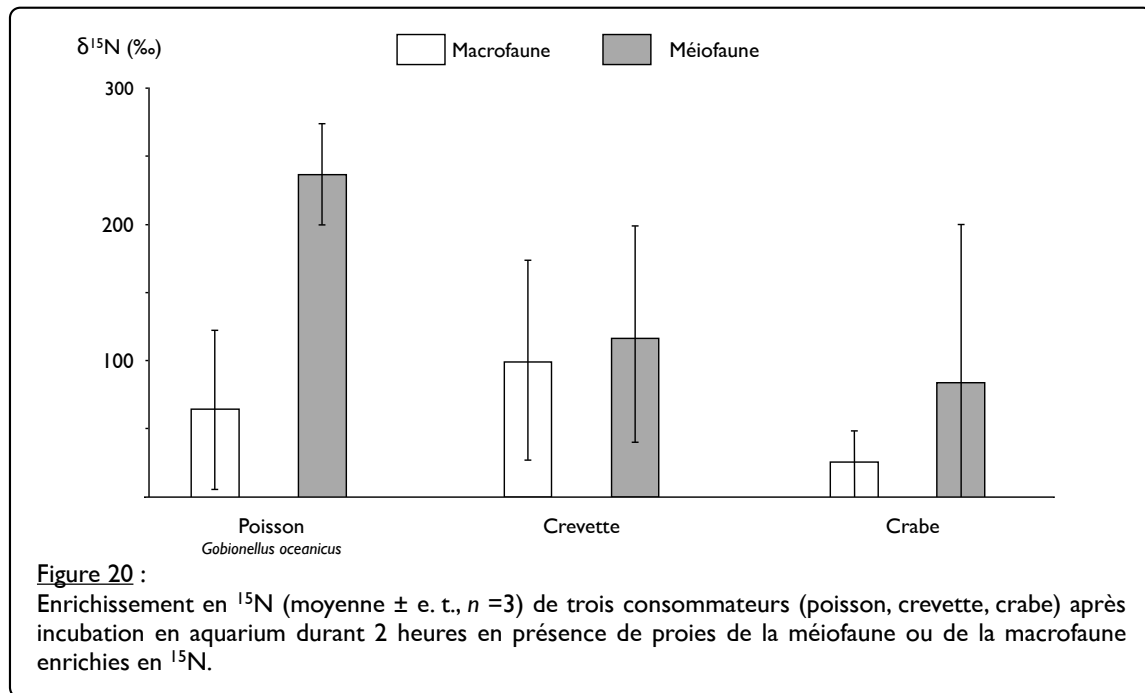
Coull 1999). Cette consommation peut avoir des effets directs en changeant la structure des communautés de méiofaune (Henry & Jenkins 1995, Gregg & Fleeger 1998) et indirects en modifiant les caractéristiques physico-chimiques du sédiment (Warwick et al. 1990, Ólafsson & Elmgren 1991). Sur les substrats solides, les poissons demeurent les principaux consommateurs de méiofaune (Choat 1982, Choat & Kingett 1982). Les substrats meubles ont été moins examinés mais des études suggèrent que 75% de la méiofaune métazoaire est consommée (Danovaro et al. 2007). D'autres études concluent au rôle négligeable de la prédation sur la méiofaune (Gibbons 1988, Shaw & Jenkins 1992). Ces résultats contradictoires peuvent s'expliquer par des problèmes méthodologiques ou des différences entre les espèces et les habitats étudiés (Giere 2009). Afin d'avoir une vision plus réaliste du fonctionnement des écosystèmes benthiques, il s'avère nécessaire d'apporter des connaissances sur le rôle trophique de la méiofaune.



Le sédiment des vasières de Guyane (Fig. 19) présente des caractéristiques permettant la réalisation d'expériences novatrices. Des incubations dans des milieux enrichis en ^{13}C et ^{15}N permettent de marquer séparément la méiofaune (nématodes, copépodes) et la macrofaune (le tanaïdace : *Halmyrapseudes spaansi*) qui peut ensuite aisément être isolée et séparée par tamisage. Des expériences de broutage courtes (2 heures) sont ensuite réalisables avec différents prédateurs potentiels dans des aquariums : poisson (*Gobionellus oceanicus*), crevette et crabe. L'enrichissement des prédateurs peut ensuite être mis en relation avec une consommation des différentes proies.

Les résultats des expériences préliminaires confirment que ce protocole est fonctionnel et qu'il permet de mesurer simultanément l'ingestion de méiofaune et de macrofaune par les différents consommateurs (Pascal *et al.* In prep-c) (Fig. 20).

Cette perspective consistera à déterminer avec précision le rôle trophique de la méiofaune pour les consommateurs supérieurs des vasières de Guyane.



Perspective n°4 – Ingestion de dinoflagellés toxiques par la méiofaune

Les efflorescences de microalgues toxiques marines représentent un problème sanitaire et environnemental important. Les dinoflagellés benthiques se développent préférentiellement à de faibles profondeurs, comprises entre 0,5 et 3 m (Cohu *et al.* 2013).

Ces toxines sont très stables et, actuellement, aucun processus (congélation, lyophilisation, cuisson, fumage, ou autre mode de préparation ou d'assaisonnement) ne permet de les éliminer de la chair des poissons et des crustacés (Rhodes 2011).

La ciguatera est l'intoxication alimentaire non bactérienne la plus répandue au monde (Tester *et al.* 2009b) et la Caraïbe est la deuxième zone mondiale la plus touchée.

Les dinoflagellés benthiques sont capables de s'adapter aux changements climatiques en augmentant leurs taux de croissance (Tester *et al.* 2009a). La hausse de la température de l'eau de mer augmente l'abondance des macroalgues au détriment des récifs coralliens si bien que les dinoflagellés sont favorisés par l'apparition de ces nouveaux substrats (Hoegh-Gulderg 1999). Ces dernières années, l'occurrence des blooms a augmenté (Cohu *et al.* 2011) et de nouvelles espèces jusque là présentes uniquement dans les régions tropicales ont été retrouvées dans des régions tempérées d'Europe (Aligizaki & Nikolaidis 2008), d'Asie (Rahman Sha *et al.* 2014) et d'Australie (Kohli *et al.* 2014).

Dans la Caraïbe, les flambées de ciguatera se produisent entre la Floride et Montserrat : la Guadeloupe se trouve donc à la frontière Sud de cette zone. Les modifications climatiques pourraient engendrer une migration de l'aire de répartition des dinoflagellés toxiques vers le Sud qui pourraient alors causer d'importantes toxi-infections alimentaires collectives.

Les échouages massifs de macroalgues deviennent plus fréquents à l'échelle mondiale et concernent des zones géographiques qui n'étaient pas affectées par le passé (Smetacek & Zingone 2013). Les sargasses constituent des supports privilégiés de certaines espèces de dinoflagellés toxiques et s'échouent massivement dans les Antilles depuis 2011.

En Guadeloupe, il existe donc un besoin urgent de connaissances sur les dinoflagellés toxiques et sur leurs interactions avec les sargasses.

Actuellement le mode de bioaccumulation des toxines des dinoflagellés benthiques dans la chaîne alimentaire est peu documenté et le rôle de la méiofaune dans ce transfert demeure totalement inconnu.

Depuis février 2015, je co-encadre la thèse d'Aurélié Boisnoir avec Rodolphe Lemée (Observatoire Océanologique de Villefranche-sur-Mer, Université Pierre et Marie Curie). Cette thèse s'intitule « Diversité, abondance et répartition des dinoflagellés benthiques toxiques dans les Antilles française ; et rôle de la méiofaune dans le transfert de leurs toxines dans les réseaux trophiques ».

Dans le cadre de cette thèse, une mise au point méthodologique devrait permettre l'évaluation du lien trophique entre dinoflagellés et méiofaune. Les dinoflagellés benthiques toxiques peuvent être cultivés en laboratoire et enrichis en ^{13}C et ^{15}N . Des expériences de broutage courtes (2 heures) sont ensuite réalisables avec les consommateurs potentiels de la méiofaune. L'enrichissement de la méiofaune peut alors être mis en relation avec une consommation des dinoflagellés.

Différentes espèces proies de dinoflagellés et différentes communautés consommatrices pourront être testées avec cette approche.

Perspective n°3 – Rôle trophique des bactéries

Mes travaux suggèrent que la relation entre la teneur en matière organique et les fonctionnements des réseaux trophiques benthiques et pélagiques sont comparables. Une perspective de recherche novatrice serait d'étendre ces études à d'autres environnements benthiques afin de valider ou non le caractère général de ces premières conclusions.

En milieu benthique, la teneur en matière organique du sédiment est étroitement liée à sa granulométrie (Hargrave 1972, Bergamaschi *et al.* 1997, Gratiot *et al.* 2007). Les sédiments de granulométrie grossière, comme les sables, sont plus oligotrophes que les sédiments de granulométrie plus faible comme les vases.

Un projet serait donc de comparer le fonctionnement du réseau trophique le long d'un gradient de teneur en matière organique, autrement dit le long d'un gradient de granulométrie intégrant l'environnement de la mangrove. Ces environnements seront choisis dans un espace restreint et à un niveau bathymétrique comparable afin de réduire les variations de conditions environnementales autres que celles de la granulométrie et, par voie de conséquence, de la teneur en matière organique. Afin de caractériser le fonctionnement général des réseaux trophiques, un maximum de flux trophiques sera examiné.

Perspective n°4 – Méiofaune versus macrofaune

Sur la vasière de Brouage, la consommation de bactéries est largement dominée par l'espèce *Hydrobia ulvae* de la macrofaune si bien que la fraction de bactéries consommées dépend principalement de l'abondance du gastéropode. Cette dominance de la macrofaune sur la méiofaune a déjà été observée au sein d'autres vasières intertidales européennes (van Oevelen *et al.* 2006b). Au sein des vasières de l'estuaire de Plum Island, les organismes de la macrofaune (hydrobiidés et *Ilyanassa obsoleta*) représentent la majorité de la consommation des bactéries (entre 94 et 98 %).

Les vasières intertidales de Guyane sont caractérisées par de fortes abondances de particules fines en raison des apports de sédiment en suspension de l'Amazone (754 M tonnes/an (Martinez *et al.* 2009). Ces immenses bancs de vase fluide peuvent se déplacer de plus d'un kilomètre par an et imposer des changements rapides du trait de côte (Baltzer *et al.* 2004). Ces vasières uniques au monde apparaissent comme des systèmes très productifs. Les caractéristiques biologiques de ces vasières sont encore peu connues, mais des résultats préliminaires révèlent de fortes abondances d'algues et de méiofaune alors que les abondances de la macrofaune sont à des niveaux extrêmement bas en comparaison avec ceux des vasières intertidales tempérées (Fig. 19).

Dans la continuité de mes travaux, une perspective serait de déterminer le rôle de la méiofaune dans le réseau trophique de cet environnement dépourvu de macrofaune. La méiofaune devrait alors avoir un rôle plus important que lorsque la macrofaune est abondante.

VI - BIBLIOGRAPHIE

- Aligizaki K, Nikolaidis G (2008) Morphological identification of two tropical dinoflagellates of the genera *Gambierdiscus* and *Sinophysis* in the Mediterranean Sea. *J Biol Res -Thesslon* 9:75-82
- Alongi DM (1989) The fate of bacterial biomass and production in marine benthic food chains. In: Hattori T, Ishida Y, Maruyama Y, Monta RY, Achida A (eds) *Recent advances in microbial ecology*. Japan Scientific Societies Press, Tokyo, p 355-359
- Armitage AR, Fourqurean JW (2009) Stable isotope reveal complex changes in trophic relationships following nutrient addition in a coastal marine ecosystem. *Estuar Coast* 32:1152-1164
- Avery L, Shtonda BB (2003) Food transport in the *C. elegans* pharynx. *J Exp Biol* 206:2441-2457
- Azam F, Fenchel T, Field JG, Gray J, Meyer-Reil LA, Thingstad F (1983) The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar Ecol Prog Ser* 10:257-263
- Baltzer F, Allison M, Fromard F (2004) Material exchange between the continental shelf and mangrove-fringed coasts with special reference to the Amazon-Guianas coast. *Mar Geol* 208:115-126
- Bergamaschi BA, Tsamakidis E, Keil RG, Eglinton TI, Montluçon DB, Hedges JI (1997) The effects of grain size and surface area on organic matter, lignin and carbohydrate concentration, and molecular compositions in Peru Margin sediments. *Geochim Cosmochim Acta* 61:1247-1260
- Bernard C, Fenchel T (1995) Mats of colourless sulphur bacteria. II. Structure, composition of biota and successional patterns. *Mar Ecol Prog Ser* 128:171-179
- Bernhard JM, Bowser SS (1992) Bacterial biofilms as a trophic resource for certain benthic foraminifera. *Mar Ecol Prog Ser* 83:263-272
- Blanc C, Sy M, Djigal D, Brauman A, Normand P, Villenave C (2006) Nutrition on bacteria by bacterial-feeding nematods and consequences on the structure of soil bacterial community. *Eur J Soil Biol* 42:S70-S78
- Boaden PJS (1962) Colonization of graded sand by interstitial fauna. *Cah Biol Mar* 3:245-248
- Boschker HTS, Brouwer JFC, Cappenberg TE (1999) The contribution of macrophyte-derived organic matter to microbial biomass in salt-marsh sediments: stable carbon isotope analysis of microbial biomarkers. *Limnol Oceanogr* 44:309-319
- Boschker HTS, Middelburg JJ (2002) Stable isotopes and biomarkers in microbial ecology. *FEMS Microbiol Ecol* 40:85-95
- Buffan-Dubau E, Carman KR (2000) Diel feeding behavior of meiofauna and their relationships with microalgal resources. *Limnol Oceanogr* 45:381-395
- Carman KR, Fry B (2002) Small-sample methods for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis of the diets of marsh meiofaunal species using natural-abundance and tracer-addition isotope techniques. *Mar Ecol Prog Ser* 240:85-92
- Chandler GT (1989) Foraminifera may structure meiobenthic communities. *Oecologia* 81:353-360

- Chang JS, Hong J (1994) Biosorption of mercury by the inactivated cells of *Pseudomonas aeruginosa* PU21 (Rip64). *Biotechnol Bioeng* 44:999-1006
- Chardy P, Dauvin JC (1992) Carbon flows in a subtidal fine sand community from the western English Channel: a simulation analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 81:147-161
- Choat JH (1982) Fish feeding and the structure of epibenthic communities in temperate waters. *Annu Rev Ecol Syst* 13:31-42
- Choat JH, Kingett PD (1982) The influence of fish predation on the abundance cycles of an algal turf invertebrates fauna. *Oecologia* 54:88-95
- Cohu S, Mangialajo L, Thibaut T, Blanfuné A, Marro S, Lemée R (2013) Proliferation of the toxic dinoflagellate *Ostreopsis cf. ovata* in relation to depth, biotic substrate and environmental factors in the North West Mediterranean Sea. *Harmful algae* 24:32-44
- Cohu S, Thibaut T, Mangialajo L, Labat JP, Passafium O, Blanfuné A, Simon N, Cottalorda JM, Lemée R (2011) Occurrence of the toxic dinoflagellate *Ostreopsis cf. ovata* in relation with environmental factors in Monaco (NW Mediterranean). *Mar Pollut Bull* 62:2681-2691
- Cotner JB, Biddanda BA (2002) Small player, larger role: microbial influence on biogeochemical process in pelagic aquatic ecosystems. *Ecosystems* 5:105-121
- Coull BC (1973) Estuarine meiofauna: a review. In: Stevenson LH, Colwell RR (eds) *Tropic relationships and microbial interactions*. University of South Carolina Press, Columbia, p 499-511
- Coull BC (1990) Are members of the meiofauna food for higher trophic levels? *Trans Am Microsc Soc* 109:233-246
- Coull BC (1999) Role of meiofauna in estuarine soft bottom habitats. *Aust J Ecol* 24:327-331
- Daigle ST, Fleeger JW, Cowan JH, Pascal PY (2013) What is the relative importance of phytoplankton and attached macroalgae and epiphytes to food webs on offshore oil platforms? *Mar Coast Fish* 5:53-64
- Danovaro R, Scopa M, Gambi C, Fraschetti S (2007) Trophic importance of subtidal metazoan meiofauna: evidence from in situ exclusion experiments on soft and rocky substrates. *Mar Biol* 152:339-350
- de Jonge VN, Bouwman LA (1977) A simple density separation technique for quantitative isolation of meiobenthos using the colloidal silica Ludox-TM. *Mar Biol* 42:143-148
- Decho AW (1988) How do harpacticoides grazing rates differ over a tidal cycle? Field verification using chlorophyll-pigment analyses. *Mar Ecol Prog Ser* 45:263-270
- Deegan LA, Bowen JL, Drake D, Fleeger JW, Friedrichs CT, Galván KA, Hobbie JE, Hopkinson CS, Johnson DS, Johnson JM, LeMay LE, Miller E, Peterson BJ, Picard C, Sheldom S, Sutherland M, Vallino J, Warren RS (2007) Susceptibility of salt-marshes to nutrient enrichment and predator removal. *Ecol Appl* 17:S42-S63
- Degré D, Leguerrier D, Armynot du Chatelet E, Rzeznik-Orignac J, Auguet J-C, Dupuy C, Marquis E, Fichet D, Struski C, Joyeux E, Sauriau P-G, Niquil N (2006) Comparative analysis of the food webs of two intertidal mudflats during two seasons using inverse modelling: Aiguillon Cove and Brouage Mudflat, France. *Est Coast Shelf Sci* 69:107-124
- DeNiro MJ, Epstein S (1978) Influence of diet on distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim Cosmochim Acta* 42:495-506

- DeNiro MJ, Epstein S (1981) Influence of the diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim Cosmochim Acta* 45:341-351
- Dorigo U, Lebourlanger C (2001) A pulse-amplitude modulated fluorescence-based method for assessing the effects of photosystem II herbicides on freshwater periphyton. *J Appl Phycol* 13:509-515
- Ducklow HW (2000) Bacterial production and biomass in the oceans. In: Kirchman DL (ed) *Microbial ecology of the ocean*. Wiley-Liss, New York, p 85-120
- Duncan A, Schiemer F, Klekowski RZ (1974) A preliminary study of feeding rates on bacterial food by adult females of a benthic nematode, *Plectus palustris* de Man 1880. *Pol Arch Hydrobiol* 21:249-258
- Dupuy C, Rossignol L, Geslin E, Pascal PY (2010) Predation of mudflat meio-macrofaunal metazoans by a calcareous foraminifer, *Ammonia tepida* (Cushman, 1926). *J Foraminifer Res* 40:305-312
- E.P.A. (2002), U.S. Environmental Protection Agency, Office of Research and Development, National Health and Research Laboratory, Atlantic Ecology Division, Narragansett, RI
- Eleftheriou A (2013) *Methods for the study of marine benthos*, Vol. Wiley Blackwell
- Epstein SS (1997) Microbial food webs in marine sediments. I. Trophic interactions and grazing rates in two tidal flat communities. *Microb Ecol* 34:188-198
- Epstein SS, Shiaris MP (1992a) Rates of microbenthic and meiobenthic bacterivory in a temperate muddy tidal flat community. *Appl Environ Microbiol* 58:2426-2431
- Epstein SS, Shiaris MP (1992b) Size-selective grazing of coastal bacterioplankton by natural assemblages of pigmented flagellates, colorless flagellates, and ciliates. *Microb Ecol* 23:211-225
- Fenchel T, Bernard C (1995) Mats of colourless sulphur bacteria. I. Major microbial processes. *Mar Ecol Prog Ser* 128:161-170
- Fenchel T, Riedl RJ (1970) The sulfide system: a new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. *Mar Biol* 7:255-268
- Fisher NS (1985) Accumulation of metals by marine picoplankton. *Mar Biol* 87:137-142
- Fox SE, Teichberg M, Olsen Y, Heffner L, Valiela I (2009) Restructuring of benthic communities in eutrophic estuaries: lower abundance of preys leads to trophic shifts from omnivory to grazing. *Mar Ecol Prog Ser* 380:43-57
- Fry B (2006) *Stable isotope ecology*, Vol. Springer, New-York
- Gadd GM, Laurence OS, Briscoe PA, Trevors JT (1989) Silver accumulation in *Pseudomonas stutzeri* AG259. *Biol Met* 2:168-173
- Galván K, Fleeger JW, Fry B (2008) Stable isotope addition reveals dietary importance of phytoplankton and microphytobenthos to saltmarsh infauna. *Mar Ecol Prog Ser* 359:37-49
- Galván KA, Fleeger JW, Peterson B, Drake D, Deegan LA, Johnson DS (2011) Natural abundance stable isotopes and dual isotope tracer additions help to resolve resources supporting saltmarsh food web. *J Exp Mar Biol Ecol* 410:1-11
- Gerlach SA (1978) Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia* 33:55-69
- Gibbons MJ (1988) Impact of predation by juvenile *Clinus superciliosus* on phytal meiofauna: are fish important as predators? *Mar Ecol Prog Ser* 45:13-22
- Giere O (2009) *Meiobenthology: the microscopic motile fauna of aquatic sediments*, Vol. Springer, Berlin

- Goldstein ST (1999) Foraminifera: A biological overview. In: Sen Gupta BK (ed) Modern foraminifera. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p 37-55
- Goldstein ST, Corliss JO (1994) Deposit feeding in selected deep-sea and shallow-water benthic foraminifera. *Deep-Sea Res* 41:229-441
- Gratiot N, Gardel A, Anthony EJ (2007) Trade-wind waves and mud dynamics on the French Guiana coast, South America: input from ERA-40 wave data and field investigations. *Mar Geol* 236:15-26
- Gray J (1966a) Factors controlling the localizations of populations of *Protodrilus symbioticus* Giard. *J Anim Ecol* 35:435-442
- Gray JS (1966b) The attractive factor of intertidal sands to *Protodrilus symbioticus* Giard. *J Mar Biol Ass U K* 46:627-645
- Gregg CS, Fleeger JW (1998) Grass shrimp *Palaemonetes pugio* predation on sediment- and stem-dwelling meiofauna: field and laboratory experiments. *Mar Ecol Prog Ser* 175:77-86
- Grewal PS, Wright RT (1992) Migration of *Caenorhabditis elegans* (Nematod: Rhabditidae) larvae towards bacteria and the nature of bacterial stimulus. *Fund Appl Nemat* 15:159-166
- Güde H, Strohl WR, Larkin JM (1981) Mixotrophic and heterotrophic growth of *Beggiatoa alba* in continuous culture. *Arch Microbiol* 129:357-360
- Hahn MW, Höfle MG (1999) Flagellate predation on a bacterial model community: interplay of size-selective grazing specific bacterial cell size, and bacterial community composition. *Appl Environ Microbiol* 65:4863-4872
- Hamels I, Koenraad M, Casteleyn G, Vyverman W (2001) Uncoupling of bacterial production and flagellate grazing in aquatic sediments: a case study from intertidal flat. *Aquat Microb Ecol* 25:31-42
- Hamilton SK, Sippel SJ, Bunn SE (2005) Separation of algae from detritus for stable isotope or ecological stoichiometry studies using density fractionation in colloidal silica. *Limnol Oceanogr Meth* 3:149-157
- Hargrave BT (1972) Aerobic decomposition of sediment and detritus as a function of particle surface area and organic content. *Limnol Oceanogr* 17:583-596
- Hayes JM (2001) Fractionation of carbon and hydrogen in biosynthetic processes. *Rev Mineral Geochem* 43:225-277
- Heip CHR, Goosen NK, Herman PMJ, Kromkamp JC, Middelburg JJ, Soetaert K (1995) Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries. *Oceanogr Mar Biol* 33:1-149
- Henry BA, Jenkins GP (1995) The impact of predation by the girded goby, *Nesogobius* sp. I, on abundances of meiofauna and small macrofauna. *J Exp Mar Biol Ecol* 191:223-238
- Herman PMJ, Vranken G (1988) Studies of the life history and energetics of marine and brackish water nematodes. II. Production, respiration and food-uptake by *Monhystera disjuncta*. *Oecologia* 77:457-463
- Higgins RP, Thiel H (1988) Introduction to the study of meiofauna, Vol. Smithsonian Institution Press, Washington, DC
- Hoegh-Guldberg O (1999) Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar Freshwater Res* 50:839-866
- Holling CS (1959) Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can Entomol* 91:385-398

- Hondeveld BMJ, Bak RPM, van Duyl FC (1992) Bacterivory by heterotrophic nanoflagellates in marine sediments measured by uptake of fluorescently labeled bacteria. *Mar Ecol Prog Ser* 89:63-71
- Jean MRN (2013) Etude de la matrice sulfo-oxidante de la mangrove de Guadeloupe. Caractérisation des micro-organismes principaux des familles *Beggiatoaceae* et *Oscillatoriaceae*. Université des Antilles et de la Guyane
- Johnson DS, Fleeger JW, Galván KA, Moser EB (2007) Worm holes and their space-time continuum: spatial and temporal variability of macroinfaunal annelids in a northern New England salt marsh. *Estuar Coast* 30:226-237
- Joint IR, Gee JM, Warwick RM (1982) Determination of fine-scale vertical distribution of microbes and meiofauna in an intertidal sediment. *Mar Biol* 72:157-164
- Jørgensen BB, Dunker R, Grönke S, Røy H (2010) Filamentous sulfur bacteria, *Beggiatoa* spp., in arctic marine sediments (Svalbard, 79°N). *FEMS Microbiol Ecol* 73:500-513
- Keats RA, Osher LJ, Neckles HA (2004) The effect of nitrogen loading on a brackish estuarine faunal community: a stable isotope approach. *Estuaries* 27:460-471
- Kelly JA, Honeywill C, Paterson DM (2001) Microscale analysis of chlorophyll-a in cohesive intertidal sediments: the implications of microphytobenthos distribution. *J Mar Biol Ass U K* 81:151-162
- Kemp PF (1990) The fate of benthic bacterial production. *Rev Aquat Sci* 2:109-124
- Kohli GS, Murray SA, Neilan BA, Rhodes LL, Harwood DT, Smith KF, Meyer L, Capper A, Brett S, Hallegraeff GM (2014) High abundance of the potentially maitotoxic dinoflagellate *Gambierdiscus carpenteri* in temperate waters of New South Wales, Australia. *Harmful algae* 39:134-145
- Kristensen RM, Nørrevang A (1977) On the fine structure of *Rastrognathia macrostoma* gen. et sp.n. placed in the Rastrognathiidae fam.n. (Gnathostomulida). *Zool Scri* 6:27-41
- Kristensen RM, Nørrevang A (1978) On the fine structure of *Valvognathia pogonostoma* gen. et sp. n. (Gnathostomulida, Onychognathiidae) with special reference to the jaw apparatus. *Zool Scri* 7:179-186
- Lacoue-Labarthe T, Warnau M, Beaugéard L, Pascal PY (soumis) Trophic transfer of radioisotopes in Mediterranean sponges through bacteria consumption. *Chemosphere*
- Lalucat J, Bennasar A, Bosh R, García-Valdés E, Palleroni NJ (2006) Biology of *Pseudomonas stutzeri*. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 70:510-547
- Langezaal AM, Jannink NT, Pierson ES, van der Zwaan GH (2005) Foraminiferal selectivity towards bacteria: an experimental approach using cell-permeant stain. *J Sea Res* 54:256-275
- Larkin JM, Aharon P, Margaret C, Henk MC (1994) *Beggiatoa* in microbial mats at hydrocarbon vents in the Gulf of Mexico and warm mineral springs, Florida. *Geo-Mar Lett* 14:97-103
- Lee JJ, Mc Enery M, Pierce S, Freudenthal HD, Muller WA (1966) Tracer experiments in feeding littoral foraminifera. *J Protozool* 16:659-670
- Legendre L, Rassoulzadegan F (1995) Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia* 41:153-172
- Levin LA (2005) Ecology of cold deep sediments: interactions of fauna with flow, chemistry and microbes. *Oceanogr Mar Biol* 43:1-46

- Levin LA, Michener RH (2002) Isotopic evidence for chemosynthesis-based nutrition of macrobenthos: the lightness of being at Pacific methane seeps. *Limnol Oceanogr* 47:1336-1345
- Lloyd KG, Albert DB, Biddle JF, Chanton JP, Pizarro O, Teske A (2010) Spatial structure and activity of sedimentary microbial communities underlying a *Beggiatoa* spp. mat in a Gulf of Mexico hydrocarbon seep. *PLoS One* 5:e8738
- Mare MF (1942) A study of the marine benthic community with special reference to micro-organisms. *J Mar Biol Ass U K* 25:517-554
- Martinez JM, Guyot JL, Filizola N, Sondag F (2009) Increase in sediment discharge of the Amazon River assessed by monitoring network and satellite data. *Catena* 79:257-264
- Maurin L (2009) Ecologie des nématodes marins libres et symbiotiques en milieu tropical. Développement de la microspectrométrie Raman comme outil de caractérisation des organismes thiotrophiques. Université des Antilles et de la Guyane
- McIntyre AD (2010) Life in the world's oceans: diversity, distribution, and abundance, Vol. Wiley-Blackwell
- Metian M, Bustamante P, Cosson RP, Hédouin L, Warnau M (2008) Investigation of Ag in the king scallop *Pecten maximus* using field and laboratory approaches. *J Exp Mar Biol Ecol* 367:53-60
- Metian M, Bustamante P, Hédouin L, Oberhänsli F, Warnau M (2009) Delineation of heavy metal uptake pathways (seawater and food) in the variegated scallop *Chlamys varia*, using radiotracer techniques. *Mar Ecol Prog Ser* 375:161-171
- Middelburg JJ, Barranguet C, Boschker HTS, Herman PMJ, Moens T, Heip CHR (2000) The fate of intertidal microphytobenthos carbon. An *in situ* ¹³C labelling study. *Limnol Oceanogr* 45:1224-1234
- Moens T (1999) Feeding ecology of free-living estuarine nematodes. An experimental approach. PhD Thesis, University of Gent
- Moens T, Herman P, Verbeeck L, M. S, Vincx M (2000) Predation rates and prey selectivity in two predacious estuarine nematode species. *Mar Ecol Prog Ser* 205:185-193
- Moens T, Verbeeck L, de Maeyer A, Swings J, Vincx M (1999a) Selective attraction of marine bacterivorous nematodes to their bacterial food. *Mar Ecol Prog Ser* 176:165-178
- Moens T, Verbeeck L, Vincx M (1999b) Preservation and incubation time-induced bias in tracer-aided grazing studies on meiofauna. *Mar Biol* 133:69-77
- Moens T, Vierstraete A, Vincx M (1996) Life strategies in two bacterivorous marine nematods: preliminary results. *P S N Z I: Mar Ecol* 17:509-518
- Moens T, Vincx M (1997) Observations on the feeding ecology of estuarine nematodes. *J Mar Biol Ass U K* 77:211-227
- Moens T, Vincx M (2000a) Temperature and salinity constraints on the life cycle of two brackish-water nematode species. *J Exp Mar Biol Ecol* 243:115-135
- Moens T, Vincx M (2000b) Temperature, salinity and food thresholds in two brackishwater bacterivorous nematode species: assessing niches from food absorption and respiration experiments. *J Exp Mar Biol Ecol* 243 137–154
- Montagna PA (1984) *In situ* measurement of meiobenthic grazing rates on sediment bacteria and edaphic diatoms. *Mar Ecol Prog Ser* 18:119-130

- Montagna PA, Blanchard GF, Dinét A (1995) Effect of production and biomass of intertidal microphytobenthos on meiofaunal grazing rates. *J Exp Mar Biol Ecol* 185:149-165
- Montagna PA, Spies RB (1985) Meiofauna and chlorophyll associated with *Beggiatoa* mats of a natural submarine petroleum seep. *Mar Environ Res* 16:231-242
- Montagna PA, Yoon WB (1991) The effect of freshwater inflow on meiofaunal consumption of sediment bacteria and microphytobenthos consumption of sediment bacteria and microphytobenthos in San Antonio Bay, Texas, U. S. A. *Est Coast Shelf Sci* 33:529-547
- Moodley L, Boschker HTS, Middelburg JJ, Pel R, Herman P, de Deckere E, Heip CHR (2000) Ecological significance of benthic foraminifera: ¹³C labelling experiments. *Mar Ecol Prog Ser* 202:289-295
- Muller WA, Lee JJ (1969) Apparent indispensability of bacteria in foraminiferan nutrition. *J Protozool* 16:471-478
- Murray JW (1991) Ecology and paleoecology of benthic foraminifera, Vol, New-York
- Niquil N, Kerleguer G, Leguerrier D, Richard P, Legrand H, Dupuy C, Pascal PY, Bacher C (2006) How would the loss of production due to an herbicide have repercussions in the food web of an intertidal mudflat? Sensitivity analysis of an inverse model for Brouage mudflat, Marennes-Oléron Bay, France. *Cah Biol Mar* 47:63-71
- Ólafsson E, Elmgren R (1991) Effects of biological disturbance by benthic amphipods *Monoporeira affinis* on meiobenthic community structure: a laboratory approach. *Mar Ecol Prog Ser* 74:99-107
- Pante E, Pascal PY, Becquet V, Viricel A, Simon-Bouhet B, Garcia P (In press) Evaluating the genetic effects of the invasive *Ocenebra inornata* on the native oyster drill *Ocenebra erinacea*. *Mar Ecol*
- Pape E, Bezerra TN, Vanneste H, Heeschen K, Moodley L, Leroux F, van Breugel P, Vanreusel A (2011) Community structure and feeding preference of nematodes associated with methane seepage at the Darwin mud volcano (Gulf of Cádiz). *Mar Ecol Prog Ser* 438:71-83
- Parkes RJ (1987) Analysis of microbial communities within sediments using biomarkers. In: Hetcher M, Gray RTG, Jones JG (eds) *Ecology in Microbial communities*. Cambridge University Press, Cambridge, p 147-177
- Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2010) Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PloS One* 5:e9672
- Pascal PY, Bellemare C, Sterrer W, Boschker HTS, Gonzalez-Rizzo S, Gros O (2015) Diet of *Haplognathia ruberrima* (Gnathostomulida) in a Caribbean marine mangrove. *Mar Ecol* 36:246-257
- Pascal PY, Boschker HTS, Gros O (In prep-a) Year round survey of trophic role of sulfur bacterial mat in mangrove environment.
- Pascal PY, Dubois S, Boschker HTS, Gros O (2014) Trophic role of large benthic sulfur bacteria in mangrove sediment. *Mar Ecol Prog Ser* 516:127-138
- Pascal PY, Dubois S, Boschker HTS, Gros O (In prep-b) Influence of sulfur bacteria released by a geothermal plant on food of a coastal Caribbean environment.
- Pascal PY, Dupuy C, Gardel A (In prep-c) Trophic role of meiofauna in mudflat of French Guyana.

- Pascal PY, Dupuy C, Haubois AG, Richard P, Niquil N (2008a) Influence of environment factors on bacterial ingestion rate of the deposit-feeder *Hydrobia ulvae* and comparison with meiofauna. *J Sea Res* 60:151-156
- Pascal PY, Dupuy C, Mallet C, Richard P, Niquil N (2008b) Bacterivory by benthic organism in sediment: quantification using ¹⁵N-enriched bacteria. *J Exp Mar Biol Ecol* 355:18-26
- Pascal PY, Dupuy C, Richard P, Mallet C, Armynot du Chatelet E, Niquil N (2009) Seasonal variation in consumption of benthic bacteria by meio- and macrofauna in an intertidal mudflat. *Limnol Oceanogr* 54:1048-1059
- Pascal PY, Dupuy C, Richard P, Niquil N (2008c) Bacterivory in the common foraminifer *Ammonia tepida*: isotope tracer experiment and the controlling factors. *J Exp Mar Biol Ecol* 359:55-61
- Pascal PY, Dupuy C, Richard P, Rzeznik-Orignac J, Niquil N (2008d) Bacterivory of a mudflat nematode community under different environmental conditions. *Mar Biol* 154:671-682
- Pascal PY, Fleeger JW (2013) Diverse dietary responses by saltmarsh consumers to chronic nutrient enrichment. *Estuar Coast* 36:1115-1124
- Pascal PY, Fleeger JW, Boschker HTS, Mitwally HM, Johnson DS (2013) Response of the benthic food web to short- and long-term nutrient enrichment in saltmarsh mudflats. *Mar Ecol Prog Ser* 474:27-41
- Pascal PY, Fleeger JW, Galvez F, Carman KR (2010) The toxicological interaction between ocean acidity and metals in coastal meiobenthic copepods. *Mar Pollut Bull* 60:2201-2208
- Pérez-Uz (1996) Bacterial preferences and growth kinetic variation in *Uronema marinum* and *Uronema nigricans* (Ciliophora : Scuticociliatida). *Microb Ecol* 31:189-198
- Peterson B, Fry B (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu Rev Ecol Syst* 18:293-320
- Phillips DL (2001) Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia* 127:166-170
- Phillips DL, Gregg JW (2003) Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* 136:261-269
- Platt HM, Subba-Rao DV, Irwin B (1983) Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. *Nature* 301:702-704
- Pomeroy LR (1974) The ocean's food web, a changing paradigm. *Bioscience* 24:499-504
- Powell EN, Bright TJ, Woods A, Gitting S (1983) Meiofauna and thiebios in the East Flower Garden brine seep. *Mar Biol* 73:269-283
- Powell ES, Bright TJ (1981) A thiebios does exist - Gnathostomulid domination of the canyon community at the East Flower Garden brine seep. *Int Rev Hydrobiol* 65:675-683
- Pratt JR, Melendez AE, Barreiro R, Bowers NJ (1997) Predicting the ecological effects of herbicides. *Ecol Appl* 7:1117-1124
- Proctor LM, Souza AC (2001) Method for enumeration of 5-cyano-2,3-ditolyl tetrazolium chloride (CTC)-active cells and cell-specific CTC activity of benthic bacteria in riverine, estuarine and coastal sediments *J Microbiol Methods* 43:213-222

- Rahman Sha MM, An SJ, Lee JB (2014) Occurrence of sand-dwelling and epiphytic dinoflagellates including potentially toxic species along the coast of Jegu island, Korea. *Can J Fish Aquat Sci* 9:141-156
- Rassoulzadegan F (1993) Protozoan patterns in the Azam-Ammerman's bacteria-phytoplankton mutualism. In: Guerro R, Pedros-Alio C (eds) *Trends in Microbial Ecology*. Spanish society for microbiology, Barcelona, p 435-440
- Rau GH, Mearns AJ, Young DR, Olson RJ, Schafer HA, Kaplan IR (1983) Animal 13C/12C correlates with trophic level in pelagic food webs. *Ecology* 64:1314-1318
- Rhodes L (2011) World-wide occurrence of the toxic dinoflagellate genus *Ostreopsis* Schmidt. *Toxicon* 57:400-407
- Riedl RJ (1969) Gnathostomulida from America. First record of the new phylum from North American shores. *Science* 163:445-452
- Rosignol L, Dupuy C, Pascal PY, Debenay J-P (2007) *Hydrobia ulvae*: a deposit feeder for cleaning living hard-shelled foraminifera. *J Foraminifer Res* 37:8-11
- Rublee PA (1982) Bacteria and microbial distribution in estuarine sediments. In: Kennedy VS (ed) *Estuarine comparisons*. Academic Press, New-York, p 159-182
- Saint-Béat B, Dupuy C, Agogué H, Carpentier A, Chalumeau J, Como S, David V, De Crignis M, Duchêne JC, Fontaine C, Feunteun E, Guizen K, Hartmann HJ, Lavaud J, Lefebvre S, Lefrançois C, Mallet C, Montanié H, Mouget JL, Orvain F, Ory P, Pascal PY, Radenac G, Richard P, Vézina AF, Niquil N (2014) How does the resuspension of the biofilm alter the functioning of the benthos-pelagos coupled food web of the bare mudflat in Marennes-Oléron Bay (NE Atlantic)? *J Sea Res* 92:144-157
- Saint-Béat B, Dupuy C, Bocher P, Chalumeau J, De Crignis M, Fontaine C, Guizen K, Lavaud J, Lefebvre S, Montanié H, Mouget JL, Orvain F, Pascal PY, Quaintenne G, Radenac G, Richard P, Robin F, Vézina AF, Niquil N (2013) Key features of intertidal food webs that support migratory shorebirds: the case of the bare mudflat in Marennes-Oléron Bay (NE Atlantic). *PloS One* 8:e76739
- Schmidt JL, Deming JW, Jumars PA, Keil RG (1998) Constancy of bacterial abundance in surficial marine sediments. *Limnol Oceanogr* 43:976-982
- Schwinghamer P, Hargrave BT, Peer D, Hawkins CM (1986) Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. *Mar Ecol Prog Ser* 31:151-166
- Serôdio J, da Silva JM, Catarino F (1997) Nondestructive tracing of migratory rhythms of intertidal benthic microalgae using in vivo chlorophyll a fluorescence. *J Phycol* 33:542-553
- Shaw M, Jenkins GP (1992) Spatial variation in feeding, prey distribution and food limitation of juvenile flounder *Rhombosolea tapirina* Günther. *J Exp Mar Biol Ecol* 165:1-21
- Smetacek V, Zingone A (2013) Green and golden seaweed tides on the rise. *Nature* 504:84-88
- Spies RB, DesMarais DJ (1983) Natural isotope study of trophic enrichment of marine benthic communities by petroleum seepage *Mar Biol* 73:67-71
- Starink M, Bär-Gilissen MJ, Bak RPM, Cappenberg TE (1996) Bacterivory by heterotrophic nanoflagellates and bacterial production in sediments of a freshwater littoral system. *Limnol Oceanogr* 41:62-69

- Steele (1974) The structure of marine ecosystems, Vol. Harvard university press
- Sterrer W (1971) On the biology of Gnathostomulida. *Vie Milieu* 22:493-508
- Sundbäck K, Nilsson P, Nilsson C, Jonsson B (1996) Balance between autotrophic and heterotrophic components and processes in microbenthic communities of sandy sediments: a field study. *Est Coast Shelf Sci* 43:689-706
- Tester PA, Feldman RL, Nau AW, Faust MA, Litaker RW (2009a) Ciguatera fish poisoning and sea surface temperatures in the Caribbean Sea and the West Indies. *Toxicon* 56:698-710
- Tester PA, Feldman RL, Nau AW, Faust MA, Litaker RW (2009b) Ciguatera Fish Poisoning in the Caribbean. *Smithson Contrib Mar Sci* 38:301-322
- Tietjen JH, Lee JJ (1972) Life cycles of marine nematodes. Influence of temperature and salinity on the development of *Monhystera denticulata* Timm. *Oecologia* 10:167-176
- Tietjen JH, Lee JJ (1977) Feeding behavior of marine nematodes. In: Coull BC (ed) *Ecology of marine benthos*. University of South Carolina press, Columbia, p 21-35
- Troussellier M, Bouvy M, Courties C, Dupuy C (1997) Variation of carbon content among bacterial species under starvation condition. *Mar Ecol Prog Ser* 13:113-119
- Tunlid A, White DC (1992) Biochemical analysis of biomass, community structure, nutritional status, and metabolic activity of microbial communities in soil. In: Bollag JM, Stotzky G (eds) *Soil Biochemistry*. Marcel Dekker, New York
- van Duyl FC, de Winder B, Kop AJ, Wollenzien U (1999) Tidal coupling between carbohydrate concentrations and bacterial activities in diatom-inhabited intertidal mudflats. *Mar Ecol Prog Ser* 191:19-32
- Van Gaever S, Moodley L, de Beer D, Vanreusel A (2006) Meiobenthos at the Artic Håkon Mosby Mud Volcano, with a parental-caring nematode thriving in sulphide-rich sediments. *Mar Ecol Prog Ser* 321:143-155
- van Oevelen D, Middelburg JJ, Soetaert K, Moodley L (2006a) The fate of bacterial carbon in sediments: modeling an *in situ* isotope tracer experiment. *Limnol Oceanogr* 51:1302-1314
- van Oevelen D, Moodley L, Soetaert K, Middelburg JJ (2006b) The trophic significance of bacterial carbon in a marine intertidal sediment: Results of an *in situ* stable isotope labeling study. *Limnol Oceanogr* 51:2349-2359
- Venette RC, Ferris H (1998) Influence of bacterial type and density on population growth of bacterial-feeding nematodes. *Soil Biol Biochem* 30:949-960
- Vézina AF, Platt T (1988) Food web dynamics in the ocean. I. Best-estimates of flow networks using inverse methods. *Mar Ecol Prog Ser* 42:269-287
- Warwick RM, Clarke KR, Gee JM (1990) The effect of disturbance by soldier crabs *Mictyris platycheles* H. Milne Edwards on meiobenthic community structure. *J Exp Mar Biol Ecol* 135:19-33
- Warwick RM, Collins NR, Gee JM, George CL (1986) Species size distributions of benthic and pelagic Metazoa: evidence for interaction? *Mar Ecol Prog Ser* 34:63-68
- Warwick RM, Joint IR, Radford PJ (1979) Secondary production of the benthos in an estuarine environment. In: Jeffries RLD, Davy AJ (eds) *Ecological processes in coastal environments*. Blackwell, Oxford, p 429-450

Zhukova NV, Kharlamenko VI (1999) Sources of essential fatty acids in the marine microbial loop. *Aquat Microb Ecol* 17:153-157

RESUME

Les organismes de la méiofaune ont un rôle écologique pouvant être très structurant en raison de leur forte production. Malgré ce rôle potentiel, des incertitudes demeurent sur l'intégration de la méiofaune dans les réseaux trophiques. Ma recherche s'est donc focalisée sur la quantification des flux trophiques entre microorganismes et méiofaune.

La première partie de ce document présente, à partir d'exemples concrets issus de mes travaux, différentes approches méthodologiques : l'observation, l'utilisation de traceurs (isotopes stables naturels, isotopes stables des acides gras) et le pré-marquage des proies (isotopes radioactifs et stables). Toutes les méthodes actuelles de mesures des flux trophiques associées à la méiofaune présentent des biais potentiels. Afin de quantifier l'intégration de la méiofaune dans les réseaux trophiques de manière réaliste, la multiplication des approches constitue un bon moyen de s'affranchir, au moins partiellement, de ces biais.

La deuxième partie de ce document se focalise sur le rôle trophique des bactéries pour la méiofaune des vasières intertidales. Une approche expérimentale a indiqué que chez les consommateurs de la méiofaune, les bactéries sont ingérées à un taux systématiquement plus faible que les algues. Une approche de terrain a révélé que leur consommation de bactéries est négativement corrélée aux abondances d'algues. Les bactéries constitueraient donc une ressource alternative et leur consommation serait limitée, ne représentant jamais plus de 6% de la production bactérienne.

La troisième partie de ce document se focalise sur l'évolution du régime alimentaire de la méiofaune selon les modifications de ressources disponibles. Différentes origines de ces modifications sont examinées : naturelles, théoriques, expérimentales et anthropiques.

Dans les mangroves de Guadeloupe, la distribution de la ressource bactérienne est naturellement modifiée et concentrée dans les tapis de bactéries sulfo-oxydantes de la famille des *Beggiatoa*. Ces bactéries sont consommées mais leur concentration ne modifie pas la consommation bactérienne générale de la méiofaune.

Une approche par modélisation de réseau trophique de vasière intertidale tempérée révèle que les modifications théoriques liées aux herbicides provoquent une diminution d'ingestion d'algues compensée par une augmentation d'ingestion de bactéries pour la méiofaune.

Le projet TIDE consiste à modifier de manière expérimentale les concentrations en engrais dans différentes criques d'un estuaire en Nouvelle Angleterre. Les engrais provoquent une augmentation de la part relative des algues au détriment de celle des bactéries dans le régime alimentaire de la méiofaune.

Les algues benthiques apparues avec les récifs artificiels (plates-formes pétrolières de Louisiane) ont un rôle limité par rapport aux algues pélagiques dans le régime alimentaire de la méiofaune associée. Dans le milieu côtier tropical, l'apparition d'une nouvelle ressource bactérienne larguée par une usine géothermique en Guadeloupe (Bouillante) a peu d'influence sur le comportement alimentaire de la méiofaune.

Ces réponses aux fluctuations de disponibilité de ressource bactérienne confirment le rôle trophique limité des bactéries.

Ces recherches ont permis de mettre au point une méthode d'enrichissement de bactéries avec des isotopes stables. Des approches méthodologiques comparables devraient permettre d'évaluer la consommation de méiofaune par d'autres compartiments dans le cadre de la première perspective et de mesurer la consommation de dinoflagellés benthiques par la méiofaune dans le cadre de la seconde.

Le rôle trophique des bactéries apparaît comme limité dans les environnements étudiés : vasières intertidales tempérées (France et USA) et mangroves (Guadeloupe). Une troisième perspective serait d'étendre ces études à d'autres environnements benthiques moins riches en matière organique afin de valider ou non le caractère général de ces premières conclusions.

Une quatrième perspective consisterait à déterminer si la méiofaune ne joue pas un rôle plus structurant dans les vasières de Guyane qui sont des environnements dépourvus de macrofaune.