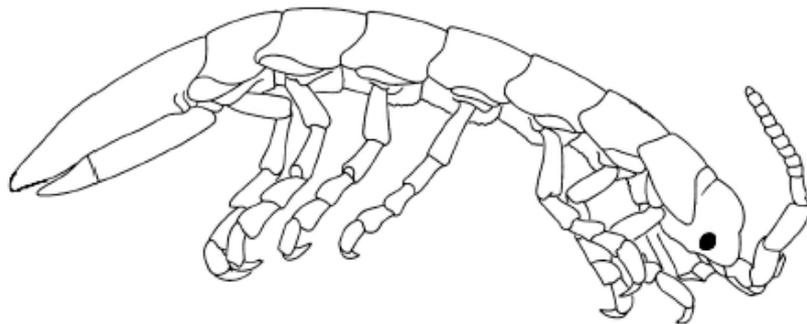


Université de Liège



Faculté des Sciences
Laboratoire d'Océanologie

Diversité trophique des Idoteidae associés à l'herbier et à la litière de *Posidonia oceanica* (L.) Delile



Mémoire présenté par
Nicolas STURARO
En vue de l'obtention du grade de
Licencié en Biologie Animale

Année académique 2004-2005

Résumé

La diversité trophique de cinq espèces d'Idotéidés associées à l'herbier et à la litière de *P. oceanica* (L.) Delile a été étudiée en utilisant la combinaison de deux méthodes: l'analyse des contenus digestifs et la mesure des rapports isotopiques du carbone et de l'azote. Les valeurs isotopiques ont été intégrées dans un «mixing model» permettant d'évaluer les contributions relatives de sources de nourritures potentielles aux régimes alimentaires des différentes espèces.

Les spécimens ont été récoltés en mars 2004 et mars 2005 à trois stations de prélèvements de la baie de la Revellata (Calvi, Corse) dans l'herbier de posidonies et dans la litière composée d'accumulation de feuilles mortes, de pousses de posidonies et de macroalgues arrachées.

Cinq espèces d'Idotéidés ont été trouvées durant cette étude, *Idotea baltica* étant l'espèce la plus abondante. *I. baltica* semble restreinte à la litière de posidonies. Par contre, *I. hectica*, seconde espèce en terme d'abondance, fréquente à la fois les accumulations de litière et l'herbier de posidonies.

Le matériel a été caractérisé (tailles, sexes, phénotypes) et 98 tubes digestifs ont été analysés. Au total 20 % des tubes digestifs étaient vides. Les résultats montrent que les espèces *I. baltica*, *I. hectica* et *Zenobiana prismatica* récoltés dans la litière ingèrent principalement des algues arrachées, des crustacés de la litière et des feuilles mortes de posidonies. Les espèces *I. hectica* et *Synisoma appendiculatum* prélevées dans l'herbier préfèrent les algues épiphytes mais quelques fragments de feuilles de posidonies et des diatomées sont aussi présents.

L'application d'un «mixing model» suggère que les algues photophiles et épiphytes contribuent pour la majeure partie du carbone assimilé chez ces espèces (gamme de 0 jusqu'à plus de 80 %). La part des crustacés est importante chez *I. baltica*, ce qui traduit une plus grande diversification du régime alimentaire chez cette espèce, tendance qui s'accroît avec l'âge des individus. *I. hectica* montre un comportement plus sélectif et dirigé vers la flore épiphyte ou les algues arrachées. Les feuilles mortes de *P. oceanica* n'interviennent que pour une très faible partie (maximum 15 %) du matériel assimilé, contribution largement inférieure à la contribution en tant que matériel ingéré. Ceci souligne que le rôle de ces espèces dans la dégradation de la litière de *P. oceanica* est principalement mécanique (i.e. fragmentation des particules) et que la microflore associée aux feuilles mortes constitue vraisemblablement une source alimentaire importante. C'est probablement l'hétérogénéité de l'habitat et la diversité trophique des Idotéidés qui permettent leur coexistence au sein des mêmes biotopes.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de ce mémoire.

Je remercie

le Professeur Jean-Marie Bouquegneau qui m'a accueilli dans son laboratoire et m'a permis de réaliser ce travail dans les meilleures conditions.

Je tiens à exprimer mes très sincères remerciements au

Dr. Gilles Lepoint, pour sa grande disponibilité, son aide, ses idées, sa patience, son soutien, la confiance qu'il m'a accordée, ses encouragements, la liberté qu'il m'a laissé, tout le temps consacré, ses conseils et ses critiques qui ont largement contribué à l'amélioration de ce travail.

Je remercie chaleureusement

le Dr. Sylvie Gobert pour son aide sur le terrain et en laboratoire, pour sa disponibilité et ses conseils.

Je remercie

le Professeur Pierre Vandewalle qui m'a permis de photographier de nombreux échantillons avec son matériel ainsi qu'à son équipe;

le Dr. Mathieu Poulicek pour m'avoir fourni des photos MEB.

Merci à Patrick, Renzo, Julien, Marc, Denis, Dorothée, Marie, Ben et tous les autres membres de l'équipe du laboratoire d'Océanologie qui grâce à la bonne ambiance qu'ils ont pu diffuser on rendu certains moments difficiles agréables.

Je remercie également les membres de STARESO et le laboratoire d'Océanologie pour le séjour passé à Calvi.

Je tiens aussi à remercier mes chers parents et mes frères Sebastien et Massimo qui m'ont soutenu et encouragé tout le long de ce travail et pendant ses quatre années d'étude.

Cette étude a bénéficié du soutien du Fonds National pour la Recherche Scientifique (FNRS) (contrat FRFC 2.45.69.03).

TABLES DES MATIERES

Avant-propos

I. INTRODUCTION	1
1. Les herbiers à <i>Posidonia oceanica</i>	1
1.1 Description générale	1
1.2 La faune vagile de l'herbier	2
2. Les Idoteidae	3
2.1 Systématique et distribution géographique	3
2.2 Habitat	4
2.3 Le polymorphisme chromatique	4
2.4 Le régime alimentaire	6
2.5 Mécanisme de la prise de nourriture chez <i>Idotea</i>	7
3. Le réseau trophique	8
3.1 Les consommateurs de feuilles vivantes de posidonies	9
3.2 Les épiphytes	9
3.3 La litière	10
4. Objectifs du travail	11
5. Les isotopes stables	11
5.1 Généralités	11
5.2 Applications dans les études écologiques: cas des réseaux trophiques	12
II. MATERIEL ET METHODES	14
1. Site de l'étude	14
2. Les prélèvements	14
2.1 Caractéristiques des stations de prélèvement	15
2.2 Méthodes de prélèvements	15

3.	Traitement des échantillons	16
3.1	Conservation	16
3.2	Identification des espèces	16
3.3	Caractérisation des individus	16
3.4	Préparation et analyse des contenus digestifs	17
3.5	Préparation des échantillons pour les mesures isotopiques	17
3.6	Les mesures isotopiques	18
3.7	«Le mixing model»	18
4.	Analyses statistiques	20
III.	RESULTATS	21
1.	Caractéristiques de la litière	21
2.	Composition spécifique	21
3.	Caractéristiques des individus	22
3.1	<i>Idotea baltica</i>	22
3.2	Les autres espèces	23
4.	Les contenus digestifs	24
4.1	Les individus de la litière	24
4.2	Les individus de l'herbier de posidonies et des algues-rochers	27
5.	Les rapports isotopiques	27
5.1	Rapports isotopiques des sources de matière organique	27
5.2	Rapports isotopiques des animaux	27
6.	Relation contenus digestifs et isotopes stables	31
7.	Analyse élémentaire	31
8.	Contribution relative	32

IV. DISCUSSION	34
1. Méthodes de prélèvements	34
2. Composition spécifique	35
3. Caractéristiques des individus	37
3.1 <i>Idotea baltica</i>	37
3.2 <i>Idotea hectica</i>	38
4. Les contenus digestifs	38
4.1 Les individus de la litière	38
4.2 Les individus de l'herbier de posidonies et des algues-rochers	40
5. Les isotopes stables	40
5.1 Les sources organiques	40
5.2 Les animaux	40
6. Le mixing model	44
V. CONCLUSIONS	47

BIBLIOGRAPHIE

ANNEXES

* *

*

Avant propos

Les herbiers à phanérogames marines constituent des environnements de forte production primaire. Cependant, les herbivores n'en consomment qu'une faible partie et la majorité de cette production est exportée vers d'autres écosystèmes sous forme de litière. En Méditerranée, *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile est la phanérogame marine la plus commune et malgré son importante biomasse, elle apparaît seulement comme une source de nourriture mineure pour les herbivores.

La litière et la strate foliaire de *P. oceanica* sont habitées par plusieurs espèces d'Idotéidés. Le long des côtes méditerranéennes, ces espèces sont les plus communs des crustacés isopodes valvifères (Lorenti et Fresi, 1983). Ils habitent la végétation des eaux marines peu profondes (phanérogames et macroalgues) et constituent un lien majeur pour le transfert d'énergie entre les producteurs primaires et les plus hauts niveaux trophiques.

Les Idotéidés sont souvent caractérisés par un régime alimentaire omnivore, mais sont aussi considérés comme des consommateurs potentiels de posidonies. Leur rôle dans la consommation de litière de *P. oceanica* est actuellement inconnu.

La coexistence de plusieurs espèces d'Idotéidés au sein des mêmes habitats pose la question de la diversité et de la variabilité du régime alimentaire de ces différentes espèces. Cette étude contribue à analyser la diversité trophique de quelques une de ces espèces associées à l'herbier de posidonies et à la litière. La connaissance du régime alimentaire et de la position trophique de ce groupe est essentielle pour comprendre le fonctionnement complexe de l'écosystème à *P. oceanica*.

I. INTRODUCTION

1. Les herbiers à *Posidonia oceanica*

1.1 Description générale

La posidonie, *Posidonia oceanica* (L.) Delile, est une phanérogame appartenant à la famille des Potamogetonacées. Le genre *Posidonia* comprend actuellement neuf espèces (Den Hartog, 1970): *P. oceanica*, endémique à la Méditerranée et les autres huit espèces qui se retrouvent dans les eaux côtières australiennes.

En Méditerranée, *P. oceanica* est la phanérogame marine la plus commune (Den Hartog, 1970). Elle forme de larges étendues appelées herbiers qui couvrent une surface comprise entre 2,5 et 5,5 millions d'hectares (Pasqualini *et al*, 1998). Les herbiers de posidonies se rencontrent depuis la côte jusqu'à une quarantaine de mètres de profondeur, limite qui dépend de la transparence de l'eau. Ils constituent avec la multitude d'espèces qui y vivent, l'écosystème de base en zone côtière méditerranéenne. Ils jouent des rôles fondamentaux: refuge, frayère et source de nourriture pour certains organismes. Ils produisent des quantités énormes d'oxygène, fixent les fonds meubles, protègent les rivages et jouent le rôle de « grenier », exportant vers d'autres écosystèmes une partie de leur production (Boudouresque & Meinesz, 1982).

L'écosystème à *P. oceanica* peut être considéré comme un ensemble de 3 compartiments: la strate foliaire, les rhizomes et la matte. Chaque compartiment est caractérisé par des conditions particulières, déterminant le type d'organisme pouvant y vivre. Les longues feuilles de posidonies constituent un support pour la flore et la faune épiphyte. Ce sont principalement des algues rouges calcaires, des algues brunes et des diatomées pour la flore, des hydrozoaires et des bryozoaires pour la faune (Mazzella *et al.*, 1989). Vu la diversité des micros habitats qu'on retrouve dans l'herbier, plus de mille espèces y sont associés (Garcia-Raso, 1990).

1.2 La faune vagile de l'herbier

Les isopodes étudiés dans ce travail appartiennent au compartiment de la faune vagile. La faune vagile défini comme l'ensemble de la faune mobile restant en rapport étroit avec le benthos (Ledoyer, 1968), constitue l'un des plus importants composants de l'écosystème. Elle est constituée d'espèces de mollusques, de crustacés, de polychètes, d'échinodermes et de poissons (Mazzella *et al.*, 1989b; Gambi *et al.*, 1992). Les invertébrés de la faune vagile représentent une source de nourriture pour les plus gros décapodes et les poissons. Ils jouent un rôle majeur dans le transfert de l'énergie vers les niveaux trophiques supérieurs (Buia *et al.*, 2000).

Les crustacés sont le groupe le plus diversifié de la faune vagile dont les taxons les plus importants sont les décapodes, les amphipodes et les isopodes (Gambi *et al.*, 1992). D'un point de vue bathymétrique, les isopodes montrent une distribution verticale non homogène. D'après Lorenti et Fresi (1983a), il semble exister deux unités cénotiques: l'une comprise entre 3-6 m, l'autre entre 10-15 m. Cependant, certaines espèces se retrouvent tout le long du gradient de profondeur, c'est le cas de *Synisoma appendiculatum* (Risso). Au cours de l'année, le nombre d'espèces d'isopode ne varie pas. Néanmoins, l'abondance des individus varie en fonction des saisons, avec un maximum en février. (Gambi *et al.*, 1992). Durant la nuit, les isopodes montrent une augmentation significative de leur abondance dans la strate foliaire (Sánchez-Jerez *et al.*, 1999).

L'espèce *Cymodoce hanseni* Dumay (souvent rencontrée sous sa forme juvénile) est la plus abondante. Elle représente à elle seule plus de 50 % de l'abondance totale des isopodes (Gambi *et al.*, 1992; Lorenti & Fresi, 1983a). Les espèces du genre *Idotea*, *Synisoma* et *Zenobiana* se rencontrent occasionnellement dans l'herbier. Ces genres appartiennent à la famille des Idoteidae.

2. Les Idoteidae

2.1 Systématique et distribution géographique

La famille des Idoteidae Samouelle (1819) comprend des Crustacés Péracarides appartenant à l'ordre des Isopodes et au sous-ordre des Valvifères. Cette famille présente une aire de distribution très étendue. On les retrouve sur les côtes atlantiques et pacifiques de l'Amérique (Brusca & Wallerstein, 1977), sur toutes les côtes d'Europe occidentale, du Finmark à Gibraltar (y compris celles des îles Britanniques et d'Islande) et sur tout le littoral de la Mer Baltique (Naylor, 1955a; Tinturier-Hamelin, 1963). Ils sont présents en Méditerranée, où ils habitent les zones du littoral et les lagunes.

Les Idotéidés présentent tous le même type de morphologie (Fig. 1): un corps de forme allongé, plus ou moins aplati, pouvant atteindre d'assez grande taille (parfois jusqu'à 6 cm de longueur). Ils sont caractérisés par le développement tout particulier que prennent les uropodes. Ces membres postérieurs forment une paire de volets qui recouvrent complètement comme un opercule les paires de pattes branchiales. La forme du pléotelson des individus adultes est caractéristique de chaque espèce. Par exemple, *I. baltica* présente une extrémité distale nettement tridentée, très typique. Ce caractère taxonomique important ne se marque que progressivement au cours de la croissance des individus (Tinturier-Hamelin, 1963).

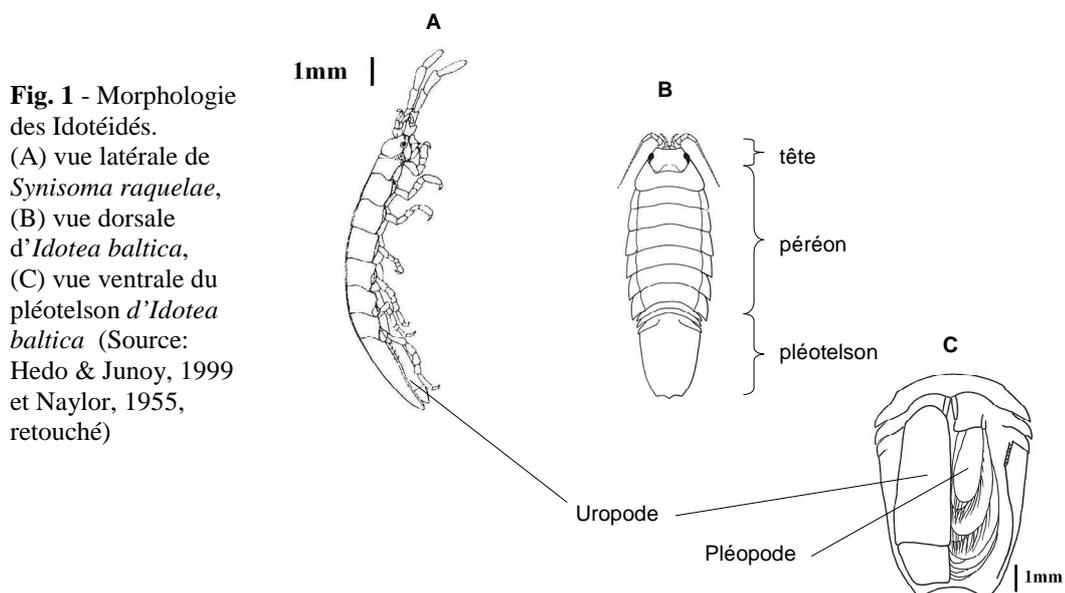


Fig. 1 - Morphologie des Idotéidés. (A) vue latérale de *Synisoma raquelae*, (B) vue dorsale d'*Idotea baltica*, (C) vue ventrale du pléotelson d'*Idotea baltica* (Source: Hedo & Junoy, 1999 et Naylor, 1955, retouché)

2.2 Habitat

Bien que les membres de la famille des Idoteidae peuplent presque tous les mers et océans, ils semblent se retrouver en plus grand nombre dans les mers tempérées et froides. Beaucoup d'espèces se retrouvent sur le littoral dans des eaux peu profondes.

Le choix de l'habitat varie très fortement selon les espèces. En Méditerranée, *Synisoma capito* se retrouvent surtout dans les algues littorales tandis que *Synisoma appendiculatum* est souvent récoltée dans la strate foliaire des herbiers de posidonies (Amar, 1953). *Zenobiana prismatica* est une espèce qui habite les morceaux d'algues ou les brindilles de bois dont elle se sert pour en faire un fourreau. Elle se retrouve circulant dans les rhizomes de posidonies. Les espèces du genre *Idotea* se rencontrent dans les algues, sur les feuilles de posidonies ou dans la litière. *I. baltica* est une espèce euryhaline, elle peut habiter les eaux marines, saumâtres et hypersalines. Elle semble dotée d'une capacité extraordinaire à modifier son comportement pour s'ajuster aux différentes conditions environnementales rencontrées dans différentes localités (Fava *et al.*, 1992). Elle est d'ailleurs présente dans la plupart des eaux européennes (Naylor, 1955a; Tinturier-Hamelin, 1963).

2.3 Le polymorphisme chromatique

Le polymorphisme chromatique (ou polychromatisme) est une caractéristique très courante chez les isopodes marins (Arrontes, 1991). Chez ces derniers, on peut distinguer deux types de coloration. Le premier type se réfère à la coloration générale du corps (« **background coloration** »). Chez certaines espèces, ce type de coloration est dépendant du régime alimentaire de l'animal. Lee (1966a) suggère que les pigments de la cuticule d'*Idotea* et *Dynamene* dérivent des algues. Le deuxième type de coloration (« **structural coloration** ») dépend de la présence, la distribution et la contraction ou l'expansion de chromatophores (Sunesson, 1947; Highman & Hill, 1969). Ces chromatophores sont de deux types: mélanophores et leucophores, et forment des motifs bien définis qui généralement ne changent pas au cours de la vie des isopodes. L'existence du polymorphisme de ce type de coloration a été décrit chez de nombreuses espèces du genre *Dynamene*, *Cymodoce*, *Sphaeroma*

et *Idotea* (Arrontes, 1991; Salemaa, 1978). Ce type de coloration à une base génétique (Tinturier-Hamelin, 1963; Arrontes, 1991).

Parmi les idotées, *I. baltica* est sans conteste l'espèce qui présente les variétés de coloration les plus nombreuses et les plus belles. Tinturier-Hamelin (1963) identifie six motifs principaux (ou phénotypes) (Fig. 2):

- ***Uniformis*** est le type structural le plus simple. Il correspond à une coloration parfaitement uniforme due à la répartition régulière de mélanophores sur toute la surface du corps;
- ***Bilineata*** se reconnaît à ses 2 bandes claires marginales;
- ***Maculata*** résulte de la juxtaposition de très nombreuses taches claires et sombres;
- ***Albafusca*** se caractérise par la présence de quatre paires de plages dorso-latérales blanches, d'étendues très variables;
- ***Lineata*** présente une bande claire médio-dorsale;
- ***Pseudolineata*** dont la médiane blanche ne se prolonge pas au-delà de la région proximale du pléotelson.

Pour chaque phénotype, il existe plusieurs variantes. On peut aussi avoir des combinaisons entre phénotypes (par exemple *albafusca-bilineata* , *bilineata-lineata*).

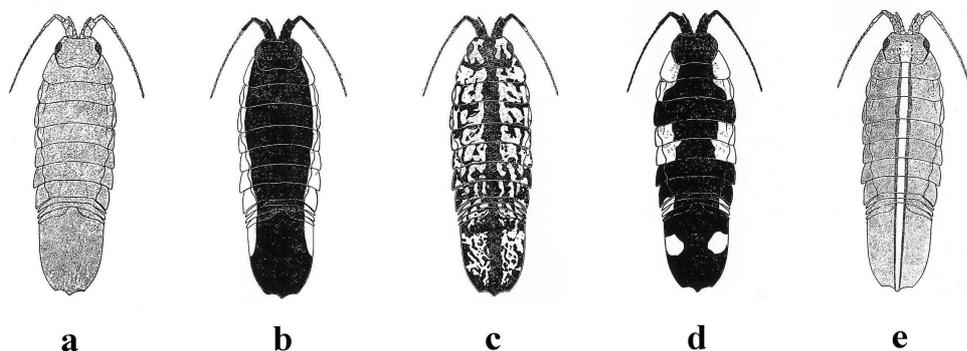


Fig 2 - Cinq des six phénotypes principaux chez *I.baltica*. (a) *uniformis* (b) *bilineata* (c) *maculata* (d) *albafusca* (e) *lineata* (Source: Tinturier-Hamelin, 1963)

Malgré le nombre impressionnant de travaux réalisés sur le polychromatisme chez les isopodes, très peu ont été consacrés à sa signification écologique. Lejuez (1979) montre que différents phénotypes de *Sphaeroma serratum* peuvent être mis en relation avec des conditions environnementales particulières tel que le stress des vagues. Il a aussi été suggéré que le polychromatisme joue un rôle de stratégie de défense face aux prédateurs visuels (Salemaa, 1978; Arrontes, 1991). Ainsi, Salemaa (1978) montre que la fréquence et la richesse phénotypique des populations d'*I. baltica* sont associées à la diversité des substrats présents dans le milieu.

2.4 Le régime alimentaire

Selon Roux (1829) et Collinge (1917), les Idotéidés se nourrissent essentiellement de restes d'animaux. Mais Bate & Westwood (1868), postulent que *Idotea tricuspidata* (aujourd'hui *I. baltica* et d'autres espèces) se nourrissent d'algues. La plus récente analyse des contenus stomacaux chez ces animaux montre que la majeure partie de la nourriture correspond à des algues, mais aussi que certains restes d'animaux sont bien présents. De plus, des observations en laboratoire montrent que les Idotéidés mangent parfois leurs propres exuvies ou leurs congénères (cas de cannibalisme) (Franke & Janke, 1998). Les Idotéidés sont donc actuellement considérés comme omnivores, mais le comportement alimentaire peut différer selon l'espèce, la saison, l'habitat et la localité. Généralement, *Idotea neglecta* se nourrit essentiellement d'algues en décomposition, alors que dans certaines localités en Norvège celle-ci apparaît comme typiquement carnivore (Kjennerud, 1952). Naylor (1955b) compare les habitudes alimentaires de certaines espèces d'idotées avec leur distribution. Il montre comment ces espèces se nourrissent des organismes avec lesquelles elles sont associées.

Les idotées sont donc capables d'utiliser une vaste gamme de nourriture incluant des algues vertes, rouges et brunes, des phanérogames marines, des détritus et de petits invertébrés (Naylor, 1955b; Nicotri, 1980; Robertson & Mann, 1980). Certaines ont cependant un comportement plus sélectif. Le choix alimentaire d'*I. baltica* peut impliquer la sélection entre différentes espèces d'algues (Salemaa, 1978; Schaffelke *et al.*, 1995; Goecker, 2003), mais aussi probablement entre

différentes parties du thalle (Salemaa, 1987). Chez cette espèce, la quantité quotidienne d'algues ingérées varie en moyenne entre 10 et 40 % du poids de l'adulte. Cette quantité dépend de la qualité des algues et des conditions expérimentales (Strong & Daborn, 1979; Nicotri, 1980; Korheina, 1981). Enfin, chez certaines espèces les préférences alimentaires peuvent varier selon la taille: les petits individus d'*Idotea granulosa* se nourrissent de l'algue *Cladophora* spp. alors que les grands spécimens mangent des *Fucus* spp. (Naylor, 1955b).

En Méditerranée, lors d'expériences au laboratoire, Lorenti et Fresi (1983b) ont étudié les préférences alimentaires d'*I. baltica*. Ils ont observés que les feuilles vivantes de *P. oceanica* représentent bien une partie constante de son régime alimentaire, même si d'autres éléments de nourriture étaient présents dans le milieu. Les feuilles de posidonies sont pourtant très résistantes, elles contiennent une grande quantité de carbohydrates de structure qui ne permettent pas une ingestion et une digestion facile par les herbivores non spécialisés (Buia *et al.*, 2000).

2.5 Mécanisme de la prise de nourriture chez *Idotea*

Les idotées possèdent quatre types d'appendices buccaux: les mandibules, les maxillules, les maxilles et les maxillipèdes (Fig. 3). Les mandibules sont très développées et dissymétriques l'une par rapport à l'autre. Chacune est constituée d'un processus incisif, d'une lacinia mobilis, d'un groupe de soies en languettes denticulées et d'un processus molaire.

Le mécanisme de la prise de nourriture chez *Idotea* est décrit par Naylor (1955). Quand l'animal s'alimente, les maxillules et les maxillipèdes se portent en avant et leurs épines chitinisées usent par le frottement la surface de la matière à ingérer. Alternativement à ce mouvement, les mandibules s'enfoncent dans la matière et la fragmente en morceaux. L'arrangement asymétrique des mandibules offre un mécanisme, qui par leurs simples mouvements latéraux, transfère la nourriture vers les processus molaires pour le broyage. Ce transfert se réalise aussi grâce aux groupes de soies en languettes denticulées (présent sur les mandibules et les maxillules) qui poussent la nourriture vers le haut. Les débris qui s'échappent sont récupérés par les nombreuses soies des maxillules, des maxilles et des maxillipèdes.

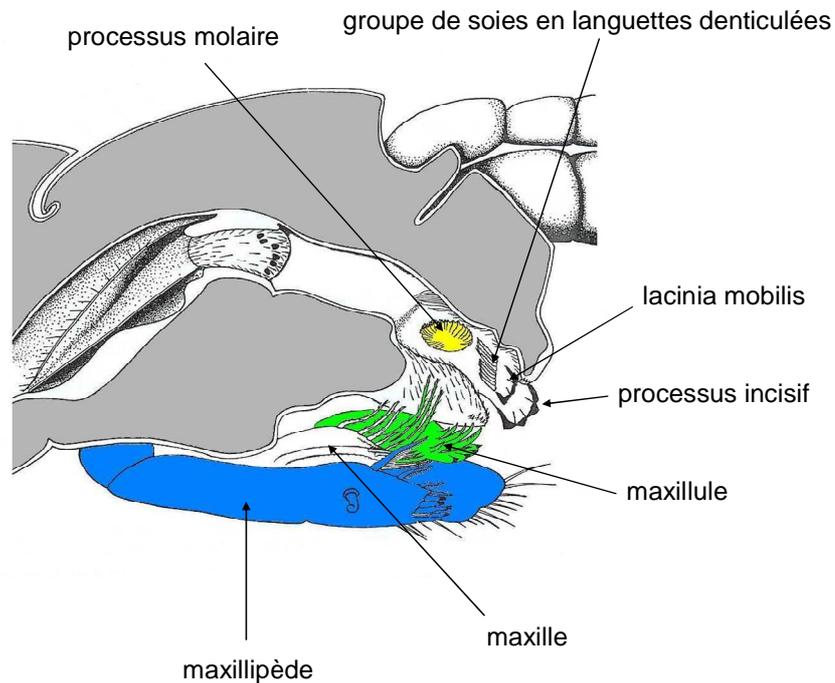


Fig. 3 - Schéma de la coupe médiane au niveau de la tête d'*Idotea emarginata* (Source: Naylor, 1955, retouché)

3. Le réseau trophique

Les relations trophiques au sein de l'écosystème à *P. oceanica* sont très complexes (Chessa *et al.*, 1983). Plusieurs approches peuvent être utilisées pour déterminer le régime alimentaire, et ainsi apprécier les relations trophiques: analyse des contenus stomacaux, des fèces, des marques de broutage, des isotopes stables ou encore expériences de préférences alimentaires. En Méditerranée, l'importance relative des différentes sources de nourriture des consommateurs présents dans l'herbier à *P. oceanica* a été déterminé à l'aide de l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote, et grâce à l'examen des contenus stomacaux (Dauby, 1989, 1995; Havelange *et al.*, 1997; Lepoint *et al.*, 2000; Pinnegar & Polunin, 2000; Vizzini *et al.*, 2002).

Les écosystèmes à phanérogames marines sont connus pour être très productifs. Néanmoins, l'information à propos du sort de cette production reste

limitée. En général, on peut identifier trois voies principales de transfert d'énergie entre les producteurs primaires et les consommateurs: la consommation (i) des feuilles vivantes de *P. oceanica*, (ii) des algues épiphytes et (iii) des débris foliaires (Buia *et al.*, 2000). L'importance de chaque voie dépend de la dynamique de chaque système (grande ou petite quantité d'épiphytes, production de débris,...) et de la composition de la faune associée (espèces, taille des invertébrés, type de pièces buccales,...).

3.1 Les consommateurs de feuilles vivantes de posidonies

Les données de la littérature nous indiquent que les tissus vivants de *P. oceanica* ne sont utilisés que par très peu d'herbivores. Ce fait peut être expliqué par sa faible valeur nutritionnelle et sa haute teneur en lignocellulose. Le taux élevé d'algues encroûtantes calcaires rend les feuilles encore plus difficiles à être assimilées. De plus, *P. oceanica* contient des composés phénoliques décourageant encore plus le broutage par les herbivores.

Seulement quelques espèces de consommateurs exploitent les tissus photosynthétiques de *Posidonia*. Parmi celles-ci, on retrouve l'isopode *I. baltica* (Lorenti & Fresi, 1983b), l'oursin *Paracentrotus lividus* Lam., le poisson *Sarpa salpa* L., quelques espèces de décapodes (Mazzella *et al.*, 1992) et le polychète *Platynereis dumerilli* (Mazzella *et al.*, 1995). Les marques de broutage qu'ils produisent lors de l'attaque ont une forme caractéristique (Boudouresque & Meinesz, 1982). Cependant, les tissus vivants de posidonies ne sont pas leur nourriture exclusive.

3.2 Les épiphytes

Les épiphytes représentent une source d'énergie importante pour les brouteurs vivant dans la strate foliaire, ils semblent même plus attractifs que les feuilles de posidonies elles-mêmes (Mazzella *et al.*, 1992). Les algues épiphytes peuvent contribuer jusqu'à 40 % de la biomasse totale des feuilles de posidonies (Buia *et al.*, 1992). Cette biomasse épiphytote est contrôlée en partie par les herbivores (Alcoverro *et al.*, 1997a). Les consommateurs d'épiphytes incluent divers

groupes de polychètes, mollusques, isopodes, amphipodes et décapodes (Gambi *et al.*, 1992).

3.3 La litière

La litière désigne une accumulation de matière composée de feuilles fragmentées de posidonies, parfois mêlées avec des feuilles intactes (Walker *et al.*, 2001). Ces feuilles mortes stagnent sous forme de larges taches sur les fonds sableux à proximité de l'herbier ou de petites taches à l'intérieur de celui-ci. Ces détritiques foliaires servent d'habitat (Moore *et al.*, 2004) pour une communauté animale abondante (Gallmetzer *et al.*, 2005). La faune de la litière est essentiellement constituée de crustacées et de mollusques, et en minorité de polychètes, de pantapodes et d'échinodermes. La dominance des crustacées a été mise en évidence par Wittmann *et al.* (1981); la majeure partie des espèces étant des amphipodes et des isopodes détritiques. Plusieurs espèces d'idotées fréquentent ce milieu particulier (Cox, 2004; Gallmetzer *et al.*, 2005).

La litière est aussi colonisée par beaucoup de micro-organismes (bactéries, champignons, protozoaires et microphytes) qui constituent une source de nourriture potentielle pour la faune de la litière (Wittman *et al.*, 1981). Elle est une importante source de matière organique tant pour les communautés de détritiques vivant dans les herbiers où elle est produite, que dans d'autres écosystèmes (Walker *et al.*, 2001). En effet, il a été estimé qu'un pourcentage très important (jusqu'à 80 %) des détritiques foliaires de *P. oceanica* est fréquemment exporté en dehors des herbiers vers des plages ou des zones profondes par l'action des vagues et des courants (Cebrian & Duarte, 2001). Cependant, ce pourcentage peut être plus modeste (10-20 %) en fonction des conditions hydrodynamiques locales (Mateo & Romero, 1997).

Les détritiques foliaires représentent une source d'énergie très importante. Il a même été suggéré que la voie principale de transfert de la matière organique des posidonies se réalise via cette voie (Cebrián *et al.*, 1997). En effet, la décomposition des feuilles de posidonies par les micro-organismes et les champignons rend celles-ci plus digestes. De plus, les feuilles perdent progressivement lors de la dégradation leurs composants phénoliques.

Ainsi, les feuilles mortes de posidonies rentrent dans le régime alimentaire d'un plus grand nombre d'espèces que les tissus vivants (Buia *et al.*, 2000). La consommation des feuilles mortes se réalise grâce à l'action des isopodes, des amphipodes, des décapodes et des échinodermes (Echinides et Holothurides). Les échinodermes représentent néanmoins des consommateurs finaux dans le réseau trophique car très peu de prédateurs de ces animaux sont connus. Les isopodes, amphipodes et décapodes jouent un rôle très important car ils contribuent au régime alimentaire de prédateurs carnivores, essentiellement représentés par de gros décapodes et les poissons.

4. Objectifs du travail

Les Idotéidés, famille cible de ce travail, sont donc susceptible de faire partie des trois voies énergétiques. Le but de ce travail est d'analyser la diversité trophique de cinq espèces d'Idotéidés associées à l'herbier de posidonies et la litière. Pour ce faire, nous utiliserons d'une part l'analyse des contenus digestifs et, d'autre part l'analyse des isotopes stables du carbone et l'azote. Ces deux approches nous apporteront des réponses sur la composition du régime alimentaire de chacune de ces espèces, de la place qu'elles occupent dans le réseau trophique et des variations intra et interspécifiques.

5. Les isotopes stables

5.1 Généralités

Les éléments principaux des composés biologiques (C,N,O,H,...), comme tous les autres éléments, existent sous plusieurs formes appelées isotopes qui possèdent un même nombre de protons et diffèrent par le nombre de neutrons. Les isotopes légers (contenant le moins de neutrons) sont abondants tandis que les isotopes lourds sont souvent présents sous forme de traces. Cependant, ils existent en proportions telles qu'il est possible d'en mesurer la quantité relative de manière précise. C'est le cas des éléments comme le carbone et l'azote dont les isotopes stables, ^{12}C et ^{13}C pour le carbone, se rencontrent dans des proportions de,

respectivement 98,9 % et 1,1 %. Pour l'azote la proportion est de 99,63 % pour ^{14}N et 0,37 % pour ^{15}N .

L'abondance naturelle des isotopes varie entre les différents compartiments organiques et inorganiques de la biosphère (air, matière organique végétale ou animale), les types de plantes (C_3 et C_4), les niveaux des chaînes trophiques, les individus, les organes et une molécule donnée. Ces variations naturelles sont liées au fractionnement isotopique qui est un phénomène naturel impliqué dans toutes les transformations de substances. Par exemple, lors de la photosynthèse tous les végétaux n'utilisent pas la même voie métabolique pour fixer et transformer le CO_2 en molécules organiques (Calvin, CAM, C_4). Ces divers cycles font appel à des systèmes enzymatiques - et donc des cinétiques - différents. Il en résulte que les deux isotopes stables naturels du carbone assimilé ne sont pas présents dans les mêmes proportions dans tous les végétaux (e.g., Dauby & Mosora, 1988). Les différences sont minimales mais mesurables à l'aide d'un spectromètre de masse isotopique.

5.2 Applications dans les études écologiques: cas des réseaux trophiques

La mesure du rapport isotopique des isotopes stables du carbone et de l'azote ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ respectivement) ont de nombreuses applications dans les études écologiques, et particulièrement dans la détermination des sources de nourriture des réseaux trophiques. Elle a déjà été largement utilisée dans la caractérisation de réseaux trophiques de nombreux écosystèmes terrestres (dunes, prairies) ou aquatiques (lacs, estuaires, marais salants, et herbiers de phanérogames) (Peterson & Fry, 1987).

L'écosystème à *P. oceanica* a déjà fait l'objet de nombreuses études isotopiques, montrant l'importance des épiphytes et des détritiques dans le réseau trophique (Lepoint et al., 2000; Vizzini & Mazzola, 2003). La variété des sources organiques présentes dans cet écosystème rend la détermination du régime alimentaire des espèces associées difficile (Fry, 1988). La méthode des isotopes stables permet de définir une signature isotopique à chaque source organique du système. Par exemple, le phytoplancton présente une valeur de -23 ‰, les macroalgues -19 ‰ et les feuilles de posidonie -9 ‰ (Dauby, 1989). Ces signatures permettent ainsi de distinguer chaque source organique. Du au fait que la

composition isotopique en carbone d'un animal reflète celle de sa nourriture, avec un petit enrichissement d'environ 1 ‰ (Fry & Sherr, 1984), il devient théoriquement possible d'identifier ce qu'il a assimilé.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Site de l'étude

La Baie de La Revellata est située en Méditerranée sur la côte Nord-Ouest de la Corse (42°35'N, 8°43'E) (Fig. 4). Le site est caractérisé par un herbier qui s'étend sur approximativement 50 % de la surface de la baie et colonise le substrat sableux jusqu'à 38 m de profondeur. L'eau de la baie a une salinité élevée (38 ‰) et relativement constante tout le long de l'année. La température de l'eau varie avec des minima de 12° C en février et des maxima de 26° C en août. L'amplitude des marées est faible (une dizaine de cm maximum).

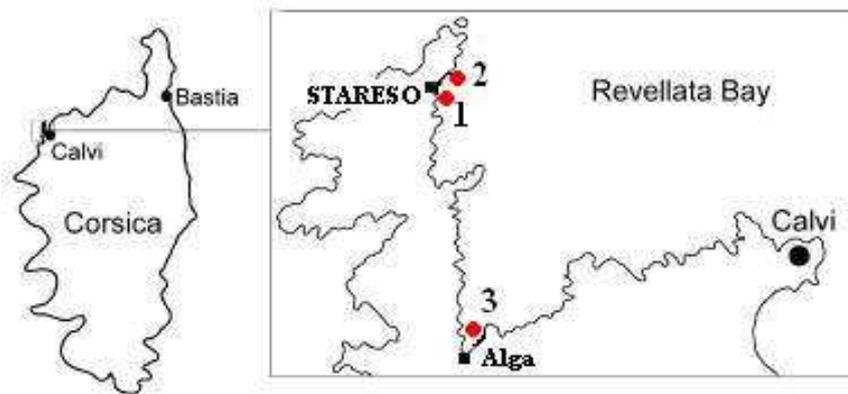


Fig. 4 : Localisation de la baie de La Revellata et les 3 stations de prélèvement (en rouge).

2. Les prélèvements

Tous les prélèvements ont été réalisés à partir de la base scientifique STARESO (Station de Recherche Sous-marines et Océanographiques) située à l'extrémité du Cap de La Revellata. Les spécimens d'idotées ont été récoltés en plongée sous-marine en mars 2004 (Cox, 2004) et en mars 2005 à 3 stations différentes de la baie de La Revellata: (1) en face de STARESO, (2) en face de « la Plage de Graviers » et (3) dans la baie de l'Alga. Les prélèvements ont été effectués dans divers milieux: la litière, l'herbier de posidonies et les algues colonisant les rochers adjacents, à une

profondeur comprise entre 4 et 8 m. Dans cette étude, nous entendrons par le terme « litière », toute matière constituée de feuilles de *Posidonia* fragmentées, toujours reconnaissable, parfois mélangées à des feuilles encore intactes et à des morceaux de macroalgues.

2.1. Caractéristiques des stations de prélèvement

(i) **En face de STARESO** l'herbier est continu sur fond sablonneux. Sa densité est de type 2 selon la classification de Giraud (1977) (Bouderesque & Meinez, 1982). La litière, très compacte, s'étend sur des taches de sable (1-10m²) à proximité de l'herbier. Son épaisseur varie entre 10 et 30 cm. Les feuilles de posidonies de la litière sont fortement fragmentées et très épiphytées.

(ii) **La Plage de Gravier** est une petite plage située à une centaine de mètres au nord du port de STARESO. Le fond est rocheux avec une pente beaucoup plus accentuée. L'herbier est distribué en larges tâches.

(iii) **La Plage de l'Alga** est caractérisée par un fond essentiellement constitué de sable fin et de pente très douce. L'herbier est continu, mais frangeant le long de la côte et entoure une large tâche de sable. Sa densité correspond à un herbier de type 2. La litière s'étend en larges taches sur le sable. Les feuilles sont légèrement fragmentées, mêlées à des pousses de posidonies arrachées.

2.2. Méthodes de prélèvement

(i) Dans la litière et les algues

De la litière et des algues ont été récoltées à la main avec l'aide de sachets en plastiques. Une fois sortie de l'eau, les sachets sont déversés dans un bac et étalés pour permettre le triage. Le tri est effectué seulement à la nuit tombée, les individus étant attirés dans le faisceau d'une lampe de plongée.

(ii) Dans l'herbier de posidonies

Les spécimens accrochés sur les feuilles de posidonies ont été capturés à l'aide d'un filet fauchoir (Russo *et al*, 1985). Le filet utilisé mesure 200 cm de long et possède des mailles de 400 µm. Il possède une ouverture rectangulaire de 40 x 20 cm. A son extrémité, le filet est troué et entouré d'une bague en plastique sur laquelle est accroché un bas en nylon. Pour les prélèvements de mars 2005, le nombre de coups de filet n'a pas été pris en compte, l'objectif étant de prendre un maximum d'individus.

3. Traitement des échantillons

3.1. Conservation

Entre les prélèvements et l'identification des espèces, les individus récoltés en mars 2005 ont été congelés (-18°C). Les individus de la litière de mars 2004 prélevés par Cox (2004) ont été récupérés séchés. Ceux trouvés dans les posidonies par Degard (2004) en mars 2004 étaient conservés dans le formol.

3.2. Identification des espèces

En laboratoire, les spécimens ont été déterminés, caractérisés et disséqués. Les Idotéidés ont été identifiés jusqu'au niveau de l'espèce avec l'aide des clés de détermination de Perrier (1964) et de Hayward & Ryland (1995). Les travaux de Dollfus (1894), Tinturier-Hamelin (1963) et Charfi-Cheikhrouha (2000) ont aussi été d'une grande utilité.

3.3. Caractérisation des individus

Chaque individu a été caractérisé par sa taille (en mm) avec une précision de 0,1 mm, son sexe (mâle, femelle ou indéterminé), sa couleur (brun ou vert) et son phénotype. Pour les individus séchés de Cox, seul le sexe a été déterminé. La taille des individus a été mesurée du bord antérieur du céphalon à l'extrémité du telson. Tous les animaux inférieurs à 7 mm pour *Idotea* et à 4 mm pour *Zenobiana* ont été classifiés en tant que juvéniles (Salemaa, 1979). Pour les adultes, le sexe est déterminé en utilisant les caractéristiques morphologiques décrites par Naylor (1955b): les mâles se

distinguent des femelles par la présence d'une paire de pénis (ou apophyses génitales) soudés à la base et situés ventralement au niveau du premier pléonite. De plus, les mâles présentent un stylet copulateur (ou *appendix masculina*) sur le bord proximal interne de l'endopodite de la deuxième paire de pléopodes. Les femelles ont été groupées en femelles ovigères et non ovigères de façon à obtenir une information sur leur activité reproductrice.

3.4. Préparation et analyse des contenus digestifs

Les idotées d'une taille supérieure à 6 mm ont été disséqués sous loupe binoculaire. Le tube digestif (estomac et intestin) a été extrait et placé sur une lame porte objet. Le contenu est étalé, de l'eau et de la glycérine y sont ajoutés et le tout est recouvert par une lame couvre objet. Chaque lame a été analysée au microscope optique. Les composants les plus abondants ont été répertoriés et estimés de manière semi-quantitative. Trois niveaux d'abondance ont été identifiés:

- (i) Rare (+) : le composant est présent seulement une à quatre fois sur la lame.
- (ii) Commun (++) le composant est identifié plusieurs fois (≥ 5), dans différentes régions de la lame.
- (iii) Abondant (+++): le composant domine largement la majorité de la lame.

De plus, la fréquence d'occurrence (%F_i) (pourcentage de tubes digestifs non vides qui contiennent une source de nourriture (i) a été utilisé pour mieux décrire le régime alimentaire.

Les autres individus qui n'ont pas été disséqués étaient soit trop petits, soit ne contenaient rien dans le tube digestif. Néanmoins, ces derniers ont été utilisés pour les mesures isotopiques. Pour ceux qui ont été disséqués, c'est ce qui reste de l'organisme (c'est-à-dire tout sauf le tube digestif) qui est récupéré pour les mesures isotopiques.

3.5. Préparation des échantillons pour les mesures isotopiques

Tous les échantillons ont été placés à l'étuve à 50° C durant 48 heures. Puis ils ont été réduits en poudre à l'aide d'une broyeuse (microbroyeuse à bille (Retch)). Les poudres ont été traitées avec une quantité suffisante d'acide chlorhydrique 1M, afin d'éliminer les carbonates. Les carbonates présentent en effet un rapport isotopique

différent du rapport isotopique du carbone organique et non lié au régime alimentaire. Elles ont été laissées pendant une nuit dans l'HCl, puis rincées avec de l'eau désionisée, passées à la centrifugeuse et placées à l'étuve à 50° C pendant 48 heures. Toutes les mesures de $\delta^{15}\text{N}$ ont été réalisées avant acidification car l'ajout d'HCl modifie significativement le rapport $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ de la matière organique (Bunn *et al*, 1995).

Les mesures isotopiques sont effectuées sur chaque spécimen séparément, y compris sur les individus disséqués pour l'observation des contenus digestifs. Lorsque la quantité de matière est insuffisante pour réaliser une mesure individuelle, les échantillons sont poolés jusqu'à obtention d'un poids de matière suffisant.

3.6. Les mesures isotopiques

Les rapports isotopiques des échantillons ont été mesurés au spectromètre de masse (Optima, Micromass, UK) couplée à un analyseur élémentaire C/N/S (Carlo Erba, Italie). Les mesures isotopiques sont exprimées sous forme de δ (en ‰):

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ou } \delta^{15}\text{N} = \left(\frac{R_{\text{échantillon}} - R_{\text{standard}}}{R_{\text{standard}}} \right) * 10^3 \quad \text{avec} \quad R = \frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \text{ ou } \frac{^{15}\text{N}}{^{14}\text{N}}$$

Les standards utilisés pour ^{13}C et ^{15}N sont respectivement le IAEA CH-6 (sucrose), calibré par rapport au standard international V-PDB (Vienna Pee Dee Belemnite), et le IAEA-N2 (ammonium sulphate), calibré par rapport au standard international l'azote atmosphérique N_2 . Sur 25 réplicats d'un standard interne (atropine I), l'écart type est de $\pm 0,3$ ‰.

3.7. Le « mixing model »

Les valeurs combinées de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ont été utilisées dans un « mixing model » qui permet d'estimer la contribution relative des différentes sources de nourriture d'*I. baltica*, *I. hectica* et *Z. prismatica* vivant dans la litière. D'après nos résultats de contenus stomacaux les feuilles mortes de posidonies, les crustacés de la litière, les algues arrachées et épiphytes sont les sources principales ingérées par les idotées. Les signatures isotopiques nous permettent de distinguer les feuilles mortes de *P. oceanica*, les crustacés de la litière et les algues sciaphiles arrachées (Cox, 2004;

Lepoint *et al.*, soumis). La signature isotopique des algues photophiles arrachées et des épiphytes ne permet pas de distinguer les deux sources l'une de l'autre. Quatre sources potentielles ont donc été considérées: les feuilles mortes de posidonies, les crustacés associés à la litière, les algues sciaphiles arrachées et un mélange composé d'algues photophiles arrachées et d'épiphytes de *P. oceanica*.

En général, la proportion des contributions de $n+1$ différentes sources peut être uniquement déterminée par l'utilisation de n différents groupes d'isotopes (Phillips, 2001). Dans notre étude, le nombre de sources potentielles (4) est plus grand que le nombre de groupes d'isotopes ($n = 2$). Ce système de trois équations à quatre inconnues ne peut donner une solution unique, mais fournit des gammes de valeurs possibles de contribution des quatre sources de nourriture. Les équations de bilan de masse peuvent être formulées comme suit :

$$\begin{aligned}\delta_M^1 &= f_A \delta_A^1 + f_B \delta_B^1 + f_C \delta_C^1 + f_D \delta_D^1 \\ \delta_M^2 &= f_A \delta_A^2 + f_B \delta_B^2 + f_C \delta_C^2 + f_D \delta_D^2 \\ 1 &= f_A + f_B + f_C + f_D\end{aligned}$$

où δ^1 et δ^2 représentent les signatures isotopiques des deux différents éléments (i.e., le carbone et l'azote dans notre étude) utilisées pour calculer les contributions relatives (f) des quatre sources de nourriture (A, B, C, D).

Nous avons utilisé la méthode de Phillips & Gregg (2003) pour résoudre ces équations. Cette méthode examine toutes les combinaisons possibles de la contribution (0 -100 %) de chaque source potentielle avec un petit incrément. Toutes les combinaisons dont la somme correspond à la signature isotopique du consommateur - avec une tolérance¹ de $\pm 0,1$ ‰ – ont été considérées comme des solutions possibles. On a choisi ce niveau de tolérance pour ne pas manquer des solutions possibles car cette valeur ne peut pas être plus petite que (0,5 x incrément x différence maximum entre les sources) (Phillips & Gregg, 2003), c'est-à-dire $\pm 0,07$ ‰ dans notre cas. Un incrément de 1 % a été utilisé car cette valeur donne un niveau de précision convenable pour

¹ Le terme tolérance utilisé dans le texte ci-dessus correspond à la tolérance du bilan de masse (« mass balance tolerance »). Elle permet d'incorporer dans les calculs les sources d'incertitude tel les erreurs de mesures et la variabilité des échantillons.

l'examen des distributions entre les différentes sources. Les résultats ont été rapportés sous forme de distribution des solutions possibles pour chaque source potentielle (Phillips, 2003). Plutôt que de donner toute la gamme de valeurs possibles, ce sont les percentiles $P1$ et $P99$ qui ont été pris en compte car moins sensibles aux petits nombres d'observations aux extrémités des distributions. Les moyennes des différentes solutions sont également données à titre indicatif. Le programme informatique (IsoSource) a été utilisé pour accomplir les calculs. Ce programme est disponible sur <http://www.epa.gov/wed/pages/models.htm>. Pour prendre en compte le fait que les consommateurs présentent un $\delta^{15}\text{N}$ enrichi par rapport à leur source de nourriture, il a été soustrait 0,5 ‰ de la signature isotopique de chacune des espèces analysées. Cette valeur a été choisit plutôt que la valeur moyenne 3 ‰ estimée par niveau trophique dans la plupart des études (e.g. Vander Zanden & Rasmussen, 2001) car il a été montré que l'enrichissement en $\delta^{15}\text{N}$ est beaucoup plus faible chez les détritivores (i.e., de l'ordre de 0,5 ‰) (Vanderklift & Ponsard, 2003).

4. Analyses statistiques

Les tests statistiques utilisés sont: le test non-paramétrique de Mann-Whitney pour la comparaison de deux échantillons et le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis pour la comparaison de k échantillons ($k > 2$). Pour tous les tests statistiques, le niveau d'incertitude est fixé à $\alpha = 0,05$. Pour mesurer l'association (non linéaire) entre deux variables, nous avons utilisé le coefficient de corrélation de Spearman.

III. RESULTATS

1. Caractéristiques de la litière

La litière prélevée dans les différentes stations est composée de feuilles de posidonies présentant différents états de dégradation: (i) feuilles vertes sénescentes, (ii) feuilles vertes arrachées, (iii) feuilles brunes dégradées et (iv) feuilles brunes fortement dégradées. En général, la litière récoltée en face de STARESO est plus altérée que celle de l'Alga. La grande majorité des feuilles de posidonies de la litière ne sont pas épiphytées. Pour celles qui le sont, les épiphytes de la flore sont essentiellement des mélobésiées, algues calcaires encroûtantes. La faune épiphyte est composée principalement de bryozoaires (*Electra posidoniae*), de vers polychètes (Spirorbiidae) et de foraminifères. Plus rarement, on retrouve des hydrozoaires et des tuniciers. D'autre part, la macrofaune est dominée par les crustacés amphipodes.

2. Composition spécifique

Au total, 239 individus répartis en cinq espèces d'Idotéidés ont été prélevés: 208 individus d'*Idotea baltica basteri*, 18 d'*Idotea hectica*, 10 de *Zenobiana prismatica*, 1 de *Synisoma capito* et 1 de *Synisoma appendiculatum* (voir Fig. 5).

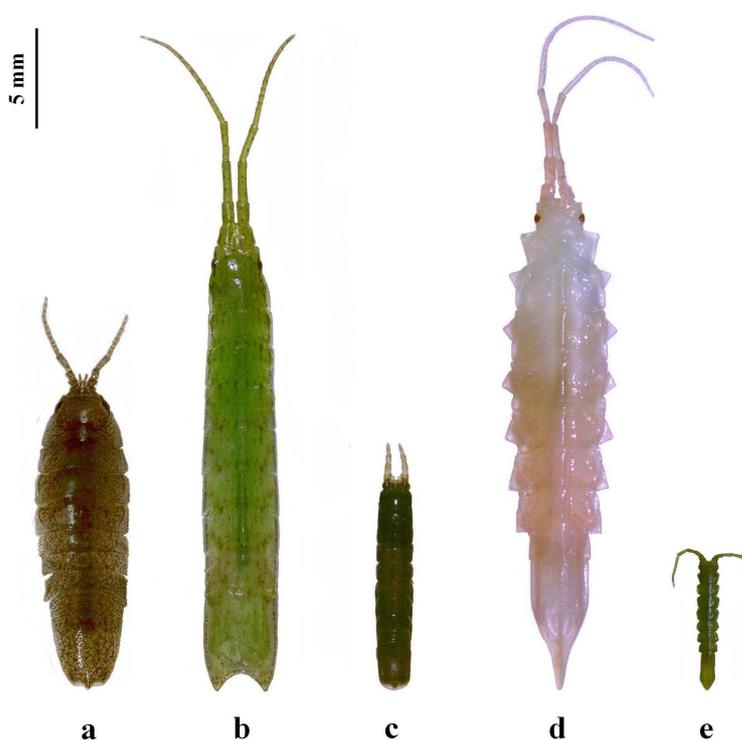


Fig. 5 - Photos des cinq espèces d'Idotéidés prélevées dans la baie Calvi.

- (a) *Idotea baltica basteri*;
- (b) *Idotea hectica*;
- (c) *Zenobiana prismatica*;
- (d) *Synisoma appendiculatum*;
- (e) *Synisoma capito*

Les espèces (a), (b), (c) et (d) sont des individus adultes. (e) est un individu juvénile. La couleur de (d) n'est pas respecté (Photos et réalisation: Sturaro)

La grande majorité des spécimens (au nombre de 234) ont été retrouvés dans la litière de la baie de l'Alga. *I. baltica* est l'espèce d'Idotéidé la plus abondante. Aucun spécimen de cette espèce n'a été retrouvé dans la litière de STARESO et dans l'herbier de posidonies. *I. hectica* a été trouvé dans l'herbier et dans la litière. Tous les individus d'*I. hectica* récoltés dans la litière de l'Alga (sauf un) ont été capturés lors du même prélèvement, accompagné d'un seul individu d'*I. baltica*. Le tableau 1 montre la répartition du nombre d'individus de chaque espèce récoltée dans les différents milieux aux trois stations de prélèvements.

Tableau 1 - Prélèvements du nombre d'individus de chaque espèce dans les différents milieux aux trois stations de l'étude. I.h: *I. hectica*, S.a: *S. appendiculatum*, I.b: *Idotea baltica*, Z.p: *Z. prismatica*, S.c: *S. capito*, -: Aucuns prélèvements réalisés, o: Aucuns individus récoltés.

Date (Référence)	Station	Milieu		
		Posidonies	Litière	Algues-rochers
Mars 2004 (Degard, 2004; Cox, 2004)	STARESO	1 <i>I.h</i> + 1 <i>S.a</i>	o	-
	Alga	o	115 <i>I.b</i> + 1 <i>I.h</i>	-
	Plage de graviers	1 <i>I.h</i>	-	-
Mars 2005 (ce travail)	STARESO	o	1 <i>I.h</i>	o
	Alga	o	93 <i>I.b</i> + 15 <i>I.h</i> + 10 <i>Z.p</i>	1 <i>S.c</i>

3. Caractéristiques des individus

3.1 *Idotea baltica*

L'ensemble des individus récoltés couvre un spectre de taille allant de 2,6 à 25,9 mm, représentant à la fois des individus juvéniles et adultes. Les jeunes ont une taille comprise entre 2,6 et 6,6 mm. La taille moyenne (\pm S.D.) des adultes mâles et femelles est respectivement de $15,3 \pm 5,4$ mm et $10,5 \pm 2,8$ mm. La taille des femelles est significativement plus petite que celle des mâles (test de Mann-Whitney, $p < 0,05$) (Fig. 6).

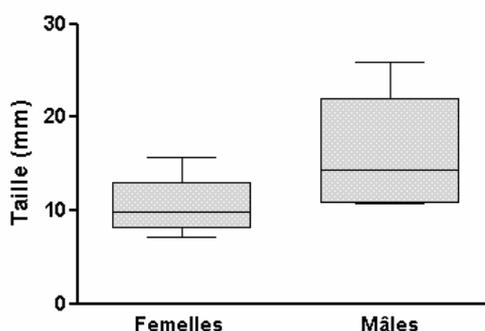


Fig. 6 Boxplot de la taille des individus adultes mâles (n = 6) et femelles (n = 41) chez *I. baltica* (2005).

Le sex-ratio (exprimé comme le nombre d'individus femelles/nombre d'individus mâles) est de de 6,8. L'activité sexuelle (nombre de femelles ovigères/nombre total de femelles x 100 %) est au alentour de 23 %.

Les individus d'*I. baltica* présentent 6 phénotypes différents (Fig.7): *uniformis*, *bilineata*, *maculata*, *pseudolineata*, *bilineata-lineata* et *albafusca-bilineata*. Parmi ceux-ci, les phénotypes *uniformis* et *bilineata* représentent ensemble plus de 90 % de l'échantillonnage.

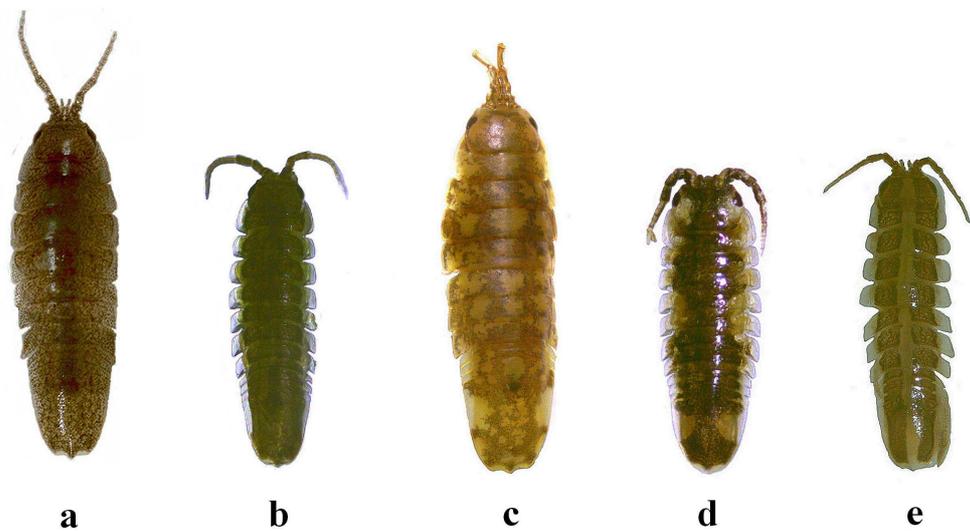


Fig. 7: Quelques phénotypes d'*I. baltica* trouvés dans la litière de l'Alga en mars 2005. (a) *uniformis*, (b) *bilineata*, (c) *maculata*, (d) *albafusca-bilineata*, (e) *bilineata-lineata* (Toutes les photos ne sont pas à la même échelle) - (Photos et réalisation: Sturaro).

3.2 Les autres espèces

Aucuns juvéniles d'*I. hectica* et de *Z. prismatica* n'ont été trouvés. La taille moyenne (\pm S.D.) des adultes mâles et femelles est respectivement de $17,0 \pm 6,4$ mm et $16,8 \pm 4,8$ mm chez *I. hectica*, $7,7 \pm 1,4$ et $9,5 \pm 0,7$ mm chez *Z. prismatica*. La taille maximale est de 30,6 mm pour *I. hectica* et de 10,4 mm pour *Z. prismatica*. Les seuls individus de *S. capito* (juvénile) et de *S. appendiculatum* (adulte) ont une taille de 6,5 et 25,6 mm respectivement.

Le nombre d'individus d'*I. hectica* est insuffisant pour calculer un sex-ratio représentatif. Cependant, on note que les 18 individus se répartissent en 12 mâles et 6 femelles (non ovigères).

La couleur des individus d'*I. hectica* est brune ou verte selon la couleur de la posidonie sur laquelle ils s'abritent. Tous les individus d'*I. hectica* observés présentent le même phénotype caractérisé par une répartition homogène des mélanophores. Ceux-ci paraissent plus concentrés tout le long des bords latéraux et au niveau de certains endroits de la face tergale de l'animal. Ce phénotype rappelle l'une des variantes du phénotype *uniformis* d'*I. baltica*.

Z. prismatica est de couleur brun foncée. Les deux espèces du genre *Synisoma* sont de couleurs vertes.

4. Les contenus digestifs

Sur un total de 98 tubes digestifs analysés, 20,4 % étaient vides. Les composants principaux trouvés dans les tubes digestifs remplies sont: des feuilles mortes et vivantes de posidonies, des morceaux de crustacés, des macroalgues (épiphytes et épilithes arrachées), de la matière organique non identifiée, des foraminifères et des diatomées. Plus rarement, on peut trouver des bryozoaires et des spicules d'éponges. Le tableau 2 présente une estimation semi-quantitative des composants principaux observés chez les différentes espèces d'idotées. Le tableau 3 donne la fréquence d'occurrence (%F) des différentes sources de nourriture chez *I. baltica* et *I. hectica*. Les images 1 à 6 présentent quelques composants trouvés dans les contenus stomacaux. Les résultats détaillés des contenus des tubes digestifs sont reproduits dans l'annexe 1.

4.1 Les individus de la litière

L'alimentation des idotées de la litière se compose principalement de feuilles mortes de posidonies, de morceaux de crustacés et de macroalgues (essentiellement Ceramiacea et Melobesia), mais la contribution relative varie selon l'espèce et la taille des individus.

Les juvéniles d'*I. baltica* (< 7 mm) n'ingèrent que des fragments de feuilles mortes de posidonies. Les individus adultes présentent des sources de nourriture plus diversifiées avec des morceaux de crustacés, des macroalgues et des foraminifères. Chez *I. baltica* la composition de l'alimentation varie aussi selon le sexe. En effet,

Tableau 2: Estimation semi-quantitative des différentes sources potentielles présentes dans le tube digestif de cinq espèces d'Idotéidés. (+): rare, (++): commun, (+++): abondant, (n): nombre d'individus dont le contenu digestif a été analysé

Milieu	Espèces	n	Feuilles de posidonies mortes	Feuilles de posidonies vivantes	Morceaux de crustacés	Algues	Matière organique non identifiée	Foraminifères	Bryozoaires	Spicules d'éponges	Diatomées
Litière	<i>I. baltica</i>	2004	20	+++	+	+	++	++	+		
		2005	41	+++	+	++	++	++	+	+	+
	<i>Z. prismatica</i>		3	++		+	+	+++	+		+
	<i>I. hectica</i>	2005	12	++	++	+	+++	++	+		+
Posidonies	<i>I. hectica</i>	2004	2		+	+	+++	++			
	<i>S. appendiculatum</i>		1			+	+++	++	+		++
Algues-rochers	<i>S. capito</i>		1				+	++			+++

Tableau 3: Fréquence d'occurrence (%F) des différentes sources potentielles de nourriture dans les tubes digestifs d'*I. baltica* et d'*I. hectica*. (-) pas d'occurrence

Milieu	Espèces	n	Feuilles de posidonies mortes	Feuilles de posidonies vivantes	Morceaux de crustacés	Algues	Matière organique non identifiée	Foraminifères	Bryozoaires	Spicules d'éponges	Diatomées	
Litière	<i>I. baltica</i>	2004	20	100 %	60 %	10 %	35 %	100 %	20 %	-	-	-
		2005	41	88 %	10 %	46 %	29 %	100 %	7 %	2%	2%	7%
	<i>I. hectica</i>		12	92 %	25 %	33 %	92 %	100 %	33 %	-	-	17 %

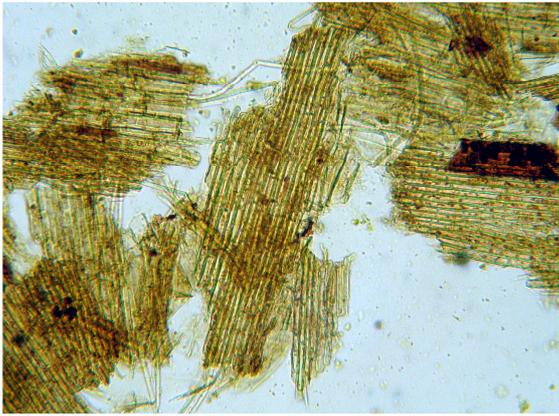


Image 1 – Fragments de feuilles mortes de posidonies dans le contenu digestif d'*Idotea baltica* (2005) récolté dans la litière (Grossissement 200 x).



Image 2 – Fragments de feuilles de posidonie mortes (à gauche) et vivantes (à droite) dans le contenu digestif d'*Idotea hectica* prélevé dans la litière (Grossissement 200 x).



Image 3 – Fragments de Ceramiacea dans le contenu digestif d'*Idotea baltica* (2005) récolté dans la litière (Grossissement 200 x).

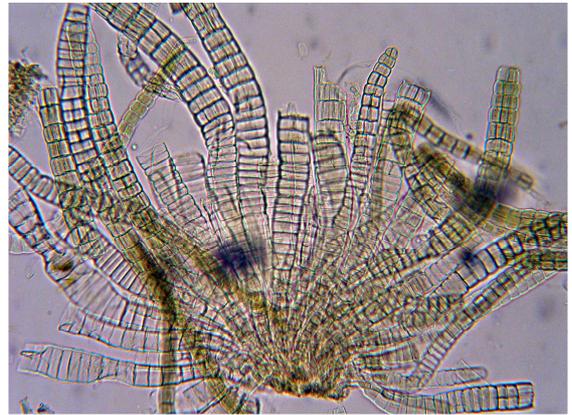


Image 4 – Morceau de la base des filaments de *Giraudya sphacelarioides* dans le contenu digestif d'*Idotea hectica* récolté dans l'herbier de posidonies (Grossissement 400 x).



Image 5 – Foraminifère dans le contenu digestif d'*Idotea baltica* (2004) récolté dans la litière (Grossissement 400 x).

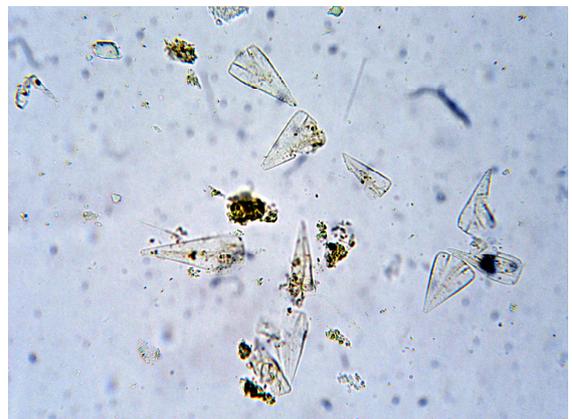


Image 6 – Diatomées dans le contenu digestif de *Synisoma capito* récolté dans les algues (Grossissement 400 x).

seuls les individus femelles ingèrent des macroalgues. Enfin, il existe variabilité du régime alimentaire d'une année à l'autre. Les morceaux de crustacés apparaissent chez 46 % des individus d'*I. baltica* récoltés en 2005, contre seulement 10 % de ceux de 2004.

I. hectica se nourrit préférentiellement de macroalgues. Seul les tubes digestifs d'individus de grandes tailles (> 15mm) montrent des morceaux de crustacés et des foraminifères. Bien que les morceaux de crustacés apparaissent chez 33 % des individus, il faut bien noter qu'il s'agit seulement de morceaux très rares. Les contenus analysés de *Z. prismatica* montrent en majorité de la matière organique non identifiable.

4.2 Les individus de l'herbier de posidonies et des algues-rochers

Tous les individus trouvés dans l'herbier de posidonies montrent une préférence alimentaire pour les algues. L'espèce *I. hectica* se nourrit essentiellement d'algues épiphytes (principalement *Giraudya sphacelarioides*). Seuls quelques rares fragments de feuilles vivantes de posidonies ont été trouvés. Le contenu stomacal de *S. appendiculatum* montre une grande quantité d'algues et la présence importante de diatomées. Enfin, *S. capito* (récolté dans les algues) présente presque exclusivement des diatomées. Les diatomées n'étant que très peu altérés.

5. Les rapports isotopiques

L'ensemble des valeurs des rapports isotopiques est dressé à la figure 8 page 28.

5.1 Rapports isotopiques des sources de matière organique

La moyenne (\pm S.D.) des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles mortes de posidonies est de $-13,3 \pm 0,8$ ‰. Ces valeurs sont significativement différentes de celles des épiphytes (test de Mann-Whitney, $p < 0,0001$) qui présentent un $\delta^{13}\text{C}$ moyen de $-20,3 \pm 0,6$ ‰. La moyenne des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ est de $1,3 \pm 0,6$ ‰ pour les feuilles mortes de posidonies et de $1,9 \pm 0,5$ ‰ pour les épiphytes.

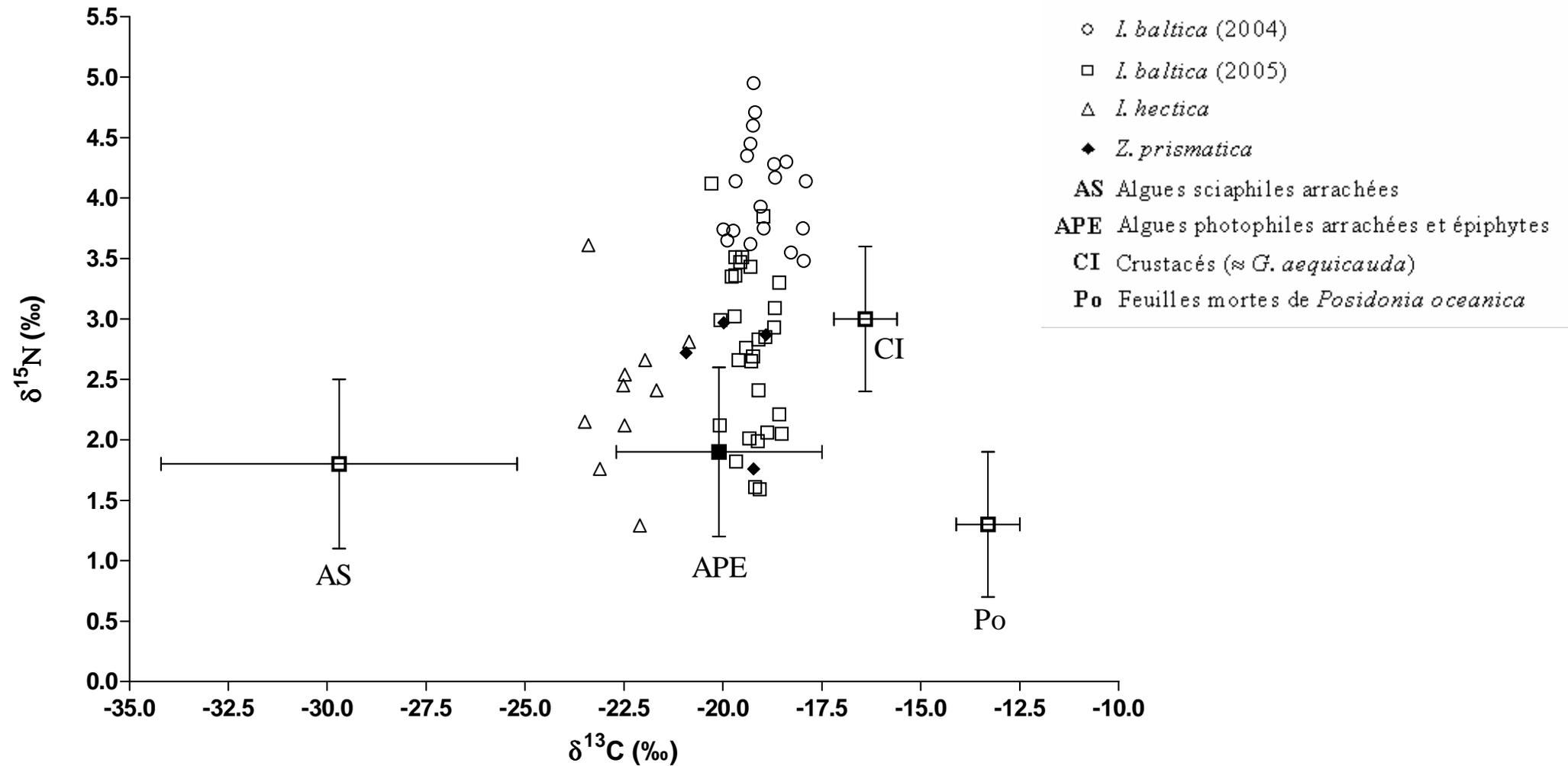


Fig 8: $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de trois espèces d'Idotéidés échantillonnées dans la baie de Calvi comparées à celles des producteurs primaires (moyenne et écart-type). Les valeurs moyennes des algues sciaphiles et photophiles arrachées, et de *G. aequicauda* ont été obtenues par Cox (2004). La valeur des crustacés est celle de l'amphipode *G. aequicauda*, car cette espèce représente plus de 70 % de la faune de la litière de l'Alga en mars (Cox, 2004).

5.2 Rapports isotopiques des animaux

Les individus d'*I. baltica* (2004) (n = 19) possèdent un $\delta^{13}\text{C}$ moyen de $-19,0 \pm 0,7$ ‰, fort proche de la valeur moyenne des spécimens d'*I. baltica* récoltés en 2005 (n = 29), qui est de $-19,3 \pm 0,5$ ‰. Le $\delta^{13}\text{C}$ moyen de *Z. prismatica* (n = 4) est de $-19,8 \pm 0,9$ ‰. Les individus d'*I. hectica* (n = 10), avec une valeur moyenne de $-22,4 \pm 0,8$ ‰, présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ qui diffèrent significativement de celles d'*I. baltica* (2004 et 2005) et de *Z. prismatica* (test de Kruskal-Wallis, $p < 0,0001$).

La moyenne des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ d'*I. baltica* (2004) et (2005), est de respectivement $4,1 \pm 0,4$ et $2,8 \pm 0,7$ ‰. Ces valeurs diffèrent significativement (test de Mann-Whitney, $p < 0,0001$). Pour *I. hectica* et *Z. prismatica*, on a respectivement des valeurs moyennes de $2,4 \pm 0,6$ et $2,6 \pm 0,6$ ‰.

D'autre part, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ observées pour l'ensemble des femelles d'*I. baltica* (2004 et 2005) diffèrent des valeurs de l'ensemble des mâles (2004 et 2005) (test de Mann-Whitney, $p < 0,05$) (Fig. 9). La gamme des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des individus d'*I. baltica* (2005) ≤ 8 mm est comprise entre $-18,5$ et $-19,6$ ‰, alors que celle des individus > 8 mm s'étend de $-18,6$ ‰ à $-20,3$ ‰ (Fig. 10).

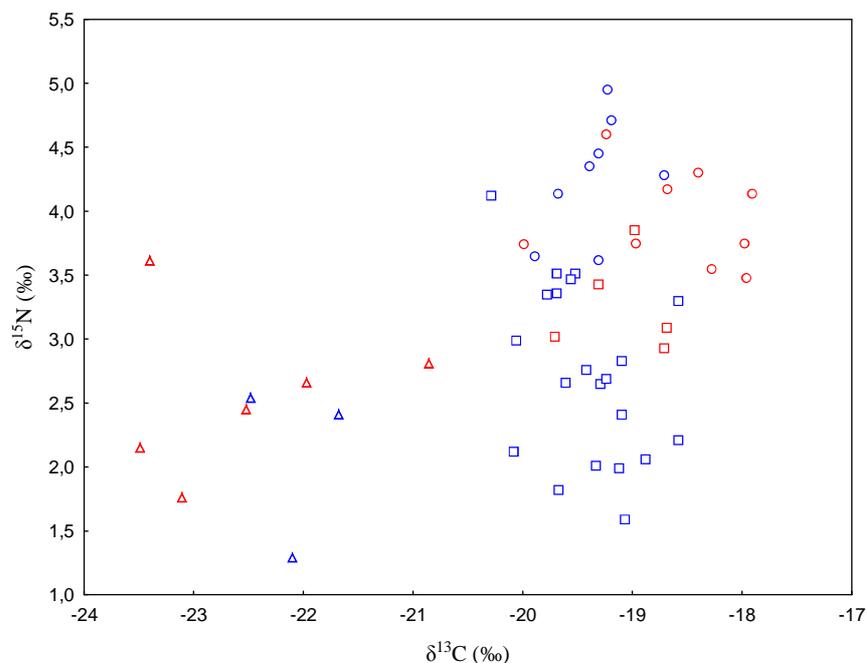


Fig. 9 : $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des individus adultes mâles (en rouge) et femelles (en bleu) des espèces *I. baltica* (cercle et carré pour individus 2004 et 2005, respectivement) et *I. hectica* (triangle)

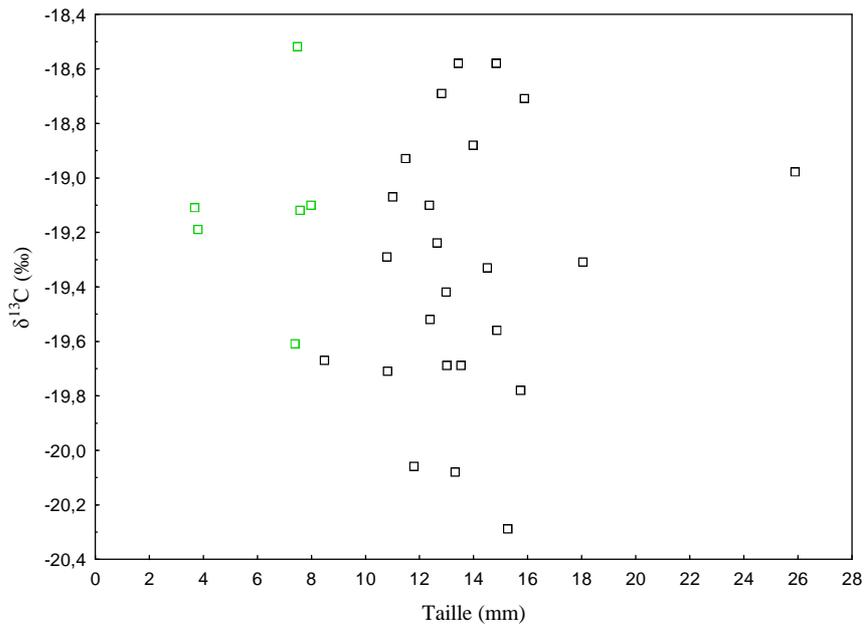


Fig. 10 : $\delta^{13}\text{C}$ et taille des individus d'*I. baltica* (2005) ≤ 8 mm (carré vert) et > 8 mm (carré noir).

Un autre aspect qui mérite attention est qu'il existe une corrélation (positive non linéaire) significative entre la taille et les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ chez *I. baltica* (2005) ($r^2 = 0,66$; $p < 0,0005$) (Fig.11). En d'autres termes, 66 % de la variabilité des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ peut être expliquée par la taille. Il faut noter qu'une partie des femelles ovigères présentent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ qui s'écartent des valeurs observées chez les individus mâles et femelles non ovigères. Aucune corrélation n'a été observée entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et la taille chez les mêmes individus. Chez *I. hectica*, il n'existe pas de relation entre la taille des individus ou le sexe et les valeurs des rapports isotopiques.

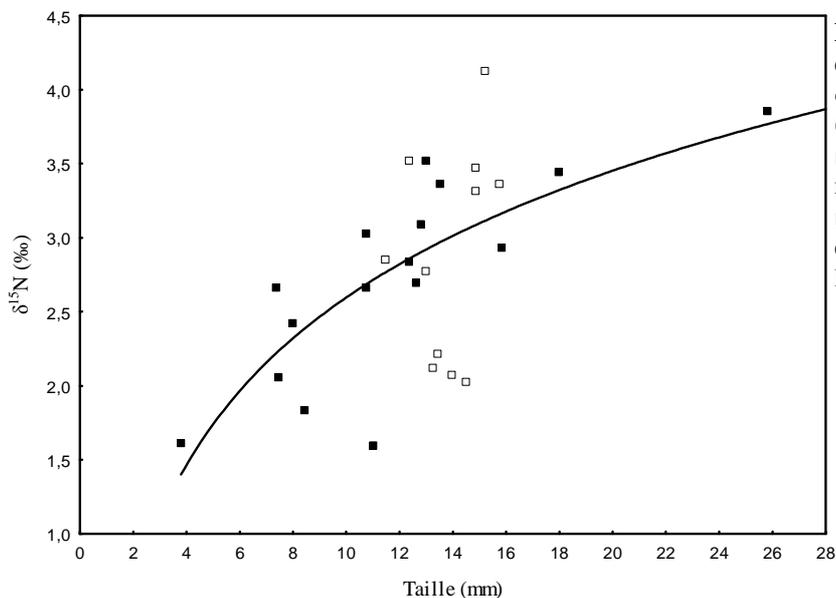


Fig. 11 : Relation non linéaire entre la taille et les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des individus d'*I. baltica* (2005) ($r^2 = 0,66$; $p < 0,0005$). ■: individus juvéniles, adultes mâles et femelles non ovigères. □: femelles ovigères (non pris en compte pour l'ajustement logarithmique).

6. Relation contenus digestifs et isotopes stables

La signature isotopique d'un animal (résultant de l'assimilation d'une source de nourriture) ne reflète pas nécessairement la présence d'une source ingérée, observée lors de l'examen des contenus digestifs. La figure 12 montre que l'absence (-) ou la présence (+) de feuilles de posidonies trouvées dans le contenu digestif n'influence en rien la signature isotopique de l'animal.

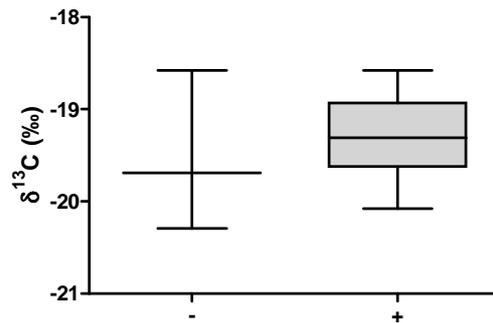


Fig. 12 : Boxplot du $\delta^{13}\text{C}$ des individus contenant dans les tubes digestifs la présence (+) ou l'absence (-) de feuilles de posidonies de la litière

7. Analyse élémentaire

La composition moyenne (\pm S.D.) en carbone d'*I. baltica* (2005) et d'*I. hectica* ($47,8 \pm 2,8$ et $47,8 \pm 1,4$ %, respectivement) est très proche de celle de *Z. prismatica* ($48,9 \pm 1,1$ %) mais diffère d'*I. baltica* (2004) ($50,1 \pm 2,3$ %)(test de Kruskal-Wallis, $p = 0,003$).

Z. prismatica ($7,8 \pm 0,9$ %) a une composition moyenne en azote très proche de celle d'*I. baltica* (2005). Un test de Kruskal-Wallis montre une différence significative ($p < 0,0001$) entre la composition en azote d'*I. baltica* (2004) ($6,5 \pm 0,8$ %), *I. baltica* (2005) ($7,9 \pm 1,0$ %), et *I. hectica* ($9,1 \pm 0,6$ %). Ces trois dernières espèces montrent aussi un rapport C/N qui diffère significativement ($7,9 \pm 1,2$; $6,2 \pm 0,9$ et $5,3 \pm 0,4$).

8. Contribution relative

Les gammes de valeurs possibles de contribution des quatre sources de nourriture pour *I. baltica*, *I. hectica* et *Z. prismatica* sont représentées à la figure 13. Les feuilles mortes de *P. oceanica* apparaissent comme un composant mineur chez les trois espèces. Elles représentent une contribution moyenne de 11 % pour *I. baltica* et de 15 % pour *I. hectica* et *Z. prismatica*. Les algues photophiles arrachées et épiphytes montrent une distribution très étendue (entre 0 – 67 % pour *I. baltica*, 0 – 72 % pour *I. hectica* et 0 – 86 % pour *Z. prismatica*). Les algues sciaphiles arrachées sont une source de nourriture importante pour *I. hectica* (25 - 52 %), alors qu'elles ne représentent qu'un composant mineur chez *I. baltica* et *Z. prismatica* (3 - 27 et 2 - 33 %, respectivement). Enfin, les crustacés constituent une partie importante du régime alimentaire d'*I. baltica* et de *Z. prismatica* (percentiles *P1-P99*: 29 - 56 % et 11 – 42 %, respectivement), alors qu'ils sont qu'un composant mineur pour *I. hectica*.

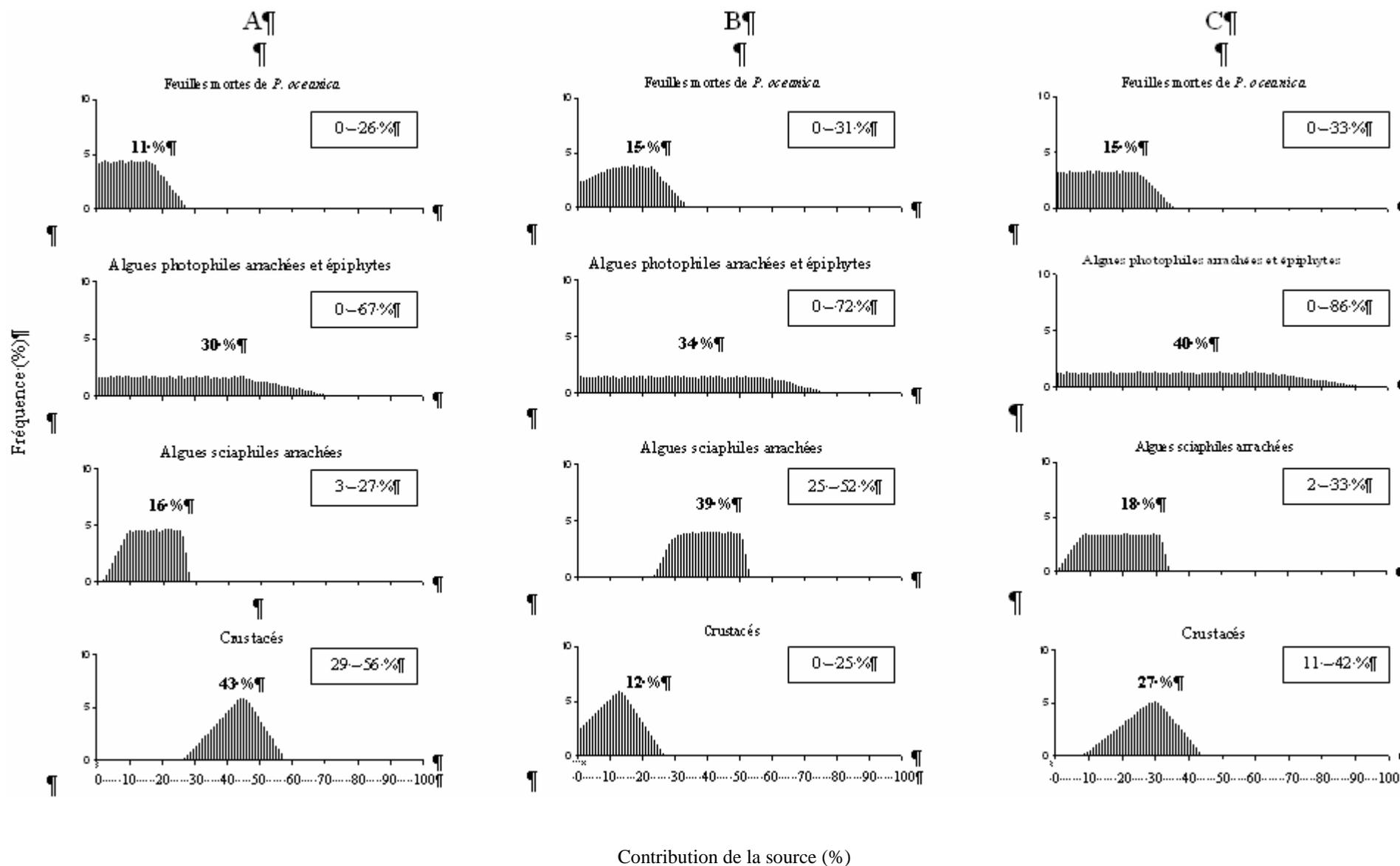


Fig. 13 : Distribution des contributions possibles des quatre sources potentielles de nourriture pour (A) *I. baltica* (2005), (B) *I. hectica* et (C) *Z. prismatica*. Les valeurs encadrées correspondent aux percentiles $P1$ et $P99$ de chacune des distributions. Les valeurs en gras situées juste au dessus des distributions sont les contributions moyennes de chaque source potentielle.

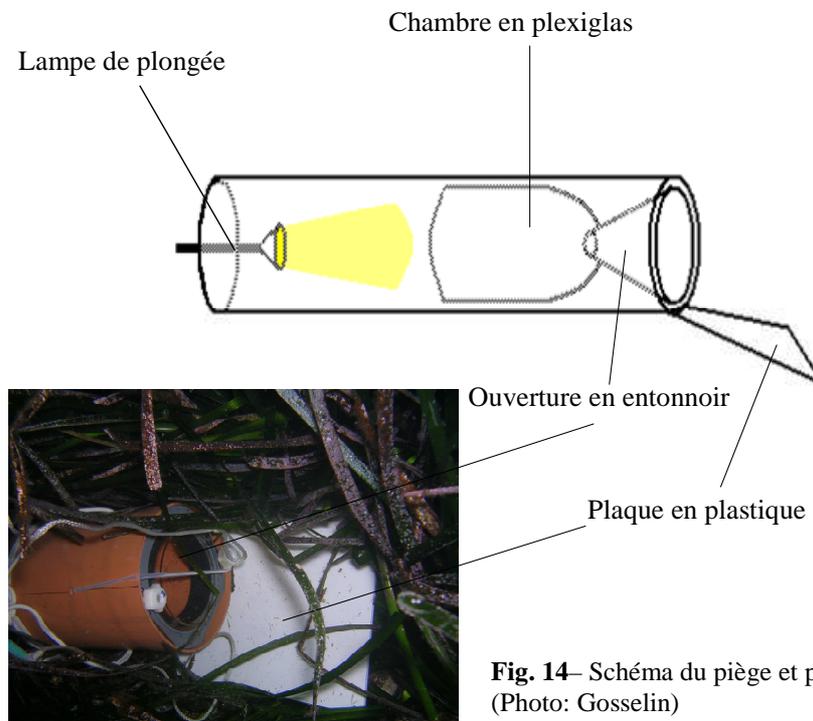
IV. DISCUSSION

1. Méthodes de prélèvements

Deux méthodes ont été utilisées pour échantillonner les espèces d'Idotéidés. Le filet fauchoir dans l'herbier de posidonies et la récolte d'algues et de litière à la main. La première méthode est efficace pour l'échantillonnage de l'ensemble de la faune vagile, mais ne semble pas adaptée dans notre étude car elle est non sélective. En effet, tous les prélèvements de mars 2005 réalisés à l'aide du filet fauchoir n'ont permis de récolter aucun spécimen. D'autres auteurs profitent de la remontée des filets des pêcheurs pour capturer les Idotéidés encore fixés aux algues ou aux feuilles de posidonies arrachées par les tempêtes (e.g. Charfi-Cheikhrouha, 2000). Ceci indique que les idotées restent étroitement associés à leur substrat même suite à des perturbations importantes. Les Idotéidés semblent bien adaptés aux feuilles rubanées de *P. oceanica*. En plus de leur corps allongé et aplati, ils possèdent des griffes très développées. D'évidence, ces griffes pourraient servir à s'accrocher de manière très efficace aux feuilles de posidonies. Ainsi, il semble difficile le filet fauchoir semble peu adapté au prélèvement de ces espèces. D'autre part, les isopodes sont parmi les groupes qui effectuent une importante migration nocturne vers la strate foliaire de *P. oceanica* (Sánchez-Jerez *et al.*, 1999). L'espèce *I. hectica* par exemple est plus active la nuit (Ledoyer, 1969c). Ce fait pourrait expliquer l'effectif ($n = 0$) des prélèvements dans l'herbier de posidonies, tous réalisés le jour en mars 2005.

Vu le faible nombre d'individus prélevés dans l'herbier de posidonies, un piège a été fabriqué par R. Biondo (Laboratoire d'océanologie, Université de Liège) (Fig. 14). Ce piège consiste en un cylindre de 40 cm de longueur et 15 cm de diamètre. Une des extrémités du tube est équipée d'une lampe de plongée, l'autre extrémité possède une ouverture en entonnoir qui donne accès à une chambre en plexiglas. Sur le bord inférieur du tube de cette extrémité une plaque en plastique blanche facilite l'accès à l'ouverture. Le piège est placé le soir dans l'herbier de posidonies et est retiré le lendemain matin. Deux essais ont été réalisés en juin 2005 dans l'herbier de posidonies en face de STARESO. Ce piège a permis de récolter

deux spécimens (qui n'ont pas été pris en compte dans notre étude). Ce type de piège nécessite des améliorations mais pourrait constituer une alternative au filet fauchoir.



2. Composition spécifique

Les trois milieux de prélèvement montrent des différences spécifiques et des différences d'abondance. Les espèces *S. capito* et *S. appendiculatum* n'ont été trouvées qu'en un exemplaire dans les algues et dans l'herbier de posidonies respectivement. D'après certains auteurs ces espèces sont pourtant courantes en Mer Méditerranée. Amar (1953) postule les avoir récoltées à plusieurs reprises, la première surtout dans les algues littorales, la seconde dans l'herbier de posidonies. Gambi *et al.* (1992) décrit *S. appendiculatum* comme une des espèces les plus abondantes parmi les isopodes de l'herbier de posidonies, mais apparaît le plus souvent en mai et juin, période durant laquelle les plantes et les algues épiphytes présentent une croissance maximum. Cette dernière observation explique certainement l'effectif ($n = 1$) pour cette espèce lors des prélèvements au mois de mars. Avec *S. appendiculatum*, *I. hectica* est considéré comme une des espèces les

plus caractéristiques de la strate foliaire de l'herbier de posidonies (Lorenti & Fresi, 1983a). Pourtant, comme signalé au début de cette discussion *I. hectica* a été peu trouvé dans l'herbier. La méthode de prélèvement et l'échantillonnage ponctuel sont probablement responsables de ces observations.

Dans notre étude, aucun spécimen d'*I. baltica* n'a été trouvée dans l'herbier de posidonies. Un inventaire de la faune marine des fonds de la région de Calvi (Corse) réalisé par Bussers *et al.* (1976) ne mentionne pas *I. baltica*. Les travaux de Ledoyer (1966), Lorenti & Fresi (1983a), Mazzella *et al.* (1989b), Gambi *et al.* (1992) sur la faune vagile de l'herbier de *P. oceanica* ne recensent pas la présence d'*I. baltica* dans l'herbier de posidonies. Cela suppose peut être que *I. baltica* est associé plus spécifiquement avec les accumulations de détritits de *P. oceanica*.

La grande majorité des spécimens ont d'ailleurs été retrouvés dans la litière de l'Alga. *I. baltica* étant l'espèce la plus abondante. Wittman *et al.* (1981) mentionne que cette espèce apparaît dans une variété d'environnements, mais particulièrement dans les accumulations de détritits de *P. oceanica*. D'autre part, aucun individu d'*I. baltica* n'a été retrouvé dans la litière de STARESO. Dans une étude de la macrofaune de la litière de *P. oceanica*, Gallmetzer *et al.* (2005) n'en retrouve qu'un très faible nombre. La répartition d'*I. baltica* semble donc très hétérogène. Dans notre étude, la récolte des spécimens d'*I. baltica* et d'*I. hectica* nous permet de supposer qu'il existe des « spots » de densité que l'on pourrait décrire comme une distribution en taches. Ces résultats concordent bien avec les observations de Salemaa (1987) qui observe une distribution en taches considérable chez les Idotéidés de Mer Baltique. Les causes de cette distribution pourraient être bien liées aux caractéristiques du milieu: épaisseur et état de dégradation de la litière, qualité de la nourriture et conditions anoxiques. Cette dernière hypothèse est intéressante car *I. baltica* montre les caractéristiques d'une espèce oxyconforme² (Vetter *et al.*, 1999). D'autres mécanismes pourraient être à l'origine des fluctuations de populations d'*Idotea* comme la prédation par les poissons (Salemaa, 1979).

² Animaux dont la consommation d'oxygène chute quand l'oxygène ambiant diminue (Eckert, 1999)

Au même site d'étude, Gallmetzer *et al.* (2005) mentionne aussi la présence d'*Idotea linearis* en nombre non négligeable. Cette espèce est bien présente en Mer Méditerranée (Hayward & Ryland, 1995), mais les études menées dans cette région par Bussers *et al.* (1976) et Cox (2004) ne recensent pas la présence de cette espèce. Cette dernière possède une morphologie fort proche de celle d'*I. hectica* et pourrait facilement être confondue.

3. Caractéristiques des individus

3.1 *Idotea baltica*

Nos résultats montrent que la taille des femelles est significativement plus petite que celle des mâles. Les mâles assimilent considérablement plus de nourriture ingérée que les femelles (Strong & Daborn, 1979) et par conséquent le taux de croissance est plus grand chez les mâles (Guarino *et al.*, 1993). Nous explorerons dans un paragraphe ultérieur les possibilités de différence trophique entre mâles et femelles.

Notre étude présente un sex-ratio largement en faveur des femelles. Des expériences montrent que le sex-ratio est d'environ 1 en laboratoire, tandis que dans la population naturelle elle est toujours en faveur des femelles. Cette différence est souvent attribuée à la plus grande susceptibilité des mâles à être objet à la prédation à cause de leur plus grande « vagilité » (Guarino *et al.*, 1993) et aussi car les mâles adultes meurent directement après la copulation (Salemaa, 1979). En Mer Méditerranée, la reproduction a lieu toute l'année, mais la fréquence des femelles ovigères est variable selon la saison (Fava *et al.*, 1992). Dans notre étude, l'activité sexuelle est au alentour de 23 %. Dans le Golfe de Naples (Mer Tyrrhénienne) Guarino *et al.*, (1993) montre une valeur au alentour de 90 % durant toute l'année. Cependant, d'autres résultats (pour les localités lagunaires du Sud de la France) se rapprochent de nos valeurs avec des variations entre 10 et 48 % pour *I. baltica*. L'activité sexuelle n'est pas réglée par la température mais par les modifications saisonnières de la longueur de la journée. De plus, elle est considérablement influencée par la salinité, cette influence pouvant varier entre espèces d'*Idotea* (Kouwenberg & Pinkster, 1985).

Dans cette étude, les phénotypes dominants d'*I. baltica* sont *uniformis* et *bilineata* observés chez plus de 90 % des individus. Ces observations concordent avec les résultats trouvés par Fava *et al.* (1992) en Mer Adriatique. La diversité phénotypique en Mer Adriatique est, dans la plupart des cas, plus grande qu'en Mer Baltique. Pour *I. baltica*, la composition phénotypique dépend de l'habitat et de la diversité biotique de la communauté qui sont fortement affectés par des facteurs abiotiques (e.g. salinité, température). Il se pourrait que la sélection des phénotypes dépende aussi de leur fréquence dans la population. Une sélection apostatique³ (Clarke, 1969) pourrait donc être impliquée dans la balance du polymorphisme chromatique chez *I. baltica* (Salemaa, 1978a).

3.2 *Idotea hectica*

Chez *I. hectica*, le sex-ratio semble totalement différent que pour *I. baltica*. Cependant, vu le faible nombre d'individus récolté pour cette espèce, il est impossible d'en tirer une conclusion. Aucune femelle ovigère d'*I. hectica* n'a pas été observée et aucun juvénile de cette espèce n'a pu être récolté. Cela suppose un cycle reproducteur totalement différent de celui d'*I. baltica*. Rappelons que cette espèce a été trouvée dans les deux milieux. Il est possible que la reproduction se déroule différemment dans les deux milieux, voire qu'un des deux milieux soit un site privilégié pour la reproduction (en particulier l'herbier).

4. Les contenus digestifs

4.1 Les individus de la litière

Les contenus digestifs des Idotéidés récoltés dans la litière confirment que ces espèces ingèrent une grande quantité de feuilles mortes de posidonies. Chez les trois espèces, ces feuilles mortes sont fragmentées et très altérées. Cette fragmentation est possible car les Idotéidés sont dotés de pièces buccales caractérisées par la présence d'un large processus molaire sur chaque mandibule (voir fig. 3 page 8) (élément principal pour le broyage) et des épines chitinisées sur les maxillules vont permettre de rompre les cellules afin d'en digérer les contenus, voir

³ Sélection fréquence dépendante qui aboutit à une prédation plus importante d'un type de proie commun.

la matrice cellulosique. Les Idotéidés ont donc un rôle dans la dégradation mécanique de la litière de *P. oceanica*. Nous verrons aussi dans un paragraphe ultérieur que certaines espèces possèdent des enzymes de digestion nécessaire à la dégradation.

Les contenus digestifs montrent aussi quelques fragments de feuilles vivantes de posidonies. Les résultats de Lorenti & Fresi (1983b) montrent que les feuilles vivantes de *P. oceanica* représentent une partie constante du régime alimentaire d'*I. baltica*, même si d'autres sources de nourriture sont présentes. De plus, ces deux auteurs observent que *I. baltica* préfère les tissus vivants plutôt que les tissus morts de *P. oceanica*. Nos résultats (faible abondance de fragments de feuilles vivantes de posidonies) sont évidemment directement liés à la faible abondance de tissus vivants présents dans la litière. Cependant, il est intéressant de remarquer que 60 % des individus d'*I. baltica* prélevés en 2004 présentent des morceaux de tissus vivants. D'autre part, 25 % des spécimens d'*I. hectica* montrent des tissus vivants en quantité non négligeable. Cette dernière espèce est la seule à avoir été trouvée dans la litière et dans l'herbier de posidonies, ce qui pourrait supposer une plus étroite association trophique avec les posidonies que *I. baltica*.

Cette étude confirme que certaines de ces espèces sont bien à tendances omnivores, en particulier *I. baltica*. Des morceaux de crustacés - en quantité non négligeable - se retrouvent chez 46 % des individus d'*I. baltica* collectés en 2005, alors que 10 % des individus d'*I. baltica* prélevés en 2004 avaient des crustacés dans leurs contenus digestifs. Naylor (1955b) mentionne que le régime alimentaire des idotées dépend de la nourriture disponible dans son milieu. La cause de cette différence est donc certainement à chercher dans la disponibilité de la source de nourriture (crustacés). L'existence de distribution en taches est aussi observée chez les amphipodes de la litière de l'Alga (Lepoint *et al.*, soumis), ce qui suppose une grande variation dans la disponibilité des sources de nourriture animales de la litière. Ceci démontre un certain opportunisme chez *I. baltica* et appuie l'existence de cannibalisme chez certaines espèces d'Idotéidés. Par contre, *I. hectica* sélectionne préférentiellement les algues qu'on retrouve chez plus de 90 % des contenus analysés.

4.2 Les individus de l'herbier de posidonies et des algues-rochers

Les contenus digestifs des Idotéidés récoltés dans l'herbier de posidonies montrent que ces espèces sélectionnent principalement des algues épiphytes. Les algues épiphytes sont la source de nourriture préférée par les herbivores brouteurs car considérées comme plus digestes (Mazzella *et al.*, 1992). Le contenu digestif de l'espèce *S. appendiculatum* présente une grande quantité d'algues épiphytes et quelques diatomées. Au contraire, *S. capito* présentent une quantité importante de diatomées et quelques rares fragments d'algues. Il faut noter que ces deux espèces n'ont pas été récoltées dans le même milieu, mais aussi que la première est un individu adulte alors que la seconde est un juvénile, ce qui pourrait expliquer cette différence.

Rappelons que cette étude montre une variation intraspécifique importante du régime alimentaire d'un individu à l'autre chez *I. baltica* et *I. hectica* récolté dans la litière, ce qui pourrait mettre en doute les observations tirées à partir des seuls individus de *S. capito* et de *S. appendiculatum*.

5. Les isotopes stables

5.1 Les sources organiques

Les feuilles mortes de posidonies présentent le $\delta^{13}\text{C}$ le moins négatif et le $\delta^{15}\text{N}$ le plus faible des cinq sources envisagées. Ceci peut être expliqué par certains facteurs physiologiques (discrimination enzymatique lors de la photosynthèse) et par l'habilité de pouvoir utiliser différentes sources de carbone (HCO_3^- ou CO_2 dissous) et d'azote (NO_3^- ou NH_4^+) (Hemminga & Mateo, 1996). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des épiphytes concordent bien avec celles mesurées par Cox (2004) dans le même site d'étude.

5.2 Les animaux

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$

Les trois espèces d'Idotéidés présentent un $\delta^{13}\text{C}$ fort éloigné de la signature isotopique des feuilles mortes de posidonies. Cette observation signifie qu'une ou

plusieurs autres sources sont assimilées plutôt que les feuilles de posidonies elles-mêmes. *I. baltica* (2004 et 2005) et *Z. prismatica* montrent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ très proches signifiant que la matière assimilée par ces deux espèces est fort semblable. Cependant, ces valeurs diffèrent significativement de celles trouvées pour *I. hectica* qui se rapprochent tous des algues photophiles et épiphytes, ainsi que des algues sciaphiles. Une différence importante s'est remarquée aussi au niveau des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des mâles d'*I. baltica* (2004 et 2005) qui diffèrent de celles des femelles. Ceci signifie que les différentes espèces échantillonnées dans ce travail ont des sources de carbone différentes.

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ mesurées dans ce travail pour *I. baltica* sont très proches de celles mesurées par Cox (2004) (moyenne de -18,5 ‰) lors d'une étude de la faune de la litière en Baie de Calvi. D'autres valeurs très proches (-19,2 ‰) ont été trouvées par Nyssen (1997) et Lepoint *et al.* (2000) pour des spécimens d'*Idotea* sp. récoltés dans le compartiment Algues-rochers du même site d'étude. D'autre part, Nyssen (1997) a rapporté une valeur totalement différente (-14,1 ‰) pour un individu d'*Idotea* sp. récolté dans l'herbier de posidonies. Cette valeur montre deux points importants: d'une part elle se rapproche très fort de la signature isotopique de *P. oceanica* signifiant - comme l'ont observés Lorenti & Fresi (1983b) - que cette espèce est capable de se nourrir principalement de feuilles de posidonies. D'autre part, elle montre une variation spatiale du régime alimentaire de cette espèce qui diffère totalement suivant le type d'habitat dans lequel elle se trouve. Elle peut donc exploiter une vaste gamme de sources de nourriture.

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$

Bien que les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des espèces d'Idotéidés récoltées en 2005 soient très basses, elles peuvent varier largement entre individus de la même espèce. Cette étude montre qu'il existe une relation positive entre la taille et les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ chez *I. baltica*. Des résultats similaires ont été trouvés chez les mysidés *Mysis mixta* et *Neomysis integer* (Gorokhova & Hansson, 1999), mais aussi chez le collembole *Heteromurus nitidus* (Scheu & Folger, 2004). Cette relation positive entre la taille et les valeurs $\delta^{15}\text{N}$ est souvent attribuée à la modification ontogénique du régime alimentaire (e.g. Reñones *et al.*, 2002). D'autre part, il a déjà été montré que le fractionnement métabolique de l'azote est différent avec l'âge (Melville & Connolly,

2003). Puisque les individus d'*I. baltica* (2005) plus grand que 8 mm présentent une gamme de valeurs qui s'étendent vers la signature isotopique des algues photophiles et épiphytes, il semble plus probable d'avoir une modification ontogénique du régime alimentaire plutôt qu'un fractionnement métabolique de l'azote différent avec l'âge. Cette hypothèse concorde bien avec les résultats des contenus digestifs qui montrent que les individus juvéniles d'*I. baltica* n'ingèrent que des fragments de feuilles mortes de posidonies alors que les adultes présentent des sources de nourriture plus diversifiées avec des morceaux de crustacés, des macroalgues et des foraminifères. D'autres études ne montrent aucune corrélation entre la taille et les valeurs isotopiques (Vander Zanden & Rasmussen, 2001). Cela est en accord avec les résultats obtenus pour *I. hectica* où notre étude ne montre aucune relation entre la taille et les valeurs isotopiques.

Comparativement à leur source de nourriture, il est admis que les consommateurs présentent un $\delta^{15}\text{N}$ enrichi en ^{15}N . Cet enrichissement est estimé à une valeur moyenne de 3 ‰ par niveau trophique (Vander Zanden & Rasmussen, 2001), mais peut varier fortement entre différents milieux, taxons, groupes trophiques et aussi en fonction de la qualité de la nourriture et le mode d'excrétion d'azote de l'animal (Vander Zanden & Rasmussen, 2001; McCutchan *et al.*, 2003; Vanderklift & Ponsard, 2003).

Les détritivores ont un faible enrichissement en $\delta^{15}\text{N}$ (Vanderklift & Ponsard, 2003). Dans cette étude, les trois espèces d'Idotéidés récoltés dans la litière en 2005 présentent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ relativement basses très proches à celles des producteurs primaires. Résultats qui concordent avec l'étude de Lepoint *et al.* (soumis) qui trouve des valeurs comparables pour l'amphipode *Gammarella fusicola*. Les raisons pour lesquelles ces animaux présentent des faibles valeurs d'enrichissement sont probablement à rechercher dans les autres sources potentielles de nourritures. La litière est colonisée par de nombreux micro-organismes (bactéries et champignons) (Image 7 a et b) qui pourraient présenter des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus faible que celles des autres producteurs (Lepoint *et al.*, 2000).

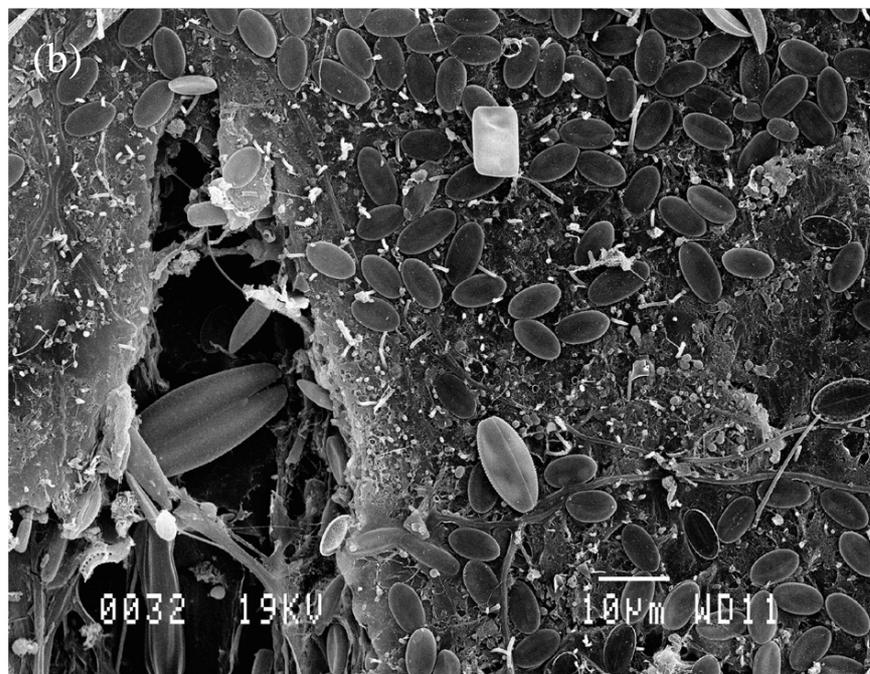
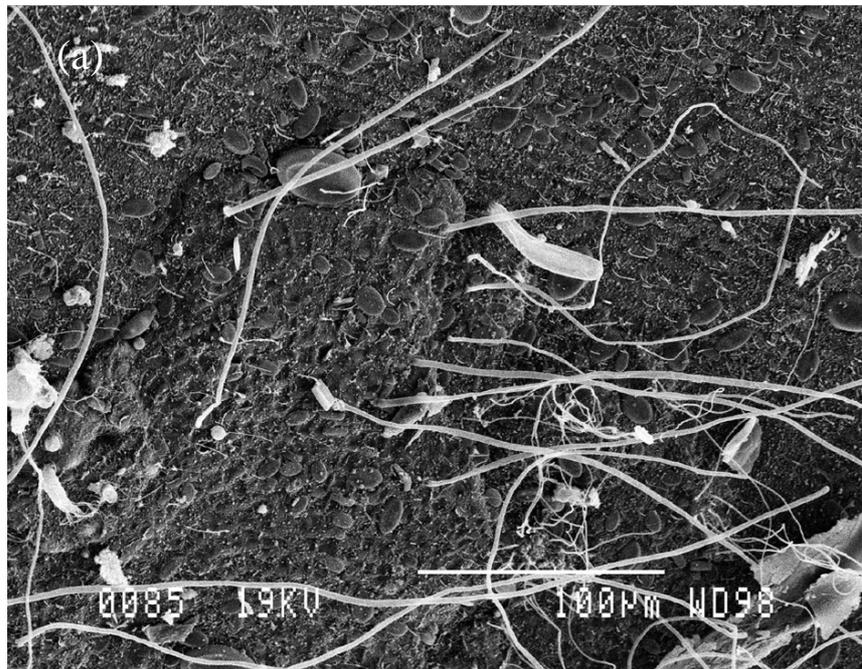


Image7: Observations au MEB de fragments de feuilles de posidonies de la litière échantillonnée en mai 2005 dans la Baie de Revellata.

- (a) fragment de feuille morte altérée montrant des diatomées et des champignons;
- (b) fragment de feuille morte altérée montrant la présence de nombreuses diatomées et de bactéries. (Photos: Dr. Mathieu Poulicek)

Nos résultats montrent que les espèces d'*I. baltica* (2004) présentent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ enrichis par rapport à celles des spécimens (2005). Plusieurs hypothèses peuvent être discutées pour expliquer cette différence. Tout d'abord, il faut prendre en compte l'échantillonnage des spécimens d'*I. baltica* (2004) qui est biaisé. En effet, les mesures isotopiques ont tous été réalisées sur de grands individus ce qui expliquerait leur $\delta^{15}\text{N}$ enrichis. D'autre part, le fractionnement isotopique n'est pas constant et peut varier en fonction de la qualité de la nourriture. Adams & Sterner (2000) ont montré un enrichissement du $\delta^{15}\text{N}$ quand la qualité de nourriture diminue. Le milieu où ont été prélevés ces spécimens est très hétérogène. Il se pourrait que la qualité de la nourriture varie d'un endroit à l'autre ou d'une année à l'autre. Enfin, il semblerait que le $\delta^{15}\text{N}$ peut varier avec l'état physiologique de l'animal (Vanderklift & Ponsard, 2003). Les prélèvements d'*I. baltica* (2004) ont été réalisés deux semaines plus tard dans l'année. Ce décalage au mois de mars est crucial au niveau de l'activité sexuelle de ces espèces et donc au niveau de leur état physiologique.

6. Le mixing model

L'application du «mixing model» de Phillips & Gregg (2003) a généré toutes les contributions possibles des quatre sources de nourriture pour *I. baltica* (2005), *I. hectica* et *Z. prismatica*. Les solutions possibles de chaque source potentielle pour les trois espèces sont représentées à la figure 13 page 33.

I. baltica assimile préférentiellement la matière provenant des crustacés, tandis que l'alimentation d'*I. hectica* serait principalement basée sur les algues sciaphiles arrachées. Les algues photophiles arrachées et épiphytes présentent une distribution très étendue pour les trois espèces. Cette distribution peut s'expliquer par les règles du modèle de Phillips & Gregg (2003). Ces auteurs postulent que l'étendue de la gamme des contributions possibles des sources dépend de la géométrie de l'espace créée par les signatures isotopiques des différentes sources. Dans notre cas, la proximité de la signature isotopique du mélange algues photophiles arrachées et épiphytes et des consommateurs nous permet de comprendre cette distribution étendue. D'autre part, il faut noter une faiblesse du «mixing model». L'ajustement

pris en compte pour le fractionnement du ^{15}N introduit une erreur, car comme déjà mentionné, ce fractionnement est très variable (Vander Zanden & Rasmussen, 2001; Mc Cutchan *et al.*, 2003; Vanderklift & Ponsard, 2003). Cette valeur est peut être différente des 0,5 ‰ employés dans notre étude. Cette faiblesse pourrait être corrigée en déterminant le fractionnement du ^{15}N de nos trois espèces à l'aide d'expériences de nourrissage. De plus, il faut rester prudent car il se pourrait qu'une autre source de nourriture (e.g. diatomées) dont la signature isotopique est fort proche de celle des algues photophiles arrachées et épiphytes intervienne dans l'alimentation des Idotéidés. Tenir compte de cette source modifierait totalement la gamme des contributions relatives trouvées dans notre études. Il serait donc intéressant d'utiliser d'autres marqueurs trophiques pour vérifier nos résultats.

Enfin, les solutions du «mixing model» indiquent des différences impressionnantes dans les contributions relatives des feuilles mortes de *P. oceanica* par rapport à l'analyse des contenus digestifs. Les estimations du modèle suggèrent que les feuilles mortes de *P. oceanica* ne contribuent que pour une partie mineure de leur régime alimentaire, alors que les tubes digestifs en étaient remplis. Pour expliquer cela, il faut savoir que les isotopes stables fournissent des informations sur la nourriture qui a été assimilée par l'animal, intégrant une période de temps plus importante que l'étude des contenus digestifs. Ces derniers nous renseignent ce qui a été ingéré le jour même ou quelques jours auparavant. Cela signifie donc que les espèces étudiées n'assimilent que très peu de carbone provenant des feuilles mortes de posidonies. L'assimilation du carbone ne peut se faire que si il y a digestion de la cellulose (principal hydrate de carbone structural synthétisé chez les plantes aquatiques et terrestres). La capacité de digérer la cellulose a déjà été mise en évidence chez *Idotea wosnesenskii*. Cependant, cette aptitude n'est que très faiblement développée (Zimmer *et al.*, 2002). D'autre part, les isopodes terrestres possèdent des bactéries endosymbiotiques qui contribuent à la digestion de la cellulose (Zimmer & Topp, 1998a *in* Zimmer *et al.*, 2002). La présence de ces bactéries a aussi été démontrée chez l'isopode semi-terrestre *Ligia pallasii* et chez l'isopode aquatique *Asellus aquaticus*, mais apparemment pas chez les isopodes du genre *Idotea* (Zimmer *et al.*, 2001; Zimmer & Bartholmé, 2003).

La combinaison de l'analyse des contenus digestifs, la méthode des isotopes stables et les observations faites sur le terrain nous permet d'établir que *I. baltica* est l'espèce la plus généraliste et à tendance omnivore. Elle semble fréquenter beaucoup plus la litière que l'herbier de posidonies. *I. hectica* est plus sélective dans son choix alimentaire et montre une préférence pour les algues épiphytes voire les microalgues. Cette espèce se retrouve dans l'herbier et dans la litière. Enfin, *Z. prismatica* montre un régime alimentaire intermédiaire proche d'*I. baltica* mais avec une tendance herbivore. Ce dernier se retrouve dans la litière mais aussi dans les rhizomes de posidonies. Ces espèces occupent différents milieux et semblent partager leurs ressources. C'est probablement l'hétérogénéité de l'habitat et la diversité trophique des Idotéidés qui autorisent leur coexistence.

V. CONCLUSIONS

L'objectif de ce travail était d'étudier la diversité trophique de plusieurs espèces de crustacés isopodes appartenant à la famille des Idoteidae et vivant dans l'herbier à *P. oceanica* ou dans la litière formée par l'accumulation de feuilles de posidonies mortes.

La première conclusion de ce travail est que plusieurs espèces d'Idotéidés coexistent bien au sein des accumulations de litière, en particulier *I. hectica* et *I. baltica* ou de l'herbier (*I. hectica* et *S. appendiculatum*). Nos analyses de contenus digestifs et nos mesures isotopiques montrent qu'il existe une diversité trophique importante au sein du groupe des Idotéidés.

Les contenus digestifs révèlent que les espèces récoltées dans l'herbier de posidonies montrent une préférence pour les algues épiphytes, mais ingèrent aussi des fragments de feuilles de posidonies, des morceaux de crustacés, des diatomées et de foraminifères. D'autre part, les espèces de la litière ingèrent principalement des algues arrachées à partir des biocénoses adjacentes, les crustacés de la litière et les feuilles mortes de *P. oceanica*. Cependant, *I. baltica* démontre un certain opportunisme avec un régime alimentaire présentant une fraction non négligeable de crustacés (amphipodes de la litière et cannibalisme sur congénères). Cette espèce démontre également une tendance à la diversification du régime alimentaire en fonction de la taille (et donc de l'âge des individus). Au contraire, *I. hectica* présente, comme dans l'herbier, un régime alimentaire plus herbivore vraisemblablement focalisé sur les épiphytes. Ces différences de régimes alimentaires expliquent peut-être en partie la coexistence de ces espèces au sein de la litière.

Nous avons utilisé nos mesures isotopiques dans un «mixing model» permettant d'estimer la contribution de différentes sources au régime alimentaire d'un animal. Ces modèles, bien que devant être considérés avec prudence, montrent que les feuilles de posidonies, en particulier les posidonies mortes sont peu assimilées par les différentes espèces alors qu'elles représentent un constituant majeur de leurs contenus digestifs. Ceci indique vraisemblablement que les microorganismes associés aux feuilles mortes sont une source de nourriture importante et plus assimilable que les feuilles mortes. D'autre part, ceci indique un rôle mécanique fondamental de la faune associée à la litière dans la dégradation de celle-ci.

La variation intra-spécifique observée chez *I. baltica* met en évidence le fait qu'il faut être particulièrement attentif à l'échantillonnage (i.e. identifications des espèces, détermination des sexes, âge et taille des individus). D'autre part, cette étude confirme l'importance de l'utilisation des méthodes conjointes (analyse des contenus digestifs et isotopes stables) dans la détermination du régime alimentaire d'une espèce.

Il serait intéressant d'aller plus loin dans notre étude en identifiant la signature isotopique des micro-organismes colonisant la litière de *P. oceanica*, d'étudier leur abondance et de voir la part qu'ils occupent dans l'alimentation des espèces associées. L'analyse de pelotes fécales, des pièces buccales et des traces de broutage, ainsi que des expériences de nourrissage sont autant de méthodes qui pourraient éclaircir nos hypothèses. D'autre part, il serait intéressant d'envisager des récoltes aux différentes saisons de l'année afin de suivre le rythme saisonnier de l'alimentation. Ce dernier point couplé à une étude de la dynamique des populations permettrait de mieux comprendre le rôle joué par ces espèces dans la dégradation de la litière de posidonies et dans le réseau trophique de la baie de la Revellata (e.g. transfert aux consommateurs secondaires).

BIBLIOGRAPHIE

- Adams T.S. & Sterner R.W. 2000. The effect of dietary nitrogen content on trophic level ¹⁵N enrichment. *Limnol. Oceanogr.* **45** (3): 601-607.
- Alcoverro T., Duarte C.M., Romero J., 1997. The influence of herbivores on *Posidonia oceanica* epiphytes. *Aquatic Botany* **56**: 93-104.
- Amar R., 1953. Sur un nouveau *Synisoma* méditerranéen (Isopoda Valvifera). Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume. Faculté des Sciences de Marseille **21** (12): 74-78.
- Arrontes J., 1991. Colour polymorphism in relation to spatial distribution in some intertidal isopods in northern Spain. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **71**: 749-758.
- Bate C.S. & Westwood J.O., 1868. A history of the British Sessile-Eyed Crustacea, Vol. 2, 536 pp. London: van Voorst.
- Ben-David M., Schell D.M., 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a response. *Oecologia* **127**: 180-184.
- Boudouresque Ch.-F., Meinesz A., 1982. Découverte de l'herbier de posidonie. *Cahier Parc National de Port-Cros*. **4**: pp. 79.
- Brusca R.C. & Wallerstein B.R., 1977. The marine isopod crustacean of the Gulf of California. I Family Idoteidae. *American Museum Novitates* **2364**: 1-17.
- Buia M.C., Gambi M.C., Zupo V., 2000. Structure and functioning of Mediterranean seagrass ecosystems: an overview. *Biologia Marina Mediterranea* **7** (2): 167-190.
- Buia M.C., Zupo V. and Mazzella L. 1992. Primary production and growth dynamics in *Posidonia oceanica*. *PSNI Mar Ecol* **13**: 2-16
- Bunn S.E., Loneragan N.R., Kempster M.A., 1995. Effects of acid washing on stable isotope ratios of C and N in penaeid shrimp and seagrass: implication for food-web studies using multiple stable isotopes. *Limnol Oceanogr* **40**: 622-625
- Bussers J.C., Arnould Ch., Chardon M., Desiere M., Jeuniaux Ch., Voss J. & Voss-Foucart M.F., 1976. Contribution à l'inventaire de la faune marine des fonds de la région de Calvi (Corse). Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège, 45^{ème} année, n° **3-4**: 123-135.
- Cebrian J., Duarte C.M., 2001. Detrital stocks and dynamics of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the Spanish Mediterranean. *Aquatic Botany* **70**: 295-309.
- Cebrian J., Duarte C.M., Marba N., Enriquez S., 1997. Magnitude and fate of the production of four co-occurring Western Mediterranean seagrass. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **155**: 29-44

- Charfi-Cheikhrouha F., 2000. Description d'*Idotea hectica* (Pallas, 1772) des côtes tunisiennes (Isopode Valvifère). *Crustaceana* **73** (2): 153-161.
- Chessa L.A., Fresi E., Soggiu L. 1983. Preliminary data on consumers food web in a *Posidonia oceanica* (L.) Delile bed. *Rapport de la Commission internationale de la mer Méditerranée*, **28**: 159-160.
- Clarcke B.C., 1962a. Balanced polymorphism and the diversity of sympatric species. In *Taxonomy and geography* (ed. D. Nichols) pp. 47-70 (Systematics Association publ. No. 4) Oxford: Systematics Association.
- Collinge W.E., 1917. A revision of British Idoteidae, a family of marine Isopoda. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* **51** (3): 721-760.
- Cox A.-S., 2004. Dynamique et composition faunistique de la litière et des banquettes de *Posidonia oceanica* en baie de Calvi. Etude préliminaire. Mémoire de DEA en Sciences, Univ. de Liège: pp. 38.
- Dauby P.& Mosora F., 1988. Analyse à l'aide des isotopes stables du carbone des sources de nutrition des détritivores et suspensivores benthiques. *Bull. Soc.Roy. Liège* **4-5** : 241-248.
- Dauby P., 1989. The stable carbon isotope ratios in benthic food webs of the Gulf of Calvi, Corsica. *Continental shelf Research* **2**: 181-195.
- Dauby P., 1995 A $\delta^{13}\text{C}$ study of the feeding habits in four Mediterranean *Leptomysis* species (Crustacea: Mysidacea). *P.S.Z.N.I.: Marine ecology* **16**: 93-102.
- Degard C.,2004. Variation spatio-temporelle de la faune vagile associée à *Posidonia oceanica* (L.) Delile en baie de Calvi. Etude préliminaire de l'effet des conditions environnementales sur la composition spécifique. Mémoire de Lic. Univ. Liège: pp. 53.
- Den Hartog C., 1970 *The Sea-grasses of the World*. Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde. Tweede Reeks, Deel 59, N° 1. North Holland publ, The Netherlands.
- Dollfus A.,1894. Les Idoteidae des côtes de France. *Feuille des Jeunes Naturalistes, III série*, **289**: 1-5.
- Eckert R., Randall D., Burggren W., French K., 1999. *Physiologie animale. Mécanismes et adaptations*. De Boeck Université
- Fava G., Zangaglia A., Cervelli M., 1992. Ecology of *Idotea baltica* (Pallas) populations in the lagoon of Venice. *Oceanologica Acta* **15** (6): 651-660.
- Fava G., Zangaglia A., Cervelli M., 1992. Ecology of *Idotea baltica* (Pallas) populations in the lagoon of Venice. *Oceanologica Acta* **15** (6): 651-660.

- Franke H.-D. & Janke M., 1998. Mechanisms and consequences of intra- and interspecific interference competition in *Idotea baltica* (Pallas) and *Idotea emarginata* (Fabricius) (Crustacea: Isopoda): A laboratory study of possible proximate causes of habitat segregation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **227**: 1-21.
- Fry B. & Sherr E. 1984. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contr. in Mar.Sci.*, **27**: 25-47.
- Fry B. 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N and isotopic composition. *Limnol. Oceanogr.***33** (5): 1182-1190
- Gallmetzer I., Pflugfelder B., Zekely J., Ott J.A., 2005. Macrofauna diversity in *Posidonia oceanica* detritus: distribution and diversity of mobile macrofauna in shallow sublittoral accumulations of *Posidonia oceanica* detritus. *Marine Biology* **147**: 517-523.
- Gambi M.C., Lorenti M., Russo G.F., Scipione M.B., Zupo V., 1992. Depth and Seasonal Distribution of Some Groups of the Vagile Fauna of the *Posidonia oceanica* Leaf Stratum: Structural and Trophic Analyses. *Marine Ecology* **13** (1): 17-39.
- Garcia-Raso, 1990. Study of a crustacea decapoda taxocoenosis of *Posidonia oceanica* beds from the southeast of Spain. *P.S.Z.N.I.: Marine Ecology*, **11**: 309-326
- Goecker, M.E., Kall, S.E., 2003. Grazing preferences of marine isopods and amphipods on three prominent algal species of the Baltic Sea. *Journal of Sea Research* **50**: 309-314.
- Gorokhova E. & Hansson S., 1999. An experimental study on variations in stable carbon and nitrogen isotope fractionation during growth of *Mysis mixta* and *Neomysis integer*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci./J. Can. Sci.Halieut. Aquat.* **56** (11): 2203-2210.
- Guarino S.M., Gambardella C., Ianniruberto M., De Nicola M., 1993. Colour polymorphism in *Idotea baltica* from the Bay of Naples and its ecological significance. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **73**: 785-794.
- Havelange S., Lepoint G., Dauby P. and Bouquegneau J.M., 1997. Feeding of the Sparid fish *Sarpa salpa* in a seagrass ecosystem: Diet and carbon flux. *PSZNI Mar Ecol* **18**: 289-297.
- Hayward P.J. & Ryland J.S., Handbook of the marine fauna of North West Europe. Oxford University Press: pp. 800.
- Hedo G. & Junoy J., 1999. A new species of *Synisoma* (Isopoda: Valvifera: Idoteidae) from the strait of Gibraltar and the Alboran Sea (Spain, western Mediterranean). *Cah. Biol. Mar.* **40**: 87-92.
- Hemminga M.A., Mateo M.A., 1996. Stable carbon isotopes in seagrasses: variability in ratios and use in ecological studies. *Marine Ecology Progress Series* **140**: 285-298.
- Kjennerud J., 1952. Ecological observations on *Idothea neglecta* G.O.Sars. *Univ. Bergen Arbnaturv.*, 1950, Nr. 7, 47 pp.

- Korheina A., 1981. Environments and co-existence of *Idotea* species in the southern Baltic. Doctoral Dissertation, University of Lund: pp.101.
- Kouwenberg J., Tan S., Snoek B., Pinkster S., 1987. Population dynamics of brackish isopod species (Crustacea) in the lagoon system of Bages-Sigean (France). III. Reproductive rates of *Idotea baltica* and *Idotea granulosa*. *Vie Milieu* **37** (2): 105-114.
- Ledoyer M., 1966. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. II. Données analytiques sur les herbiers de phanérogames. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume* **41** (57): 135-164.
- Ledoyer M., 1968. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome (Région de Marseille principalement). IV. Synthèse de l'étude écologique. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume* **44** (60): 130-295.
- Ledoyer M., 1969c. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. V. Etude des phénomènes nycthémeaux. Les variations nycthémeales des populations animales dans les biotopes. *Tethys* **1** (2): 291-308.
- Lee W.L., 1966a. Pigmentation of the marine isopod *Idothea montereyensis*. *Comp. Biochem. Physiol.* **18**: 17-36.
- Lepoint G., Cox A-S., Dauby P.A., Poulicek M., Gobert S., 2005. The litter macrofauna: a forgotten actor in seagrass primary production fate? The example of two amphipods inhabiting the *Posidonia oceanica* leaf litter. (soumis à *Marine Ecology*).
- Lepoint G., Nyssen, F., Gobert, S., Dauby, P., Bouquegneau, J.M., 2000. Relative impact of a seagrass bed and its adjacent epilithic algal community in consumer diets. *Marine Biology* **136**: 513-518.
- Lorenti M. & Fresi E., 1983b. Grazing of *Idotea baltica basteri* on *Posidonia oceanica*: preliminary observations. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* **28** (3): 147-148.
- Lorenti M., Fresi E., 1983a. Vertical zonation of vagile fauna from the foliar stratum of a *Posidonia oceanica* bed. Isopoda. *Rapport de la Commission internationale de la mer Méditerranée* **28** (3): 143-145.
- Mateo M.A. & Romero J., 1997. Detritus dynamics in the seagrass *Posidonia oceanica*: elements for an ecosystem carbon and nutrient budget. *Marine Ecology Progress Series* **151**: 43-53.
- Mazzela L., Buia M.C., Gambi M.C., Lorenti M., Russo G.F., Scipione M.B., Zupo V., 1995. A review on the trophic organization in the *Posidonia oceanica* ecosystem. In: *La Posidonia Oceanica, a Contribution to the Preservation of a Major Mediterranean Marine Ecosystem*. In *Rivista Maritima* p. 271.

- Mazzella L., Buia M.C., Gambi M.C., Lorenti M. Russo G.F., Scipione M.B and Zupo V., 1992. Plant-animal trophic relationships in the *Posidonia oceanica* ecosystem of the Mediterranean Sea: A review. In John et al. (eds) Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos, pp. 165-187. Claderon Press, Oxford.
- Mazzella L., Scipione M.B., Buia M.C., 1989b. Spatio-temporal distribution of algal and animal communities in a *Posidonia oceanica* meadow. *P.S.Z.N.I: Marine Ecology* **10** (2): 107-129.
- McCutchan J.H. Jr.,William M.L. Jr., Kendall C. McGrath C.C. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulphur.
- Melville A.J. & Connolly R.M., 2003. Spatial analysis of stable isotope data to determine primary sources of nutrition for fish. *Oecologia* **136**: 499-507.
- Moore J.C., Berlow E.L., Coleman D.C., de Ruiter P.C., Dong Q., Hastings A., Johnson N.C., McCann K.S., Melville K., Morin P.J., Nadelhoffer K., Rosemond A.D., Post D.M., Sabo J.M., Scow K.M., Vanni M.J., Wall H.W., 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* **7**: 584-600.
- Naylor E., 1955a. The comparative external morphology and revised taxonomy of British species of *Idotea*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* **34**: 467-493.
- Naylor E., 1955b. The diet and feeding mechanism of *Idotea*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **34**: 347-355.
- Nicotri M. E., 1980. Factors involved in herbivore food preference. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **42**: 13-26.
- Nyssen F., 1997. Utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote pour caractériser le réseau trophique de la baie de a Revellata (Calvi, Corse). Mémoire de Lic Univ. Liège pp.50.
- Pasqualini V., Pergent-Martini C., Clabaut P. & Pergent G., 1998. Mapping of *Posidonia oceanica* using aerial photographs and side-scan sonar: Application of the islands of Corsica (France). *Est. Coast. Shelf. Sea.* **47**: 359-367.
- Perrier R., 1964. La faune de la France illustrée. Crustacés. Delagrave.
- Peterson B.J. & Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst*, **18**: 293-320.
- Phillips D.L. & Gregg J.W., 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* **136**: 261-269.
- Phillips D.L., 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stables isotopes: a critique. *Oecologia* **127**: 166-170.
- Pinnegar J.K.& Polunin VC, 2000. Contributions of stable isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky-littoral fishes. *Oecologia* **122**: 300-409.

- Poore G.C.B. & Lew Ton H.M., 1993. Idoteidae of Australian and New Zealand (Crustacea: Isopoda: Valvifera). *Invertebr. Taxon.* **7**: 197-278.
- Renones O., Polunin V.C., Goni R., 2002. Size related dietary shifts of *Epinephelus marginatus* in a western Mediterranean littoral ecosystem: an isotope and stomach content analysis. *Journal of Fish Biology* **61**: 122-137.
- Robertson A. I. & Mann K. H., 1980. The role of isopods and amphipods in the initial fragmentation of eelgrass detritus in Nova Scotia, Canada. *Marine Biology* **59**: 63-69.
- Roux J.L.F.P., 1829. Crustacées de la Méditerranée et de son littoral, décrits et lithographiés. Marseilles.
- Russo G.F., Fresi E., Vinci D. 1985. The Hand-towed net method for direct sampling in *Posidonia oceanica* beds. *Rapports de la Commission internationale de la mer Méditerranée*, **29**, 175-177.
- Salemaa H., 1978a. Geographical variability in the colour polymorphism of *Idotea baltica* (Isopoda) in the northern Baltic. *Hereditas* **88**: 165-182.
- Salemaa H., 1978b. Seasonal variability in the colour polymorphism of *Idotea baltica* (Isopoda) in the northern Baltic. *Hereditas* **90**: 51-57.
- Salemaa H., 1979. Ecology of *Idotea* spp. (Isopoda) in the northern Baltic. *Ophelia* **18**: 133-150.
- Salemaa H., 1987. Herbivory and microhabitat preferences of *Idothea* spp. (Isopoda) in the northern Baltic Sea. *Ophelia* **27**: 1-15.
- Sánchez-Jerez P., Barberá-Cebrián C., Ramos-Esplá A., 1999. Daily vertical migrations in the epifauna associated with *Posidonia oceanica* meadows. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **79**: 971-977.
- Schaffelke B., Evers D., Walhorn A., 1995. Selective grazing of the isopod *Idotea baltica* between *Fucus evanescens* and *Fucus vesiculosus* from Kiel Fjord (western Baltic). *Marine Biology* **124**: 215-218.
- Scheu S. & Folger M., 2004. Single and mixed diets in Collembola: effects on reproduction and stable isotope fractionation. *Functional Ecology* **18**: 94-102.
- Strong K. W. & Daborn G. R., 1979. Growth and energy utilisation of the intertidal isopod *Idotea baltica* (Pallas) (Crustacea: Isopoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **41**: 101-123.
- Strong K. W. & Daborn G. R., 1979. Growth and energy utilisation of the intertidal isopod *Idotea baltica* (Pallas) (Crustacea: Isopoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **41**: 101-123.
- Tinturier-Hamelin E., 1963. Polychromatisme et détermination génétique du sexe chez l'espèce polytypique *Idotea balthica* (Pallas) (Isopode Valvifère). *Cah. Biol. Mar.* **4**: 473-591.

- Vander Zanden M.J., Rasmussen J.B., 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnol. Oceanogr.* **46** (8): 2061-2066.
- Vanderklift M.A. & Ponsard S., 2003. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* **136**: 169-182.
- Vetter R-A.H., Franke H-D., Buchholz F., 1999. Habita-related differences in the responses to oxygen deficiencies in *Idotea baltica* and *Idotea emarginata* (Isopoda, Crustacea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **239**: 259-272.
- Vizzini S. & Mazzola A., 2003. Seasonal variations in the stable carbon and nitrogen isotope ratios ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) of primary producers and consumers in a western Mediterranean coastal lagoon. *Marine Biology* **142**: 1009-1018.
- Vizzini S., Sara G., Michener R.H., Mazzola A., 2002. The role and contribution of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile organic matter for secondary consumers as revealed by carbon and nitrogen stable isotope analysis. *Acta Oecologia* **23**: 277-285.
- Walker D.I., Pergent G., Fazi S., 2001. Chapter 16: Seagrass decomposition. In: Short F.T., Cole R.G. (Eds). *Global Seagrass Research Methods*. Elsevier, Amsterdam.
- Wittman K., Scipione M.B., Fresi E., 1981. Some laboratory experiments on the activity of the macrofauna in the fragmentation of detrital leaves of *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Rapports de la Commission Internationale pour l'Exploration de la mer Méditerranée*, **27**, 205-206.
- Zimmer M., Danko J.P., Pennings S.C., Danford A.R., Carefoot T.H., Ziegler A., Uglow R.F., 2002. Cellulose digestion and phenol oxidation in coastal isopods (Crustacea: Isopoda). *Marine Biology* **140**: 1207-1213.
- Zimmer M., Danko J.P., Pennings S.C., Danford A.R., Ziegler A., Uglow R.F., Carefoot T.H., 2001. Hepatopancreatic endosymbionts in coastal isopods (Crustacea: Isopoda) and their contribution to digestion. *Marine Biology* **138**: 955-963.
- Zimmer M., Kautz G. & Topp W., 2003. Leaf litter-colonizing microbiot: supplementary food source or indicator of food quality for *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidae)? *European Journal of Soil Biology* **39**: 209-216.

* *

*

ANNEXE 1

Analyse détaillée des contenus digestifs des cinq espèces d'Idotéidés

Légende: (+): rare; (++): commun; (+++): abondant; C: Ceramiacea; M: Melobesiae

Ech.	poM	PoV	mCrust	Algues	*	Moni	Fora	Bryo	Spicules	Dia
<i>Idotea baltica</i> (2005)										
1	+					+++			+++	
2	++					++				
3	++		+++			++				
4	++					++				
5	+		++	+		++				
7	+		++			++				
9			+			++				
10			++			++				
11	+++					++				
12			++			++				
13	++		+	+		++				
14	+					++				
16	+					++				
17	+++	++	++	++	C	++				
18	+++					++				
19	+++		++	+	C	+++		+		
21	+++					+				
22	+++		+			++				
23	+++		+	++	C	++	+			
24	+++					++				
26	++		+	+	C	+				
27	+++					+				+
28	+++			+	C	++				
29	++		++	++		++				+
30	++					++				
32	++					++				
33	++	++				++				
36	++		++	++	C	+				
37	++			+		++				
38	++		+			++				
40	+++		+	++	C	++				
41	++					++				
42	+++		++			++				
43	+++					++	+			
44				+++		+++				
45	+		+++			++	+			++
47			+			+++				
48	+					+++				
50	+++	+				+				
52	++	+				++				
53	+					++				
<i>Idotea baltica</i> (2004)										
A1	+++	+				++				
A3	+++	+				+				
A4	++	++		+'/+'	C/M	++				
A5	+++	++	+			+				
A6	+++					++	+			
A7	+++	+				++				
A8	+++			++	M	++				
A9	++			++	C	++				
A10	+++					++				

A11	+++	+		+'+/+'	C/M	++				
A13	+++	+		+	C	++				
A14	+++	+				++	+			
A15	+++					++				
A16	+++	+	+			++				
A17	+++			++	C	++				
A18	+++	+		+++	C	+	+			
A19	++	+				+++				
A20	+++	+				++				
<i>Idotea hectica</i>										
6	+			+'/'+++'	C					++
95	+			+		++				
96	++			++	C	+				
97	+++	++	+	+/+	C/M	++	+			
98	+			+++		+++	+			
102	++		+	+++		++				
105	++		+	+		++	+			+
106		+++		+	M	++				
108	+			+++	C	++	+			
118	+			+	C	++				
119	+			++	C/M	++				
120	+					++				
C22		+		+++	G	+++				
C23			+	+++	G					
<i>Zenobiana prismatica</i>										
100	+			+	M	++				
104	+			+		+++	+			+
107	+		+	++	M	++				
<i>Synisoma capito</i>										
115				+	?	++				+++
<i>Synisoma appendiculatum</i>										
C21			+	+++/'	G/M		+			++

Ech.: échantillon

PoM: feuilles de posidonies mortes

PoV: feuilles de posidonies vivantes

mCrust: morceaux de Crustacés

*: identification de l'algue

Moni: matière organique non identifiée

Fora: Foraminifères

Bryo: Bryozoaires

Spicules: Spicules d'éponges

Dia: Diatomées