



**HAL**  
open science

# L'utilisation d'un cadre de travail mécaniste pour améliorer les outils basés sur les isotopes stables en écologie trophique

Marine Ballutaud

► **To cite this version:**

Marine Ballutaud. L'utilisation d'un cadre de travail mécaniste pour améliorer les outils basés sur les isotopes stables en écologie trophique. Biodiversité et Ecologie. Université de Lille, 2022. Français. NNT : 2022ULILR058 . tel-04496026

**HAL Id: tel-04496026**

**<https://theses.hal.science/tel-04496026>**

Submitted on 8 Mar 2024

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**UNIVERSITÉ DE LILLE  
ED SMRE**

École doctorale **Science de la Matière, du Rayonnement et de l'Environnement**  
Unité de recherche **Univ. Lille, Univ. Littoral Côte d'Opale, CNRS, IRD, UMR 8187**  
**Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences**

Thèse présentée par **Marine BALLUTAUD**

Soutenue le **6 décembre 2022**

En vue de l'obtention du grade de docteur de l'Université de Lille

Discipline **Sciences agronomiques et écologiques**

Spécialité **Biologie de l'environnement, des organismes, des populations,  
écologie**

**L'utilisation d'un cadre de travail  
mécaniste pour améliorer les outils  
basés sur les isotopes stables en  
écologie trophique**

**Composition du jury**

<i>Rapporteurs</i>	<b>Anik Brind'Amour</b>	Chargée de recherche HDR	IFREMER - Centre Atlantique
	<b>Gilles Lepoint</b>	Maître de recherche HDR	Université de Liège - LETIS
<i>Examineurs</i>	<b>Tiphaine Chouvelon</b>	Chargée de recherche	Université de La Rochelle - PELAGIS
	<b>Karine Grangeré</b>	Maître de conférence	Université de Caen Normandie - BOREA
	<b>Jean-Marc Roussel</b>	Directeur de recherche	INRAE Rennes - DECOD
<i>Président du jury</i>	<b>Nicolas Spilmont</b>	Professeur	Université de Lille - LOG
<i>Directeur de thèse</i>	<b>Sébastien Lefebvre</b>	Professeur	Université de Lille - LOG
<i>Co-directeur de thèse</i>	<b>Paul Marchal</b>	Chargé de recherche HDR	IFREMER - Centre Manche Mer du Nord
<i>Co-encadrante de thèse</i>	<b>Morgane Travers-Trolet</b>	Chargée de recherche	IFREMER - Centre Atlantique



**UNIVERSITÉ DE LILLE  
ED SMRE**

**Doctoral School Science de la Matière, du Rayonnement et de l'Environnement**

**University Department Univ. Lille, Univ. Littoral Côte d'Opale, CNRS, IRD, UMR 8187  
Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences**

**Thesis defended by Marine BALLUTAUD**

**Defended on December 6, 2022**

**In order to become Doctor from Université de Lille**

**Academic Field Agronomic and ecological sciences**

**Speciality Biology of the environment, organisms, populations, ecology**

**Using a mechanistic framework to  
improve the stable isotope-based tools  
in trophic ecology**

**Committee members**

<i>Referees</i>	<b>Anik Brind'Amour</b>	HDR Junior Researcher	IFREMER - Centre Atlantique
	<b>Gilles Lepoint</b>	Professor	Université de Liège - LETIS
<i>Examiners</i>	<b>Tiphaine Chauvelon</b>	Junior Researcher	Université de La Rochelle - PELAGIS
	<b>Karine Grangeré</b>	Associate Professor	Université de Caen Normandie - BOREA
	<b>Jean-Marc Roussel</b>	Senior Researcher	INRAE Rennes - DECOD
<i>Committee President</i>	<b>Nicolas Spilmont</b>	Professor	Université de Lille - LOG
<i>Supervisor</i>	<b>Sébastien Lefebvre</b>	Professor	Université de Lille - LOG
<i>Co-Supervisor</i>	<b>Paul Marchal</b>	HDR Junior Researcher	IFREMER - Centre Manche Mer du Nord
<i>Co-Monitor</i>	<b>Morgane Travers-Trolet</b>	Junior Researcher	IFREMER - Centre Atlantique



# Laboratoire & Financement

Cette thèse a été préparée au *Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences* (LOG), situé à la Station Marine de Wimereux, 28 avenue Foch, 62930 Wimereux, France.



Cette thèse s'inscrit dans le cadre du *projet ISIT-U* soutenu par l'État français dans le cadre du Programme Investissement d'Avenir (I-SITE ULNE / ANR-16-IDEX-0004 ULNE) géré par l'Agence Nationale de la Recherche (ANR) et la métropole Européenne de Lille.





# Résumé étendu

Comprendre le fonctionnement des écosystèmes marins implique l'étude des interactions prédateurs-proies entre les espèces, dont le domaine scientifique est l'écologie trophique. Ces interactions, dites trophiques, permettent d'élucider comment interagissent les espèces entre elles et comment s'organisent les communautés biologiques au sein de l'écosystème, par la reconstruction des réseaux trophiques. Les isotopes stables du carbone et de l'azote sont largement utilisés en écologie trophique pour inférer les métriques trophiques des organismes étudiés (par exemple, les régimes alimentaires et les niveaux trophiques). La méthode requise dans cette démarche de déduction est l'application de modèles isotopiques (comme les équations de régression linéaire). Les modèles isotopiques sont construits sur des hypothèses fortes telles que ; le facteur de discrimination trophique est connu pour une espèce et est constant dans le temps, ou encore l'équilibre isotopique entre les valeurs isotopiques du consommateur et de ses proies est atteint.

Cependant cet équilibre n'est pas réaliste et la dynamique isotopique d'un organisme dépend de son poids et peut être en partie expliquée par le taux de renouvellement isotopique ( $\lambda$ ) dépendant de la croissance de l'individu.  $\lambda$  implique un décalage temporel entre les valeurs isotopiques du consommateur (ou prédateur) et de ses proies (ou sources de nourriture), réfutant ainsi l'hypothèse d'équilibre isotopique. En assumant une telle hypothèse forte, la question est de savoir quelles sont les implications de ce décalage temporel dans les estimations des métriques trophiques à partir des modèles isotopiques classiquement utilisés en écologie trophique.

Les modèles de mélange couramment appliqués pour estimer des régimes alimentaires, ne tiennent pas compte de ce décalage temporel. Il en est de même pour l'équation d'inférence du niveau trophique soumise elle aussi à l'hypothèse d'équilibre isotopique, laissant supposer que les estimations de ces métriques trophiques sont probablement faussées, sans la prise en compte de  $\lambda$ . De plus,  $\lambda$  dépend d'une multitude de facteurs physiologiques, taxonomiques ou environnementaux qui impliquent des différences de temps d'intégration à l'échelle individuelle. Ce temps d'intégration est utilisé sous la forme d'« horloge

isotopique » dans les études de migration, mais demeure délaissé dans les études trophiques.

L'objectif est de quantifier le biais supposé lors de l'application des méthodes inférentielles pour les estimations de régimes alimentaires et de niveaux trophiques, afin de proposer une méthode qui tienne compte des dynamiques isotopiques existantes, pour améliorer à terme notre compréhension du fonctionnement des écosystèmes. Le sujet de cette thèse est en effet centré sur les estimations des métriques trophiques indicatrices du fonctionnement des écosystèmes. Ces métriques trophiques (régime alimentaire et niveau trophique) sont étudiées pour différentes échelles d'organisation biologique, de l'individu à la communauté. Le but est alors d'améliorer les inférences (i.e. les méthodes de déduction mathématique) qui utilisent les isotopes stables pour estimer les métriques trophiques. Plus particulièrement, cette amélioration est basée sur la dynamique d'incorporation isotopique qui décrit les mécanismes responsables de la dynamique des isotopes stables chez un organisme.

Dans une première partie, un modèle de mélange dynamique (à un élément isotopique stable) a été développé pour un individu consommant deux sources de nourriture isotopiquement distinctes, et a permis de simuler les valeurs isotopiques d'un consommateur pour lequel le régime alimentaire est forcé. Les modèles de mélanges statiques (i.e. classiques) ont ensuite été testés sur les résultats dans deux configurations différentes : le premier était instantané (snapshot) et le second était une version intégrée sur une fenêtre de temps suivant la recommandation de Phillips et al. (2014). Des scénarios de fréquence de changements de régime alimentaire, de variabilité temporelle des sources de nourriture et de différentes valeurs de  $\lambda$  ont été appliqués afin d'estimer le biais entre les modèles de mélange statiques et celui dynamique, afin d'identifier les situations critiques pour l'utilisation des méthodes statiques. Ce modèle de mélange dynamique permet de mettre en évidence un biais dans les estimations des régimes alimentaires lorsque le taux de renouvellement isotopique n'est pas pris en compte et de quantifier ce biais qui peut atteindre 50 % en fonction du métabolisme et du comportement de prédation du consommateur. De plus, nous avons estimé que la fenêtre optimale pour intégrer les valeurs isotopiques et réduire le biais, correspond à 2 fois la demi-vie isotopique. Le modèle de mélange dynamique reste la meilleure option pour obtenir des estimations plus précises, et dynamiques du régime alimentaire. Cependant un tel modèle nécessite des efforts d'échantillonnage appropriés et une estimation du taux de renouvellement isotopique. Comme les estimations du régime alimentaire diffèrent au niveau individuel lorsque l'on considère la dynamique des sources et celle des consommateurs, il y a également de potentielles implications pour les estimations de la niche trophique et du niveau trophique.

Dans une seconde partie, la métrique en question est celle du niveau trophique. Le niveau trophique et la dynamique isotopique ont été simulés via un modèle écosystémique. Ce modèle écosystémique nommé OSMOSE, possède les particularités d'être individu centré et d'avoir des propriétés trophiques émergentes. Ces propriétés trophiques sont définies par la prédation opportuniste modélisée comme processus basé sur la taille entre prédateur et proies. Dans le modèle OSMOSE, la dynamique d'incorporation isotopique a été implémentée via le modèle IsoDyn. Ce nouveau modèle IsoDyn-OSMOSE (à deux éléments isotopiques stables) permet d'obtenir des propriétés isotopiques émergentes pour les 14 espèces de poisson modélisées et d'évaluer la fiabilité de la représentation du niveau trophique estimé à partir du ratio isotopique de l'azote à l'échelle de la communauté. Le niveau trophique moyen est bien représenté par l'inférence isotopique de l'azote sous hypothèse d'équilibre, à conditions de connaître la ligne de référence ou ligne de base du réseau trophique, de connaître le facteur d'enrichissement trophique ou facteur de discrimination trophique, et leurs dynamiques au cours du temps. En d'autres termes, dans ces conditions "virtuelles" le niveau trophique issu de l'azote apporte une information similaire à celui issu des matrices de régimes alimentaires. Cette affirmation dépend des scénarios de modélisation, où : les valeurs isotopiques des proies sont constantes et le facteur de discrimination est constant et identique pour toutes les espèces, et de la parfaite connaissance des matrices de régimes alimentaires servant au calcul du niveau trophique de comparaison. Cependant une différence pouvant atteindre une unité de niveau trophique a été observée pour les top-prédateurs chez certaines espèces de poisson. La dynamique des isotopes stables n'est donc pas négligeable et l'hypothèse forte d'équilibre isotopique ne doit pas être oubliée lors de l'inférence isotopique.

Grâce à ces deux outils de modélisation mécaniste, les méthodes inférentielles ont pu être défiées et évaluées, ainsi que l'utilisation des isotopes stables comme outils en écologie trophique. L'exploration des inférences isotopiques s'est concentrée d'une part sur le régime alimentaire à l'échelle individuelle et d'autre part sur le niveau trophique à l'échelle de la communauté.



**Mots clés:** isotopes stables, écologie trophique, modélisation dynamique, taux de renouvellement, facteur de discrimination, échelles biologiques

**Keywords:** stable isotopes, trophic ecology, dynamic modelling, turnover rate, discrimination factor, biological levels



# Remerciements

**À mes encadrant.e.s :** Sébastien, Morgane et Paul

Je voudrais vous témoigner toute ma gratitude, et surtout vous remercier pour tout ce que vous avez fait pour moi pendant ces années de doctorat. Je vous remercie pour vos précieux conseils, pour votre incroyable disponibilité, pour nos échanges constructifs, pour les opportunités que vous m’avez offertes, pour ce sujet de thèse incroyablement passionnant ! Je souhaite vous témoigner mon profond respect pour tout le temps que vous avez su me consacrer, et je voudrais aussi vous remercier pour la diversité de vos personnalités qui m’a construite en tant que jeune chercheuse. Je peux aussi vous remercier pour les supers expressions “trouver les trous dans la raquette”, “les valeurs qui s’envoient en l’air”, “le coelacanthe du code” qui doivent être inscrites dans mes cahiers ! Tout simplement, merci, pour votre encadrement et bien plus.

**À mes collaborat.eur.ice.s et mes rencontres professionnelles :** (in English but not only)

I would like to thank my wonderful professional contacts. Carlos Martinez del Rio, thank you for your discussions on isotopic incorporation and your visit in France. Andrew L. Jackson, thank you for your mixing model meetings and for your invitation to Dublin. Tamsin O’Connell, thank you so much to your kindness and for your English lessons “not propose, but suggest”, thanks also for your support during Gret meeting, thesis committee and IsoEcol Conference. Andrew Parnell, thank you very much for your relevant question during my thesis committee and during the writing of our publication on DMM. Martin Kainz, thanks for the beautiful e-biking in the Austrian mountains and your interest and question on my work. Clive Trueman, thank you very so much for our short discussion at Gret meeting at Metz in France and especially our long and not finished discussion on metabolic theory and stable isotope on otolith of fishes began over IsoEcol at Gaming in Austria. Carolina Giraldo, je voudrais te remercier pour le trophic workshop à Ifremer, pour ton intérêt et ta collaboration à notre papier. Bruno Ernande, je souhaiterais te remercier pour notre super réunion OSMOSE dans le ch’nord. Stanislas Dubois, merci pour

notre rencontre à Brest, et merci beaucoup pour tous les échanges captivant qu'on a eu et pour notre papier. Je voudrais, aussi et surtout, remercier Nicolas Spilmont ; pour avoir accepté de faire parti de mon jury de thèse mais plus que ça, pour avoir faire parti de mon comité de thèse, pour m'avoir épaulée en tant que doctorante pour toutes les étapes de la thèse et pour être incroyablement attentif et à l'écoute (c'est une façon de te remercier pour les cafés partagés dans le bureau des doctorants), merci aussi d'avoir mis en avant ma contribution à la vie du labo.

**À mes rapporteur.e.s et examinat.eur.rice.s :** Merci d'avoir accepté d'évaluer mon travail de thèse, et particulièrement merci d'avoir montré un si grand intérêt à la description de mon sujet de thèse, je vous souhaite une bonne lecture !

**À mes ami.e.s et mes belles rencontres :** Mes remerciements vont à la team IsoEcol composée d' Amandine S., Margaux M-R., Noémie F., et Jenny B ; à la team du bureau des doctorants – l'open space comme on dit à la station – qui a connu différentes cohortes, et je remercie celles et ceux qui ont participé à mon quotidien caféiné, dans les potins, les rires, les coloriages et les beaux graphiques (avec plein d'autres astuces de doctorant.e synthétisées sur un poster) : Marine U., Camille D., Marvin M. et Jean-Charles P, merci aussi à l'ensemble des contractuels ou permanents, post-doctorants, enfin celles et ceux qui participent au Père Noël secret, avec qui on mange des raclettes pour embaumer la station marine ou des frites ! et dont la rencontre a débuté à Wimereux : Shagnika D. (alias Shaggy), Camille H., Émilie M., Capucine B., Florian D., Julie A., Amélie P., Solène H., Théo L., Gwendoline D., Lola D., Clotilde LQ., et Dewi L. Merci pour tous ces bons moments au travail mais aussi en dehors (merci de me laisser chanter du Céline Dion en soirée !). Sans oublier Michel & Thierry ! Merci pour votre "assistance technique" à la rigolade ! (Je trouve que ça sonne bien dit comme ça, non ?) Merci à l'ensemble de mes rencontres boulonnaises : Kelly G., Charles-André T., Julien D., Alaia M., Pierre C., Ghassen H., Geoffrey B-D., Thibaut K., mais aussi Carole P., Sophie L., François B., Eva R., Camille N., et mes supers-colocs Adri, Helena, Florie et Nico. Merci pour tous les moments de convivialité et surtout les bières à 12 degré ! (c'était pour la rime bien sûr). Merci à mes co-équipiers pour les nombreuses sessions sportives plus ou moins dangereuses (acroyoga, handball, phong long vo dao, paddle, badminton) : Eric L., Ugo D., Juliette L., Nicolas P., Vincent L., et Erik M. Un merci particulier à Erik pour avoir pris le temps de me coacher (et merci à tes poules pour les bons oeufs !). Merci aussi aux thésard.e.s de Nantes pour leur accueil, pour notre sortie au "labo" et tous nos échanges pendant mes séjours nantais avec Morgane. J'aimerais aussi remercier les copains de longue date qui continuent à me soutenir

et qui sont présents dans mes pensées : Marine C., Antoine V., Noémie P., Jezabel B. Anaïs B., Camille R., Victor B., Fannie C., Yann LG., Timothée J., Fiona B., Simon M., Lisa P., Juliette C., Louise D., Pierre I., Céline V. Arthur B., et bien évidemment Olivier B., Jérémy L., Hilaire D., Bérenger L., Mario L., Alexis P., Maud P. La liste est longue et j'oublie certainement des personnes au moment où j'écris... Ces remerciements sont à l'image de ces années de doctorat, riches et enrichissantes qui ne peuvent se résumer à un manuscrit. Merci encore pour les parties de pêche, les jeux de société, les randonnées et ces moments partagés avec vous sur la Côte d'Opale. J'aimerais remercier une seconde fois, celles et ceux qui ont marqué mon expérience boulonnaise jusqu'à la toute fin, je pense à Camille & Shaggy, Capu & Mimi, Geoff & Sophie, Vincent & Erik, Marine, Solène et Camille D.

**À ma famille :** Merci de votre soutien (tout le temps) et vos inquiétudes (parfois). Merci à mes parents, mon frère et ma sœur, d'avoir toujours cru en moi et d'avoir la patience d'écouter mes explications sur mon sujet de thèse. Un merci tout particulier à ma sœur, qui a du faire preuve de réflexion artistique sur mon sujet pour proposer sa magnifique illustration. Merci pour votre impatience de me voir rentrer à Roanne et pour nos retrouvailles qui passent toujours trop vite!

À toi qui m'a soutenue sans relâche et qui a toujours su trouver les mots pour m'encourager, pour m'aider à croire en moi et me reconforter, merci Mathieu pour tout ce que tu fais pour moi – et merci de rire à mes blagues, c'est une très belle preuve d'amour.

Et cette thèse ne serait pas ma thèse sans quelques répliques écrites par Alexandre Astier...

- Perceval : Moi la canne ça m'aide. Je visualise le caillou dans l'eau, j'ai l'impression de faire partie d'un tout, moi, le caillou, le fil, le lac, le ciel, c'est entier, vous comprenez? C'est bien fini. C'est pour ça, moi je me dis, c'est dans ces moments-là qu'on peut bien comprendre des trucs. Vous me prenez pour un con, non?
- Arthur : Pas du tout. Les poissons, eux en revanche, vous prennent certainement pour un con.

extrait issu de l'épisode *L'inspiration*, Livre IV, Kaamelott.



*Illustration de ma thèse à la peinture par Emma Ballutaud*

"The uncertainty principle had  
profound implications for the way  
in which we view the world."

---

Stephen Hawking - A Brief History  
Of Time

We're drawing old patterns in  
chain,  
It's slicing the butter real thin.  
You can't keep it longer within,  
No, talk to me, walk with me  
After all we've been through  
This crap isn't new,  
Monsters and cycles constantly  
glued  
Hold on to my words, no doubts  
occur,  
It's needless to say but...  
You're all my world  
All my world, all of my world.

---

Deluxe - My World



*À mon grand-père, papy René*



# Table des matières

<b>Laboratoire &amp; Financement</b>	<b>vii</b>
<b>Résumé étendu</b>	<b>ix</b>
<b>Remerciements</b>	<b>xv</b>
<b>Table des matières</b>	<b>xxiii</b>
<b>Table des figures</b>	<b>xxvii</b>
<b>Liste des productions scientifiques</b>	<b>xxxiii</b>
Articles de recherche . . . . .	xxxiii
Communications . . . . .	xxxiii
<b>1 Introduction générale</b>	<b>1</b>
1.1 Dynamiques des interactions trophiques et écosystèmes marins	1
1.2 Notions de base sur les isotopes stables . . . . .	3
1.3 Facteurs de confusion des métriques isotopiques . . . . .	4
1.4 Méthodes de modélisation en écologie trophique . . . . .	8
1.5 Objectifs de thèse et structure du manuscrit . . . . .	13
<b>2 Modèle de mélange et régime alimentaire</b>	<b>17</b>
Abstract . . . . .	19
2.1 Introduction . . . . .	20
2.2 Materials and methods . . . . .	24
2.2.1 Dynamic Mixing Model framework . . . . .	24
2.2.2 <i>In-silico</i> experiment and bias estimates in inferences . . . . .	27
2.2.3 Case study – Inferences on a real data set . . . . .	32
2.3 Results . . . . .	34
2.3.1 Simulations in $\delta$ -space . . . . .	34
2.3.2 Inferences in $p$ -space . . . . .	37
2.3.3 Case study . . . . .	40

2.4	Discussion . . . . .	42
2.4.1	Improvement of diet estimates implies the consideration of several dynamics . . . . .	43
2.4.2	How to estimate $\lambda$ ? . . . . .	47
2.4.3	Further uses of DMM and perspectives beyond diet reconstruction . . . . .	49
2.5	Conclusion . . . . .	51
	Supporting information . . . . .	52
	Acknowledgments . . . . .	53
<b>3</b>	<b>Modèle écosystémique et niveau trophique</b>	<b>55</b>
3.1	Introduction . . . . .	56
3.2	Matériel et méthodes . . . . .	61
3.2.1	Le modèle trophique initial . . . . .	61
3.2.2	L'incorporation isotopique dynamique . . . . .	64
3.2.3	L'implémentation d'IsoDyn au sein d'OSMOSE . . . . .	66
3.2.4	Les forçages isotopiques . . . . .	69
3.2.5	Les métriques estimées : les inférences . . . . .	72
3.3	Résultats . . . . .	75
3.3.1	Stochasticité et validation des valeurs isotopiques simulées . . . . .	76
3.3.2	Les composantes de la variabilité temporelle . . . . .	80
3.3.3	Les estimations de TL pour toutes les espèces . . . . .	88
3.4	Discussion . . . . .	93
3.4.1	Implémentation des propriétés isotopiques dans un modèle écosystémique . . . . .	94
3.4.2	Taux de renouvellement isotopique : distribution et effet du métabolisme . . . . .	97
3.4.3	Ligne de base et facteur d'enrichissement trophique : effets et recommandations . . . . .	100
3.5	Conclusion et perspectives . . . . .	103
<b>4</b>	<b>Discussion générale de thèse</b>	<b>105</b>
4.1	Les résultats marquants de l'individu à la communauté . . . . .	106
4.1.1	Chapitre 2 : modèle de mélange, individu et régime alimentaire . . . . .	107
4.1.2	Chapitre 3 : modèle écosystémique, communauté et niveau trophique . . . . .	108
4.1.3	Perspectives spécifiques aux chapitres de thèse . . . . .	109
4.2	La perspective de niche à l'échelle de la population . . . . .	112
4.3	Une vision dynamique pour l'échantillonnage et la modélisation . . . . .	114

---

<b>A Annexes du chapitre2</b>	<b>117</b>
A.1 S1-chapitre 2 . . . . .	117
A.2 S2-chapitre 2 . . . . .	119
A.3 S3-chapitre 2 . . . . .	119
<b>B Annexes du chapitre3</b>	<b>123</b>
B.1 S0-chapitre 3 . . . . .	123
B.2 S1-chapitre 3 . . . . .	157
B.2.1 The Von Bertalanffy growth model (VBGM) using either body mass or length . . . . .	157
B.2.2 Isotope dynamics . . . . .	161
B.2.3 Special case when a is lower than a thres . . . . .	162
B.3 S2-chapitre 3 . . . . .	164
B.4 S3-chapitre 3 . . . . .	168
B.5 S4-chapitre 3 . . . . .	168



# Table des figures

<p>1.1 <b>Schéma de l'évolution de la valeur isotopique d'un consommateur en milieu contrôlé, au cours du temps.</b> Le consommateur est soumis à une expérience de changement de régime alimentaire : la valeur isotopique de la nourriture est connue et constante (ligne bleue) et celle du consommateur est mesurée au cours du temps (courbe présentant plusieurs nuances de vert). La valeur isotopique au début de l'expérience (courbe en vert clair) change progressivement pour atteindre un nouvel équilibre en fin d'expérience (courbe en vert foncé) avec celle de la nourriture de l'expérimentation. L'équilibre est atteint en fin d'expérience permettant d'estimer <math>\Delta</math>. Le délai avant l'obtention de l'équilibre isotopique est fonction de <math>\lambda</math>. . . . .</p>	6
<p>2.1 <b>Flowchart representing the procedure for estimating the bias (<math>\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}</math>) generated by applying inferential methods (<math>SMM_t, SMM_{\Delta t}</math>).</b> <math>\delta_c(t)</math> is simulated with the mechanistic DMM under different scenarios of forcing diet (<math>\{\delta_{s(a)}; \delta_{s(b)}\}, \omega</math>) and <math>\lambda</math> values. In the inferential framework, <math>SMM_t</math> and <math>SMM_{\Delta t}</math> provide respectively instantaneous and integrated estimations of <math>\hat{p}_{s(a)}</math>. <math>\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}</math> is computed by comparing the output of SMMs (i.e. <math>\hat{p}_{s(a)}</math>) with the initial forced diet (i.e. <math>p_{s(a)}</math> input of the DMM). . . . .</p>	31

- 2.2 **Simulated isotopic values of consumer ( $\delta_c(t)$ ) during 500 d, for contrasted isotopic turnover rates ( $\lambda$  solid lines) and experiencing a variable diet ( $\delta_d(t)$  dashed line) resulting from one (a) or four diet-switches (b) between two food sources ( $\delta_{s(a)} = 0$  ‰;  $\delta_{s(b)} = 10$  ‰). The  $\lambda$  values were constant and low  $\lambda = 2.10^{-3} \text{ d}^{-1}$  (red), intermediate  $\lambda = 2.10^{-2} \text{ d}^{-1}$  (blue), and high  $\lambda = 2.10^{-1} \text{ d}^{-1}$  (green) corresponding to the range of values of THOMAS et CROWTHER (2015). The frequencies of diet shift are  $\omega = 0.002 \text{ d}^{-1}$  (a) and  $\omega = 0.008 \text{ d}^{-1}$  (b). The ratios  $\omega/\lambda$  were respectively 1, 0.1 and 0.01 (a) 4, 0.4 and 0.04 (b). Note that for each of the food source, the trophic discrimination factors ( $\Delta_{s(i)}$ ) were set to 1 ‰. . . . . 35**
- 2.3 **Simulated isotopic values of consumer ( $\delta_c(t)$ ) over  $T = 500 \text{ d}$ , for contrasted isotopic turnover rates (constant  $\lambda$  values in red, blue and green lines and ontogenetic  $\lambda$  in orange line) and experiencing a variable diet ( $\delta_d(t)$  in dashed dark line) resulting from four diet-switches ( $\omega = 0.008 \text{ d}^{-1}$ ) between two food sources ( $\{\delta_{s(a)}; \delta_{s(b)}\}$  in thin dashed grey lines) as simulated with Brownian trajectories. The ratios  $\omega/\lambda$  were respectively 4, 0.4 and 0.04 for constant  $\lambda$  values and ranging from 6 to 0.04 for ontogenetic  $\lambda$ . Note that for each of the food source, the trophic discrimination factors ( $\Delta_{s(i)}$ ) were set to 1 ‰. . . . . 36**
- 2.4 **Estimated contributions of source a ( $\hat{p}_{s(a)}$  solid line) to a consumer's diet compared to reference ( $p_{s(a)}$  dashed line).  $\hat{p}_{s(a)}$  are inferred from isotopic composition of consumer ( $\delta_c(t)$ ) simulated using DMM and forcing food sources ( $\delta_{s(a)}(t)$ ;  $\delta_{s(b)}(t)$ ) and  $p_{s(a)}$  over time. First row (a-c) represents  $\hat{p}_{s(a)}$  estimated instantly from the  $\text{SMM}_t$  (pink lines), second row (d-f) represents integrative estimation of  $\hat{p}_{s(a)}$  from  $\text{SMM}_{\Delta t}$  (orange lines). The reference diet ( $p_{s(a)}$ ) (turquoise dashed lines) corresponds to the forcing diet as input of DMM, at each t for  $\text{SMM}_t$  (a-c) or averaged over the time window ( $\Delta t$ ) – equated to twice the isotopic half-life (i.e.  $\Delta t = 2 \ln(2)/\lambda$  and equals 69 d for these simulations) for  $\text{SMM}_{\Delta t}$  (d-f). For  $\text{SMM}_{\Delta t}$  the  $\hat{p}_{s(a)}$  values start at the 70<sup>th</sup> day by integrating the sources over previous 69 d. The columns represent different scenarios of the experimental design :  $\omega$  was (a, d)  $0.002 \text{ d}^{-1}$  (one diet switch), (b, c, e, f)  $0.008 \text{ d}^{-1}$  (four diet switches), and the isotopic values of the food sources were (a, b, d, e) constant or, (c, f) variable. In the three scenarios  $\lambda$  is constant and set at an intermediate value ( $\lambda = 2.10^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). . . . . 38**

- 2.5 **Bias estimates for the two static approaches (SMM<sub>t</sub> and SMM<sub>Δt</sub>, pink and orange points respectively).** The estimated bias ( $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$ ) for each ratio  $\omega/\lambda$  is the result of the difference between forcing  $p_{s(a)}$  and inferred  $\hat{p}_{s(a)}$ .  $\omega/\lambda$  ratio values come from combination of  $\omega$  ( $2.10^{-4}$ ,  $1.10^{-2}$ ,  $2.10^{-2}$ ,  $3.10^{-2}$ ,  $4.10^{-2}$ ,  $5.10^{-2}$ ,  $6.10^{-2}$ ,  $7.10^{-2}$ ,  $8.10^{-2}$  d<sup>-1</sup>) with constant and intermediate  $\lambda$  value ( $2.10^{-2}$  d<sup>-1</sup>) to obtain a sequence of  $\omega/\lambda$  between 0 and 4. . . . . 39
- 2.6 **Real dataset and case study application.** Data from MARÍN-LEAL et al. (2008), considering only one stable isotope (carbon).  $\delta^{13}\text{C}$  values of the consumer (Pacific oyster) and the two main sources (phytoplankton, PhyOM and microphytobenthos, MPB) once corrected by their respective  $\Delta_{s(i)}$  (here equal to 1 ‰) and their linear interpolation between sampling dates (a). Estimated  $\lambda$  values for each sampling dates (b). Estimates of microphytobenthos contributions ( $\hat{p}_{s(MPB)}$ ) to the oyster's diet, according to different methods (c). Instantaneous SMM<sub>t</sub> is represented by pink dots at sampling date, integrated SMM<sub>Δt</sub> used averaged sources over a time window of two half-lives, and therefore estimates  $\hat{p}_{s(MPB)}$  constant over this time window. Note that with decreasing  $\lambda$ , the time window increases, resulting in longer orange bars (constant  $\hat{p}_{s(MPB)}$  estimated over a longer period). Furthermore, since the last window is a bit larger than the sampling period by 106 d, the entire period of sampling was considered.  $\hat{p}_{s(MPB)}$  is estimated through DMM for each period between sampling dates (turquoise bars). . . . . 41
- 2.7 **Decision tree of the most suitable method for estimating source proportions to the diet of one consumer considering the dynamics of  $\lambda$  and  $\delta$  values, to reduce the bias induced by the isotopic equilibrium assumption.** The diagram highlights the key aspects to be considered on the estimation of  $\lambda$ , the sampling of consumer and food source dynamics in order to determine which model can be applied (SMMs or DMMs). . . . . 45

- 3.1 **Schéma conceptuel représentant les processus du cycle de vie des super-individus dans le modèle OSMOSE (à droite) appliqué à la Manche orientale. Le processus de prédation du modèle OSMOSE implique à la fois les super-individus du modèle (considérés comme proies) et des sources de nourriture de bas niveau trophique provenant d'un forçage par le modèle biogéochimique ECO-MARS3D (à gauche).** La figure résulte de la combinaison des figures de LE GOFF et al. (2017) pour ECO-MARS3D, HALOUANI et al. (2016), HALOUANI et al. (2019) pour OSMOSE et TRAVERS-TROLET et al. (2019) pour la carte de Manche orientale. . . . . 63
- 3.2 **Schéma récapitulatif des processus (biologiques et informatiques) qui présente le couplage IsoDyn-OSMOSE pour un individu au cours d'un pas de temps OSMOSE ( $\Delta t = 1/24$  année).** Pour chaque processus biologique (encart bleu) la variable associée au super-individu  $i$  est représentée (ellipse rose). Les liens bleus et oranges montrent que le  $\delta^{15}N_{inst}$  ne tient compte que de la prédation (ligne bleue) alors que le  $\delta^{15}N$  tient compte de la prédation et de la croissance (ligne orange), il en est de même pour les variables homologues non représentées du carbone :  $\delta^{13}C_{inst}$  et  $\delta^{13}C$ . Les mortalités contiennent une boucle multipliée par 10 pour la subdivision du pas de temps. Les encarts verts symbolisent les processus informatiques liés au code en java. . . . . 70
- 3.3 **Représentation graphique en boîte à moustaches de la distribution des moyennes en  $\delta^{15}N$  des super-individus sur le dernier pas de temps de simulation ( $\Delta t = 2879$ ) pour les 10 réplicats.** 78
- 3.4 **Graphique double (dual plot) des rapports isotopiques de l'azote ( $\delta^{15}N$ ) en fonction du carbone ( $\delta^{13}C$ ) pour les valeurs simulées (moyennes des valeurs isotopiques par espèce, par année et par réplicat sur les 20 années sauvegardées) par IsoDyn-OSMOSE (a.) et pour les valeurs moyennes mesurées par KOPP et al. (2015) (b.) pour les 14 espèces de poisson.** . . . . . 79
- 3.5 **Évolutions des biomasses en tonne de poids humide des proies pour les groupes LTLs pélagiques sur une année type, utilisées comme forçages du modèle IsoDyn-OSMOSE pour la Manche orientale.** Les biomasses par pas de temps OSMOSE, résultent de la somme des biomasses par cellule de la grille spatiale. . . . . 81

3.6	<b>Représentation graphique (a.) du poids moyen en gramme (en orange) et des poids des super-individus (en gris) pour la cohorte du merlan sur 20 ans, ainsi que (b.) du taux de renouvellement isotopique moyen (en vert) en jour<sup>-1</sup> en fonction des âges entre 0.17 et 5 ans.</b> . . . . .	83
3.7	<b>Représentation graphique en log de base 10 pour les deux variables, qui correspondent au taux de renouvellement isotopique moyen (<math>\lambda</math> en j<sup>-1</sup>) par âge en fonction du poids moyen (W en g) par âge pour la cohorte de merlan.</b> L'ensemble des cercles noirs représentent les valeurs de $\lambda$ et $W_i$ pour les bancs appartenant à la cohorte entre 1 an (correspondant à l'âge seuil de von Bertalanffy pour le merlan) et 20 ans. La droite orange est une régression linéaire ajustée sur ces valeurs et les droites vertes représentent les droites théoriques exprimant la relation allométrique entre $\lambda$ et W pour l'individu moyen (en vert clair) et l'individu à la croissance maximale (en vert foncé) modélisés dans IsoDyn-OSMOSE. . . .	84
3.8	<b>Distribution des valeurs log-transformées en base 10 du taux de renouvellement isotopique (<math>\lambda</math>) moyennées par âge, en jour<sup>-1</sup> sur les 5 premiers âges (entre 0.17 et 5 ans), pour toutes les cohortes sélectionnées.</b> . . . . .	85
3.9	<b>Profils de <math>\delta^{15}\text{N}</math> en fonction de l'âge pour (a.) le merlan, la sole et la sardine (de haut en bas) entre les âges 0.17 et 5 ans.</b> Chaque courbe représente la dynamique isotopique moyenne de la cohorte de l'espèce concernée, avec en jaune la variable $\delta^{15}\text{N}$ et en bleu $\delta^{15}N_{inst}$ ainsi que les valeurs moyennes par âge des $\delta^{15}\text{N}$ de toutes les espèces HTL sur leur durée de vie et par groupes trophiques : (b.) benthique, (c.) pélagique et (d.) démersal. . . . .	87
3.10	<b>Dualité graphique entre les TLs estimés via les isotopes stables (moyenne de <math>\delta^{15}\text{N}</math> de chaque cohorte par âge : <math>TL_{\delta^{15}\text{N}}</math>) et ceux calculés dans le modèle OSMOSE via les matrices de régime alimentaire (<math>TL_{OSMOSE}</math>), (a.) pour les 14 espèces HTLs modélisées, puis (b.) pour un premier groupe d'espèces (merlan, plie, sardine, petite roussette, petit tacaud), (c.) un second groupe (morue, sole, chinchard, rouget-barbet, tacaud commun) et enfin (c.) le troisième groupe (maquereau, hareng, dragonnet, calmars) afin d'avoir le moins de chevauchement possible. La courbe théorique 1 : 1 est représentée en rouge sur l'ensemble des graphiques.</b> . . .	89
3.11	<b>Distribution en boîte à moustaches des différences entre <math>\delta^{15}\text{N}</math> et <math>\delta^{15}N_{inst}</math> moyens par âge, pour les cohortes sélectionnées pour toutes les espèces modélisées.</b> . . . . .	90

B.1	Dynamique isotopique de la sole avant âge seuil, avec efficacité de prédation maximale, pour un pas de temps $10^{-4}$ an sans seuil d'intégration numérique, et avec les valeurs des seuils testés qui sont 1, 10, 100, 50 et 20‰/dt. . . . .	167
B.2	Exemple de la distribution spatiale des diatomées en fonction de la longitude en ordonnée et la latitude en abscisse en échelle relative, pour quatre mois de l'année (janvier, avril, juillet et octobre) d'une année type. . . . .	169
B.3	Poids en gramme (à gauche) et taux de renouvellement isotopique par jour (à droite), pour les espèces indiquées sur la droite (une couleur par espèce). . . . .	170
B.4	Poids en gramme (à gauche) et taux de renouvellement isotopique par jour (à droite), pour les espèces indiquées sur la droite (une couleur par espèce). . . . .	170
B.5	Poids en gramme (à gauche) et taux de renouvellement isotopique par jour (à droite), pour les espèces indiquées sur la droite (une couleur par espèce). . . . .	171
B.6	Poids en gramme (à gauche) et taux de renouvellement isotopique par jour (à droite), pour les espèces indiquées sur la droite (une couleur par espèce). . . . .	171
B.7	Poids en gramme (à gauche) et taux de renouvellement isotopique par jour (à droite), pour les espèces indiquées sur la droite (une couleur par espèce). . . . .	172
B.8	Poids en gramme (à gauche) et taux de renouvellement isotopique par jour (à droite), pour les espèces indiquées sur la droite (une couleur par espèce). . . . .	172
B.9	Poids en gramme (à gauche) et taux de renouvellement isotopique par jour (à droite), pour les espèces indiquées sur la droite (une couleur par espèce). . . . .	173

# Liste des productions scientifiques

## Articles de recherche

**Ballutaud M.**, Drouineau H., Carassou L., Munoz G., Chevillot X., Labadie P., Budzinski H. & Lobry J. (2019). EStimating Contaminants tRansfers Over Complex food webs (ESCROC) : An innovative Bayesian method for estimating POP's biomagnification in aquatic food webs. *Science of The Total Environment*, Volume 658, Pages 638 - 649, DOI 10.1016/j.scitotenv.2018.12.058.

Lefebvre S., **Ballutaud M.**, Nuche-Pascual MT., Nahon S., Liu R., Martinez Del Rio C. (2021). Individual growth models support the quantification of isotope incorporation rate, trophic discrimination and their interactions. pre-print on *Biorxiv*. DOI 10.1101/2021.05.28.446143.

Lobry J., Mounier F., **Ballutaud M.**, Chevillot X., Gascuel D., Budzinski H., Labadie P., Drouineau H. (2022). ESCROPath, a Bayesian mixing model to quantify diets and trophic flows in aquatic food webs. *Methods in Ecology and Evolution*, Volume 13, Numéro 4, Pages 894-907, DOI 10.1111/2041-210X.13808.

**Ballutaud M.**, Travers-Trolet M., Marchal P., Dubois SF., Giraldo C., Parnell AC., Nuche-Pascual MT., Lefebvre S. (2022). Inferences to estimate consumer's diet using stable isotopes : Insights from a dynamic mixing model. *PLoS ONE*, Volume 17, Numéro 2, Pages e0263454, DOI 10.1371/journal.pone.0263454.

## Communications

Lefebvre S., **Ballutaud M.**, Martinez Del Rio C., Pecquerie L. (2019). DEB theory and stable isotope dynamics : exploring alternative ways. Sixth international symposium and thematic school on DEB theory for metabolic organization. April 8-12, Brest, France. Oral presentation.

**Ballutaud M., & Lefebvre S. (2019).** A mechanistic approach to improve the mixing - models – The use of isotopic tools in trophic ecology. International workshop ‘Journées du GRET’ (in English : ‘days of trophic ecology group’). “Inferring vs modelling trophic interactions using stable isotope ratios”. June 11-13. Metz, France. Oral presentation.

**Ballutaud M., Lefebvre S., Travers-Trolet M., Marchal P. (2019).** L’incertitude dans les méthodes d’inférences isotopiques en écologie trophique : une erreur à ne pas sous-estimer Colloque de l’Association Française d’Halieutique “Recherche halieutique et développement durable”(in english : French Fisheries Association (FFA) on "Fisheries research and sustainable development"). June 26-28, Université de Caen Basse Normandie, France. Poster presentation.

**Ballutaud M., Martinez Del Rio C., Travers-Trolet M., Lefebvre S. (2019).** Isotopic inferences need dynamic modelling : the one of the turnover rate should not be excluded. International conference CHEERS “Global changes in estuarine and coastal systems functioning : innovative approaches and assessment tools”.November 4-8. Bordeaux, France. Oral presentation.

**Ballutaud M., Travers - Trolet M., Nuche-Pascual M-T., Lefebvre S. (2020 postponed to 2021).** Inferences to estimate consumer’s diet using stable isotopes : insights from a dynamic mixing model. (Web) Conference IsoEcol 2021 “Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies”. May 19-21. Gaming, Austria. Online poster.

**Ballutaud M., Lefebvre S., Travers-Trolet M., Marchal P. (2022).** Challenging the trophic level estimates using a food-web model : a multifaceted approach. 12th International conference IsoEcol 2022 “Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies”. June 6-10. Gaming, Austria. Oral presentation.

# Introduction générale

## 1.1 Dynamiques des interactions trophiques et écosystèmes marins

Les écosystèmes marins abritent de nombreuses espèces, constituant une grande biodiversité et un ensemble de fonctions complexes qui assurent les services rendus par ces écosystèmes. La complexité de ces écosystèmes résulte de la structure de leurs communautés et notamment de leur réseau trophique (GARVEY & WHILES, 2016). Une tendance générale au déclin de la biodiversité est constatée depuis la fin du 20<sup>e</sup> siècle (PEREIRA et al., 2010) et comprendre les liens entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (BORJA et al., 2020) constitue l'un des plus grands défis des dix prochaines années. En effet les écosystèmes marins sont soumis à des pressions anthropiques croissantes et au changement climatique, ainsi qu'aux effets cumulés de leurs impacts (HALPERN et al., 2015). Face à l'impact grandissant de ces perturbations, il apparaît impératif de développer des méthodes permettant d'anticiper le devenir de ces écosystèmes afin de maintenir leur fonctionnement.

Dans un contexte de préservation des services écosystémiques, les gouvernements ont émis des directives et des stratégies de gestion. Pour être effectives, ces mesures doivent pouvoir s'appuyer sur une évaluation de l'état de l'écosystème au regard des scénarios de gestion envisagés, afin d'aider les acteurs dans

leur prise de décision (GAMMAGE & JARRE, 2021). Pour définir l'état de l'écosystème et de son fonctionnement, des indicateurs écologiques sont utilisés dont les indicateurs trophiques (SMIT et al., 2021). Ces indicateurs font appel à des métriques permettant de déduire et de quantifier des processus biologiques et écologiques. Les métriques comme l'abondance totale ou de reproducteurs d'une population, la richesse spécifique, ou le nombre d'interactions trophiques, sont des indicateurs d'état de stock, de biodiversité, de résilience d'un écosystème.

Les questions de recherche sur la structure des réseaux trophiques relèvent du domaine des réseaux écologiques, et plus particulièrement de la compréhension de la manière dont la structure des communautés et les interactions trophiques affectent le fonctionnement des écosystèmes (INGS et al., 2009). Les études sur la structure et la dynamique des réseaux trophiques sont donc essentielles pour prévoir l'effet du changement global sur la biodiversité (DUFFY et al., 2007), du niveau individuel à la communauté (KEYL & WOLFF, 2008). Pour pouvoir apporter des réponses à une gestion durable des écosystèmes marins, il est important de connaître les niches trophiques (régime alimentaire et niveau trophique) des individus, ainsi que la structure et la dynamique du réseau trophique afin de caractériser le fonctionnement d'un écosystème et de comprendre les mécanismes qui le régulent (MAUREAUD et al., 2020).

Les études du domaine de l'écologie trophique ont été facilitées par le développement de méthodes largement répandues pour mesurer l'assimilation et les transferts de matière (par exemple, l'analyse des isotopes stables naturels), et par un vaste champ d'approches numériques (par exemple, la modélisation dynamique) (BOECKLEN et al., 2011 ; MAJDI et al., 2018 ; PETHYBRIDGE et al., 2018). Le développement d'outils en écologie trophique s'explique par le fait que les interactions trophiques constituent l'un des processus majeurs du fonctionnement des écosystèmes (GARVEY & WHILES, 2016). En effet, l'étude des interactions trophiques entre les espèces permet de constituer un réseau trophique. Les réseaux trophiques renseignent sur les interactions et la structuration des communautés au sein de l'écosystème. Les études sur les interactions trophiques ont pour ambition de, 1) fournir une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes et des flux biologiques d'énergie et de matière (PETERSON & FRY, 1987), 2) enquêter sur la structure de la biocénose en déchiffrant le type de

relation entre prédateur et proie et en évaluant la stabilité des communautés (IVES & CARPENTER, 2007), et 3) prédire la réponse des écosystèmes en terme de biodiversité face aux changements globaux (DUFFY et al., 2007). Pour établir ces réseaux trophiques et leur complexité, un grand nombre de données empiriques et de techniques sont nécessaires pour élaborer des modèles trophiques.

## 1.2 Notions de base sur les isotopes stables

Les outils couramment utilisés en écologie trophique sont entre autres l'observation directe de l'activité de nourrissage, l'identification des contenus stomacaux et des fèces, l'analyse des tissus en isotopes stables, le séquençage de l'ADN, les analyses des composés comme les acides gras, le dosage des contaminants dans les tissus ou encore la modélisation (MAJDI et al., 2018). Ces outils ou techniques permettent la collecte d'un grand nombre de données pour alimenter les modèles trophiques et ainsi établir les mécanismes sous-jacents au processus de prédation, avec un intérêt conséquent et exponentiellement croissant pour les isotopes stables (PETHYBRIDGE et al., 2018). Puisque les relations trophiques ne sont pas facilement observables pour le milieu marin, le recours à des métriques issues des isotopes stables permet d'estimer les interactions prédateurs – proies. Les isotopes stables sont en effet reconnus comme étant des traceurs de processus écologiques dont la prédation (WEST et al., 2006) et sont largement employés en écologie trophique pour reconstituer des régimes alimentaires et élucider les interactions trophiques ; car les isotopes apportent une information pertinente sur l'historique de la matière organique (i.e. des processus métaboliques qui ont eu lieu) les rendant à la fois pratiques et très utiles (BOECKLEN et al., 2011).

Les isotopes stables sont des éléments chimiques (C, N, S, H et O ; pour le carbone, l'azote, le soufre, l'hydrogène et l'oxygène) qui occupent la même (*iso*) place (*topos*) dans le tableau périodique de Mendeleïev et dont le nombre de neutrons diffère pour un même élément ; leurs masses moléculaires sont donc distinctes, ce qui leur confère des propriétés différentes et explique que leurs abondances dans le milieu naturel ne soient pas identiques (FRY, 2006). C, N, S, H et O possèdent plusieurs isotopes (ou versions d'un même élément) dont les versions dites stables (i.e. non radioactives) sont naturellement présentes

dans la biosphère et mesurables par un spectromètre de masse (PETERSON & FRY, 1987). La mesure en isotope stable est un ratio de ratio comparé à un standard international qui est noté en  $\delta$  avec pour unité ‰. La valeur  $\delta$  correspond à la composition isotopique de l'échantillon étudié et mesure la quantité d'isotope lourd par rapport à son homologue léger,  $\delta$  s'exprime en fonction de  $X$  qui est  $^{13}\text{C}$  ou  $^{15}\text{N}$  et  $R$  qui est  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ou  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ , pour les cas du carbone et de l'azote (Équation 1.1). Le rapport entre isotopes lourd et léger dépend des réactions de fractionnement – où les isotopes légers réagissent cinétiquement plus vite et les isotopes lourds sont attirés par les liaisons chimiques fortes (FRY, 2006) – et la composition isotopique intègre l'historique physico-chimique de l'échantillon. Le carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) sont les isotopes les plus utilisés en écologie trophique. Leur utilisation permet d'inférer des métriques telles que le niveau trophique, le régime alimentaire, la niche trophique ou la structure d'un réseau trophique (LAYMAN et al., 2012), simplement basé sur le concept "You are what you eat (plus a few ‰)" (DeNiro & Epstein, 1976 dans DENIRO et EPSTEIN (1978)), littéralement « Vous êtes ce que vous mangez (plus quelques unités pour mille) ».

$$\delta X = \left( \frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 10^3 \quad (1.1)$$

### 1.3 Facteurs de confusion des métriques isotopiques

Le terme "plus a few ‰" (qui signifie plus quelques unités pour mille) correspond au fractionnement isotopique, ou facteur de discrimination trophique, ou encore facteur d'enrichissement en  $\delta^{15}\text{N}$  (CAUT et al., 2009; MINAGAWA & WADA, 1984; OLIVE et al., 2003), noté  $\Delta$ . Ce facteur  $\Delta$  est lié aux réactions de fractionnement entre les isotopes lourds et légers à l'échelle élémentaire et à l'acheminement isotopique à l'échelle macro-moléculaire.  $\Delta$  permet de discriminer (i.e. différencier) les valeurs de compositions isotopiques entre un consommateur et son régime alimentaire et correspond le plus souvent à un enrichissement – car il s'agit d'un incrément positif entre les différents niveaux trophiques – le long de la chaîne alimentaire (POST, 2002). À l'échelle de l'organisme  $\Delta$  résulte principalement des processus de respiration pour le  $^{13}\text{C}$  et

d'excrétion pour le  $^{15}\text{N}$ . Différents facteurs impactent la valeur de  $\Delta$  comme l'espèce, la classe taxonomique, le type de tissu prélevé, le type de nourriture et sa teneur en protéine, le statut nutritionnel ou le type d'excrétion de l'organisme étudié, ainsi que la température (CANSECO et al., 2022; McCUTCHAN et al., 2003; VANDERKLIFT & PONSARD, 2003). Cependant les estimations de  $\Delta$  sont réalisées en expériences contrôlées, aussi appelées *diet-switch experiment* (DSE, WOLF et al. (2009)) et existent en nombres limités.

D'après CAUT et al. (2009) le facteur de discrimination serait le paramètre le plus important des modèles isotopiques pouvant bouleverser les résultats et les interprétations. De plus, d'après McCUTCHAN et al. (2003) la variance autour de l'estimation de ce facteur est suffisante pour induire de l'incertitude sur celui-ci, pouvant causer une erreur importante sur les métriques trophiques. Bien souvent, une seule et unique valeur est utilisée pour  $\Delta$  en tant que paramètre d'équation, comme par exemple la valeur 3,4‰ pour l'enrichissement en  $\delta^{15}\text{N}$  issue d'une estimation moyenne de différents taxa (MINAGAWA & WADA, 1984; POST, 2002). Tous les efforts sur les estimations et toutes les méta-analyses sur  $\Delta$  sont presque vains si le processus d'incorporation isotopique n'est pas pris en compte, puisque les isotopes sont des mesures intégratrices de l'historique – notamment alimentaire – de l'organisme. Ce paramètre est donc crucial et les métriques isotopiques sont sensibles à celui-ci. Cependant, la valeur isotopique du consommateur ne reflète pas celle du régime alimentaire instantanément, mais plutôt après un délai estimé via le taux de renouvellement isotopique, nommé *isotopic turnover rate* en anglais (MARTÍNEZ DEL RIO et al., 2009), noté  $\lambda$ . Ainsi, le concept énoncé précédemment devient : Vous êtes ce que vous mangez (plus quelques unités pour mille) après un décalage temporel (Figure 1.1). En intégrant un terme de temporalité, la prise de signature isotopique par la prédation devient dynamique. Dans le concept de base, l'instantanéité supposée implique que l'hypothèse forte dans l'utilisation des isotopes stables comme indicateurs des interactions trophiques est l'hypothèse d'équilibre isotopique (OLIVE et al., 2003) entre les valeurs en isotopes du consommateur et celles de son régime alimentaire, qui résultent des valeurs en isotopes de ses proies.

Cependant, PHILLIPS et al. (2014) recommandent de prêter attention à ces facteurs isotopiques ( $\Delta$ ,  $\lambda$ ) lors de l'application des modèles de mélange, et

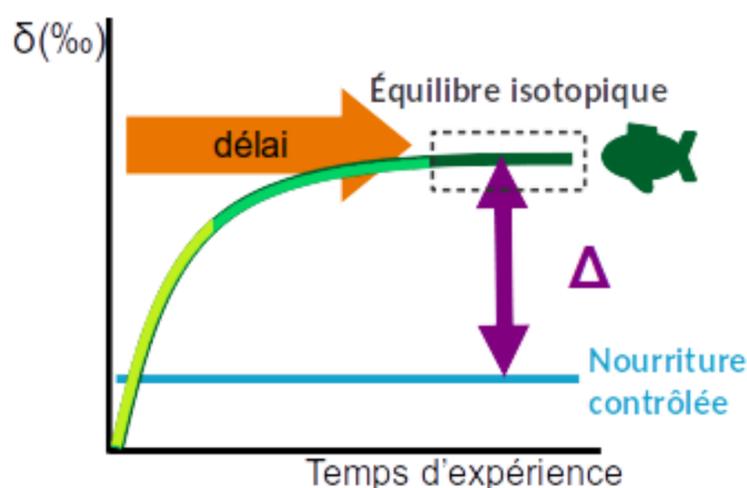


FIGURE 1.1 – Schéma de l'évolution de la valeur isotopique d'un consommateur en milieu contrôlé, au cours du temps. Le consommateur est soumis à une expérience de changement de régime alimentaire : la valeur isotopique de la nourriture est connue et constante (ligne bleue) et celle du consommateur est mesurée au cours du temps (courbe présentant plusieurs nuances de vert). La valeur isotopique au début de l'expérience (courbe en vert clair) change progressivement pour atteindre un nouvel équilibre en fin d'expérience (courbe en vert foncé) avec celle de la nourriture de l'expérimentation. L'équilibre est atteint en fin d'expérience permettant d'estimer  $\Delta$ . Le délai avant l'obtention de l'équilibre isotopique est fonction de  $\lambda$ .

surtout d'avoir une vision intégrée dans le temps qui soit en accord avec la fenêtre d'incorporation des isotopes stables par les organismes. L'estimation du taux de renouvellement isotopique ( $\lambda$ ) permet de reconstruire l'historique alimentaire d'un organisme et de suivre par exemple, le processus de migration d'une espèce ou les fluctuations saisonnières auxquelles elle est sujette. En utilisant des tissus possédant différents temps d'intégration isotopique ou en construisant une horloge isotopique à partir de  $\lambda$  (SHIPLEY et al., 2021), les isotopes stables sont capables d'apporter une description temporelle du vécu de l'organisme étudié. De plus,  $\lambda$  permet de définir le temps nécessaire pour atteindre l'équilibre isotopique (CARTER et al., 2019; PERGA & GERDEAUX, 2005). Cependant, les études d'estimation trophique à partir des isotopes stables ne quantifient que très rarement  $\lambda$  et celui-ci ne provient que d'étude expérimentale

sur des organismes juvéniles (par exemple de poisson dans HERZKA (2005)). L'utilisation de  $\lambda$  n'est appliquée, dans une large mesure, qu'aux études de migration alors que la dynamique temporelle des régimes alimentaires est tout aussi importante (BALLUTAUD et al., 2022; MARÍN-LEAL et al., 2008).

Le taux de renouvellement isotopique ( $\lambda$ ) est une fonction allométrique de la taille de l'organisme (THOMAS & CROWTHER, 2015; VANDER ZANDEN et al., 2015) ainsi que la conséquence de deux processus : la croissance et le catabolisme (FRY & ARNOLD, 1982; HARVEY et al., 2002; HESSLEIN et al., 1993). La modélisation bioénergétique permet de quantifier les impacts des différents aspects du métabolisme d'un organisme sur l'incorporation isotopique. Cette description mécaniste des processus métaboliques permet de reproduire la dynamique des isotopes stables d'un organisme, en tenant compte des changements de régime alimentaire et en s'affranchissant de l'hypothèse d'équilibre isotopique rendue responsable de la faiblesse des modèles de mélange (EMMERY et al., 2011). Toutefois, les efforts en approches numériques se sont concentrés à ce jour sur le développement de modèles de mélange de plus en plus sophistiqués mais qui ne tiennent pas compte explicitement de  $\lambda$ . Basé sur des équations linéaires simples, un modèle de mélange permet d'estimer la contribution des sources au régime alimentaire d'un consommateur (PHILLIPS & GREGG, 2003). Les améliorations sur ce type de modèle ont porté sur l'ajout d'isotope stable pour obtenir un système mathématique plus ou moins déterminé, sur la combinaison des sources alimentaires multiples (PHILLIPS et al., 2005), sur la concentration-dépendance (PHILLIPS & KOCH, 2002), sur la prise en compte des facteurs de discrimination (HEALY et al., 2018), sur le calcul de l'erreur et enfin sur l'utilisation d'un cadre Bayésien (PARNELL et al., 2013) pour tenir compte de l'incertitude des facteurs, des données, de leur variabilité (MOORE & SEMMENS, 2008) et de la propagation de l'incertitude dans le modèle. Cependant, ces modèles de mélange plus ou moins sophistiqués dépendent tous de l'hypothèse forte de l'équilibre isotopique et sont statiques dans le temps. Les hypothèses fondamentales pour appliquer ces modèles, et même ces concepts à l'ensemble des études isotopiques en écologie trophique, ne sont que très peu remises en cause (BALLUTAUD et al., 2022; LEFEBVRE & DUBOIS, 2016). L'estimation du régime alimentaire étant certainement l'un des usages des isotopes stables le plus commun, il apparaît nécessaire

d'intégrer le taux de renouvellement isotopique – dont l'importance pour rendre compte de la dynamique isotopique d'un individu est cruciale – pour améliorer les estimations des modèles de mélange (CARTER et al., 2019).

Par conséquent, bien que  $\Delta$  et  $\lambda$  soient les deux aspects critiques de la dynamique isotopique, leur estimation et la caractérisation de leur dynamique demeurent négligées (LEFEBVRE & DUBOIS, 2016; MARTÍNEZ DEL RIO et al., 2009). En d'autres termes, l'hypothèse forte de l'équilibre isotopique (illustrée Figure 1.1) avec un  $\Delta$  constant (OLIVE et al., 2003) n'est généralement pas réaliste dans les conditions naturelles (EMMERY et al., 2011). En effet,  $\Delta$  varie en fonction des espèces ou groupes taxonomiques, des tissus analysés (CAUT et al., 2009) et du type d'excrétion azotée (VANDERKLIFT & PONSARD, 2003). Par ailleurs,  $\Delta$  augmente avec la taille ou le poids d'un organisme (JACOBI et al., 2020; LEFEBVRE et al., 2021). Pourtant, cette hypothèse forte est essentielle pour déduire de manière adéquate les propriétés écologiques des réseaux trophiques à l'aide des analyses isotopiques.  $\Delta$  et  $\lambda$  sont donc primordiaux et leur évaluation – en plus d'une estimation précise – doit être considérée comme une priorité dans toute étude de la dynamique trophique basée sur les isotopes stables (ANKJÆRØ et al., 2012). Par ailleurs, l'hypothèse d'équilibre isotopique est problématique pour les modèles de mélange (HARVEY et al., 2002) mais aussi pour l'ensemble des métriques trophiques déduites des isotopes stables.

## 1.4 Méthodes de modélisation en écologie trophique

La modélisation est une technique mathématique qui vise à décrire les informations d'un système complexe tout en les résumant et en les simplifiant (PITTROFF & PEDERSEN, 2005). Un modèle de réseau trophique a pour ambition de décrire le fonctionnement d'un écosystème en explicitant les interactions entre les organismes et éventuellement avec leur environnement. De même un modèle d'incorporation isotopique décrit de façon simplifiée, mais néanmoins représentative, la dynamique temporelle des ratios isotopiques d'un organisme vivant. La représentativité d'un modèle augmente avec sa complexité – jusqu'à un certain point – rendant l'élaboration de modèles complexes ambitieuse et stimulante en écologie.

En écologie trophique, parmi les métriques les plus utilisées figurent les estimations des niveaux trophiques à partir des isotopes stables (LAYMAN et al., 2012). Le niveau trophique (TL pour *trophic level* en anglais) informe sur le positionnement relatif d'une espèce par rapport aux autres espèces au sein d'une communauté et par rapport à une ligne de référence dans l'écosystème étudié. Cette métrique permet de structurer les organismes en fonction de leurs interactions trophiques afin de les relier au fonctionnement de l'écosystème, grâce à l'établissement d'un réseau trophique. De plus, l'analyse des isotopes stables est l'une des techniques les plus utilisées pour estimer des niveaux trophiques (KJELDGAARD et al., 2021 ; PETHYBRIDGE et al., 2018). Dans ce contexte, il apparaît nécessaire de développer un cadre de travail mécaniste qui permette de tester les métriques isotopiques au regard de l'information trophique qu'elles apportent, comme ont pu le faire FLYNN et al. (2018). En effet, l'inférence actuelle ne tient pas compte de la dynamique isotopique, à l'image des travaux de JABOT et al. (2017). Cependant, JABOT et al. (2017) ont testé les métriques isotopiques à l'échelle de la communauté grâce à l'élaboration d'un cadre de travail virtuel de réseau trophique, afin de tester les hypothèses concernant l'utilisation des isotopes stables comme indicateurs de la structure des réseaux trophiques. Toutefois, le modèle de simulation de réseau trophique est un modèle de niche empirique (JABOT et al., 2017) et considère donc implicitement un état d'équilibre. De plus, les propriétés isotopiques sont implémentées via des équations linéaires de modèle de mélange statique, qui dépendent des liens trophiques déterminés en amont. Bien que ce cadre virtuel soit un très bon outil pour évaluer la performance des métriques isotopiques, il n'en reste pas moins statique et déterministe. Au contraire, FLYNN et al. (2018) ont construit un modèle de réseau trophique dont les niveaux trophiques et les valeurs isotopiques sont des propriétés émergentes du système, les mécanismes sont affectés à des groupes fonctionnels de bas niveau trophique (i.e. le phytoplancton et le zooplancton) avec une structure trophique imposée et un fractionnement isotopique identique pour l'anabolisme et le catabolisme (dont la dynamique isotopique est basée sur des équations de masse). L'utilisation des propriétés isotopiques dans ce cas de figure ne permet de tenir compte ni des hauts niveaux trophiques, ni des individus. Ces deux approches ont montré que la relation entre métriques isotopiques

et trophiques n'est pas aussi forte qu'espérée et mérite d'être explorée. Comme il n'est pas aisé de tester de manière empirique (i.e. *in situ*) la relation entre les métriques isotopiques (e.g.  $\delta^{15}\text{N}$ ) et les métriques trophiques (e.g. TL), un cadre de modélisation mécaniste (i.e. *in silico*) plus large s'avère nécessaire à l'échelle des communautés.

Le développement de modèle trophique pour étudier la structure des réseaux trophiques appartient au domaine des modèles écosystémiques ou modèles qualifiés de *end-to-end* (TRAVERS et al., 2009). Ces modèles permettent de présenter les interactions majeures entre les organismes dans un environnement donné en tenant compte des facteurs biotiques et abiotiques pouvant impacter la dynamique de l'écosystème. Parmi les modèles écosystémiques marins, trois d'entre eux ont été appliqués à de nombreux écosystèmes, il s'agit d'Ecopath (CHRISTENSEN et PAULY (1992), POLOVINA (1984), with Ecosim and Ecospace), Atlantis (FULTON et al., 2011 ; FULTON et al., 2004 ; SMITH et al., 2015) et enfin OSMOSE (SHIN & CURY, 2001, 2004 ; TRAVERS et al., 2009 ; TRAVERS-TROLET et al., 2019). Ecopath et Atlantis possèdent comme points communs d'être des modèles déterministes dont les compartiments trophiques sont construits sur des groupes fonctionnels, certains pouvant correspondre à une seule espèce. La différence s'établit sur la définition des relations prédateurs-proies, où Ecopath nécessite une matrice fixe des régimes alimentaires en entrée alors que Atlantis intègre les liens alimentaires, la sélectivité entre proies et prédateurs et la disponibilité des biomasses de proies. Néanmoins, ces deux modèles demandent une connaissance *a priori* des interactions trophiques qui repose sur l'analyse de contenus stomacaux de plus en plus couplée à une inférence isotopique (MACKINSON & DASKALOV, 2007 ; PETHYBRIDGE et al., 2018). Les matrices de régime alimentaire utilisées en entrée des modèles écosystémiques peuvent être problématiques, qu'elles soient basées sur les contenus stomacaux ou les isotopes stables, car ces matrices sont statiques. Dans le cas de l'inférence isotopique, les isotopes servent de mesures empiriques à l'inférence des matrices de régime alimentaire utilisées dans les modèles écosystémiques. Bien que des outils de plus en plus sophistiqués soient développés – comme l'utilisation de la statistique Bayésienne (PARNELL et al., 2013 ; PHILLIPS et al., 2014), ou l'ajout d'information issue de la littérature et des contenus stomacaux (HERNVANN et al., 2022) ou encore la

considération des contaminants organiques comme traceurs supplémentaires (BALLUTAUD et al., 2019) – les modèles de mélange servant à l'inférence des matrices de régime alimentaire à partir des isotopes, n'en demeurent pas moins basés sur l'état d'équilibre. Le développement des modèles de mélange est très certainement motivé par le fait que les matrices de régime alimentaire sont une source d'incertitude non négligeable dans les modèles écosystémiques (e.g. ESCROPath, LOBRY et al. (2022)). Néanmoins la donnée isotopique reste informative, mais les processus liés à la dynamique d'incorporation isotopique ne sont pas implémentés dans les modèles écosystémiques, alors que les propriétés isotopiques sont la clé pour construire des modèles écosystémiques plus précis et plus robustes (McCORMACK et al., 2019). *A contrario*, OSMOSE n'a pas besoin de fixer ou de connaître ni la matrice des régimes alimentaires, ni la structure du réseau trophique au préalable, puisque la prédation est opportuniste et repose uniquement sur la taille et l'accessibilité des proies (TRAVERS-TROLET et al., 2019). À l'échelle de l'écosystème, avec un réseau trophique émergent, dynamique et basé sur l'individu, OSMOSE est le candidat idéal pour construire un cadre de modélisation mécaniste et questionner les métriques isotopiques. Se pose alors la question de l'intégration des processus isotopiques dans OSMOSE, afin d'obtenir des propriétés isotopiques émergentes à l'échelle de la communauté.

Les modèles décrivant la dynamique isotopique sont des modèles d'incorporation isotopique basés sur les mécanismes liés au métabolisme. Initialement les modèles d'incorporation isotopique dynamique (ou dynamique d'incorporation isotopique) permettent de décrire le changement de ratio isotopique d'un consommateur effectuant ou faisant l'expérience d'un changement de régime alimentaire (*diet-switch*) (BOECKLEN et al., 2011). Le consommateur passe d'un état d'équilibre supposé avec son régime alimentaire initial, vers un nouvel état d'équilibre isotopique avec son nouveau régime alimentaire (dont la valeur en ratio isotopique est connue par contrainte expérimentale). Ce *diet-switch* induit un changement de valeur isotopique pour les tissus du consommateur, dont la vitesse d'intégration de cette nouvelle valeur isotopique – celle du nouveau régime alimentaire – dépend du métabolisme du consommateur et ainsi de son taux de renouvellement isotopique (Figure 1.1). Les modèles d'incorporation isotopique sont construits sur la base de différentes fonctions. La première fonc-

tion dépend du poids de l'organisme étudié, il s'agit du *mass-model* qui décrit la valeur isotopique d'un consommateur en fonction de sa croissance en tenant compte du métabolisme de celui-ci (FRY & ARNOLD, 1982). La seconde fonction correspond à une exponentielle décroissante et permet de décrire les changements de valeur isotopique d'un consommateur au cours du temps, il s'agit du *time-model* (TIESZEN et al., 1983). À partir du *mass-model* et en utilisant un modèle de croissance exponentielle, il est possible de décomposer ce dernier en *time-model* et ainsi, exprimer le taux de renouvellement isotopique ( $\lambda$ ) en fonction du taux de croissance et d'un taux de renouvellement métabolique constant (HESSLEIN et al., 1993). Ces modèles d'incorporation isotopique décrivent la dynamique isotopique d'un consommateur en conditions expérimentales après un changement de régime alimentaire et permettent d'estimer un  $\lambda$  constant au cours du temps, qui est le paramètre d'une fonction exponentielle décroissante. Les modèles d'incorporation isotopique correspondent à des équations différentielles de premier ordre. Le *time-model* met en évidence des estimations différentes de  $\lambda$  en fonction du type de tissu prélevé et analysé (TIESZEN et al., 1983), qui s'expliquent par le taux de renouvellement métabolique propre à chaque tissu et un acheminement isotopique différent (MACAVOY et al., 2005). De ces différences de  $\lambda$  et d'acheminement isotopique entre tissus sont nés les modèles multi-compartiments qui permettent de considérer différents réservoirs isotopiques et donc différentes équations d'incorporation isotopique (CERLING et al., 2007). Bien que les modèles multi-compartiments puissent s'adapter à plusieurs types de croissance (i.e. pas seulement la croissance exponentielle), le taux de renouvellement isotopique reste constant, la valeur isotopique du régime alimentaire doit être connue et l'équilibre isotopique atteint au cours de l'expérience (CERLING et al., 2007). Le seul modèle, à ma connaissance, qui tienne compte de n'importe quel type de croissance, qui soit basé sur les flux isotopiques liés à l'anabolisme et au catabolisme avec des fractionnements isotopiques sur ces deux flux est IsoDyn (LEFEBVRE et al., 2021). IsoDyn possède un seul compartiment correspondant à l'organisme et des variables auxiliaires décrivant les flux isotopiques liés à l'assimilation et l'excrétion (ou égestion) basés sur les principes de la bioénergie. Ce modèle permet de décrire la dynamique isotopique d'un individu en incluant un  $\lambda$  et un  $\Delta$ , tous deux dynamiques et

interconnectés (LEFEBVRE et al., 2021).

De la vision écosystémique à la vision de l'organisme vivant, il existe un écart important puisque la dynamique d'incorporation isotopique n'est pas intégrée dans les modèles de réseaux trophiques. Il existe donc un fossé entre la dynamique d'incorporation isotopique individuelle et la modélisation écosystémique des réseaux trophiques marins. Les études de réseaux trophiques impliquant les isotopes stables comme traceurs doivent refléter la nature dynamique des ratios isotopiques et ceux-ci doivent être des propriétés émergentes du système.

## 1.5 Objectifs de thèse et structure du manuscrit

L'objectif général de mon doctorat est d'améliorer l'utilisation de l'outil « isotopes stables » en écologie trophique, en intégrant leurs dynamiques à différentes échelles biologiques. L'intégration de la dynamique isotopique permet une meilleure prise en compte des processus biologiques liés à la prédation, l'assimilation et la croissance. Le développement d'un cadre de travail mécaniste permet d'intégrer les mécanismes responsables de la dynamique isotopique et ainsi d'évaluer les méthodes inférentielles classiquement appliquées en écologie trophique. Le cadre de modélisation mécaniste permet de construire un système utopique intégrant l'ensemble des processus biotique et abiotique connus afin de tester des hypothèses et des métriques (FLYNN et al., 2018). Il permet ainsi de tester les limites et de défier les méthodes actuelles, comme les estimations de niveau trophique ou de régime alimentaire à partir des ratios isotopiques.

La finalité est de pouvoir produire des métriques ou des indicateurs trophiques qui soient plus robustes et plus représentatifs de la réalité, afin d'améliorer nos connaissances sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Comme ces indicateurs reposent essentiellement sur des données empiriques et des méthodes inférentielles, il apparaît pertinent de s'intéresser aux mécanismes qui génèrent cette donnée, et d'évaluer les méthodes inférentielles qui fournissent les estimations des interactions trophiques.

Grâce à la modélisation mécaniste, je suis en capacité de questionner les hypothèses fortes des inférences actuelles et de proposer des améliorations pour certaines métriques. En effet, une approche mécaniste n'est pas seulement une

nouvelle méthode de modélisation, mais elle permet également d'inclure de nombreux processus physiologiques, biologiques et écologiques. L'intégration des processus comme mécanismes permet de créer une expérience « virtuelle » dite *in silico* afin de déterminer avec précision les estimations trophiques et les facteurs de biais dans les inférences. De ce fait, le couplage IsoDyn-OSMOSE (Chapitre 3) intégrant un modèle de mélange dynamique (*Dynamic Mixing Model*, abrégé DMM dans le Chapitre 2) permet d'opter pour une approche mécaniste afin de mieux évaluer les inférences isotopiques et la propagation de leur incertitude dans l'écosystème.

La première partie de ma thèse a été centrée sur le régime alimentaire à l'échelle individuelle, avec pour objectifs spécifiques de *i*) montrer l'impact de  $\lambda$  et de sa dynamique lors de l'application des modèles de mélange, *ii*) évaluer le biais engendré par l'application de méthodes statiques sous l'hypothèse d'équilibre isotopique et *iii*) proposer un modèle de mélange dynamique tenant compte de la dynamique de  $\lambda$  et produisant des estimations de régime alimentaire au cours du temps. Cette partie a fait l'objet d'une publication scientifique dans le journal PloS ONE et a mis en évidence que les méthodes statiques pouvaient largement être améliorées avec la considération d'une fenêtre d'intégration proportionnelle à deux fois la demi-vie isotopique, et que les plus fortes valeurs de biais dans les estimations étaient fonction du rapport entre le taux de renouvellement isotopique et la fréquence de changement de régime alimentaire. La méthode développée pour l'estimation des régimes alimentaires à l'échelle de l'individu, ainsi que les résultats majeurs obtenus constituent le **Chapitre 2**.

La seconde partie de ma thèse s'est intéressée à l'échelle de la communauté avec l'estimation du niveau trophique. L'objectif de ce chapitre était de questionner l'inférence du niveau trophique d'une espèce lorsque l'azote est utilisé comme proxy de celui-ci. Ce second travail de thèse, décrit dans le **Chapitre 3**, reprend la même démarche conceptuelle que le précédent en utilisant un cadre de travail mécaniste. Le niveau trophique étant largement utilisé pour expliquer des processus trophiques depuis l'échelle individuelle jusqu'à la communauté, il était judicieux de questionner l'inférence du niveau trophique, afin de comprendre dans quelle mesure les isotopes sont de bons indicateurs pour décrire un écosystème à partir des réseaux trophiques. Plus spécifiquement, les

objectifs étaient *i)* d’implémenter les propriétés isotopiques dans un modèle écosystémique, et *ii)* de comparer les niveaux trophiques simulés par la prédation opportuniste et ceux inférés à partir des valeurs isotopiques simulées. Dans ce chapitre, les propriétés isotopiques ont été implémentées en intégrant IsoDyn, un modèle décrivant la dynamique d’incorporation isotopique individuelle, dans OSMOSE, un modèle écosystémique individu centré dans lequel les propriétés du réseau trophique émergent d’un mécanisme de prédation opportuniste basée sur la taille des prédateurs et des proies. Ce travail correspond à l’élaboration d’un cadre de travail mécaniste permettant d’évaluer l’inférence du niveau trophique et d’explorer les facteurs induisant des différences entre les deux métriques; celle du niveau trophique estimé par la valeur en  $\delta^{15}\text{N}$  et celui provenant des matrices de régime alimentaire d’OSMOSE.

Le Chapitre 2 – en plus d’une publication scientifique – a fait l’objet d’une présentation orale lors d’une conférence internationale dont le titre était : *Isotopic inferences need dynamic modelling : the one of the turnover rate should not be excluded*, à la conférence CHEERS pour “Global changes in estuarine and coastal systems functioning : innovative approaches and assessment tools.” le 6 novembre 2019, à Bordeaux en France. Le Chapitre 3 a quant à lui était présenté oralement à la conférence internationale IsoEcol signifiant “Applications of stable isotope techniques to ecological studies”, le 7 juin 2022 à Gaming en Autriche, avec comme titre de présentation : *Challenging the trophic level estimates using a food-web model : a multifaceted approach*. À travers mes chapitres de thèse, les trois points principaux développés et présentés sont *i)* la négligence des hypothèses fortes – sans qu’elles soient remises en question – dans l’utilisation des isotopes stables en écologie trophique i.e. l’équilibre isotopique, *ii)* le manque de dynamique dans les méthodes inférentielles appliquées aux isotopes stables i.e. la prise en compte du temps d’intégration des isotopes relatif à  $\lambda$  et *iii)* l’inexistence de modèle écosystémique possédant des propriétés isotopiques émergentes.

Les travaux réalisés dans les deux parties de cette thèse présentent un grand nombre de perspectives, tant sur les forçages que sur les applications diverses. Ils ont permis de mettre en évidence l’importance de la dynamique isotopique dans les études trophiques. Le questionnement principal repose sur le taux

de renouvellement isotopique dont l'impact est bien souvent négligé, puisque l'accent est mis sur le facteur de discrimination lors des inférences de régime alimentaire ou de niveau trophique. Mes travaux, ainsi que les perspectives qui émanent de ces recherches, sont discutés et présentés dans le **Chapitre 4** de ce manuscrit.

# Les inférences isotopiques pour estimer le régime alimentaire à l'échelle individuelle

Ce chapitre de thèse est repris dans sa version originale publiée en anglais. Il s'agit d'un article scientifique disponible en accès libre, dont la citation est la suivante : « Ballutaud M, Travers-Trolet M, Marchal P, Dubois SF, Giraldo C, Parnell AC, et al. (2022) Inferences to estimate consumer's diet using stable isotopes : Insights from a dynamic mixing model. PLoS ONE 17(2) : e0263454. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0263454> »

**Résumé du chapitre (en français) :** Les isotopes stables sont utilisés en écologie trophique, comme des outils performants pour reconstruire le régime alimentaire d'une espèce animale. Les estimations des contributions des sources de nourriture au régime alimentaire nécessitent d'appliquer un modèle de mélange aux données isotopiques. Les modèles de mélange possèdent plusieurs hypothèses qui sont peu vérifiées ou totalement irréalistes, comme l'équilibre isotopique supposé entre les valeurs isotopiques du consommateur et de son régime alimentaire. Cependant, le taux de renouvellement isotopique ( $\lambda$ ) affecte la dynamique d'incorporation isotopique du consommateur, puisque celui-ci n'assimile pas immédiatement la valeur isotopique de ses sources de nourriture,

entraînant un décalage temporel entre la valeur isotopique de ses tissus et celle de son alimentation. Les modèles de mélanges actuels ne prennent pas en compte ce décalage temporel en supposant un équilibre isotopique, et ne considèrent donc pas non plus la dynamique isotopique de manière générale. Le champ de la modélisation offre la possibilité de construire un cadre de travail mécaniste afin de :

1. tester l'hypothèse forte de l'équilibre isotopique
2. évaluer le biais commis sur les estimations de régime alimentaire

lors de l'application des modèles de mélange (qualifiés de 'statiques' en opposition avec celui développé dans cet article). Pour ce travail, nous avons développé un modèle de mélange dynamique (*Dynamic Mixing Model* en anglais et abrégé DMM) pour mettre en évidence la part non négligeable de  $\lambda$  sur la dynamique isotopique du consommateur d'une part, et d'autre part pour estimer le biais induit par la négligence du décalage temporel qui résulte de  $\lambda$  dans les inférences statiques. Notre DMM est un modèle mécaniste qui permet d'inclure les dynamiques temporelles des valeurs isotopiques des sources ( $\delta_s$ ), ainsi que la fréquence de changement de régime alimentaire ( $\omega$ ) comme comportement de prédation du consommateur alternant entre différentes sources de nourriture. Les résultats obtenus montrent un biais significatif qui peut atteindre 50 % pour la méthode statique utilisant les données de manière instantanée. En d'autres termes, l'approche classique produit une estimation biaisée une fois sur deux à partir du moment où la fréquence de changement de régime alimentaire atteint ou dépasse le taux de renouvellement isotopique (i.e.  $\omega/\lambda \geq 1$ ). Cependant, ce biais peut être fortement réduit en moyennant les données isotopiques sur une fenêtre de temps proportionnelle à 2 fois la demi-vie isotopique (l'équivalent de  $\lambda$ ) pour les prendre en compte de manière intégrée. L'amélioration du régime alimentaire réside donc dans l'estimation de  $\lambda$ , soit par l'intégration des sources soit directement par l'application du DMM. Afin d'illustrer notre démarche *in silico*, le DMM a été appliqué à un cas d'étude réel et a mis en évidence les différences d'estimation du régime alimentaire. Ces différences peuvent engendrer des erreurs d'interprétation des interactions trophiques et *in fine* une mauvaise compréhension du fonctionnement des écosystèmes.

## Inferences to estimate consumer's diet using stable isotopes : insights from a dynamic mixing model

Marine Ballutaud<sup>1\*</sup>, Morgane Travers-Trolet<sup>2</sup>, Paul Marchal<sup>3</sup>, Stanislas F. Dubois<sup>4</sup>, Carolina Giraldo<sup>3</sup>, Andrew C. Parnell<sup>5</sup>, M. Teresa Nuche-Pascual<sup>1</sup>, Sébastien Lefebvre<sup>1</sup>

1 Univ. Lille, Univ. Littoral Côte d'Opale, CNRS, IRD, UMR 8187 Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, Lille, F-59000, France

2 Ifremer, Centre Atlantique, EMH, rue de l'île d'Yeu, 44300 Nantes, France

3 Ifremer, Channel and North Sea Fisheries Research Unit, 150 Quai Gambetta, F-62321, Boulogne-sur-Mer, France

4 Ifremer, DYNECO, Laboratory of Coastal Benthic Ecology, 29280, Plouzané, France

5 Hamilton Institute, Insight Centre for Data Analytics, Maynooth University, Maynooth, Co. Kildare, Ireland

\* marine.ballutaud@gmail.com

### Abstract

Stable isotope ratios are used to reconstruct animal diet in trophic ecology via mixing models. Several assumptions of stable isotope mixing models are critical, i.e. constant trophic discrimination factor and isotopic equilibrium between the consumer and its diet. The isotopic turnover rate ( $\lambda$  and its counterpart the half-life) affects the dynamics of isotopic incorporation for an organism and the isotopic equilibrium assumption :  $\lambda$  involves a time lag between the real assimilated diet and the diet estimated by mixing models at the individual scale. Current stable isotope mixing model studies consider neither this time lag nor even the dynamics of isotopic ratios in general. We developed a mechanistic framework using a dynamic mixing model (DMM) to assess the contribution of  $\lambda$  to the dynamics of isotopic incorporation and to estimate the bias induced by neglecting

the time lag in diet reconstruction in conventional static mixing models (SMMs). The DMM includes isotope dynamics of sources (denoted  $\delta_s$ ),  $\lambda$  and frequency of diet-switch ( $\omega$ ). The results showed a significant bias generated by the SMM compared to the DMM (up to 50 % of differences). This bias can be strongly reduced in SMMs by averaging the isotopic variations of the food sources over a time window equal to twice the isotopic half-life. However, the bias will persist ( $\sim 15$  %) for intermediate values of the  $\omega/\lambda$  ratio. The inferences generated using a case study highlighted that DMM enhanced estimates of consumer's diet, and this could avoid misinterpretation in ecosystem functioning, food-web structure analysis and underlying biological processes.

## 2.1 Introduction

The use of stable isotope ratios as natural recorders in biotic and abiotic molecules has provided strong support for deciphering ecological processes (WEST et al., 2006). These recorders provide an « isotopic signature » that is used to trace the origin and fate of elements (C, N, S) within the biosphere and more particularly, to inform on animal migration patterns and feeding strategies for instance (FRY, 2006). In trophic ecology, stable isotope ratios (expressed in  $\delta$  notation by convention see Table 2.1 for a list of symbols and abbreviations) of carbon, nitrogen and sulphur ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{34}\text{S}$ , respectively) enable us to reconstruct animal diets, to characterize trophic interactions (BOECKLEN et al., 2011), to estimate niche breadth (SHIPLEY & MATICH, 2020) and food-web structure (ПОТАПОВ et al., 2019). Historically, animal diets were reconstructed using stable isotope analysis based on the simple but constrained premise « You are what you eat (plus a few ‰) » (DeNiro and Epstein 1976 in (DENIRO & EPSTEIN, 1978)). It means that stable isotope ratios of one consumer ( $\delta_c$ ) resemble that of its assimilated diet ( $\delta_d$ ) which is composed of several food source signatures ( $\delta_s$ ), plus a difference corresponding to the trophic discrimination factor (noted  $\Delta^{13}\text{C}$  and  $\Delta^{15}\text{N}$  for carbon and nitrogen, respectively) (SWAN et al., 2019). Based on this premise, stable isotope mixing models are a widely used method to estimate food source proportions in the consumer's diet, knowing the incorporated  $\delta_d$  of an individual, or a group of individuals (PARNELL et al., 2013). Stable isotope

mixing models were developed based on two strong assumptions : *i*) the specific predator-prey trophic discrimination factor distribution is known and constant over time, but also its intra-population variation is smaller than the existing difference between the isotopic signatures of the food sources and, *ii*) the isotopic equilibrium is reached between  $\delta_d$  and  $\delta_c$  (PHILLIPS et al., 2014). On the one hand, the distribution of the trophic discrimination factor has been extensively studied (e.g. POST (2002), HEALY et al. (2018), McCUTCHAN et al. (2003), CAUT et al. (2009)) to limit its impact on the results of mixing models that are extremely sensitive to its value (BOND & DIAMOND, 2011 ; STOCK & SEMMENS, 2016). On the other hand, assuming an isotopic equilibrium is questionable in most cases, and probably does not occur under natural conditions (EMMERY et al., 2011 ; MACAVOY et al., 2001 ; PERGA & GERDEAUX, 2005 ; VANDER ZANDEN et al., 2015).  $\delta_c$  does not imprint  $\delta_d$  instantly, but rather after a time lag that depends on the isotopic turnover rate of the tissue considered ( $\lambda$ , CARTER et al. (2019)) itself in relation to the physiological state of the consumer (NAHON et al., 2020).  $\lambda$  is the instantaneous rate of isotopic incorporation with  $1/\lambda$  the average retention time of an element in a tissue, and  $\ln(2)/\lambda$  as its half-life ( $t_{1/2}$ , MARTÍNEZ DEL RIO et al. (2009)). To circumvent the time lag issue when using stable isotope mixing models, PHILLIPS et al. (2014) recommended adjusting the sampling window according to  $\lambda$  for a space and/or time averaged collection of potential  $\delta_s$  values incorporated by the consumer. The simple premise then becomes : You are what you eat plus a few ‰ after a time lag. However, an explicit consideration and quantification of the time lag in stable isotope-based tools is most often missing (CARTER et al., 2019).

The stable isotope ratios of an organism (primary producer or consumer) evolve more or less rapidly over time but are rarely stable. Three main factors are involved in these dynamics : the stable isotope ratios of the resources used, the proportion of these resources ultimately used to produce tissues and finally the rate of isotopic incorporation. For example, environmental fluctuations cause temporal variability in the isotopic values of marine primary producers due to changes in the nutrient availability (CLOERN et al., 2002 ; SAVOYE et al., 2003 ; THUSS et al., 2014). These dynamics may produce bias both in the interpretation in diet outputs of isotope mixing models for one consumer (LANARI et al., 2021)

and in the assessment of trophic levels in a community (POSSAMAÏ et al., 2021). Most animals move across certain areas when foraging, and/or face seasonal fluctuations in resource availability and/or experience ontogenetic diet shifts during their lifespan. For example, sperm whales change their foraging behaviour seasonally, which is expressed by seasonal isotope variations due to a change in habitat or prey (GUERRA et al., 2020). Sessile consumers such as the Pacific oyster face seasonal variations in the availability of their food sources (MARÍN-LEAL et al., 2008). Anadromous species such as Chinook salmon migrate from freshwater to marine ecosystems as juveniles and backwards as adult (HERTZ et al., 2016). Finally, time lag is proportional to  $\lambda$  and its counterpart the isotopic half-life. Recently, literature meta-analyses were conducted to explore some drivers of  $\lambda$  variations, with  $\lambda$  being estimated from mass or time models (THOMAS & CROWTHER, 2015; VANDER ZANDEN et al., 2015). These two studies showed that  $\lambda$  scales isometrically with body mass, a relationship previously predicted by CARLETON et MARTÍNEZ DEL RIO (2005), such as  $\lambda$  is inversely proportional to body mass to power the allometric coefficient. Consequently,  $\lambda$  decreases when body mass increases for a single individual over its lifespan and  $\lambda$  is on average lower for larger species. Suboptimal physiological states of consumers and diet quality are also determinants of  $\lambda$  dynamics (NAHON et al., 2020). The effects of body mass on  $\lambda$  was clearly evidenced when considering either the sole muscle tissues or the whole body, but the relationships were impaired when using plasma, liver or blood tissues (THOMAS & CROWTHER, 2015). Thus, it is expected that time lag increases with body mass and time lag can be estimated roughly over an animal's lifespan from body mass for muscle tissues and the whole body.

Most animals move across certain areas when foraging and/or over the course of their growth. To date, isotopic studies that considered  $\lambda$  explicitly in their inferences have investigated individuals migrating between isotopically distinct habitats (OPPEL & POWELL, 2010; SHIPLEY et al., 2021) and individuals exploiting seasonally available resources (GULKA et al., 2017). The combination of ontogenetic shifts, suboptimal physiological states of consumers, changes in availability and/or quality of prey resources (NAHON et al., 2020), and habitat use impact  $\delta_c$ , highlighting  $\lambda$  as a key parameter for the integration time of the incorpo-

rated  $\delta_s$ , to track animal movements and niche shifting (FRY & ARNOLD, 1982; HERTZ et al., 2016; HERZKA, 2005). An isotopic clock based on the comparative analysis of different tissues with tissue-specific isotopic turnover rates can then be constructed to estimate the time elapsed since the diet shift, provided that diet shift was not gradual but occurred at a specific time point (GUELINCKX et al., 2008; SHIPLEY et al., 2021). When shifts in diet are frequent, a simple isotopic clock cannot be applied. Given that the seasonal  $\delta_s$  variations are propagated to higher trophic levels (FLYNN et al., 2018; HARVEY et al., 2002) and that consumer foraging behaviours are dynamic over time and/or space (YEAKEE et al., 2016), it is indispensable to develop a mechanistic framework to study the impact of a changing diet on  $\delta_c$ . Following this path, YEAKEE et al. (2016) showed that the variance in isotopic niche – i.e. the distribution of isotopic values of the consumer's sources – for one consumer is systematically high, when its  $\delta_c$  is in transition phase during a diet-switch. A first attempt of a dynamic mixing model (DMM) integrating  $\lambda$  explicitly was carried out to unravel the diet of a marine suspension-feeder (MARÍN-LEAL et al., 2008). This study considered both the seasonal variability in  $\delta_s$  and the variations in  $\lambda$  of the consumer using a bioenergetic model. However, the gain in accuracy brought by this new dynamic approach relative to conventional inferential methods (i.e. the static mixing model, SMM) has not been evaluated. The dynamics of both  $\delta_d$  and  $\delta_c$  are not explicitly captured in SMMs. Therefore, estimates of diet contributions using SMM may be biased, regardless of their sensitivity to the trophic discrimination factor used (BOND & DIAMOND, 2011), and this bias should be quantified. In a dynamic context (changing habitat, seasonal source variations or prey switching), the explicit consideration of a dynamic  $\lambda$  would allow isotopic ecologists to decipher the dynamics of a consumer's diet – and thus the dynamics of trophic interactions, which are paramount to understand trophic relationships, food-web structure and ultimately ecosystem functioning (INGS et al., 2009).

Many efforts have been dedicated to enhancing stable isotope mixing models – concentration dependency (PHILLIPS & KOCH, 2002), combining sources (PHILLIPS et al., 2005), uncertainty of estimates (MOORE & SEMMENS, 2008), Bayesian framework (PARNELL et al., 2013) – but never in a dynamic context and hence,  $\lambda$  dynamics have been neglected so far. In this study, we propose to build and

evaluate a dynamic mixing model (DMM), by combining a mechanistic approach (i.e. with stable isotope dynamics) and an inferential approach (i.e. with diet back-calculation). The specific aims of this paper were *i)* to implement  $\lambda$  into a SMM (i.e. providing a DMM); *ii)* to use mechanistic simulations of  $\delta_c$  (that account for different components of temporal variability) in order to estimate food source proportions and the bias occurring when a SMM is applied rather than a DMM; *iii)* to illustrate the differences in DMM over SMM when estimating food source proportions using case-study data in an inferential framework and; *iv)* to provide recommendations when using DMMs in isotopic approaches.

## 2.2 Materials and methods

First, a dynamic mixing model (DMM) was set up and then used into an *in-silico* experiment to depict how the dynamics of several forcing variables impact *i)* the stable isotope ratios of one consumer ( $\delta_c$ ) and, *ii)* the inferences on consumer's diet (as proportion of food sources  $\hat{p}$ ). The impacts on the inference were quantified by estimating the bias among different static mixing model (SMM) methods in relation to DMM. Second, a case study based on an existing dataset was used to further highlight our findings.

### 2.2.1 Dynamic Mixing Model framework

For a given element (i.e. C, N, S), the isotopic incorporation dynamics of one consumer over time ( $\delta_c(t)$  in ‰) switching to a new constant diet with a constant isotopic turnover rate ( $\lambda$  in  $d^{-1}$ ), are classically apprehended by the first-order kinetic one-compartment time model (HESSLEIN et al., 1993; MARTÍNEZ DEL RIO et al., 2009) which is written as :

$$\delta_c(t) = \delta_c(\infty) + (\delta_c(0) - \delta_c(\infty)) \exp(-\lambda t) \quad (2.1)$$

where  $\delta_c(0)$  is the initial  $\delta_c$  value before the diet switch (at  $t = 0$ ), and  $\delta_c(\infty)$  is the  $\delta_c$  value at the asymptote (at  $t \rightarrow \infty$ ), i.e. when the consumer reaches the isotopic equilibrium with its new diet. In a dynamic framework, the evolution

of  $\delta_c$  over time is given by the derivative form of Eq (2.1) :

$$\frac{d\delta_c}{dt} = \lambda(\delta_c(\infty) - \delta_c) \quad (2.2)$$

Actually  $\delta_c(\infty)$  is the sum of two components : the isotopic value of the diet ( $\delta_d(t)$  in ‰) and the associated trophic discrimination factors ( $\Delta_{s(i)}$  in ‰).  $\delta_c(\infty)$  is variable since it depends on the dynamic diet  $\delta_d(t)$ , which corresponds to the dynamic mixture of the signature of  $S$  incorporated food sources  $i$  noted  $\delta_{s(i)}(t)$  over time.

A classical approach is to correct the  $\delta_c$  (or equivalently the sources  $\delta_s$ ) by the value of  $\Delta$ . Recently, using combined food source-specific trophic discrimination factors rather than a single and constant value for a given consumer has been shown to improve the results of trophic studies of omnivores (BASTOS et al., 2017). Then,  $\delta_d(t)$  is determined by a standard linear mixing model (PHILLIPS & GREGG, 2003) which is the weighted sum of  $\delta_{s(i)}(t)$ , each corrected of their specific  $\Delta_{s(i)}$ , and their proportions  $p_{s(i)}(t)$  to the mixture over time :

$$\delta_d(t) = \sum_{i=1}^S p_{s(i)}(t) (\delta_{s(i)}(t) + \Delta_{s(i)}) \quad (2.3)$$

The linear mixing model Eq (2.3) is classically used as a static case (i.e.  $\delta_d$  is constant and independent of time) under the assumption of isotopic equilibrium, and this configuration is hereafter named the static mixing model (SMM). The sum of  $p_{s(i)}(t)$  equals to 1 at each time step, and all sources are assumed to be identified giving :  $\sum_{i=1}^S p_{s(i)}(t) = 1$ . The dynamic mixing model (DMM) merges the time model Eq (2.2) and the linear mixing model Eq (2.3) as a first-order ordinary differential equation :

$$\frac{d\delta_c}{dt} = \lambda(t) \left( \left( \sum_{i=1}^S p_{s(i)}(t) (\delta_{s(i)}(t) + \Delta_{s(i)}) \right) - \delta_c \right) \quad (2.4)$$

where  $\lambda(t)$ ,  $\delta_{s(i)}(t)$  and  $p_{s(i)}(t)$  vary over time but  $\Delta_{s(i)}$  is constant (see Table 2.1 for notations and units). In the particular case of a constant  $\lambda$  over time, an analytical solution for Eq (2.4) exists and has been detailed by YEAKEL et al. (2016), and is composed of two terms : a first one diluting the initial value of the consumer and a second one integrating the value of the diet. However, in a full dynamic framework when  $\lambda$  varies over time, there is no analytical solution for Eq (2.4) and it is resolved numerically in this study.

TABLEAU 2.1 – List of acronyms and notations used.

Acronyms	Meaning
DMM	Dynamic mixing model
SMM	Static mixing model
SMM <sub>t</sub>	Instantaneous static mixing model
SMM <sub>Δt</sub>	Integrated static mixing model
δ-space	Isotopic space
p-space	Diet proportion space
<b>Notations</b>	<b>Definitions (units)</b>
δ <sub>c</sub> , δ <sub>d</sub> , δ <sub>s</sub>	Stable isotope ratios of consumer <i>c</i> , diet <i>d</i> and sources <i>s</i> respectively (‰)
Δ <sub>s(i)</sub>	Food source-specific trophic discrimination factors (‰)
λ	Isotopic turnover rate also named isotopic incorporation rate (d <sup>-1</sup> )
t <sub>1/2</sub>	Isotopic half-life of tissues (in d)
ω	Frequency of diet-switch (d <sup>-1</sup> )
p <sub>s</sub>	Proportion of food source <i>s</i> into diet
p̂ <sub>s</sub>	Estimated proportion of food source <i>s</i> into diet
Δt	Time window of isotopic integration (in d)
β <sub>ω</sub> λ	Bias estimation as a function of the ratio ω/λ
S	Number of food sources (2 in the <i>in-silico</i> experiment, noted <i>a</i> and <i>b</i> )
T	Simulation time (set to 500 d here)

### Computing procedure of the Dynamic Mixing Model

The dynamic mixing model (DMM, Eq (2.4)) is an ordinary differential equation expressing the isotopic value of consumer over time, and depending on forcing variables as the isotopic value of its diet and the turnover rate. Eq (2.4) does not have an analytical solution in its fully dynamic version. However, such an ordinary differential equation can be solved numerically using the package deSolve (SOETAERT et al., 2010). In order to run the numerical solver function

(named *lsoda* in *deSolve*), the specification of forcing variables and initial state are necessary. The initial state was the first isotopic value of consumer. As the numerical solver uses the integration of the Runge-Kutta family, the forcing variables must be continuous over time and not only defined for discrete sampling dates. Therefore the forcing variables are interpolated linearly using the `approxfun()` function. The DMM is coded in R language (version 4.1.2) and the entire code to reproduce all figures and to use the model is provided on GitHub (available at <https://github.com/mballutaud/isotroph/tree/master/dmm>).

### 2.2.2 *In-silico* experiment and bias estimates in inferences

Once the dynamic mixing model (DMM) is set up, the aim of the *in-silico* experiment is to evaluate the bias generated on inferences when using a static mixing model (SMM) compared to a DMM for a given forcing  $\delta_d(t)$ . The components of the variability in isotopic values of consumer  $\delta_c(t)$  (i.e. isotopic values of food sources  $\delta_{s(i)}(t)$ , source proportions to the diet  $p_{s(i)}(t)$  and isotopic turnover rate  $\lambda(t)$ ) are explicitly incorporated into the DMM to produce simulations accounting for their combined effects in a mechanistic approach.

#### Components of variability

Three temporal components of variability were identified and factorized (i.e.  $\delta_{s(i)}(t)$ ,  $p_{s(i)}(t)$  and  $\lambda(t)$ ), and implemented in the DMM Eq (2.4) as forcing variables. The trophic discrimination factor could also be a source of variability. However, for the sake of simplicity and ease of interpretation, we consider trophic discrimination factor to be constant in our *in-silico* experiment. We apply our modelling framework to atomic element C, for which the trophic discrimination factors were set to 1 ‰ for both food sources (DENIRO & EPSTEIN, 1978). The S dynamics of  $\delta_{s(i)}(t)$  are described with independent and random trajectories, each of them following a Brownian motion :

$$\delta_{s(i)}(t+1) = \delta_{s(i)}(t) + V(t) \quad (2.5)$$

$$\text{With } V(t) \sim \mathcal{N}(0, \sigma^2) \quad (2.6)$$

$\delta_{s(i)}(t+1)$  depends on its value at the previous time step ( $t$ ) plus a random value ( $V(t)$ ) that follows a centred normal law Eq (2.6) with a variance  $\sigma^2$  set here to 0.2. For two sources ( $a$  and  $b$  hereafter, with their signature over time noted respectively  $\delta_{s(a)}(t)$  and  $\delta_{s(b)}(t)$ ),  $\delta_{s(a)}(0)$  was set to 0 ‰ and  $\delta_{s(b)}(0)$  to 10 ‰. Constant isotopic values of food sources  $\{\delta_{s(a)}(t); \delta_{s(b)}(t)\}$  can be modelled by setting the variance to zero (i.e.  $\sigma^2 = 0$ ) so  $V(t)$  is null in Eq (2.5 and 2.6). The selection of Brownian motion aimed at simulating trajectories that typically mimic time variations of  $\delta_s$  in natural conditions. Some 150 trajectories were simulated for each  $\delta_{s(a)}(t)$  and  $\delta_{s(b)}(t)$  independently. When using stable isotopes mixing models,  $\delta_{s(a)}(t)$  and  $\delta_{s(b)}(t)$  must have distinct values to infer diet contributions correctly (GANNES et al., 1998; PHILLIPS et al., 2014). To prevent situations where  $\delta_{s(a)}(t)$  and  $\delta_{s(b)}(t)$  would be confounded, or where the time trajectories of  $\delta_{s(a)}(t)$  and  $\delta_{s(b)}(t)$  would cross each other, a filter was built :  $|\delta_{s(a)}(t) - \delta_{s(b)}(t)| \geq 2 \text{ ‰}$ . This filter allowed selecting randomly 100 valid trajectories among the 150 available trajectories, so to impose a minimum difference of 2 ‰ between  $\delta_{s(a)}(t)$  and  $\delta_{s(b)}(t)$  values for each  $t$  during the simulated period, noted  $T$ . For simplicity,  $p_{s(i)}(t)$  was simulated as a binary variable, switching between 0 and 1 at a frequency  $\omega$  (referred to as frequency of diet-switch) that impacts  $\delta_d(t)$ . In natural conditions, it means that consumers switch completely from one prey to another, or that the prey are mutually exclusive in foraging area. In our *in-silico* experiment,  $\omega$  alternately toggles incorporation of  $\delta_{s(a)}(t)$  and  $\delta_{s(b)}(t)$  in  $\delta_d(t)$ . The alternation between  $\delta_{s(a)}(t)$  and  $\delta_{s(b)}(t)$  is accomplished through the two distinct source proportions  $p_{s(a)}(t)$  and  $p_{s(b)}(t)$  with  $p_{s(b)}(t) = 1 - p_{s(a)}(t)$ . Eq (2.7) produces oscillated values which are limited by the round function in the R language (included in Base R package version 4.1.2) to return a binary value for  $p_{s(a)}(t)$ . Thus,  $\omega$  allows a binary changeover from  $p_{s(a)}(t) = 1$  to  $p_{s(a)}(t) = 0$  (Eq (2.7)), resulting in the incorporation of  $\delta_{s(a)}(t)$  or  $\delta_{s(b)}(t)$  in  $\delta_d(t)$  (Eq (2.8)).

$$\text{if } \sin(\pi\omega t) > 0 \begin{cases} \text{then } p_{s(a)}(t) = 1 \\ \text{else } p_{s(a)}(t) = 0 \end{cases} \quad (2.7)$$

$$\text{if } p_{s(a)}(t) = 1 \begin{cases} \text{then } \delta_d(t) = p_{s(a)}(t) (\delta_{s(a)}(t) + \Delta_{s(a)}) \\ \text{else } \delta_d(t) = (1 - p_{s(a)}(t)) (\delta_{s(b)}(t) + \Delta_{s(b)}) \end{cases} \quad (2.8)$$

The last component of variability is  $\lambda(t)$ . In our *in-silico* experiment,  $\lambda$  is either considered constant and set to different values – between  $2.10^{-3}$  and  $2.10^{-1} \text{ d}^{-1}$  based on the range of values observed in THOMAS et CROWTHER (2015) – or  $\lambda$  is considered dynamic and decreasing through time. The dynamics of  $\lambda(t)$  are mimicked using the following equation :

$$\lambda(t) = \lambda(0) \exp(-\alpha t) \quad (2.9)$$

$\lambda(t)$  represents an exponential decay over time, starting at  $\lambda(0) = 2.10^{-1} \text{ d}^{-1}$  and with  $\alpha$  set to  $0.01 \text{ d}^{-1}$  in order to cover the range of realistic  $\lambda$  values for the time period  $T$  and to approach  $1.10^{-3} \text{ d}^{-1}$  at the end of the period. For a small-growing animal,  $\lambda$  decreases with increasing of body mass (WOLF et al., 2009). Since  $\lambda$  equals the sum of catabolic turnover and mass-specific growth rate (MARTÍNEZ DEL RIO & CARLETON, 2012), then it is realistic to model the dynamics of  $\lambda$  as a decreasing exponential curve over time. This is referred to as the ontogenetic  $\lambda$  scenario hereafter, and corresponds to change in  $\lambda$  values due to the growth of an individual, through several distinct life stages such as larvae, juvenile and adult. For the sake of applicability, the DMM Eq (2.4) is adapted to  $\delta^{13}\text{C}$  with two sources  $\delta_{s(a)}(t)$  and  $\delta_{s(b)}(t)$ , each corrected by  $\Delta_{s(i)} = 1 \text{ ‰}$  in our *in-silico* experiment. The applied DMM then becomes :

$$\frac{d\delta_c}{dt} = \lambda(t) \left[ p_{s(a)}(t) (\delta_{s(a)}(t) + \Delta_{s(a)}) + (1 - p_{s(a)}(t)) (\delta_{s(b)}(t) + \Delta_{s(b)}) \right] - \delta_c \quad (2.10)$$

### Bias in inferences

When the isotopic equilibrium assumption is relaxed, inferences on diet composition using SMM may be biased. DMM in Eq (2.10) was used to simulate dynamics of  $\delta_c(t)$  when  $\{\delta_{s(a)}; \delta_{s(b)}\}$ ,  $\omega$  and  $\lambda$  are known and vary in a mechanistic framework.

From the simulated  $\delta_c(t)$  and the forcing  $\{\delta_{s(a)}(t); \delta_{s(b)}(t)\}$ ,  $\hat{p}_{s(a)}(t)$  is inferred (denoted in comparison to the forced known  $p_{s(a)}(t)$ ) through two different SMM methods (Fig 2.1). The first SMM method allows to estimate  $\hat{p}_{s(a)}$  at each  $t$  (Eq (2.11)) and is named the “instantaneous” method ( $\text{SMM}_t$ ). Following the recommendation of PHILLIPS et al. (2014), the second SMM method is the “integrated” one ( $\text{SMM}_{\Delta t}$ ), which assumes that  $\delta_c(t)$  results from the incorporation of  $\delta_a(t)$  over a period of time, and requires averaging  $\{\delta_{s(a)}(t); \delta_{s(b)}(t)\}$  over an integration time window ( $\Delta t$ ).  $\text{SMM}_{\Delta t}$  allows to calculate  $\hat{p}_{s(a)}$  which is assumed constant over  $\Delta t$ .

$$\hat{p}_{s(a)}(t) = \begin{cases} \frac{(\delta_c(t) - (\delta_{s(b)}(t) + \Delta_{s(b)}))}{((\delta_{s(a)}(t) + \Delta_{s(a)}) - (\delta_{s(b)}(t) + \Delta_{s(b)}))} & \text{for SMM}_t \\ \frac{(\delta_c(t) - (\overline{\delta_{s(b)}}(\Delta t) + \Delta_{s(b)}))}{((\overline{\delta_{s(a)}}(\Delta t) + \Delta_{s(a)}) - (\overline{\delta_{s(b)}}(\Delta t) + \Delta_{s(b)}))} & \text{for SMM}_{\Delta t} \end{cases} \quad (2.11)$$

Then, the bias ( $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$ ) of inferring diet using SMMs is computed by comparing the forced diet used as a reference  $p_{s(a)}(t)$  with the inferred one  $\hat{p}_{s(a)}(t)$  :

$$\beta_{\frac{\omega}{\lambda}} = \begin{cases} \frac{\sum_{t=0}^T |p_{s(a)}(t) - \hat{p}_{s(a)}(t)|}{T} & \text{for SMM}_t \\ \frac{\sum_{t=\Delta t}^T |p_{s(a)}(t) - \hat{p}_{s(a)}(t)|}{T - \Delta t} & \text{for SMM}_{\Delta t} \end{cases} \quad (2.12)$$

The bias is estimated by summing the absolute value of the difference between  $p_{s(a)}$  and  $\hat{p}_{s(a)}$  at each  $t$  then dividing by  $T$  for  $\text{SMM}_t$ . As for  $\text{SMM}_{\Delta t}$  the bias is also estimated by summing the absolute value of the difference between  $p_{s(a)}$  and  $\hat{p}_{s(a)}$  at each  $t$  but starting at  $\Delta t$  up to  $T$  then dividing by  $T - \Delta t$  (Eq (2.12)).  $\hat{p}_{s(a)}$  and  $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$  are presented in the section of diet proportion space, also named

$p$ -space.

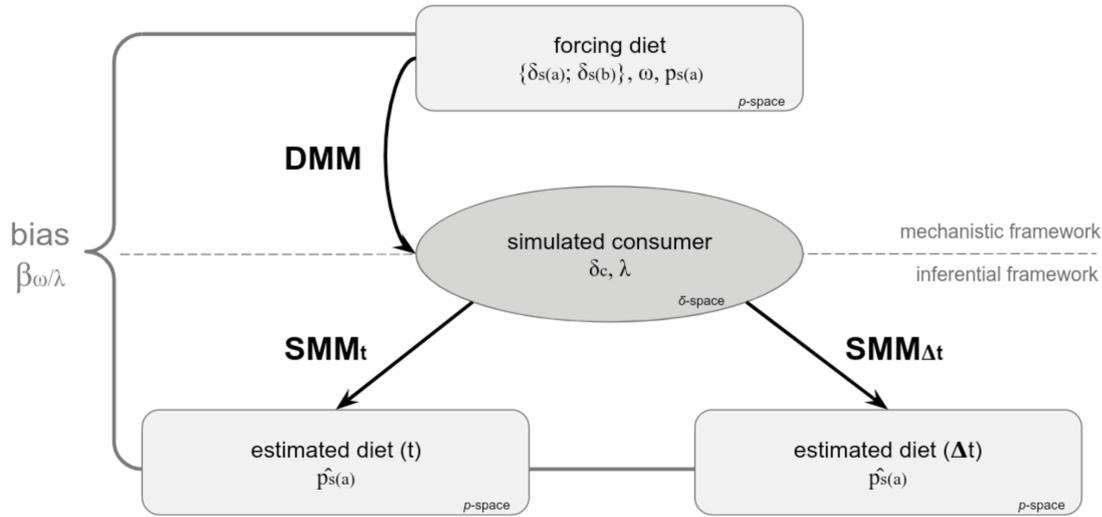


FIGURE 2.1 – Flowchart representing the procedure for estimating the bias ( $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$ ) generated by applying inferential methods (SMM<sub>t</sub>, SMM<sub>Δt</sub>).  $\delta_c(t)$  is simulated with the mechanistic DMM under different scenarios of forcing diet ( $\{\delta_{s(a)}; \delta_{s(b)}\}, \omega$ ) and  $\lambda$  values. In the inferential framework, SMM<sub>t</sub> and SMM<sub>Δt</sub> provide respectively instantaneous and integrated estimations of  $\hat{p}_{s(a)}$ .  $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$  is computed by comparing the output of SMMs (i.e.  $\hat{p}_{s(a)}$ ) with the initial forced diet (i.e.  $p_{s(a)}$  input of the DMM).

### Experimental design

The effects of the three forcing variables  $\delta_{s(i)}(t)$ ,  $p_{s(i)}(t)$  and  $\lambda(t)$  were explored in three sets of scenario of increasing complexity, using a limited number of modalities per parameter. The first set of scenarios explores effects of  $\omega$  and  $\lambda$  variabilities and involves combination of  $\omega$  values set to  $0.002 \text{ d}^{-1}$  (1 switch) or  $0.008 \text{ d}^{-1}$  (4 switches) with  $\lambda$  constant values set to  $2.10^{-3} \text{ d}^{-1}$  (low),  $2.10^{-2} \text{ d}^{-1}$  (intermediate) or  $2.10^{-1} \text{ d}^{-1}$  (high), while the stable isotope ratios of the source remain constant. Under natural conditions, it means that over a period of 500 d – corresponding to the lifespan of the consumer for example – the consumer performs an ontogenetic shift ( $\omega = 0.002 \text{ d}^{-1}$ ) or summer/winter seasonal shifts ( $\omega = 0.008 \text{ d}^{-1}$ ). The range of isotopic turnover values will vary between  $2.10^{-3} \text{ d}^{-1}$  and  $2.10^{-1} \text{ d}^{-1}$  (retrieved from THOMAS et CROWTHER (2015))

using isotopic half-life values of muscle and whole body tissues for endotherms and ectotherms species. A second set of scenarios explores the effect of considering the variability of  $\{\delta_{s(a)}; \delta_{s(b)}\}$  using Brownian trajectories in addition to the previous factors. This second set of scenarios corresponds to the seasonal or habitat isotopic variabilities displayed by the prey depending on their own resources availability (e.g. temporal variation of nutrient fluxes for primary producers). The third set of scenarios includes ontogenetic dynamics of  $\lambda$ , on top of all other components of variability. This third scenario represents the real dynamic  $\lambda$  for muscle tissue and growing animal. For each scenario, the dynamics of  $\delta_c(t)$  is simulated over  $T$  (simulation time) of 500 d with every day outputs. The different scenarios provide the simulated value of consumer over time  $\delta_c(t)$ . The simulated scenarios are presented in the stable isotopic space, a.k.a  $\delta$ -space. In the  $p$ -space, the comparison between proportions of a forced diet ( $p_{s(a)}$ ) and those estimated in the inferential framework ( $\hat{p}_{s(a)}$ ) provides some estimates of bias. Bias values were explored for different values of the  $\omega/\lambda$  ratio and different scenarios of simulated  $\delta_c(t)$ . In order to explore a potential trend of  $\beta_{\lambda}^{\omega}$ , we selected the  $\omega$  values allowing to cover the range of  $\omega/\lambda$  ratio (i.e. from 0.01 to 4) corresponding to the scenarios of the *in-silico* experiment, for intermediate  $\lambda$  value (i.e.  $2 \cdot 10^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). The first value of  $\omega/\lambda$  was set to 0.01 (different to zero, to run the solver of the DMM) and the next values were set from 0.5 to 4 with a step of 0.5. The  $\lambda$  parameter is set to ensure that  $\Delta t$  does not exceed the length of simulated period ( $T$ ).

### 2.2.3 Case study – Inferences on a real data set

Using a real dataset case study, we compared the inferences produced by the dynamic mixing model, and the instantaneous and integrated static mixing models (DMM,  $\text{SMM}_t$  and  $\text{SMM}_{\Delta t}$  respectively). To apply the three mixing models,  $\delta$  values of both putative food sources ( $\delta_{s(i)}(t)$ ) and consumer ( $\delta_c(t)$ ) are needed at several sampling times ( $t$ ) with further estimates of isotopic turnover rates ( $\lambda$ ) for DMM and  $\text{SMM}_{\Delta t}$ . Then, the contributions of each food sources ( $p_{s(i)}(t)$ ) to the diet ( $\delta_d(t)$ ) can be estimated for each method. This kind of dataset – composed of  $\delta_{s(i)}(t)$ ,  $\delta_c(t)$  and  $\lambda(t)$  trajectories – is scarce in literature

to date. MARÍN-LEAL et al. (2008) studied the trophic ecology of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in three coastal locations in NW France, over an annual survey. Marine suspension-feeders, such as oysters, typically experience environmental fluctuations and diversity in  $\delta_{s(i)}(t)$  leading to variable growth and  $\lambda$ . MARÍN-LEAL et al. (2008) suggested to determine the temporal dynamics of  $p_{s(i)}(t)$  to the diets of cultivated oysters from carbon and nitrogen isotopic values ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ), by *i*) estimating  $\lambda(t)$  with bioenergetic modelling (i.e. an estimation of the turnover rate of the whole oyster tissues through a dynamic energy budget (DEB) model), *ii*) identifying four potential food sources (and hence four  $\delta_{s(i)}(t)$  time series) in oyster's diet, and *iii*) using two scenarios of trophic discrimination factor for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ . Within the MARÍN-LEAL et al. (2008) dataset providing different locations, sampling times and food sources, we selected a subset of them according to the following criteria : *i*) distinct isotopic values of two main food sources and *ii*) values of  $\lambda$  over time. The selected dataset includes  $\delta_{s(i)}(t)$  values of marine suspended particulate organic matter (PhyOM) and microphytobenthos (MPB) (from Fig 2.2.a. in MARÍN-LEAL et al. (2008)) and  $\delta_c(t)$  values for oyster on five dates (bimonthly sampling from May 2004 to January 2005, from Fig 2.4.a. in MARÍN-LEAL et al. (2008)) corresponding to four estimates of  $\lambda$  (estimated between the sampling dates, Fig 2.5.a. from MARÍN-LEAL et al. (2008)) in a same location (BDV-N). In this case study with two food sources and one isotope, the mixing models are fully constrained and provide a unique solution of  $p_{s(i)}(t)$  for each sampling date ( $t$ ). DMM Eq (2.10),  $\text{SMM}_t$  and  $\text{SMM}_{\Delta t}$  Eq (2.11) were applied to the two main food sources and to the  $\delta^{13}\text{C}$  values with a trophic discrimination factor value set to 1 ‰ for both sources (POST, 2002), and to be in the same situation than in our *in-silico* experiment (section entitled *In-silico* experiment and bias estimates in inferences). Eq (2.11) was applied to estimate diet proportions of microphytobenthos ( $\hat{p}_{s(\text{MPB})}(t)$ ) instantaneously via  $\text{SMM}_t$  at each sampling date. For integrating source signatures over  $\Delta t$ , and therefore estimate  $\hat{p}_{s(\text{MPB})}(\Delta t)$  using  $\text{SMM}_{\Delta t}$ , linear interpolations between sampled  $\delta_{s(i)}(t)$  values were performed. In the fully dynamic case with DMM Eq (2.10), an inverse method was used to estimate  $\hat{p}_{s(\text{MPB})}(t)$ . This consists of testing all possible values of  $\hat{p}_{s(\text{MPB})}(t)$  (from 0 to 1, with a resolution of 0.01) for each period encompassed between sampling dates and keeping the one which

provided the best fit between the simulated  $\delta_c(t)$  and the sampled  $\delta_c(t)$  (with a tolerance lower than 0.2 ‰). Each time interval was considered independently by re-initializing the initial  $\delta_c(t)$  at the beginning of the period. Similarly to  $SMM_{\Delta t}$ , the trajectories of  $\delta_{s(MPB)}(t)$  and  $\delta_{s(PhyOM)}(t)$  were linearly interpolated between sampled dates to provide a dynamic signal to be implemented in the DMM at each  $t$ .

## 2.3 Results

### 2.3.1 Simulations in $\delta$ -space

The dynamic mixing model (DMM) was used to mechanistically simulate isotope dynamics of consumer ( $\delta_c(t)$ ) in  $\delta$ -space. The effects of  $\omega$  on  $\delta_c(t)$  for three given and constant values of  $\lambda$  (intermediate, high and low) and of  $\{\delta_{s(a)}; \delta_{s(b)}\}$  were analysed first. For one diet switch ( $\omega = 0.002 \text{ d}^{-1}$ , 1 switch at  $t = 0$ ) from  $\delta_d(t) = 11 \text{ ‰}$  to  $\delta_d(t) = 1 \text{ ‰}$ , the decay rate of  $\delta_c(t)$  towards isotopic equilibrium (i.e. when  $\delta_c(t)$  tends to  $\delta_d(t)$  see Eq (2.3) with  $\Delta_{s(i)} = 1 \text{ ‰}$ ) increased with higher  $\lambda$  values (Fig 2.2.a). Note that when  $\lambda$  is intermediate (blue line) or high (green line), isotopic equilibrium was reached in 250 d or 25 d respectively, while it was not the case with the lowest  $\lambda$  value (time lag larger than 500 d, red line Fig 2.2.a). When diet switches increased ( $\omega = 0.008 \text{ d}^{-1}$ , 4 switches) with alternation of  $\delta_d(t)$  between the two food sources ( $\delta_{s(a)} = 0 \text{ ‰}$  and  $\delta_{s(b)} = 10 \text{ ‰}$ ), the effect of  $\omega$  on  $\delta_c(t)$  was drastically amplified when  $\lambda$  decreased and isotopic equilibrium could never be reached for low and intermediate  $\lambda$  values (Fig 2.2.b). With the lowest  $\lambda$  value (red line Fig 2.2.b),  $\delta_c(t)$  tended stepwise towards a mid-position between the two food sources corrected by their  $\Delta_{s(i)}$  by accumulating the time lags generated by the slow isotopic turnover (Fig 2.2.b). Only for the highest  $\lambda$  value (green line Fig 2.2.b),  $\delta_c(t)$  promptly achieved the isotopic values of  $\delta_d(t)$  for both  $\omega$  regimes (Fig 2.2.a and Fig 2.2.b).

In summary, both the deviation between  $\delta_c(t)$  and  $\delta_d(t)$  time trajectories and the time lag to reach isotopic equilibrium increased as  $\lambda$  decreased. If the time lag for a given  $\lambda$  exceeds the time when the switching takes place (in our case every 125 d) then the isotopic equilibrium could never be reached. When combined in

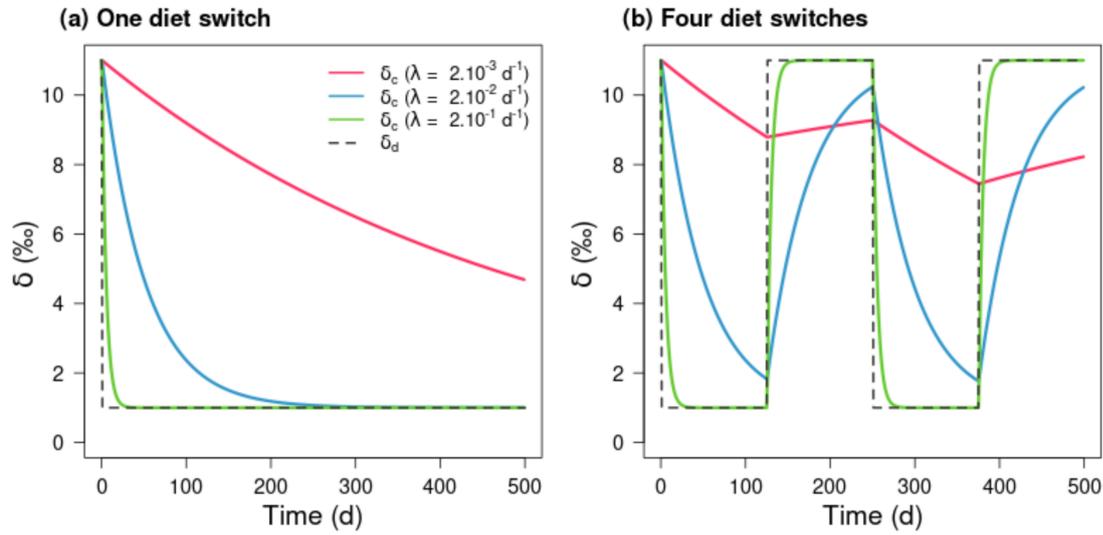


FIGURE 2.2 – Simulated isotopic values of consumer ( $\delta_c(t)$ ) during 500 d, for contrasted isotopic turnover rates ( $\lambda$  solid lines) and experiencing a variable diet ( $\delta_d(t)$  dashed line) resulting from one (a) or four diet-switches (b) between two food sources ( $\delta_{s(a)} = 0 \text{ ‰}$ ;  $\delta_{s(b)} = 10 \text{ ‰}$ ). The  $\lambda$  values were constant and low  $\lambda = 2.10^{-3} \text{ d}^{-1}$  (red), intermediate  $\lambda = 2.10^{-2} \text{ d}^{-1}$  (blue), and high  $\lambda = 2.10^{-1} \text{ d}^{-1}$  (green) corresponding to the range of values of THOMAS et CROWTHER (2015). The frequencies of diet shift are  $\omega = 0.002 \text{ d}^{-1}$  (a) and  $\omega = 0.008 \text{ d}^{-1}$  (b). The ratios  $\omega/\lambda$  were respectively 1, 0.1 and 0.01 (a) 4, 0.4 and 0.04 (b). Note that for each of the food source, the trophic discrimination factors ( $\Delta_{s(i)}$ ) were set to 1 ‰.

a single metric, the simulations showed that the higher the  $\omega/\lambda$  ratio the stronger the isotopic imbalance between  $\delta_c(t)$  and  $\delta_d(t)$ . The inclusion of variability in the values of  $\delta_{s(a)}$  and  $\delta_{s(b)}$  (using Brownian trajectories) and an ontogenetic trajectory for  $\lambda$  provided the most complex scenario, which accumulated all components of temporal variability (Fig 2.3).

When  $\lambda$  values were constant, results were quite similar to the deterministic case with four diet switches (Fig 2.2.b). However, only the highest constant  $\lambda$  value (green line Fig 2.3) captured the Brownian variability in  $\delta_c(t)$ . The ontogenetic  $\lambda$  simulation (from  $2.10^{-1} \text{ d}^{-1}$  at the beginning of the simulation to  $1.10^{-3} \text{ d}^{-1}$  at the end) brought new insights (Fig 2.3). At the juvenile stage in the first 80 d,  $\lambda$  was relatively high, so dietary switches and sources variability

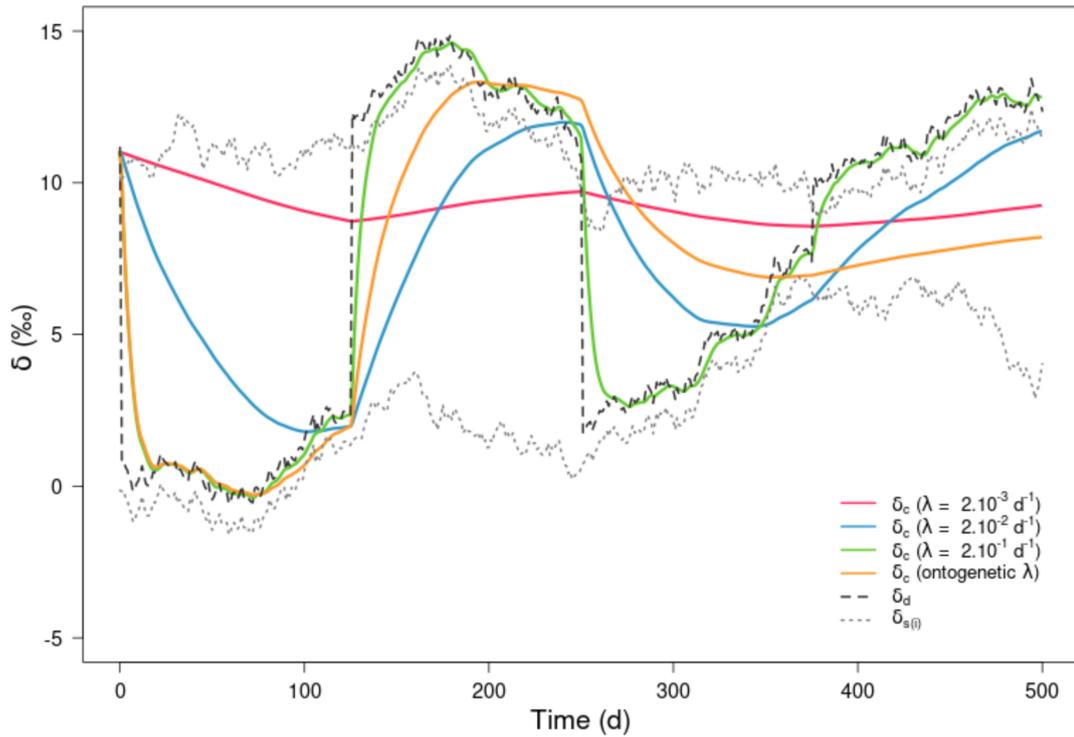


FIGURE 2.3 – Simulated isotopic values of consumer ( $\delta_c(t)$ ) over  $T = 500$  d, for contrasted isotopic turnover rates (constant  $\lambda$  values in red, blue and green lines and ontogenetic  $\lambda$  in orange line) and experiencing a variable diet ( $\delta_d(t)$  in dashed dark line) resulting from four diet-switches ( $\omega = 0.008$  d<sup>-1</sup>) between two food sources ( $\{\delta_{s(a)}; \delta_{s(b)}\}$  in thin dashed grey lines) as simulated with Brownian trajectories. The ratios  $\omega/\lambda$  were respectively 4, 0.4 and 0.04 for constant  $\lambda$  values and ranging from 6 to 0.04 for ontogenetic  $\lambda$ . Note that for each of the food source, the trophic discrimination factors ( $\Delta_{s(i)}$ ) were set to 1 ‰.

( $\delta_{s(a)}$  and  $\delta_{s(b)}$ ) were rapidly integrated in the isotopic composition of consumer ( $\delta_c$ ), leading to isotopic equilibrium achievement. As  $\lambda$  decreased, both of these features dampened, the time lag increased sharply and  $\delta_c$  no longer reflected either the diet switch or  $\delta_s$  values. The isotopic equilibrium could therefore not be reached. At the end of the simulation, changes in the isotopic values of the consumer are so small that variations in the sources are no longer noticeable due to a very slow turnover rate. These patterns remain valid for different Brownian trajectories of food sources isotopic values (S1 Appendix).

### 2.3.2 Inferences in $p$ -space

Contributions of the two food sources ( $\delta_{s(a)}; \delta_{s(b)}$ ) to the diet ( $\hat{p}_{s(a)}; \hat{p}_{s(b)}$ ) of a consumer ( $\delta_c(t)$ ) were inferred following the two methods of static mixing model (SMM<sub>t</sub> and SMM <sub>$\Delta t$</sub> ) using the previous simulations of  $\delta_c(t)$  derived from the dynamic mixing model (DMM). Here, only  $\hat{p}_{s(a)}$  estimates are presented, since the sum of proportions equated to 1. The  $p_{s(a)}$  proportions used as reference were the ones used to force the diet in the DMM simulations. However, it should be reminded that forced  $p_{s(a)}$  were averaged over a time window ( $\Delta t$ ) for SMM <sub>$\Delta t$</sub> . Different  $\Delta t$  proportional to the half-life (noted  $t_{1/2}$ ) were tested to account for the incorporation of  $\delta_d(t)$  into  $\delta_c(t)$  and a  $\Delta t$  of twice the half-life ( $\Delta t = 2 t_{1/2}$  and  $t_{1/2} = \ln(2)/\lambda$ ) was evidenced as the best compromise (see S2 Appendix).

$p_{s(a)}$  differed from  $\hat{p}_{s(a)}$  in SMM<sub>t</sub> approaches (Fig 2.4.a-c), and this difference drastically increased as  $\omega$  increased and  $\delta_{s(a)}$  varied (Fig 2.4.a-c). For one diet switch and constant source isotopic values ( $\delta_{s(a)}; \delta_{s(b)}$ ) (Fig 2.4.a),  $\hat{p}_{s(a)}$  of SMM<sub>t</sub> were equal to the  $p_{s(a)}$  after 250 d of simulation when the isotopic equilibrium was reached in  $\delta$ -space ( $\delta_c(t)$  is given in Fig 2.2.a). When  $\omega$  increased the four inferred diet switches  $\hat{p}_{s(a)}$  were never equal to  $p_{s(a)}$  (Fig 2.4.b) and further  $\hat{p}_{s(a)}$  was sometimes out of the diet proportion space (i.e. smaller than 0 or higher than 1) in the Brownian scenario (Fig 2.4.c). This corresponds to situation where the consumer isotopic signature is lower than both source signatures corrected by their  $\Delta_{s(i)}$  (e.g. between  $t = 350$  d and  $t = 390$  d on Fig 2.3) due to incorporation time of  $\delta_{s(a)}$ . As for the SMM <sub>$\Delta t$</sub> , the differences between  $\hat{p}_{s(a)}$  and  $p_{s(a)}$  were significantly reduced compared to SMM<sub>t</sub> (Fig 2.4.d-f). In addition, the improvement in the Brownian scenario circumvents the issue of being outside the  $p$ -space (Fig 2.4.f). Taking into account  $\lambda$  via the SMM <sub>$\Delta t$</sub>  attenuated the effect of time lag resulting from the isotopic equilibrium assumption being at fault and more reliable dietary estimates of  $\hat{p}_{s(a)}$  values were then obtained.

The bias ( $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$ ) estimates between SMMs and the DMM were provided for a wide range of  $\omega/\lambda$  ratios (Fig 2.5). Although a given  $\omega/\lambda$  ratio can originate from different combinations of  $\omega$  and  $\lambda$ , such combinations were tested and provided similar bias value (S3 Appendix). The shapes of the bias patterns were very different between the two SMM methods (SMM<sub>t</sub> and SMM <sub>$\Delta t$</sub> ). The bias for the

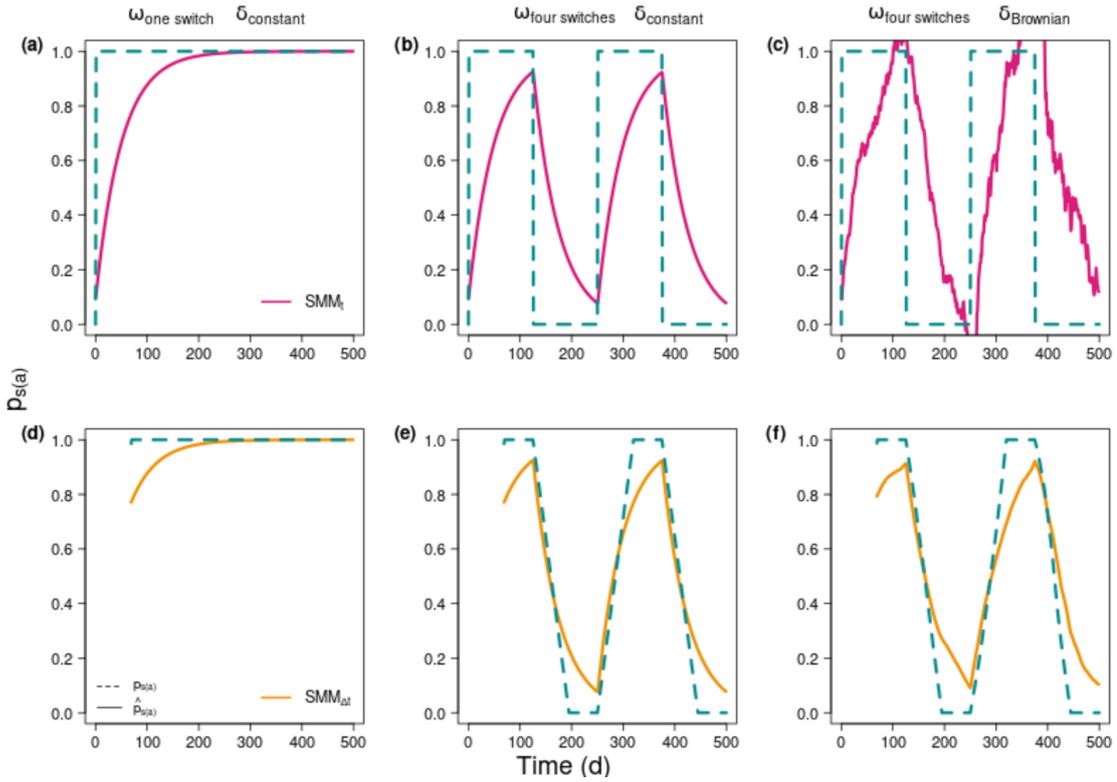


FIGURE 2.4 – Estimated contributions of source  $a$  ( $\hat{p}_{s(a)}$  solid line) to a consumer's diet compared to reference ( $p_{s(a)}$  dashed line).  $\hat{p}_{s(a)}$  are inferred from isotopic composition of consumer ( $\delta_c(t)$ ) simulated using DMM and forcing food sources ( $\delta_{s(a)}(t)$ ;  $\delta_{s(b)}(t)$  and  $p_{s(a)}$ ) over time. First row (a-c) represents  $\hat{p}_{s(a)}$  estimated instantly from the  $SMM_t$  (pink lines), second row (d-f) represents integrative estimation of  $\hat{p}_{s(a)}$  from  $SMM_{\Delta t}$  (orange lines). The reference diet ( $p_{s(a)}$ ) (turquoise dashed lines) corresponds to the forcing diet as input of DMM, at each  $t$  for  $SMM_t$  (a-c) or averaged over the time window ( $\Delta t$ ) – equated to twice the isotopic half-life (i.e.  $\Delta t = 2 \ln(2)/\lambda$  and equals 69 d for these simulations) for  $SMM_{\Delta t}$  (d-f). For  $SMM_{\Delta t}$  the  $\hat{p}_{s(a)}$  values start at the 70<sup>th</sup> day by integrating the sources over previous 69 d. The columns represent different scenarios of the experimental design :  $\omega$  was (a, d)  $0.002 \text{ d}^{-1}$  (one diet switch), (b, c, e, f)  $0.008 \text{ d}^{-1}$  (four diet switches), and the isotopic values of the food sources were (a, b, d, e) constant or, (c, f) variable. In the three scenarios  $\lambda$  is constant and set at an intermediate value ( $\lambda = 2.10^{-2} \text{ d}^{-1}$ ).

$SMM_t$  (Fig 2.5, pink curve) sharply increased as the  $\omega/\lambda$  ratio increased, and rapidly reached a plateau for  $\omega/\lambda = 1$ . Exploration of  $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$  across independent values of  $\omega$  and  $\lambda$  confirmed that the bias increased either when  $\omega$  increased or

when  $\lambda$  decreased (S3 Appendix). For  $\text{SMM}_{\Delta t}$  (Fig 2.5, orange points), the bias increased with the  $\omega/\lambda$  ratio until a maximum at  $\omega/\lambda = 0.5$  and then decreased towards a slightly positive asymptote (such as an uni-modal curve with mode 0.5 and maximum bias close to 15%). The Brownian trajectories lead to a small deviation in the bias (Fig 2.5), which increased in low  $\lambda$  conditions for the same  $\omega/\lambda$  ratio (S3 Appendix). Although the  $\text{SMM}_{\Delta t}$  was not totally dynamic and the bias was not null, the simple integration of  $\lambda$  greatly improved the  $\hat{p}_{s(a)}$  estimates leading to a decrease in the bias ( $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$ ) calculation. Finally, note that the variance of values around the mean decreased when  $\omega/\lambda$  increased for the two SMM methods.

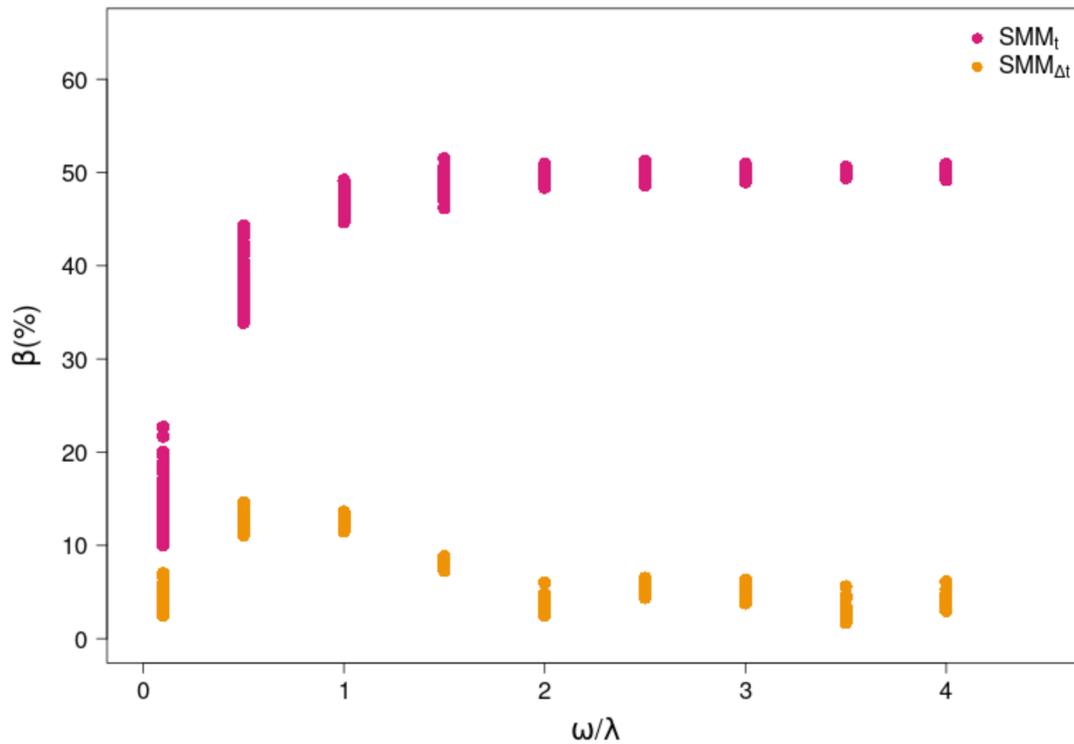


FIGURE 2.5 – Bias estimates for the two static approaches ( $\text{SMM}_t$  and  $\text{SMM}_{\Delta t}$ , pink and orange points respectively). The estimated bias ( $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$ ) for each ratio  $\omega/\lambda$  is the result of the difference between forcing  $p_{s(a)}$  and inferred  $\hat{p}_{s(a)}$ .  $\omega/\lambda$  ratio values come from combination of  $\omega$  ( $2 \cdot 10^{-4}$ ,  $1 \cdot 10^{-2}$ ,  $2 \cdot 10^{-2}$ ,  $3 \cdot 10^{-2}$ ,  $4 \cdot 10^{-2}$ ,  $5 \cdot 10^{-2}$ ,  $6 \cdot 10^{-2}$ ,  $7 \cdot 10^{-2}$ ,  $8 \cdot 10^{-2}$   $\text{d}^{-1}$ ) with constant and intermediate  $\lambda$  value ( $2 \cdot 10^{-2}$   $\text{d}^{-1}$ ) to obtain a sequence of  $\omega/\lambda$  between 0 and 4.

### 2.3.3 Case study

Data from MARÍN-LEAL et al. (2008) were used as a case study to contrast the estimates of source proportion to the diet obtained with the three methods :  $SMM_t$ ,  $SMM_{\Delta t}$  and DMM. In this dataset, there were two food sources, the  $\delta^{13}C$  values of which varied over time : particulate organic matter (PhyOM) and microphytobenthos (MPB). The  $\delta^{13}C$  values of PhyOM fluctuated between -19 ‰ and -22 ‰ (once corrected by  $\Delta_s(PhyOM) = 1$  ‰). The  $\delta^{13}C$  values of MPB decreased over time from -14 ‰ to -20 ‰ (once corrected by  $\Delta_s(MPB) = 1$  ‰), with fluctuations (Fig 2.6.a). Isotopic values of both food sources ( $\delta_s$ ) were distinct except for the last sampling date where the  $\Delta_s$ -corrected value of MPB decreased and approached the  $\Delta_s$ -corrected value of PhyOM (at approximately -20 ‰, i.e. at  $t = 240$  d  $\delta_{s(MPB)} = -19.82$  ‰ and  $\delta_{s(PhyOM)} = -20.31$  ‰). The consumer (i.e. oyster)  $\delta^{13}C$  values displayed low variability through time, with an initial 1 ‰ decrease then followed by steady values around -19 ‰. Oyster  $\lambda$  estimates decreased over time, from  $0.027$  d<sup>-1</sup> to  $0.004$  d<sup>-1</sup>. It is worth noticing that the  $\delta^{13}C$  value of the consumer was outside the isotopic polygon of the two food sources at the last sampling date. Then,  $SMM_t$  could not be applied at this last point (this is a requirement of stable isotope mixing models) and only  $SMM_{\Delta t}$  and DMM could provide  $\hat{p}_{s(MPB)}$  estimates.

The three mixing models produced different diet estimates (Fig 2.6.c). Although the  $SMM_{\Delta t}$  and DMM methods gave similar increasing trends, the ranges were different (less pronounced for the integrated  $SMM_{\Delta t}$ ). Estimated  $\hat{p}_{s(MPB)}$  varies from 0.25 to 0.34 for  $SMM_{\Delta t}$  and from 0.13 to 1 for DMM over the four periods. For  $SMM_t$ , estimations of  $\hat{p}_{s(MPB)}$  fluctuated between 0.42 and 0.11 without a clear pattern. In this case,  $\hat{p}_{s(MPB)}$  were only the result of the  $\delta^{13}C$  values of the consumer within the polygon of the  $\delta^{13}C$  values of the food sources. For  $SMM_{\Delta t}$ , the integration time window (i.e. equal to twice the half-life) had a buffering effect on the estimates and dampened the variability of the  $\hat{p}_{s(MPB)}$  estimates between the different periods, which results from  $\lambda$  decreasing over time. DMM was able to reproduce the trajectories of the oyster  $\delta_c(t)$  adequately by tuning  $\hat{p}_{s(MPB)}$ ; i.e. simulated  $\delta_c(t)$  were similar to sampled  $\delta_c(t)$  except for the last sampling point where the best DMM estimate of  $\delta_c(t)$  was at 0.27 ‰

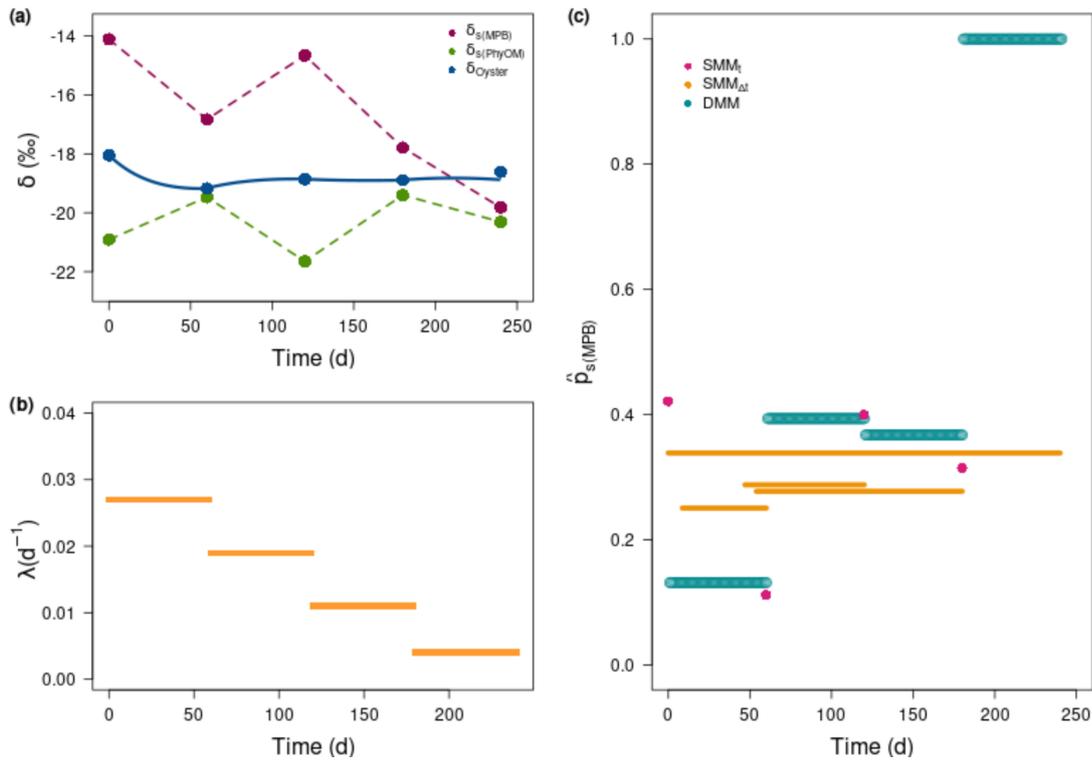


FIGURE 2.6 – **Real dataset and case study application.** Data from MARÍN-LEAL et al. (2008), considering only one stable isotope (carbon).  $\delta^{13}\text{C}$  values of the consumer (Pacific oyster) and the two main sources (phytoplankton, PhyOM and microphytobenthos, MPB) once corrected by their respective  $\Delta_{s(i)}$  (here equal to 1 ‰) and their linear interpolation between sampling dates (a). Estimated  $\lambda$  values for each sampling dates (b). Estimates of microphytobenthos contributions ( $\hat{p}_{s(MPB)}$ ) to the oyster’s diet, according to different methods (c). Instantaneous  $SMM_t$  is represented by pink dots at sampling date, integrated  $SMM_{\Delta t}$  used averaged sources over a time window of two half-lives, and therefore estimates  $\hat{p}_{s(MPB)}$  constant over this time window. Note that with decreasing  $\lambda$ , the time window increases, resulting in longer orange bars (constant  $\hat{p}_{s(MPB)}$  estimated over a longer period). Furthermore, since the last window is a bit larger than the sampling period by 106 d, the entire period of sampling was considered.  $\hat{p}_{s(MPB)}$  is estimated through DMM for each period between sampling dates (turquoise bars).

below the observed one. Between the first two sampling dates, the consumer’s isotopic value ( $\delta_c(t)$ ) changed significantly, which explains the small discrepancy between  $SMM_{\Delta t}$  and DMM. While both  $SMM_{\Delta t}$  and DMM captured the temporal

variability of food sources isotopic values, only DMM accounted for those of the consumer. The gap among estimates was large for the fourth period since DMM accounted both for the  $\delta_{s(i)}(t)$  trajectories and the ones of  $\delta_c(t)$ , but with a small  $\lambda$  ( $0.004 \text{ d}^{-1}$ , Fig 2.6.b), while  $\text{SMM}_{\Delta t}$  averaged the  $\delta_{s(i)}(t)$  over the eight months, and  $\text{SMM}_t$  could not provide a solution because the consumer was outside the food source polygon in the real  $\delta$ -space (Fig 2.6.a). DMM is the only method that takes into account all the dynamics ( $\lambda(t)$ ,  $\delta_{s(i)}(t)$  and  $\delta_c(t)$ ) and can therefore provide a reasonable estimate (Fig 2.6.c) even if the consumer  $i$ ) had no distinct values with its isotopic sources for a short period or  $ii$ ) was outside the isotopic polygon of food sources (considering only two sources, with a sufficient sampling period for a low  $\lambda$  involving a long time lag).

## 2.4 Discussion

Animal diets often change with time : vagile animals move across isoscapes (e.g. TRUEMAN et al. (2019)) and sessile organisms face change in food availability depending on seasons (e.g. KAUFMAN et al. (2008); MARÍN-LEAL et al. (2008)). For isotopic ecologists and physiologists eager to understand animal diets, the purpose of a dynamic mixing model (DMM) is to account for all temporal variabilities within a consumer's incorporation dynamics : isotopic values of food sources  $\delta_s(t)$  and of the consumer  $\delta_c(t)$ , frequency of diet-switch ( $\omega$ ), expressed in source proportions to the diet  $p_s(t)$ , and isotopic turnover rate  $\lambda(t)$ . The DMM approach is based on isotopic processes set in a mechanistic framework. The quantification of bias produced by conventional inferential methods (i.e. the static mixing model, SMM) compared to the simulations provided by the DMM approach using an *in-silico* experiment highlighted the weaknesses of SMM methods that rely on the strong assumption of an isotopic equilibrium between a consumer and its prey. A systematic bias – always presented as consequence of strong assumptions – was observed in instantaneous SMM ( $\text{SMM}_t$ ), considering only isotopic values of food sources ( $\delta_s$ ) and consumer ( $\delta_c$ ) as a snapshot. By considering a time window ( $\Delta t$ ) inversely proportional to  $\lambda$  of consumer, applying integrated SMM ( $\text{SMM}_{\Delta t}$ ) is a first step to reduce such a bias. However,  $\text{SMM}_{\Delta t}$  is limited and enables to estimate an average diet over a time period

(i.e. a period of several snapshots). Only DMM takes into account the time lag needed for a prey to be integrated in consumer's tissues. Accounting for the isotopic turnover rate ( $\lambda$ ) of consumer is therefore crucial for *i*) capturing dietary variations, *ii*) improving diet estimates ( $p_s$ ) and *iii*) relaxing the strong isotopic equilibrium assumption.

### 2.4.1 Improvement of diet estimates implies the consideration of several dynamics

In trophic ecology, diet reconstruction and trophic level estimates are probably the most common uses of stable isotope-based tools to investigate species' diet and food-web structure (CARTER et al., 2019; LAYMAN et al., 2012). Diet estimates are often deduced from a single snapshot of isotopic values sampled over space or time (BEARHOP et al., 2004). Since inferences in isotopic ecology rely on the isotopic equilibrium assumption, they can induce a misinterpretation of ecological processes (DAVIS & PINEDA-MUNOZ, 2016; HERTZ et al., 2016). However, determining adequate time windows for sampling food sources and isotopic turnover rate ( $\lambda$ ) of tissues is a well-known issue in isotopic ecology, highlighting that time is a critical component for all stable isotope mixing model studies (PHILLIPS et al., 2014; THOMAS & CROWTHER, 2015). To date, the method used to track diet changes over time is the isotopic clock, which consists of analysing several tissues with different  $\lambda$  values, allowing back-calculation of diet at different time windows and so improving the accuracy of diet reconstructions (CARTER et al., 2019). For example, using an isotopic clock, MACNEIL et al. (2005), HEADY et MOORE (2013) and SHIPLEY et al. (2021) showed seasonal dietary shifting for blue shark (*Prionace glauca*), for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and sand tiger shark (*Carcharias taurus*) respectively. However, only the diet switches circumscribed in time can be detected with this method under the assumption of constant  $\lambda$  and trophic discrimination factor ( $\Delta_{s(i)}$ ) over the time window of sampling.

Although isotopes integrate natural fluctuations in space and time (WEST et al., 2006), a dynamic estimation of the diet is necessary to better picture the temporal scale of diet variations for one consumer (DAVIS & PINEDA-MUNOZ,

2016). In that perspective of temporal insight, inferences drawn from DMM outperform those derived from  $SMM_{\Delta t}$  by integrating all dynamics together ( $\delta_c(t)$ ,  $\delta_s(t)$ ,  $\omega$  and  $\lambda(t)$ ) and by providing a dynamic diet estimate as evidenced in our case study results. The improvement of diet estimates depends on DMM's capacity to reduce the bias resulting from erroneously assuming the isotopic equilibrium assumption in SMM methods. Results highlight that  $\lambda$  and dietary shifting ( $\omega$ ) have a strong impact on diet contribution estimates (Fig 2.7). Hence, our results showed that the instantaneous approach (i.e.  $SMM_t$ ) failed to estimate diet as soon as  $\omega$  increased or  $\lambda$  decreased. For a ratio  $\omega/\lambda$  greater than 1, the bias ( $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$ ) in diet estimates was in the order of 50% (for the wide range of explored  $\omega$  and  $\lambda$  values). However,  $SMM_t$  may provide reasonable diet estimates when  $\omega/\lambda$  is close to zero (Fig 2.7) but at the expense of a higher variance – which depends on the combination between the variance of Brownian sources and the relatively low  $\lambda$  values to obtain a ratio close to zero. In this situation, the isotopic values of the consumer converge towards the isotopic equilibrium with prey. Assuming isotopic equilibrium may only be reasonable when using tissues associated to a high  $\lambda$  (e.g. plasma), and low  $\omega$  (e.g. an exclusively specialist organism) and only if isotopic values of the food sources are quite constant (Fig 2.7). In other words, focusing on high turnover tissues of a specialist predator with prey having a constant isotopic value is almost impossible and points out the crucial importance of considering  $\lambda$ . Following the recommendation of PHILLIPS et al. (2014), the  $SMM_{\Delta t}$  has the advantage of reducing  $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$  to a maximum value of 15% by considering a time window – inversely proportional to  $\lambda$  – over which isotopic values of the food sources ( $\delta_s$ ) are averaged. However, a strong variability in the  $\delta_s$  increased the variance of the bias in diet estimates when  $\omega/\lambda$  decreased, a result also found by YEAKEL et al. (2016) for the variance of the isotopic niche with  $\omega/\lambda$  ratios from 0.5 to 2.

The bias generated by  $SMM_{\Delta t}$  is then a unimodal function of the  $\omega/\lambda$  ratio (peaking at values around 0.5), which is revealed in the natural environment by the frequency of diet-switch between preys (e.g. availability of prey, switching of food sources in a new habitat after migration), and/or changes in the metabolism of the organism over its life cycle (e.g. ontogenetic shifting, growth rate).

A dietary-specialist species always feeds on the same diet (composed of

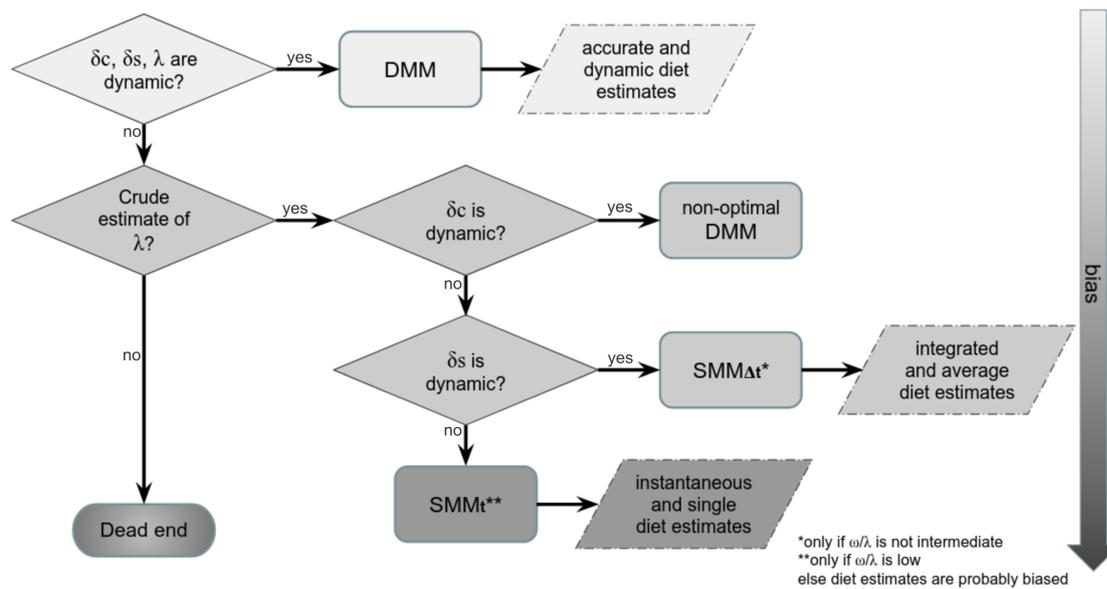


FIGURE 2.7 – Decision tree of the most suitable method for estimating source proportions to the diet of one consumer considering the dynamics of  $\lambda$  and  $\delta$  values, to reduce the bias induced by the isotopic equilibrium assumption. The diagram highlights the key aspects to be considered on the estimation of  $\lambda$ , the sampling of consumer and food source dynamics in order to determine which model can be applied (SMMs or DMMs).

several prey but remains fixed over time), while a generalist species feeds on a varying diet (changing of consumed prey over time) switching quickly from one to another (BEARHOP et al., 2004; FINK et al., 2012). The biases in their respective dietary estimates are placed at the extreme ranges of the  $\omega/\lambda$  values (Fig 2.5). However, the situation differs depending on which trophic level (TL) specialist or generalist consumers are foraging. Isotopic values of primary producers vary strongly depending on environmental gradients (CLOERN et al., 2002; SAVOYE et al., 2003) and their isotopic temporal variabilities propagate upwards in the food web but dampen in higher trophic levels (HARVEY et al., 2002). Generalist species at intermediate or high TLs ( $TL > 3$ ) displaying slowly changing isotopic values, and switching their diet very frequently on numerous prey are good candidates for  $SMM_{\Delta t}$ . This is for example, the case for large omnivorous adult fish species (GRØNKJÆR et al., 2020) or crabs foraging on a large diversity of macro-invertebrates (GELPI JR et al., 2013), as long as all isotopic values of potential

prey are taken into account over the appropriate time window. Nevertheless, the DMM would be necessary to estimate accurately the moment of habitat change if migration occurs (GELPI JR et al., 2013; McCLUSKEY et al., 2021; SHIPLEY et al., 2021). For specialist consumers foraging at TL lower or equal to 3, the issue for determining diet stands in the temporal variability of isotopic values of food sources, which cannot be fully captured without a DMM approach and an accurate estimation of  $\lambda$ . This is for example, the case of blue whales migrating over large spatial scales (TRUEMAN et al., 2019) or migratory specialist seabirds with large foraging grounds (ORBEN et al., 2018). However, for specialist top predators such as polar bears, which feed mainly on higher trophic level prey (e.g. seals (BENTZEN et al., 2007)) characterized by low temporal variability of their  $\delta_s$  (annually  $\sim 1$  ‰ on both  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values (YOUNG & FERGUSON, 2014)) the use of a  $\text{SMM}_t$  might still yield appropriate dietary estimates if tissues with high  $\lambda$  are sampled (e.g. plasma).

The peak of  $\beta_{\frac{w}{\lambda}}$  corresponds to intermediate dietary shifting and turnover rate when the isotopic values of the consumer ( $\delta_c$ ) were in transition (i.e. far from isotopic equilibrium) after a diet switch, so the isotopic trajectory of  $\delta_d(t)$  is continuously changing and the isotopic equilibrium is never reached (YEAKEL et al., 2016). The use of DMM is then highly relevant (Fig 2.7) and avoids questions about the conditions of SMMs application. For example, isotopic turnover of muscle tissue in ectotherms ranged from 0.2 to 0.002  $\text{d}^{-1}$  (THOMAS & CROWTHER, 2015). This means, more specifically, that the bias peaked for frequency of diet-switch between 10 and 1000 days. This time window typically corresponds to seasonal or spatial changes in subsidies and/or ontogenetic diet changes in moderate and large size animals with lifespan ranging from several years to several decades, respectively. This is the case of generalist consumers changing prey at moderate frequencies in marine and terrestrial ecosystems, because of the variability of the prey abundance (D'AGOSTINO et al., 2018; INGER et al., 2006; KURLE, 2009; MARÍN-LEAL et al., 2008) or ontogenetic shift in the diet (SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ et al., 2019).

### 2.4.2 How to estimate $\lambda$ ?

Despite the exponential use of stable isotope ratios in trophic ecology over the last two decades, the “fruitful, and perhaps urgent, task” (MARTÍNEZ DEL RIO et al., 2009) to estimate and integrate the temporal dynamic of isotopic incorporation is still vastly overlooked. Yet, an accurate estimation of the isotopic turnover rate ( $\lambda$ ) is required to operate the DMM and, to some extent, more conventional approaches such as  $SMM_{\Delta t}$ . To date,  $\lambda$  has been estimated using experimental and/or modelling methods. Experimentally,  $\lambda$  is estimated by labelling and tracking a chemical element over time, such as  $^{13}\text{C}$  or  $^{15}\text{N}$  (CARTER et al., 2019). In diet-switch experiment,  $\lambda$  is estimated by fitting a model describing the isotopic incorporation dynamics of the target animal to isotopic observations, typically the time model (HESSLEIN et al., 1993) or the mass model (FRY & ARNOLD, 1982).  $\lambda$  is one explicit parameter in the exponential component of the time model and represents the necessary time for an individual to achieve the isotopic equilibrium with its new consumed diet in experimental conditions (BOECKLEN et al., 2011). The diet-switch experiment method requires measurements over time of isotopic values of a consumer raised in laboratory conditions. For example, GUELINCKX et al. (2007) conducted an experiment on sand goby (*Pomatoschistus minutus*) and analysed three tissues : heart, liver and muscle for both carbon and nitrogen stable isotopes, to build an isotopic clock using  $\lambda$ . Nevertheless, performance of diet-switch experiment requires to study animals which *i*) are able to adapt to captivity conditions well, *ii*) grow and reach an isotopic equilibration with their experimental diet reasonably quickly and, *iii*) are not endangered or under any legal restrictions preventing any manipulative experiments. An alternative method to estimate  $\lambda$  is to transform the isotopic half-life ( $t_{1/2}$ ) registered thanks to diet-switch experiment for many animals species and tissue types of animals in the meta-analyses done by THOMAS et CROWTHER (2015), and by VANDER ZANDEN et al. (2015). These meta-analyses quantify the link between  $\lambda$  and body mass (VANDER ZANDEN et al., 2015), and also temperature (THOMAS & CROWTHER, 2015). Indeed,  $\lambda$  scaled with body mass power 0.2; a value close to the originally predicted 0.25 at the species level (WOLF et al., 2009). Actually,  $\lambda$  is assumed to be the sum of two rates : growth and catabolic rates (CARLETON

& MARTÍNEZ DEL RIO, 2005). These two rates vary with time as a function of environmental drivers and physiological status, and this involves a dynamic  $\lambda$  of an organism during its lifespan. For example, Herzka (HERZKA, 2005) assumed that growth was dominant mechanism over catabolism driving  $\lambda$  in young fishes. Consequently, she neglected the catabolic rate and focused on the estimation of the growth rate only to predict  $\lambda$ . In a more developed approach, GUELINCKX et al. (2008) combined field-measured instantaneous growth rate and metabolic rate as measured by mass specific oxygen consumption to estimate a variable  $\lambda$ . Finally, some studies made use of bioenergetic modelling approaches to efficiently account for dominant physiological processes involved in  $\lambda$ . In one of the first application, HARVEY et al. (2002) referred to a bioenergetic model to estimate the growth rate and body mass dynamics and then  $\lambda$  over time, by adding a fixed catabolic rate (HARVEY et al., 2002). The same approach was used later by WEIDEL et al. (2011). In parallel, dynamic energy budget models (a mechanistic version of bioenergetic models) were considered to assess the value of  $\lambda$  more directly, by accounting simultaneously for the growth and catabolic rates (MARÍN-LEAL et al., 2008). In this vein, dynamic isotopic models were then developed (EMMERY et al., 2011; PECQUERIE et al., 2010) and represent the most sophisticated models of isotope incorporation so far. In the latter,  $\lambda$  and the trophic discrimination factor are no longer parameters of the model but outputs combining many physiological processes.

Isotope dynamics result from the combination of the dilution effect through incorporation rate ( $\lambda$ ) and discrimination events (i.e. causing the trophic discrimination factor (noted  $\Delta_{s(i)}$ )) (FLYNN et al., 2018). Besides  $\lambda$ , the trophic discrimination factor is recognised as a critical parameter in stable isotope mixing models.  $\Delta_{s(i)}$  estimates and the various factors that impact on its variations (isotope element, tissue, diet, excretion form, habitat, metabolism, amino-acid in protein, phylogeny, sex) have been reviewed in multiple studies (CAUT et al., 2009; FLORIN et al., 2011; HEALY et al., 2018; McCUTCHAN et al., 2003; McMAHON et al., 2015; RODDE et al., 2020; VANDER ZANDEN & RASMUSSEN, 2001; VANDERKLIFT & PONSARD, 2003). In mixing models, the trophic discrimination factor is assumed independent from  $\lambda$  and often only a mean value is used for one isotope element and for all studied organisms. In our approach,  $\Delta_{s(i)}$  was

considered constant and equal to 1 ‰ for both sources to highlight the impact of  $\lambda$ . Changing values for  $\Delta_{s(i)}$  would impact the absolute estimation of the diet at one given time but not the relative estimation from one time to another one. This has been shown by several papers displaying sensitivity analyses on  $\Delta_{s(i)}$  values (LEFEBVRE et al., 2009; MARÍN-LEAL et al., 2008). In the framework of DMM, one step forward would be to consider the time dynamics of  $\Delta_{s(i)}$ . The isotopic incorporation rate – which depends on  $\lambda$  – may co-vary negatively with the  $\Delta_{s(i)}$  as shown experimentally by GAYE-SIESSEGER et al. (2004), GOROKHOVA (2018) or LEFEBVRE et DUBOIS (2016), and theoretically by EMMERY et al. (2011). Alternatively, a solution to estimate dynamically trophic discrimination factor and  $\lambda$  in the meantime is to use the IsoDyn model, a kinetic one-compartment model based on isotopic fluxes and body mass dynamics in an organism considering the isotopic processes in body mass gains and losses (LEFEBVRE et al., 2021). Formalizing the inter-connection between these two key parameters ( $\lambda$  and  $\Delta$ ) could be a key perspective to improve the stable isotope mixing models.

### 2.4.3 Further uses of DMM and perspectives beyond diet reconstruction

The bias resulting from neglecting  $\lambda$  dynamics that we estimated may be considered in stable isotope mixing model methods. The Bayesian framework integrates fully and explicitly the uncertainty associated with multiple food sources, discrimination factors and isotope signatures (MOORE & SEMMENS, 2008), but not in a dynamic way. The inclusion of informative priors from conventional methods in Bayesian mixing models can transfer biases into model outcomes, leading to erroneous results (SWAN et al., 2019). However, Bayesian stable isotope mixing models are able to infer the relative importance of food sources in wild animal diets, when accurate estimates of parameters and priors are used. Improving diet estimates in a Bayesian framework can be done in two ways. First, the use of  $\lambda$  would allow to determine the time window over which uncertainty of food sources has to be evaluated and sampled. Lastly, posteriori distributions provide a “modal indication” of the estimate of the consumer’s diet. In this case it is still a correct average estimate for a defined sampling window but does

not reflect trophic changes in the system. Implementing explicit dynamics via DMMs into a Bayesian framework would be an interesting perspective.

Another use of DMMs stands in the determination of diet specialisation in individuals and ultimately in the trophic niche width estimates of the population as measured by the isotopic variance between individuals (ARAÚJO et al., 2007; BEARHOP et al., 2004). In an experimental approach, FINK et al. (2012) showed that the isotopic variance depended on the dietary correlation time, i.e. the time window over which the consumer changes its diet. Later, YEAKEL et al. (2016) evidenced the role of  $\lambda$  and prey switching frequency ( $\omega$ ) in the peak of variance when consumers are in transition between two diets.  $\lambda$  scales allometrically with body mass (THOMAS & CROWTHER, 2015) and is proportional to food incorporation rate (WOLF et al., 2009).  $\lambda$  should then vary within and between individuals and its variation should participate to the isotopic variance independently of diet as suggested by HETTE-TRONQUART (2019). Compared to Yeakel's analytical equation (YEAKEL et al., 2016), the numerical solution of the DMM developed here offers the advantage to vary  $\lambda$ , and to back-calculate dynamic diets. Improving estimation of individual diet specialisation using the DMM would require hard tissues (e.g. baleen in whales (TRUEMAN et al., 2019), scales or otoliths in fish (MILLE et al., 2016), shells in bivalves (DAS et al., 2021)) to be analysed both to record isotopic values of the consumer and to estimate growth increment and metabolism over time. Finally, FLYNN et al. (2018) and TRUEMAN et al. (2019) advocated the use of simulation modelling to challenge respectively the trophic level via  $\delta^{15}\text{N}$  and to reconstruct migration patterns in whales. The isotopic niche must consider dynamics of consumer foraging behaviours, changing in response to prey availability, temporal changes in the environment as seasonality, ability of the consumer to find, acquire, and consume its prey, intraspecific competition and physiological state (YEAKEL et al., 2016). Then, another way to explore isotopic variance would be to incorporate the DMM within a dynamic population model which uses the individual as the fundamental unit, and where the dynamics are governed by individual rules for growth, movement, reproduction, feeding, and mortality (McCAULEY et al., 1993) and ultimately in end-to-end models (TRAVERS-TROLET et al., 2019) to fully consider all trophic interactions within a community along environmental gradients (INGS et al.,

2009).

## 2.5 Conclusion

The isotopic incorporation dynamics of consumers are mainly driven by the isotopic turnover rate which leads to a time lag in the isotopic equilibrium between the isotopic values of the consumer ( $\delta_c$ ) and its diet ( $\delta_d$ ). The dynamic mixing model (DMM) accounts for all the dynamics of the three factors (isotopic values of both the food sources ( $\delta_s$ ) and of the consumer ( $\delta_c$ ) and isotopic turnover rate ( $\lambda$ )) used as forcing variables to determine the diet, although it has not included yet the underlying processes driving the isotopic value of the food sources or the isotopic turnover rate of the consumer (such as growth and physiological state). Using an instantaneous static mixing model ( $SMM_t$ , Fig 2.7) should be restricted to specific species (e.g. specialist top predators) and to some sampled tissues (e.g. plasma). Considering a time window of integration ( $\Delta t$ ) proportional to the isotopic half-life improves the diet estimates in integrated static mixing model ( $SMM_{\Delta t}$ ), which is suitable in most cases. Nevertheless, the  $SMM_{\Delta t}$  method provides only an averaged diet of one consumer over  $\Delta t$  and still requires both an accurate average estimation of the isotopic turnover rate over the time window under study and the evolution of isotope values of the food sources over this same window (Fig 2.7). DMM offers more accurate diet estimates over time but requires further sampling efforts regarding the evolution of the isotopic values of the consumer as well as an estimation of the isotopic turnover rate over time (Fig 2.7). Applications of DMM could be generalized to the study of isotopic niches, in which an unestimated and significant part of the niche variance is probably due to not taking into account isotopic variabilities. Finally, we argue that isotopic dynamics may be implemented in future studies as additional state variables in ecosystem models.

## Supporting information

**S1 Appendix.** (see appendix A.1) **Patterns of simulated isotope values of consumer for different scenarios of  $\lambda$  values remain valid for different Brownian trajectories of food sources signatures.** Trajectories of simulated consumer ( $\delta_c$ ) over time for the 4 scenarios of isotopic turnover rate ( $\lambda$  in  $\text{d}^{-1}$ ): low  $\lambda$  (red line, a), medium  $\lambda$  (blue line, b), high  $\lambda$  (green line, c), ontogenetic  $\lambda$  (orange line, d) and  $\omega = 0.008 \text{ d}^{-1}$  (equivalent to 4 diet-switches) from 10 first Brownian sources simulations among 100 simulations (e) for both food sources: source a (solid line) and source b (dashed line). Whatever the pair  $\{\delta_{s(a)}; \delta_{s(b)}\}$  used in DMM forcing, the same patterns are observed in  $\delta_c$  for each given scenario of  $\{\omega; \lambda\}$  in our *in-silico* experiment.

**S2 Appendix.** (see appendix A.2) **Choice of integration window length for the integrated static mixing model.** Representation of bias estimates ( $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$ ) as a function of the  $\omega/\lambda$  ratio for the instantaneous ( $\text{SMM}_t$ ) and integrated ( $\text{SMM}_{\Delta t}$ ) methods. For  $\text{SMM}_{\Delta t}$ , four lengths of integration window ( $\Delta t$ ) were tested, such as  $\Delta t$  equals to half a time, once, twice, three times the half-life (i.e.  $0.5 \times t_{1/2}$ ,  $1 \times t_{1/2}$ ,  $2 \times t_{1/2}$ ,  $3 \times t_{1/2}$ ). The most appropriated  $\Delta t$  to improve the diet estimates by integration method corresponds to the best compromise to reduce  $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$ . The selected  $\Delta t$  for the manuscript is  $\Delta t = 2 \times t_{1/2}$ .

**S3 Appendix.** (see appendix A.3) **Exploring the bias estimates ( $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$ ) for different combinations of  $\omega$  and  $\lambda$ .** Additional frequency of diet switch ( $\omega$ ) and turnover rate ( $\lambda$ ) values (in the Table S3.A) are used to provide different scenarios of simulated isotopic value of consumer ( $\delta_c$ ). From  $\delta_c$  different methods of static mixing model (SMM) are applied and the bias estimates ( $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$ ) allow to compare them. Before the use of the metric  $\omega/\lambda$  a preliminary test is carried out to explore the respective effects of  $\omega$  and  $\lambda$  on  $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$ , using a bubble plot (see the first graph S3.B). The bubble plot is applied only on instantaneous static mixing model ( $\text{SMM}_t$ ) with constant food sources ( $\delta_s$ ) over time. To explore also the impact of dynamic  $\delta_s$  over time and the integrated static mixing model ( $\text{SMM}_{\Delta t}$ ) method a pseudo-sensitivity analysis is conducted (in the second graph S3.C).

## **Acknowledgments**

The authors thank Andrew L. Jackson for initial discussions on the modelling part. We thank Pierre Cresson and Tamsin O'Connell for critical feedbacks which enhance previous versions of this article. The authors would like to thank Ivo dos Santos and R. Gaston Alurralde for providing comments that greatly improved the manuscript.



## Les estimations des niveaux trophiques à l'échelle de la communauté

**Résumé du chapitre :** Les isotopes stables de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) sont utilisés pour estimer le niveau trophique (*Trophic Level* TL) des espèces animales au sein des réseaux trophiques. Bien que très largement utilisée, l'application de cet indicateur isotopique possède de nombreux inconvénients. Les choix d'une ou plusieurs lignes de référence trophique (*baseline*) et d'un ou plusieurs facteurs de discrimination trophique sont cruciaux, puisqu'ils tiennent compte des variations saisonnières et spatiales entremêlées avec la variabilité spécifique. Par ailleurs, les valeurs isotopiques d'un prédateur résultent du taux d'incorporation isotopique ( $\lambda$ ) et d'un mélange isotopique dynamique des valeurs de ses proies consommées.  $\lambda$  varie entre et parmi les espèces, conduisant à un large éventail de décalages temporels entre les valeurs isotopiques du prédateur et celles de la baseline qui se compose des valeurs isotopiques des proies à la base du réseau. Dans la présente étude, nous avons utilisé le modèle de réseau trophique OSMOSE, calibré pour 14 espèces marines de poisson en Manche orientale, afin d'explorer la justesse des inférences de TL à partir des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  des espèces dans les assemblages ichtyologiques.

OSMOSE est un modèle individu centré et multispécifique permettant de

simuler le cycle de vie des espèces et les interactions trophiques individuelles, grâce au processus de prédation opportuniste. Ce type de prédation est basé sur les relations de taille entre prédateurs et proies, dont les matrices de régimes alimentaires sont les sorties du modèle (i.e. des propriétés émergentes du système). Les propriétés isotopiques des prédateurs ( $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$ ) ont été implémentées en utilisant un modèle de mélange dynamique au cours de la prédation et un modèle d'incorporation isotopique dynamique (nommé IsoDyn) au cours de la croissance. Ainsi, les TLs provenant des matrices alimentaires d'OSMOSE (i.e. prédation opportuniste) et ceux estimés via les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  (i.e. implémentées à OSMOSE) sont des propriétés indépendantes et émergentes du modèle IsoDyn-OSMOSE, qui peuvent être comparées.

Les simulations issues d'IsoDyn-OSMOSE ont montré que les variations saisonnières en  $\delta^{15}\text{N}$  étaient très marquées pour la sardine, et s'atténuaient drastiquement pour le merlan. De ces observations, la comparaison des TLs OSMOSE *vs.*  $\delta^{15}\text{N}$  montrait que l'inférence était meilleure pour la sardine bien que l'étendue des estimations soit élevée. Ceci montre que les prédateurs supérieurs, comme le merlan, sont moins impactés par les variations saisonnières des bas niveaux trophiques à cause de leur comportement de généraliste et parce que le temps d'intégration des valeurs isotopiques de leur régime alimentaire est plus long (valeur faible de  $\lambda$ ). Au contraire, la sardine est un petit pélagique avec un fort  $\lambda$ , et est spécialiste des bas niveaux trophiques dont la disponibilité est saisonnière. Toutefois, la différence entre ces deux métriques trophiques (TL issu d'OSMOSE et TL estimé via  $\delta^{15}\text{N}$ ) bien qu'étant faible, est remarquable.

Dans l'ensemble, le  $\delta^{15}\text{N}$  est un bon indicateur moyen du TL à conditions d'identifier les facteurs pouvant modifier cette relation. Ces premiers travaux avec IsoDyn-OSMOSE permettent d'identifier les situations critiques où les estimations de TL peuvent être biaisées, dans le but d'améliorer nos connaissances sur la structure des réseaux trophiques et le fonctionnement des écosystèmes.

### 3.1 Introduction

Le fonctionnement des écosystèmes marins est sévèrement impacté par le changement global, et la prise en compte de ses effets implique la mise en place

de mesures de conservation visant à exploiter les ressources marines de manière durable (HALPERN et al., 2015). Pour évaluer les effets du changement global, les gestionnaires doivent pouvoir s'appuyer sur une expertise scientifique et des indicateurs intégrant l'écosystème dans son ensemble (PIRODDI et al., 2021). En écologie, les interactions trophiques structurent dans une très large mesure le fonctionnement des écosystèmes (GARVEY & WHILES, 2016). Ainsi, dans les eaux de l'Union Européenne, la structure des réseaux trophiques et les niveaux trophiques d'espèces cibles sont des descripteurs à part entière de la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM ou MSDF : *Marine Strategy Framework Directive*, BERG et al. (2015)). La compréhension et la gestion d'un écosystème nécessitent d'en déchiffrer la complexité et de quantifier l'ensemble des interactions qui le structurent. En effet, les interactions trophiques vont propager les pressions directes subies par certaines espèces à l'ensemble de l'écosystème, et accroître la sensibilité des espèces aux perturbations environnementales (BEAUCHESNE et al., 2021). Il apparaît donc nécessaire d'analyser les interactions trophiques et d'adopter une approche holistique pour prévoir les réponses possibles des écosystèmes aux changements globaux.

L'étude des interactions trophiques s'appuie sur des indicateurs, dont le plus classiquement utilisé est le niveau trophique (*Trophic Level* : TL ou position trophique). Pour estimer les TLs des espèces et établir la structure d'un réseau trophique (*Food Web* : FW), l'un des outils les plus utilisés comme traceur de la prédation est l'analyse des isotopes stables naturels (BOECKLEN et al., 2011). La difficulté à observer les interactions trophiques dans le milieu marin et le besoin de quantifier ces relations entre espèces conduisent à utiliser les métriques isotopiques comme indicateurs des métriques trophiques (LAYMAN et al., 2012; LAYMAN et al., 2015), via des méthodes de calcul inférentiel. C'est ainsi que Post (2002) déduit un TL moyen pour une espèce à partir de sa valeur de ratio isotopique pour l'élément chimique de l'azote (noté  $\delta^{15}\text{N}$ ). Cette inférence est possible grâce à la capacité du  $\delta^{15}\text{N}$  à tracer la prédation (FRY, 2006) et au principe de DeNiro & Epstein (1976 dans DENIRO et EPSTEIN (1978)) qui est « tu es ce que tu manges plus quelque chose pour mille ». À partir de ce concept, les métriques trophiques ont été intensément estimées à partir des isotopes stables et autres biomarqueurs (PETHYBRIDGE et al., 2018). Cependant, derrière ce

concept extrêmement simple se cachent des pré-requis et des hypothèses fortes, comme l'estimation d'une ou plusieurs lignes de base du FW (appelées *baseline*), d'un ou plusieurs facteurs d'enrichissement trophique (*Trophic Enrichment Factor* : TEF, résultant des facteurs de discrimination isotopique nommés *Trophic Discrimination Factor* : TDF aussi notés  $\Delta$ , qui s'avèrent être positifs en moyenne pour l'azote et considérés comme des enrichissements en cet élément dans les FW) et de l'équilibre isotopique supposé, dont l'importance est souvent négligée (LEFEBVRE & DUBOIS, 2016).

La valeur isotopique de la baseline est variable, spatialement et temporellement, et elle peut être composée d'une multitude de sources la rendant difficilement identifiable (KJELDGAARD et al., 2021). Elle permet de définir un TL de référence pour les proies considérées à la base du FW ; les consommateurs primaires (avec TL=2) sont les plus utilisés. L'estimation de la baseline nécessite d'intégrer un décalage temporel afin de refléter correctement les sources du FW (O'REILLY et al., 2002 ; POSSAMAI et al., 2021), puisque les bas TLs sont fortement soumis aux variations saisonnières et/ou spatiales. La nécessité d'intégrer un décalage temporel au niveau des consommateurs de ces sources s'explique par le temps d'intégration des isotopes stables par les organismes. Le TEF dépend également d'une multitude de facteurs (CAUT et al., 2009 ; VANDERKLIFT & PONSARD, 2003), et diminue lorsque le TL augmente (HUSSEY et al., 2014). Les TLs estimés à partir des isotopes stables peuvent encore être biaisés, même en tenant compte de la variance intraspécifique du TEF (QUEZADA-ROMEGIALLI et al., 2018). Le décalage temporel imputé à la baseline, et la variabilité du TEF, sont en partie expliqués par un autre facteur : le taux de renouvellement isotopique ( $\lambda$  ou *isotopic turnover rate*), qui dépend du métabolisme de l'organisme et varie en fonction du type de tissus prélevé et analysé, et qui diminue lorsque le poids augmente (BALLUTAUD et al., 2022 ; CARTER et al., 2019 ; THOMAS & CROWTHER, 2015 ; VANDER ZANDEN et al., 2015). Comme TEF augmente lorsque la part du métabolisme liée au catabolisme augmente et que  $\lambda$  est élevé lorsque la part anabolique est élevée (diminuant ainsi avec le poids), les facteurs TEF et  $\lambda$  sont négativement corrélés (LEFEBVRE et al., 2021). De plus, les relations trophiques sont structurées en taille dans les écosystèmes marins expliquant que le TL augmente avec la taille des organismes (JENNINGS et al., 2002b), et comme il y a

un enrichissement en  $\delta^{15}\text{N}$  le long de la chaîne alimentaire (MINAGAWA & WADA, 1984),  $\delta^{15}\text{N}$  augmente aussi conduisant à une corrélation positive entre TL et  $\delta^{15}\text{N}$  (JACOBI et al., 2020).

L'évaluation des métriques trophiques déduites des isotopes stables peut être réalisée à partir d'approches *in situ* ou expérimentales (MARÍN-LEAL et al., 2008; MARTÍNEZ DEL RIO et al., 2009). Cependant, de telles approches ne peuvent pas être envisagées pour représenter toute la complexité de l'ensemble d'un écosystème marin. Une approche alternative pourrait consister à simuler le processus d'incorporation isotopique dans un cadre de modélisation de réseaux trophiques, telle que proposée par FLYNN et al. (2018) sur des réseaux planctoniques simples. À l'échelle de réseaux plus complexes comme celle des communautés de poissons, cette approche n'a jamais été réalisée bien que désirée par certains auteurs (e.g. McCORMACK et al. (2019)). Un modèle de réseaux trophiques représente la structure des interactions trophiques entre les différentes espèces qui composent l'écosystème. De tels outils sont déjà utilisés pour simuler la dynamique des écosystèmes et leurs réponses à des pressions diverses (LYNAM et al., 2016; PIRODDI et al., 2021). Plusieurs modèles écosystémiques ont été développés à partir d'hypothèses alternatives et largement appliqués pour représenter la dynamique de divers écosystèmes dans le monde. Tous ne sont cependant pas adaptés aux objectifs de cette étude, dont les variables étudiées (niveau trophique, signature isotopique) doivent être des propriétés émergentes des mécanismes modélisés. Ainsi, les modèles trophiques Ecopath (POLOVINA, 1984) et Atlantis (FULTON et al., 2011) sont des modèles déterministes, dont les niveaux trophiques des groupes fonctionnels résultent des matrices de régime alimentaire renseignées en entrée du modèle, ou de liens trophiques pré-établis avec une accessibilité aux biomasses des proies disponibles. Le modèle OSMOSE (*Object-oriented Simulator of Marine ecOSystems*, (SHIN & CURY, 2001)) est en revanche basé sur la prédation opportuniste (SHIN & CURY, 2001, 2004; TRAVERS et al., 2009), ce qui permet de construire un FW émergent en modélisant de manière opportuniste la prédation comme processus résultant uniquement de co-occurrence spatiale et d'adéquation de taille entre prédateurs et proies. Une fois paramétré pour l'ensemble des processus du cycle de vie des poissons, le modèle est calibré avec des données historiques de capture et de biomasse. Le modèle est ensuite

validé par comparaison des indicateurs simulés (e.g. niveaux trophiques calculés à partir des régimes alimentaires produits par le modèle) à des observations indépendantes. Les niveaux trophiques simulés pour la Manche orientale ont par exemple été comparés avec des estimations provenant des isotopes stables, avec un résultat satisfaisant (TRAVERS-TROLET et al., 2019).

Les isotopes stables ont fait avancer la modélisation en écologie trophique (McCORMACK et al., 2019) et l'utilisation croissante de proxies isotopiques dans les modèles est de plus en plus répandue (PETHYBRIDGE et al., 2018), ce qui nous conforte dans l'idée qu'un cadre mécaniste est adéquat pour tester certaines hypothèses (FLYNN et al., 2018; JABOT et al., 2017). En effet, la modélisation mécaniste nous permet de confronter directement les patrons trophiques avec les valeurs isotopiques produites par l'implémentation des processus isotopiques, plutôt que d'inférer des processus trophiques à partir des données isotopiques (FLYNN et al., 2018). Cependant, les mécanismes d'incorporation des isotopes stables n'ont jusqu'à présent pas été implémentés dans des modèles d'écosystème. La dynamique d'incorporation isotopique a été largement décrite et modélisée à l'échelle individuelle, depuis le *time model* (HESSLEIN et al., 1993) jusqu'à *IsoDyn* (LEFEBVRE et al., 2021). Les mécanismes qui régissent la variabilité du TEF et la fenêtre d'intégration des isotopes (i.e. le décalage temporel entre les valeurs isotopiques des sources et celles du consommateur) résultent de  $\lambda$  et sont connus (BALLUTAUD et al., 2022; LEFEBVRE & DUBOIS, 2016). Dans certaines conditions, la prise en compte de la dynamique de  $\lambda$  a un impact élevé sur l'estimation des régimes alimentaires et peut bouleverser les estimations des sources de nourriture consommées (BALLUTAUD et al., 2022). Le modèle OSMOSE est construit à l'échelle individuelle, et les processus de croissance sont décrits par des modèles de von Bertalanffy (SHIN & CURY, 2001, 2004). La structure du modèle le rend adéquat pour y implémenter la dynamique des isotopes stables, afin de comparer les niveaux trophiques émergents simulés par la prédation opportuniste ( $TL_{OSMOSE}$ ) avec ceux déduits par inférence à partir des  $\delta^{15}N$  simulés ( $TL_{\delta^{15}N}$ ).

L'objectif de ce chapitre est d'implémenter des propriétés isotopiques dans un modèle écosystémique, afin de tester la capacité et la fiabilité des métriques isotopiques à décrire la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques.

Le niveau trophique est largement utilisé pour expliquer des processus trophiques depuis l'échelle individuelle jusqu'à la communauté. Nous chercherons ainsi à identifier les facteurs qui expliquent les différences entre  $TL_{OSMOSE}$  et  $TL_{\delta^{15}N}$  ( $\lambda$  et TEF variable, traits des espèces...). Pour ce faire, nous utiliserons le modèle OSMOSE calibré pour la Manche orientale et qui comprend 14 espèces (TRAVERS-TROLET et al., 2019), auquel nous intégrerons les dynamiques isotopiques décrites dans IsoDyn (LEFEBVRE et al., 2021). Nous faisons l'hypothèse que la saisonnalité de l'abondance des proies, les modifications ontogéniques du régime alimentaire des poissons, la variation des  $\lambda$  au sein des espèces et entre les espèces sont des mécanismes de nature à modifier la relation entre TL et  $\delta^{15}N$ .

## 3.2 Matériel et méthodes

### 3.2.1 Le modèle trophique initial

Le modèle OSMOSE (*Object-oriented Simulator of Marine ecOSystEms*, <https://osmose-model.org/>) est un modèle individu centré (IBM, *Individual-Based Model*) dont l'unité est un super-individu représenté par le banc de poissons d'une espèce de même âge, même taille, même niveau trophique (TL, *Trophic Level*) et même localisation géographique (SHIN & CURY, 2001, 2004; TRAVERS et al., 2009). C'est un modèle trophodynamique spatio-temporel qui est structuré en taille et dont le processus de prédation est opportuniste. La prédation ne dépend que de l'adéquation de taille et de la co-occurrence spatio-temporelle entre prédateurs et proies. OSMOSE est multispécifique et permet de modéliser l'ensemble des processus du cycle de vie des espèces, tels que le mouvement et la migration, la prédation, la croissance, la reproduction et les mortalités (Figure 3.1). Les mécanismes du cycle de vie sont paramétrés par espèce et la stochasticité du modèle résulte principalement du processus de mouvement modélisé par une marche aléatoire, qui conditionne la probabilité de rencontre entre prédateurs et proies, ainsi que de l'ordre (aléatoire) dans lequel les individus prédateurs exercent leur prédation sur les autres individus. La proportion de proies ingérées est directement proportionnelle aux proportions de proies

adéquates disponibles localement (Équation 3.1). Il en résulte une efficacité de prédation ( $\xi_i$ ) correspondant à la quantité de proies ingérées par rapport à la quantité maximale pouvant être ingérée, calculée pour chaque banc ( $i$ ) à chaque pas de temps ( $t$ ) qui sculpte la croissance individuelle, ainsi chaque banc possède sa propre histoire (Équation 3.2). Le mécanisme de la prédation opportuniste ne requiert pas de matrice des régimes alimentaires *a priori* et la structure du réseau trophique émerge des interactions trophiques effectives. La prédation basée sur la taille s'écrit comme ci-après :

$$B_{pred_{i,j}}(t) = \min(r_I B_i(t) \frac{\alpha_{i,j} B_j(t)}{\sum_k \alpha_{i,k} B_k(t)}, \alpha_{i,j} B_j(t)) \quad (3.1)$$

où  $B_{pred_{i,j}}(t)$  est la biomasse prédatée et assimilée par le prédateur  $i$  sur la proie  $j$  au temps  $t$  et dépend du maximum d'ingestion  $r_I$  et de la biomasse  $B_i(t)$  du prédateur, ainsi que de l'accessibilité  $\alpha_{i,j}$  de la proie  $j$  pour le prédateur  $i$ . L'accessibilité pondère la biomasse des proies  $B_j(t)$  donnant la biomasse maximale accessible par rapport à la biomasse totale de l'ensemble des proies disponibles  $k$ .

Lorsque la mortalité par prédation est effectuée, c'est le processus de croissance qui intervient ensuite (Figure 3.1). La croissance en taille dépend de la prédation via  $\xi_i$ , permettant de moduler l'accroissement de chaque super-individu en fonction de la satisfaction de son alimentation. La croissance intervient à chaque pas de temps de simulation et s'écrit en incrément de taille ( $\Delta L$ ) comme suit :

$$\Delta L_i(t) = \begin{cases} 0 & \text{if } \xi_i(t) \leq \xi_{crit} \\ \frac{2\overline{\Delta L}}{1-\xi_{crit}} (\xi_i(t) - \xi_{crit}) & \text{if } \xi_i(t) > \xi_{crit} \end{cases} \quad (3.2)$$

où  $\Delta L_i(t)$  est l'accroissement de chaque super-individu  $i$  à chaque pas de temps  $t$  en fonction de l'efficacité de prédation  $\xi_i(t)$  comparée à sa valeur seuil  $\xi_{crit}$ .  $\overline{\Delta L}$  est l'accroissement moyen correspondant à l'âge du super-individu. En fonction de l'âge du super-individu, l'accroissement moyen est issu de la croissance supposée linéaire avant l'âge seuil de l'espèce (noté  $a_{th}$  et généralement fixé à un an), ou alors de la courbe de croissance de von Bertalanffy pour les individus plus âgés que  $a_{th}$ . Les paramètres de croissance ( $K$ ,  $L_\infty$ ,  $t_0$  et  $a_{th}$ ) sont définis

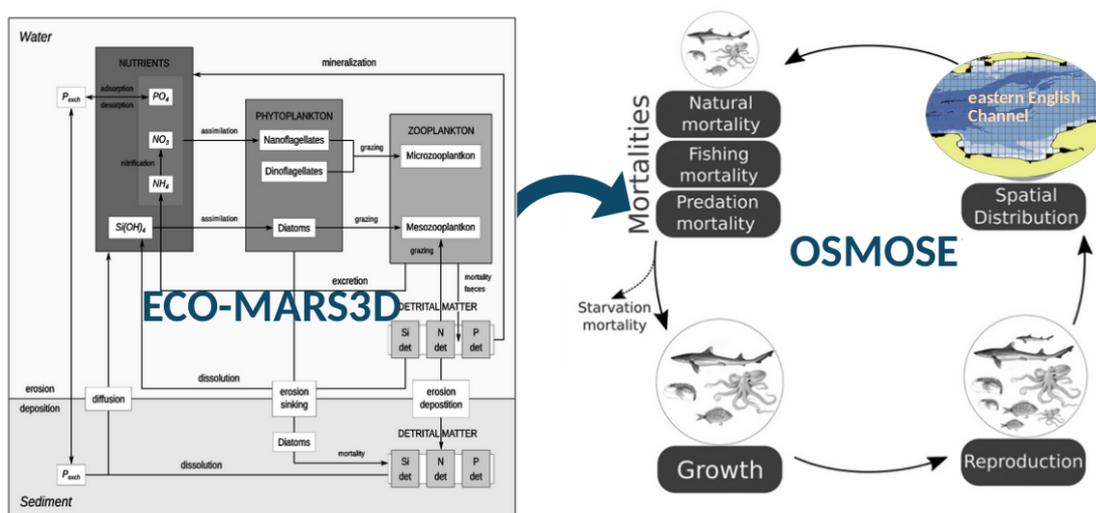


FIGURE 3.1 – Schéma conceptuel représentant les processus du cycle de vie des super-individus dans le modèle OSMOSE (à droite) appliqué à la Manche orientale. Le processus de prédation du modèle OSMOSE implique à la fois les super-individus du modèle (considérés comme proies) et des sources de nourriture de bas niveau trophique provenant d'un forçage par le modèle biogéochimique ECO-MARS3D (à gauche). La figure résulte de la combinaison des figures de LE GOFF et al. (2017) pour ECO-MARS3D, HALOUANI et al. (2016), HALOUANI et al. (2019) pour OSMOSE et TRAVERS-TROLET et al. (2019) pour la carte de Manche orientale.

pour chaque espèce modélisée dans OSMOSE (voir Table 1 dans TRAVERS-TROLET et al. (2019)).

Le modèle a été appliqué à l'écosystème Manche-Est ou Manche orientale (dont la zone géographique s'étend du 49°N 2°W au 51.2°N 2.5°E), en représentant 14 espèces d'importance écologique et/ou économique (TRAVERS-TROLET et al., 2019). Il s'agit des espèces suivantes : maquereau (*Scomber scombrus*), chinchard (*Trachurus trachurus*), sardine (*Sardina pilchardus*), hareng (*Clupea harengus*), petit tacaud (*Trisopterus minutus*), cabillaud ou morue (*Gadus morhua*), merlan (*Merlangius merlangus*), tacaud commun (*Trisopterus luscus*), rouget-barbet (*Mullus surmuletus*), callionymes ou dragonnet (*Callionymus lyra*), petite roussette (*Scyliorhinus canicula*), sole (*Solea solea*), plie (*Pleuronectes platessa*) et calmars (*Loligo forbesi* et *Loligo vulgaris*). Ce modèle OSMOSE Manche-Est (nommé OSMOSE-EEC, OSMOSE *Eastern English Channel*) a pour résolution

temporelle un pas de temps de 1/24 année et une résolution spatiale de  $0.1^\circ \times 0.1^\circ$  (portant la grille spatiale à 445 cellules de mer).

Les sources de nourriture (phyto-, zoo-plancton et benthos) sont représentées par 10 compartiments de faible niveau trophique (LTL, *Low Trophic Level*) définis comme les forçages du modèle OSMOSE-EEC. Les forçages correspondant aux deux groupes de phytoplancton (dinoflagellés et diatomées), au groupe de micro-zooplancton et au groupe de méso-zooplancton sont issus du modèle biogéochimique ECO-MARS3D (LE GOFF et al. (2017), Figure 3.1) appliqué à la Manche orientale, et correspondent aux distributions spatiales à chaque pas de temps des biomasses des groupes LTLs. Pour les autres groupes LTLs non considérés dans ECO-MARS3D, c'est-à-dire pour le groupe de macro-zooplancton et les cinq groupes de benthos (très petit, petit, moyen, grand, très grand), la biomasse LTL est constante dans le temps et dans l'espace. Chaque groupe LTL est affecté à une classe de taille utilisée pour la prédation opportuniste (se référer à la Table 2 dans TRAVERS-TROLET et al. (2019) pour plus de détails).

Les paramètres inconnus des mortalités ont été estimés par calibration (via le package R nommé 'calibrar' en utilisant un algorithme évolutif, OLIVEROS-RAMOS et SHIN (2016)) de façon à reproduire par simulation les données de captures et les estimations de biomasses disponibles pour quelques espèces provenant de l'évaluation des stocks dans cette zone (données extraites des rapports d'évaluation du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM ou ICES : *International Council for the Exploration of the Sea*) utilisés dans TRAVERS-TROLET et al. (2019)).

### 3.2.2 L'incorporation isotopique dynamique

Le modèle IsoDyn (*Isotopic Dynamics*) est un modèle d'incorporation isotopique dynamique valable pour tous les éléments chimiques (C, N, H, O) des isotopes stables et tous types de croissance (LEFEBVRE et al. (2021), article complet en Annexe S.0, voir B.1). Il a été appliqué sur l'azote (N) et décrit les flux des ratios isotopiques pour le  $\delta^{15}\text{N}$  à l'échelle d'un organisme (Équation 3.3) et peut être appliqué également au  $\delta^{13}\text{C}$ . Le développement de ce modèle repose sur la dynamique du poids (Équation 3.4) dans le processus de croissance (et

précisément de la variation du poids noté  $dW/dt$  qui permet d'extraire deux composantes : gains ( $r_G$ ) et pertes ( $r_L$ ) expliquant respectivement les phénomènes d'assimilation et d'excrétion en termes de ratios isotopiques stables. Ce modèle permet de décrire les changements de composition isotopique au cours du temps ( $d\delta^{15}N/dt$ ) d'un individu en fonction de son métabolisme et de son état physiologique. Lorsqu'un organisme consomme une source de nourriture, la valeur de celle-ci est enrichie dans l'individu prédateur. Cet enrichissement est la résultante des mécanismes liés au fractionnement durant l'assimilation (gain) et au fractionnement durant l'excrétion (perte) notés respectivement  $\Delta_G$  et  $\Delta_L$ . IsoDyn peut aisément être ajusté avec des données de DSE (*Diet-Switch Experiment*) à condition de disposer de la courbe de croissance modélisée ou des données empiriques de poids de l'organisme. Ainsi les paramètres  $r_G$ ,  $r_L$ ,  $\Delta_G$  et  $\Delta_L$  peuvent être estimés si par ailleurs la valeur isotopique de la nourriture est connue.

$$\frac{d\delta^{15}N}{dt} = r_G(t)W(t)^{-1/b}(\delta^{15}N_{diet}(t) - \delta^{15}N(t) + \Delta_G) - \Delta_L r_L \quad (3.3)$$

où  $\delta^{15}N(t)$  est la valeur isotopique de l'organisme étudié et  $W(t)$  son poids au temps  $t$ ,  $b$  est le coefficient allométrique de la relation taille – poids,  $\delta^{15}N_{diet}(t)$  est la valeur isotopique de son régime alimentaire (considérée comme la valeur du bol alimentaire),  $r_G(t)$  et  $r_L$  sont les taux de gain et de perte,  $\Delta_G$  et  $\Delta_L$  sont les paramètres de fractionnement liés aux gains et aux pertes des flux isotopiques. La variation isotopique pour un organisme dépend de son poids qui varie en fonction du temps, tel que :

$$\frac{dW}{dt} = r_G(t)W(t)^{\frac{b-1}{b}} - r_L W(t) \quad (3.4)$$

Pour un individu prédateur sa variation de composition isotopique au cours du temps, ainsi que sa variation de poids s'expriment par des équations différentielles de premier ordre (Équations 3.3 et 3.4).

### 3.2.3 L'implémentation d'IsoDyn au sein d'OSMOSE

Lors du processus de prédation dans OSMOSE, un modèle de mélange dynamique (Équation 3.5) permet de calculer la valeur isotopique du bol alimentaire ( $\delta^{15}N_{diet}$  et  $\delta^{13}C_{diet}$ ) consommé par chaque super-individu  $i$  à chaque pas de temps  $t$  en fonction de la proportion des proies  $j$  consommées ( $prop_j$ ) et de leurs valeurs isotopiques ( $\delta^{15}N_j$  et  $\delta^{13}C_j$ ).

$$\begin{aligned}\delta^{15}N_{diet,i}(t) &= \sum_{j=1}^k prop_j(t) \cdot \delta^{15}N_j(t) \\ \delta^{13}C_{diet,i}(t) &= \sum_{j=1}^k prop_j(t) \cdot \delta^{13}C_j(t) \\ \text{avec } \sum_{j=1}^k prop_j(t) &= 1 \\ \text{et } prop_j(t) &= \frac{B_j(t)}{\sum_k B_k(t)}\end{aligned}\tag{3.5}$$

où la valeur isotopique du régime alimentaire du prédateur au cours du temps  $\delta^{15}N_{diet,i}(t)$  correspond à la somme pondérée des valeurs isotopiques des proies  $\delta^{15}N_j(t)$ , dont la pondération dépend de la proportion de chacune des proies composant le régime alimentaire du prédateur  $i$ . Cette proportion résulte de la quantité de chaque proie  $j$  par rapport à la quantité totale de proies disponibles  $k$  en termes de biomasse  $B$ , et leur somme n'excède pas 1 (cf. Équation 3.1).

L'hypothèse d'équilibre isotopique signifie que la valeur isotopique d'un prédateur dépend instantanément de la valeur isotopique de son bol alimentaire plus le facteur de discrimination trophique (TDF, aussi noté  $\Delta$ ). Une valeur isotopique dite instantanée ( $\delta^{15}N_{inst}$  et  $\delta^{13}C_{inst}$ ) – sous l'hypothèse d'équilibre isotopique – est alors calculée pour chaque super-individu au cours du temps (Équation 3.6) en tenant compte uniquement de la valeur du TDF, qui s'écrit  $\Delta^{15}N$  et  $\Delta^{13}C$  pour l'azote et le carbone respectivement (Équation 3.6). La valeur isotopique instantanée équivaldrait à un modèle de mélange classique sans prise en compte de l'effet du métabolisme du prédateur (i.e. sans sa croissance).

$$\begin{aligned}\delta^{15}N_{inst,i}(t) &= \delta^{15}N_{diet,i}(t) + \Delta^{15}N \\ \Delta^{15}N &= \Delta_G^{15}N - \Delta_L^{15}N \\ \delta^{13}C_{inst,i}(t) &= \delta^{13}C_{diet,i}(t) + \Delta^{13}C \\ \Delta^{13}C &= \Delta_G^{13}C - \Delta_L^{13}C\end{aligned}\tag{3.6}$$

où  $\Delta^{15}N$  et  $\Delta^{13}C$ , à l'équilibre isotopique, se composent uniquement des facteurs

de fractionnement de gain et de perte pour chacun des éléments isotopiques, i.e.  $\Delta_G$  et  $\Delta_L$  pour le  $^{15}\text{N}$  et le  $^{13}\text{C}$ .

L'incorporation isotopique telle que décrite par IsoDyn dépend du poids (Annexe S.0, voir B.1), dont la dynamique est expliquée par un modèle de von Bertalanffy (Équation 3.4) qui est commun avec OSMOSE. Il s'agit donc d'exprimer les paramètres  $r_G$  et  $r_L$  en fonction des paramètres d'OSMOSE. La démonstration est présentée en annexe (S.1, voir B.2). L'accroissement en poids dans OSMOSE (noté  $\Delta W_i(t)$ ) est calculé pour chaque super-individu  $i$  et chaque pas de temps  $t$  à partir de l'accroissement en taille ( $\Delta L_i(t)$  de l'Équation 3.2) selon les paramètres allométriques de la relation taille – poids  $b$  et  $c$  (Équation 3.7).

$$\begin{aligned} \Delta W_i(t) &= \frac{W_i(t+\Delta t) - W_i(t)}{\Delta t} \\ W_i(t) &= c \cdot L_i(t)^b \end{aligned} \quad (3.7)$$

Le taux d'accroissement individuel du poids ( $\Delta W_i(t)$ ) permet de calculer le facteur d'incorporation isotopique ( $r_{G,i}(t)$ ) lié à la croissance (Équation 3.8). Une distinction est faite sur le paramètre du taux de perte isotopique  $r_L$ , selon que l'âge des individus est inférieur ou supérieur à un âge seuil ( $a_{th}$ ) comme pour le type de croissance dans la version originale OSMOSE (voir section 3.2.1. Le modèle trophique initial). Le taux de perte est indicé *lin* (*linear growth*) pour les individus d'âge inférieur à  $a_{th}$ , ou alors *vb* (*von Bertalanffy growth*) pour les individus plus âgés.

$$r_{G,i}(t) = \begin{cases} \frac{\Delta W_i(t)}{W_i(t)^{\frac{b-1}{b}}} + r_{L,lin} & a < a_{th} \\ \frac{\Delta W_i(t) + r_{L,vb} \times W_i(t)}{W_i(t)^{\frac{b-1}{b}}} & a \geq a_{th} \end{cases} \quad (3.8)$$

La valeur isotopique dynamique de l'azote à la fin du pas de temps  $t + \Delta t$  (notée  $\delta^{15}\text{N}_i(t + \Delta t)$ ) émerge de l'intégration du modèle IsoDyn au sein du modèle OSMOSE (Équation 3.9, démonstration en Annexe S.1, voir B.2). Elle est modélisée à partir de la valeur isotopique de l'individu au début du pas de temps ( $\delta^{15}\text{N}_i(t)$ ), et d'un incrément isotopique ( $\Delta \delta^{15}\text{N}_i(t)$ ) par incrément de temps ( $\Delta t$ ) correspondant au pas de temps de simulation (1/24 an, soit environ deux semaines).  $\Delta \delta^{15}\text{N}_i(t)$  dépend d'une fonction ( $\mathcal{F}$ ) qui combine  $\delta^{15}\text{N}_i(t)$ , la valeur isotopique du bol alimentaire à  $t$  (notée  $\delta^{15}\text{N}_{diet,i}(t)$ ), les paramètres de

fractionnement  $\Delta_G$  et  $\Delta_L$  isotope-dépendants et ceux de taux métaboliques  $r_G$  et  $r_L$  qui dépendent de la croissance (*lin* ou *vb*) et donc de l'âge seuil ( $a_{th}$ ). Pour pallier aux problèmes d'intégration numérique dans les tous premiers stades de vie, la valeur de l'incrément isotopique par pas de temps est majorée par le paramètre  $\Delta\delta^{15}N_{max}$  (voir la méthode de fixation du seuil de l'incrément isotopique en Annexe S.2, voir B.3).

$$\delta^{15}N_i(t + \Delta t) = \delta^{15}N_i(t) + \Delta\delta^{15}N_i(t) \times \Delta t$$

$$\text{avec } \Delta\delta^{15}N_i(t) = \min(\mathcal{F}, \Delta\delta^{15}N_{max})$$

si  $a < a_{th}$

$$\mathcal{F} = \{W_i(t)^{-1/b}(r_{G,i}(t)(\delta^{15}N_{diet,i}(t) - \delta^{15}N_i(t) + \Delta_G^{15}N) - r_{L,lin} \times \Delta_L^{15}N)\}$$

sinon  $a \geq a_{th}$

$$\mathcal{F} = \{r_{G,i}(t) \times W_i(t)^{-1/b}(\delta^{15}N_{diet,i}(t) - \delta^{15}N_i(t) + \Delta_G^{15}N) - r_{L,vb} \times \Delta_L^{15}N\}$$
(3.9)

Les processus sont identiques pour le carbone.

Le taux de renouvellement isotopique ( $\lambda$ ) émerge de ce modèle et se calcule de la manière suivante :

$$\lambda_i(t) = r_{G,i}(t) \times W_i(t)^{\frac{-1}{b}}$$
(3.10)

faisant intervenir l'incorporation isotopique  $r_{G,i}(t)$  et le poids  $W_i(t)$  de chaque individu à chaque pas de temps.

L'implémentation de la dynamique isotopique d'IsoDyn au sein du modèle trophique OSMOSE, fournit des valeurs isotopiques émergentes pour chaque banc de poissons modélisé dans cette nouvelle version nommée IsoDyn-OSMOSE. Les processus modélisés dans IsoDyn-OSMOSE sont décrits pour toute la durée d'un pas de temps de simulation ( $\Delta t = 1/24$  an) et interviennent dans l'ordre suivant : le mouvement (dont la migration), les mortalités (dont la prédation), la croissance, l'incorporation isotopique et la reproduction (en bleu, Figure 3.2). La migration n'est pas représentée sur la Figure 3.2 par simplicité, et parce qu'elle ne concerne que peu d'espèces sur une très courte période. Les mortalités (par prédation, sous-alimentation, pêche et la mortalité additionnelle) sont simulées dans une boucle ayant un pas de temps plus réduit (subdivisé en 10 soit 1/240 an) pour que l'ordre dans lequel elles sont implémentées ne favorise

pas particulièrement les premières sources de mortalité. Les bancs de poissons se déplacent avec une position en  $[x,y]$ , puis consomment des proies avec une valeur  $\delta^{15}N_j$  constituant la valeur isotopique du bol alimentaire  $\delta^{15}N_{diet,i}$  du prédateur, dont sa valeur isotopique instantanée  $\delta^{15}N_{inst,i}$  ne dépend que de la prédation. En fonction de l'efficacité de prédation  $\xi_i$ , l'accroissement en poids  $\Delta W_i$  va être modulé durant le processus de croissance et permet de calculer la variable auxiliaire du taux d'assimilation isotopique  $r_{G,i}$  et enfin la variable d'état de la valeur isotopique du banc  $\delta^{15}N_i$  qui dépend des processus de prédation et de croissance (Figure 3.2). Dans le code (en java), des fonctions supplémentaires permettent de sauvegarder les variables émergentes à chaque  $\Delta t$  et d'éliminer les bancs qui sont morts, ainsi que de réaliser la procédure d'initialisation du système qui n'a lieu qu'une seule fois au moment du lancement des simulations (en vert, Figure 3.2).

### 3.2.4 Les forçages isotopiques

Concernant les forçages, il s'agit d'attribuer une valeur isotopique en azote et en carbone pour chacune des sources de nourriture (chaque compartiment LTL) basée sur des travaux empiriques disponibles sur le même écosystème (KOPP et al., 2015). La première étape a été d'identifier deux voies de transfert trophique, l'une benthique l'autre pélagique, et pour chacune d'elle une ligne de base trophique (nommée *baseline*). Les LTLs définis dans OSMOSE-EEC (TRAVERS-TROLET et al., 2019) sont catégorisés entre les proies pélagiques (dinoflagellés, diatomées, micro-, meso- et macro- zooplancton) et les proies benthiques (benthos très petit, petit, moyen, grand, très grand). Les groupes méso-zooplancton pour la voie pélagique (correspondant aux copépodes) et benthos moyen pour la voie benthique (correspondant aux bivalves représentés par *Aequipecten opercularis*) ont été choisis comme baseline avec pour valeurs  $\delta^{15}N= 10.28\text{‰}$   $\delta^{13}C= -21.07\text{‰}$  et  $\delta^{15}N= 8.36\text{‰}$   $\delta^{13}C= -17.36\text{‰}$ , respectivement (issues de KOPP et al. (2015)) et dont les  $TL_{baseline}$  valent 2.6 et 2.2 (issus de TRAVERS-TROLET et al. (2019)). Les facteurs de discrimination trophique utilisés pour le calcul des valeurs isotopiques des proies proviennent des valeurs moyennes utilisées dans KOPP et al. (2015) :  $3.4\text{‰}$  et  $1.5\text{‰}$  pour l'azote et le carbone respectivement (notés  $\Delta^{15}N$  et

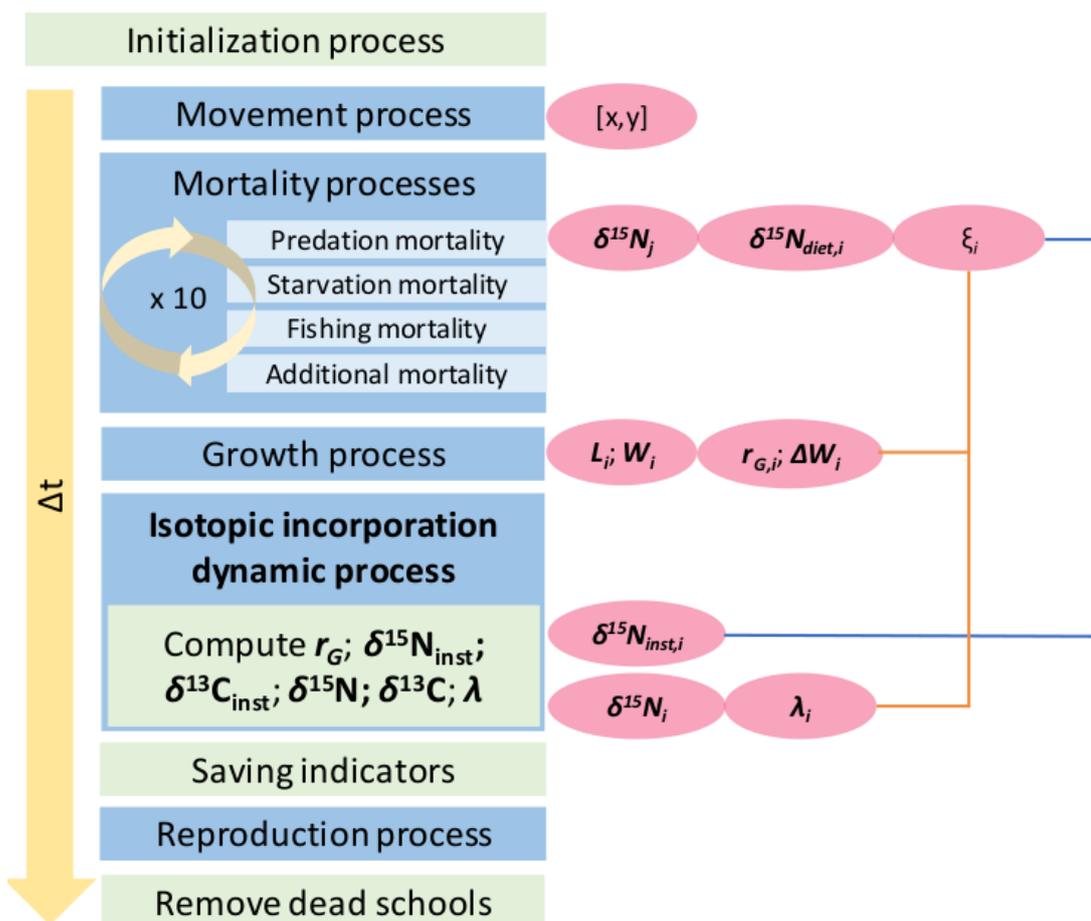


FIGURE 3.2 – Schéma récapitulatif des processus (biologiques et informatiques) qui présente le couplage IsoDyn-OSMOSE pour un individu au cours d'un pas de temps OSMOSE ( $\Delta t = 1/24$  année). Pour chaque processus biologique (encart bleu) la variable associée au super-individu  $i$  est représentée (ellipse rose). Les liens bleus et oranges montrent que le  $\delta^{15}N_{inst}$  ne tient compte que de la prédation (ligne bleue) alors que le  $\delta^{15}N$  tient compte de la prédation et de la croissance (ligne orange), il en est de même pour les variables homologues non représentées du carbone :  $\delta^{13}C_{inst}$  et  $\delta^{13}C$ . Les mortalités contiennent une boucle multipliée par 10 pour la subdivision du pas de temps. Les encarts verts symbolisent les processus informatiques liés au code en java.

$\Delta^{13}C$ ). Ces valeurs d'enrichissement trophique sont considérées identiques et constantes pour toutes les proies.

Les valeurs isotopiques de chacune des proies peuvent être retro-calculées à

TABLEAU 3.1 – Les valeurs isotopiques de l’azote et du carbone ( $\delta^{15}N_{LTL}$  et  $\delta^{13}C_{LTL}$ ) comme forçages du modèle IsoDyn-OSMOSE, pour chacun des groupes LTLs.

Groupe LTL	Voie trophique	$TL_{LTL}$	$\delta^{15}N_{LTL}(\text{‰})$	$\delta^{13}C_{LTL}(\text{‰})$
Dinoflagellées	pélagique	1	4.84	-23.47
Diatomées	pélagique	1	4.84	-23.47
Microzooplancton	pélagique	2	8.24	-21.97
Mésozooplancton	pélagique	2.6	10.28	-21.07
Macrozooplancton	pélagique	3.8	14.36	-19.27
Très petit Benthos	benthique	3	11.08	-16.16
Petit Benthos	benthique	2.9	10.74	-16.31
Moyen Benthos	benthique	2.2	8.36	-17.36
Grand Benthos	benthique	2.3	8.7	-17.21
Très grand Benthos	benthique	3.6	13.12	-15.26

partir de l’équation standard du niveau trophique de Post (2002) Équation 3.11, et de leur valeur de niveau trophique défini dans OSMOSE (noté  $TL_{LTL}$ , issu de la Table 2 dans TRAVERS-TROLET et al. (2019)). L’ensemble de ces valeurs de forçages sont reportées dans la Tableau 3.1.

$$\delta^{15}N_{LTL} = \delta^{15}N_{baseline} + \Delta^{15}N(TL_{LTL} - TL_{baseline}) \quad (3.11)$$

Pour chaque groupe LTL, les valeurs de forçage pour les variables  $\delta^{15}N_{LTL}$  et  $\delta^{13}C_{LTL}$  (Tableau 3.1) sont constantes au cours du temps et spatialement homogènes. Dans le modèle IsoDyn-OSMOSE, les valeurs isotopiques des LTLs interviennent comme valeurs isotopiques des proies au même titre que les poissons prédatés ( $\delta^{15}N_j$ , Équation 3.5). Pour chaque banc de poissons, des valeurs isotopiques sont requises à l’initialisation du modèle. Les valeurs isotopiques initiales pour toutes les espèces de poissons (correspondant au stade œuf au moment de l’initiation) sont fixées à  $\delta^{15}N_i = 12.89\text{‰}$  et  $\delta^{13}C_i = -20.03\text{‰}$ . Ces valeurs isotopiques initiales correspondent aux valeurs mesurées pour les larves de poissons échantillonnées en Manche (Table 1 de KOPP et al. (2015)).

### 3.2.5 Les métriques estimées : les inférences

À partir des valeurs isotopiques implémentées, l'objectif est de comparer dans un cadre de modélisation mécaniste, les niveaux trophiques provenant des matrices des régimes alimentaires :  $TL_{OSMOSE}$  avec ceux estimés à partir des valeurs de  $\delta^{15}N$  simulées (i.e.  $TL_{\delta^{15}N}$ ). Sachant que les valeurs isotopiques des groupes LTLs et facteurs d'enrichissement sont simulés avec des valeurs fixes et constantes, les valeurs émergentes du système (i.e.  $TL_{OSMOSE}$ ,  $\delta^{15}N$  et  $\delta^{15}N_{inst}$ ) résultent uniquement de la prédation opportuniste au sein d'OSMOSE et de l'effet du métabolisme (croissance) sur l'incorporation isotopique (via  $\lambda$ ).

#### Simulation et configuration du modèle IsoDyn-OSMOSE

Les inférences sont réalisées sur les données simulées (dites de sortie du modèle), où chaque simulation correspond à un réplicat de la configuration utilisée. Une seule configuration a été réalisée correspondant à un seul ensemble de paramètres et de forçages présentés dans les sections précédentes, il s'agit de la configuration de référence pour laquelle les simulations effectuées durent 120 ans. Les 100 premières années correspondant à une période de « spin-up » ou atteinte d'équilibre, seules les 20 dernières années sont considérées dans l'analyse. Le modèle étant stochastique, 10 simulations ont été lancées afin d'établir une première exploration des résultats et se sont révélées suffisantes pour la suite des analyses.

#### Différentes moyennes de données

Les 20 années sauvegardées peuvent s'exprimer en années ou en nombres de pas de temps de simulation (i.e.  $n \times \Delta t$ ) avec pour pas de temps initial 2400 (puisque uniquement les 20 dernières années sont sauvegardées sur les 120 ans simulés) et pas de temps final 2879 (le dernier pas de temps simulé du réplicat). Dans un premier temps, des boîtes à moustaches ont été utilisées pour explorer la stochasticité du modèle IsoDyn-OSMOSE entre les 10 réplicats, en utilisant les moyennes de  $\delta^{15}N$  par espèce au dernier  $\Delta t$  pour tous les réplicats. Puis les moyennes en  $\delta^{15}N$  et  $\delta^{13}C$  par année, par réplicat et par espèce ont servi à la validation qualitatives des valeurs simulées par IsoDyn-OSMOSE.

Dans un second temps, à partir d'une simulation (prise aléatoirement parmi les 10 réalisées) l'ensemble des variables de sorties ( $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}N_{inst}$ ,  $\delta^{13}C_{inst}$ ,  $TL_{OSMOSE}$ ,  $\lambda$  et  $W$ ) sont moyennées par âge pour l'ensemble des bancs composant les cohortes sélectionnées. Par espèce, les super-individus nés la première année de sauvegarde des sorties sont suivis sur l'ensemble de leur durée de vie et forment une cohorte. Autrement dit, à 100 ans de simulation, les bancs d'âge zéro pour les 24 premiers pas de temps (sur la sauvegarde des 20 ans il s'agit de la première année) sont conservés comme appartenant à une cohorte de l'espèce étudiée. La cohorte ainsi suivie est composée d'individus différents, ce qui permet d'étudier la variabilité individuelle d'une cohorte (cf. modèles linéaires à effets mixtes ci-après). Pour étudier les dynamiques à l'échelle de la cohorte, les variables de l'ensemble des individus de la cohorte sont moyennées par âge entre 2 mois (correspondant à  $4/24 = 0.17$  an) et l'âge maximal atteint par l'espèce. Ainsi, les valeurs moyennes par âge pour la cohorte étudiée ont été utilisées pour représenter le poids, l'allométrie, la dynamique des  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{15}N_{inst}$ , et les estimations de TL.

Pour toutes les cohortes, les 4 premiers pas de temps ont été retirés des moyennes par âge, ce qui équivaut à enlever les 2 premiers mois (soient 4 fois 15 jours) de vie de la cohorte, et donc d'obtenir une cohorte dont le premier âge est 0.17 an. Une exploration initiale des sorties a en effet montré que les valeurs de  $\lambda$  étaient supérieures à  $1 \text{ jour}^{-1}$ , ce qui correspond à une valeur trop forte par rapport aux estimations existantes pour  $\lambda$ , mais qui s'explique par l'intégration numérique effectuée sur un pas de temps relativement grand de  $1/24$  an. Malgré la modération des valeurs isotopiques simulées via  $\Delta\delta^{15}N_{max}$  les premières valeurs des variables de sortie ont donc été omises pour les analyses, pour s'affranchir d'un biais numérique, pour l'ensemble des résultats de suivi de cohorte.

### Estimation des TLs et modèles à effets mixtes

Les inférences de TLs isotopiques notées  $TL_{\delta^{15}\text{N}}$  sont réalisées à partir des moyennes en  $\delta^{15}\text{N}$  par âge de la cohorte suivie pour chaque espèce (Équation 3.12). L'équation 3.12 provient de celles de TIMMERMAN et al. (2021) cf.

Equations 3 et 4, avec modification du TL utilisé pour la baseline (pour être en accord avec ceux disponibles pour les copépodes et *Aequipecten opercularis* utilisés dans les forçages) et décomposition de sa valeur isotopique pour une meilleure lisibilité.

$$\begin{aligned}
 \alpha_{benth} &= \frac{\Delta^{15}N \times (\delta^{13}C_{pelag} - \delta^{13}C_i) + \Delta^{13}C \times (\delta^{15}N_i - \delta^{15}N_{pelag})}{\Delta^{15}N \times (\delta^{13}C_{pelag} - \delta^{13}C_{benth}) + \Delta^{13}C \times (\delta^{15}N_{benth} - \delta^{15}N_{pelag})} \\
 TL_{base} &= \alpha_{benth} \times TL_{benth} + (1 - \alpha_{benth}) \times TL_{pelag} \\
 \delta^{15}N_{base} &= (\alpha_{benth} \times \delta^{15}N_{benth} + (1 - \alpha_{benth}) \times \delta^{15}N_{pelag}) \\
 TL_{\delta^{15}N,i} &= \frac{\delta^{15}N_i - \delta^{15}N_{base}}{\Delta^{15}N} + TL_{base}
 \end{aligned} \tag{3.12}$$

où  $\alpha_{benth}$  est la contribution de la voie benthique,  $\Delta^{15}N$  est le facteur d'enrichissement en azote, il vaut 3.4‰,  $\Delta^{13}C$  est le facteur d'enrichissement en carbone, il vaut 1.5‰ (identiques à ceux utilisés dans la section 3.2.4. Les forçages isotopiques).  $\delta^{15}N_{pelag}$  et  $\delta^{13}C_{pelag}$  sont les valeurs isotopiques des copépodes (cf. Tableau 3.1 pour le méso-zooplancton,  $\delta^{15}N_{pelag} = 10.28‰$  et  $\delta^{13}C_{pelag} = -21.07‰$ ).  $\delta^{15}N_{benth}$  et  $\delta^{13}C_{benth}$  sont les valeurs isotopiques de *A. opercularis* (cf. Tableau 3.1 pour le moyen benthos,  $\delta^{15}N_{benth} = 8.36‰$ ,  $\delta^{13}C_{benth} = -17.36‰$ ) et forment la valeur isotopique de la baseline  $\delta^{15}N_{base}$ . Les TLs de la baseline correspondent aux TLs attribués dans OSMOSE-EEC par TRAVERS-TROLET et al. (2019) et valent respectivement  $TL_{benth} = 2.2$  et  $TL_{pelag} = 2.6$  pour *A. opercularis* et copépodes. La pondération de  $TL_{benth}$  et  $TL_{pelag}$  par la contribution  $\alpha_{benth}$  fournit un  $TL_{base}$  plus représentatif de la baseline de chaque individu pour le calcul du TL isotopique, autrement dit pour l'estimation de  $TL_{\delta^{15}N}$ .

À partir des estimations de  $TL_{\delta^{15}N}$ , des modèles linéaires sont appliqués afin d'évaluer la capacité de  $\delta^{15}N$  à être un proxy fiable du TL par comparaison de pente avec la courbe théorique de pente 1 (aussi nommée courbe 1 : 1). Ce sont des modèles linéaires à effets mixtes qui ont été appliqués pour tenir compte des mesures répétées (non indépendantes) sur les mêmes individus au cours du temps. Les données individuelles – contenant tous les bancs de la cohorte étudiée – sont utilisées pour tester l'effet aléatoire de l'historique des individus (par leur identifiant noté ID) ainsi que l'effet aléatoire de l'âge, sur la relation linéaire entre la variable expliquée  $TL_{\delta^{15}N}$  et la variable explicative  $TL_{OSMOSE}$ . L'effet individu via la variable *ID* est appliqué sur l'ordonnée à l'origine (cf. modèle n°1)

puis l'effet individu est appliqué sur la pente et l'ordonnée à l'origine (modèle n°2) et enfin l'effet âge (noté *age*) est combiné à celui de l'individu sur l'ordonnée à l'origine (modèle n°3) ainsi que sur la pente et l'ordonnée à l'origine (modèle n°4). Les variables *ID* et *age* sont les effets aléatoires appliqués aux modèles linéaires suivants :

1. modèle n°1 :  $TL_{\delta^{15}N} \sim TL_{OSMOSE} + 1/ID$ ;
2. modèle n°2 :  $TL_{\delta^{15}N} \sim TL_{OSMOSE} + TL_{OSMOSE}/ID$ ;
3. modèle n°3 :  $TL_{\delta^{15}N} \sim TL_{OSMOSE} + TL_{OSMOSE}/ID + 1/age$  et
4. modèle n°4 :  $TL_{\delta^{15}N} \sim TL_{OSMOSE} + TL_{OSMOSE}/ID + TL_{OSMOSE}/age$ .

Une anova est ensuite réalisée pour tester la significativité des quatre modèles. Seuls les modèles ayant convergé et étant significatifs sont présentés dans les résultats.

L'ensemble des analyses est effectué sous R avec la version 4.2.1, les boîtes à moustaches sont réalisées via la fonction 'boxplot' du package 'graphics', les modèles de régression linéaire via la fonction 'lm' du package 'stats', les modèles linéaires à effets mixtes via la fonction 'lmer' du package 'lme4' et les anova via la fonction 'anova' du package R 'stats'.

### 3.3 Résultats

Les résultats sont tout d'abord constitués de l'exploration des valeurs simulées de  $\delta^{15}N$  en tant que propriétés émergentes du modèle. L'exploration des résultats s'est ensuite articulée autour de la variabilité temporelle qui émerge en raison de la saisonnalité de l'abondance des proies, du métabolisme des super-individus, et des variations de régime alimentaire entre et au sein des espèces. Finalement, l'inférence des TLs à partir des valeurs de  $\delta^{15}N$  a été comparée aux TLs OSMOSE générés à partir des matrices alimentaires émergeant du modèle.

### 3.3.1 Stochasticité et validation des valeurs isotopiques simulées

#### Stochasticité des valeurs simulées de $\delta^{15}\text{N}$ en fin de simulation

Le modèle OSMOSE présente trois sources de stochasticité induisant des différences entre les simulations (ou réplicats) dans les valeurs des variables simulées par le modèle (comme les sorties isotopiques par exemple). Il s'agit *i*) de la distribution spatiale des bancs à l'initialisation du modèle et lors des éventuels changements saisonniers et ontogéniques de carte de distribution, *ii*) du mouvement aléatoire de cellule à cellule au sein de la carte de répartition de l'espèce et *iii*) de l'ordre d'intervention des bancs dans le processus de prédation. Afin de s'assurer que les valeurs simulées soient représentatives des processus marquants de la structuration du réseau trophique, et compte-tenu du temps de simulation requis par OSMOSE, 10 réplicats ont été effectués.

Pour chaque espèce, la moyenne des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  des super-individus a été calculée sur le dernier pas de temps de simulation (au  $2879^{\text{e}}\Delta t$ , i.e. dernière quinzaine des 20 ans enregistrés en sortie) pour chacun des 10 réplicats. La distribution de ces 10 moyennes de  $\delta^{15}\text{N}$  par espèce a ensuite été représentée par des boîtes à moustaches comprenant les statistiques suivantes : médiane (ligne noire dans la boîte), premier quartile (Q1, bordure inférieure de la boîte), troisième quartile (Q3, bordure supérieure de la boîte), valeurs extrêmes (moustaches), et outliers (cercles) (Figure 3.3). Deux valeurs extrêmes ont été représentées, (1) le minimum entre la plus petite valeur simulée et la valeur de Q1 moins 1,5 fois l'interquartile, (2) le maximum entre la plus grande valeur simulée et la valeur de Q3 plus 1,5 fois l'interquartile.

Les valeurs des médianes de  $\delta^{15}\text{N}$  variaient entre 12.4 et 17.2‰ pour l'ensemble des espèces, avec généralement des similitudes pour les espèces partageant les mêmes préférences alimentaires (Figure 3.3). Ainsi, la morue et le merlan, deux prédateurs supérieurs de Manche orientale, avaient les valeurs médianes de  $\delta^{15}\text{N}$  élevées (proches de 17‰). D'autres espèces piscivores, le maquereau et les calmars, avaient également des valeurs médianes de  $\delta^{15}\text{N}$  importantes (17‰ et 17.2‰). A l'inverse, des petits pélagiques principalement planctonivores tels que la sardine et le hareng possédaient les valeurs médianes

de  $\delta^{15}\text{N}$  les plus faibles du système (12.4 et 13.4‰ respectivement), et plusieurs espèces benthiques avaient des valeurs médianes de  $\delta^{15}\text{N}$  proches de 14‰ (soient 13.7‰ pour la sole et le rouget-barbet, et 14‰ pour le dragonnet). Dans les valeurs médianes de  $\delta^{15}\text{N}$  intermédiaires (entre 14.5 et 16.5‰), on retrouvait des espèces occupant des niches écologiques et trophiques variées (chinchard, petite roussette, plie, tacaud commun, petit tacaud).

Bien que le nombre de réplicats simulés soit faible ( $n=10$ ), la variabilité observée entre réplicats était bien plus faible (boîtes à moustaches peu étendues, au maximum 1‰) que la variabilité inter-spécifiques des signatures  $\delta^{15}\text{N}$  moyennes (de 12.4 à 17.2‰, correspondant à la sardine et aux calmars respectivement, Figure 3.3). Cette faible variabilité qui a été observée pour les moyennes de  $\delta^{15}\text{N}$  entre les réplicats était indicatrice de la reproductibilité des mécanismes isotopiques implémentés pour simuler les valeurs isotopiques des espèces de poisson, malgré les trois sources de stochasticité du modèle. Ceci justifiait l'utilisation d'une seule simulation (i.e. un seul réplicat), pour analyser les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  simulées par IsoDyn-OSMOSE.

### **Confrontation des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et de $\delta^{13}\text{C}$ simulées et obtenues empiriquement**

Les mécanismes isotopiques ont été implémentés à l'échelle des super-individus et les valeurs isotopiques sont des propriétés émergentes du modèle. Il était donc important de valider qualitativement les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  et de  $\delta^{13}\text{C}$  simulées – uniquement celles tenant compte de la croissance, i.e. pas les valeurs isotopiques instantanées – avec les valeurs observées issues de KOPP et al. (2015). Pour cette validation qualitative, les valeurs isotopiques moyennes en  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  par espèce (correspondant à la moyenne pour toutes les profondeurs dans KOPP et al. (2015)) et les valeurs isotopiques moyennes annuelles pour les 14 espèces modélisées et les 10 réplicats ont été représentées sur le même graphique (dual plot isotopique), et en suivant les mêmes échelles d'axe pour les ordonnées et les abscisses (Figure 3.4). Les patrons observés entre espèces présentant des traits et occupant des habitats similaires étaient cohérents entre les données issues de KOPP et al. (2015) et les valeurs simulées par IsoDyn-OSMOSE. Les espèces

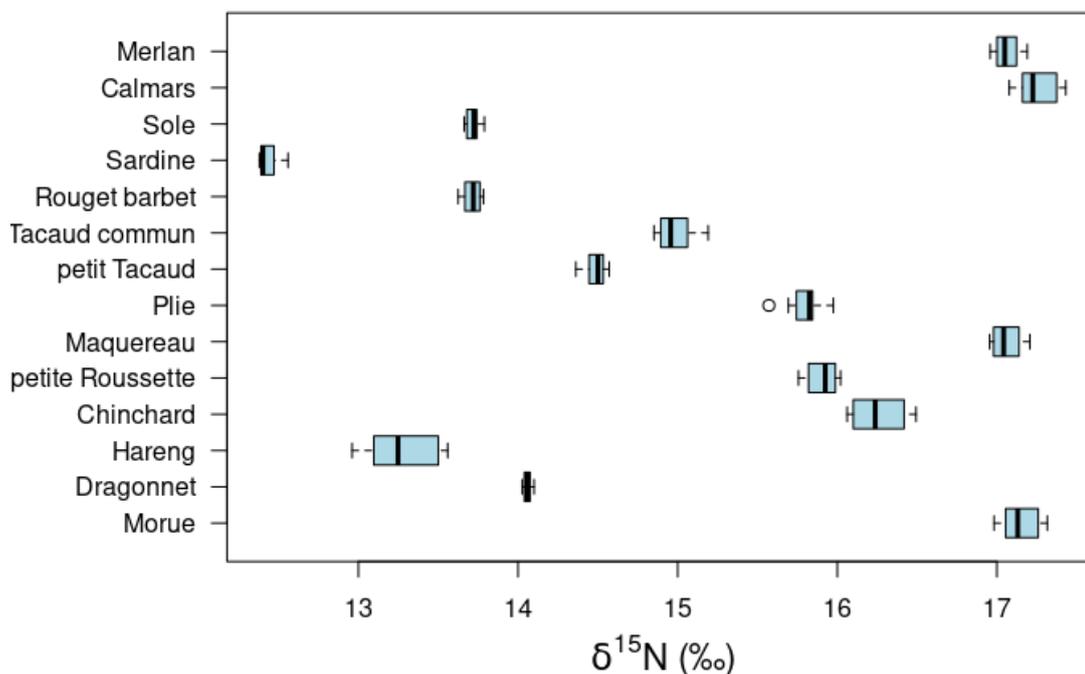


FIGURE 3.3 – Représentation graphique en boîte à moustaches de la distribution des moyennes en  $\delta^{15}\text{N}$  des super-individus sur le dernier pas de temps de simulation ( $\Delta t = 2879$ ) pour les 10 réplicats.

exclusivement pélagiques comme le hareng et la sardine se situaient autour de 11 et 11.5‰ en  $\delta^{15}\text{N}$  (Figure 3.4.a) en étant dans l'espace isotopique le plus bas du graphique (Figure 3.4.a et b) aussi bien pour les valeurs empiriques, même si celles-ci étaient plus élevées (13.5 et 13‰ en  $\delta^{15}\text{N}$ , Figure 3.4.b). Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  pour le hareng et la sardine étaient d'environ -21 (Figure 3.4.a) et -18‰ (Figure 3.4.b). Les espèces exclusivement benthiques, comme la sole, se situaient dans un espace de valeur élevée en  $\delta^{13}\text{C}$  (autour de -16‰) et intermédiaire en  $\delta^{15}\text{N}$ . Les espèces top prédatrices et démersales étaient positionnées à des niveaux de  $\delta^{13}\text{C}$  intermédiaires entre les espèces pélagiques et benthiques (de -17 à -15‰), et possédaient les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  élevées (de 15 à 18‰), et en particulier celle des calmars était la plus élevée en azote. Ce positionnement relatif des espèces avait généralement été retrouvé dans les données de KOPP et al. (2015) (Figure 3.4.b), en utilisant la moyenne correspondant à toutes les profondeurs. Ainsi, les valeurs isotopiques qui avaient été obtenues pour la morue ( $\delta^{13}\text{C} =$

-16.5‰ et  $\delta^{15}\text{N} = 15.37\text{‰}$ ), la sardine ( $\delta^{13}\text{C} = -17.89\text{‰}$  et  $\delta^{15}\text{N} = 12.72\text{‰}$ ), et la sole ( $\delta^{13}\text{C} = 16.75\text{‰}$  et  $\delta^{15}\text{N} = 13.9\text{‰}$ ) étaient qualitativement proches des valeurs simulées du point de vue structural. Cette validation qualitative – même si les valeurs n’étaient pas ajustées et restent perfectibles – permettait de valider notre configuration et notre cadre de travail avant d’analyser les forces et les faiblesses de l’utilisation du  $\delta^{15}\text{N}$  comme proxy du TL en écologie trophique.

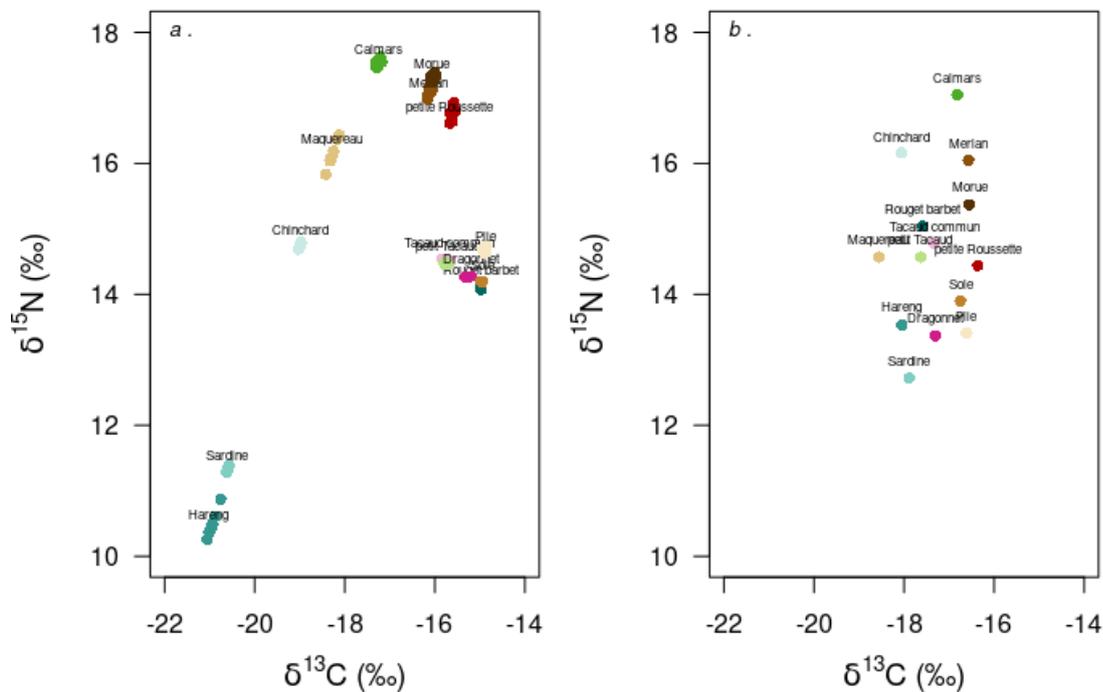


FIGURE 3.4 – Graphique double (dual plot) des rapports isotopiques de l’azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) en fonction du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) pour les valeurs simulées (moyennes des valeurs isotopiques par espèce, par année et par réplicat sur les 20 années sauvegardées) par IsoDyn-OSMOSE (a.) et pour les valeurs moyennes mesurées par KOPP et al. (2015) (b.) pour les 14 espèces de poisson.

### 3.3.2 Les composantes de la variabilité temporelle

#### La saisonnalité dans l'abondance des proies, les espèces de bas niveau trophique

Les signatures isotopiques des compartiments de bas niveau trophique (LTL) sont constantes au cours du temps et ne varient donc pas en fonction de la saison. Les biomasses des LTLs pélagiques sont en revanche variables pour les groupes suivants : dinoflagellés, diatomées, micro-zooplancton et méso-zooplancton (Figure 3.5). Les biomasses en tonne de poids humide pour les LTLs ont été fournies par le modèle biogéochimique ECO-MARS3D appliqué à la Manche orientale et ont permis de représenter un état moyen de la disponibilité des proies sur la période de calibration d'OSMOSE-EEC. Ces biomasses ont été agrégées spatialement (voir l'exemple de la distribution spatiale des diatomées pour quatre mois de l'année en Annexe S.3, voir B.4) sur une année, afin d'observer le pic d'abondance saisonnier des 4 groupes pélagiques susmentionnés. Les efflorescences maximales des LTLs pélagiques avaient lieu en mai pour les diatomées (Figure 3.5.b), précédant celle du méso-zooplancton en juin (Figure 3.5.d), ainsi que celles en août des dinoflagellés et du micro-zooplancton (Figures 3.5.a et 3.5.c) dont le développement de biomasse était synchrone. Ces cycles saisonniers étaient répétés pour chaque année de simulation OSMOSE. La variabilité temporelle des biomasses de proies de bas niveau trophique et donc leur disponibilité pour les prédateurs était ainsi exclusivement saisonnière par construction (i.e. répétition du patron saisonnier pour chaque année de simulation).

#### Variations ontogéniques et inter-spécifiques dans les cycles des prédateurs, espèces de haut niveau trophique

Les variables de sortie d'IsoDyn-OSMOSE qui ont été explorées et analysées correspondaient aux valeurs émergentes isotopiques, trophiques, et métaboliques des prédateurs de haut niveau trophique (HTL : *High Trophic Level*); autrement dit les 14 espèces modélisées dans OSMOSE-EEC. Le poids de chaque super-individu ou banc ( $W_i$ ) est la résultante de l'accroissement de von Bertalanffy – après l'âge seuil spécifique – et de l'efficacité de prédation au cours

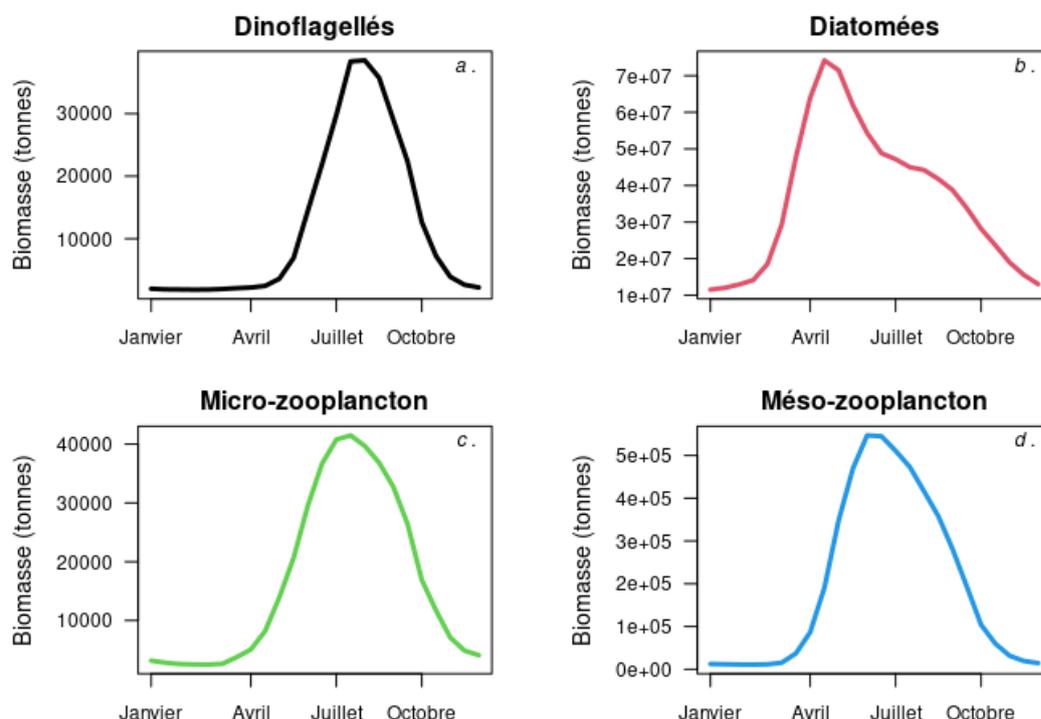


FIGURE 3.5 – Évolutions des biomasses en tonne de poids humide des proies pour les groupes LTLs pélagiques sur une année type, utilisées comme forçages du modèle IsoDyn-OSMOSE pour la Manche orientale. Les biomasses par pas de temps OSMOSE, résultent de la somme des biomasses par cellule de la grille spatiale.

du temps. L'implémentation des propriétés des isotopes stables permettait de simuler le taux de renouvellement isotopique ( $\lambda$ ) qui dépend de l'accroissement en poids et du taux d'incorporation isotopique ( $r_G$ ).  $W_i$  et  $\lambda$  sont les variables exprimant le métabolisme propre à chaque banc, qui dépend de leur état physiologique (lié à l'efficacité de prédation), de leur stade de vie ainsi que leurs traits spécifiques (comme les paramètres de croissance). Dans la suite des résultats, seules les dynamiques des individus ont été analysées, se composant d'une seule et même cohorte, suivie au cours du temps.

La cohorte de merlan a été choisie à titre d'exemple, pour représenter le métabolisme d'une espèce via son poids en gramme (Figure 3.6.a) et son taux de renouvellement isotopique en  $j^{-1}$  (Figure 3.6.b). Les courbes de  $W$  et  $\lambda$  moyens

pour les autres espèces sont présentées en Annexe S.4, voir B.5. Les trajectoires individuelles  $W_i$  présentées en Figure 3.6.a décrivaient le poids de chacun des super-individus de merlan pour une même cohorte sur 20 ans. Certaines trajectoires ont été interrompues avant 20 ans signifiant la mortalité du banc en question. Chacune de ces courbes augmentait au cours du temps suivant une courbe de forme sigmoïde, typique d'un modèle de von Bertalanffy. Chaque trajectoire de  $W_i$  augmentait quasi-linéairement entre 0 et 5 ans, avant de s'infléchir à partir de 5 ans et de tendre vers un poids maximal asymptotique, dont la valeur propre à chaque banc variaient entre 2000 et 5000 grammes (Figure 3.6.a). La moyenne résultante avait augmenté suivant un patron similaire aux trajectoires individuelles (Figure 3.6.a courbe orange). Cependant, une diminution du poids moyen de la cohorte était observée à partir de 10 ans. Cette tendance de diminution du poids était expliquée non pas en raison d'un amaigrissement des individus (un tel processus n'est pas implémenté dans OSMOSE), mais en raison d'une disparition de certains bancs aux poids supérieurs à la moyenne. En parallèle du poids moyen de la cohorte, le taux de renouvellement isotopique moyen,  $\lambda$  (Figure 3.6.b) avait diminué au cours du temps. Les courbes individuelles  $\lambda_i$  suivaient le même patron que la valeur moyenne de  $\lambda$  mais n'avaient pas été représentées par soucis d'esthétisme. Le  $\lambda$  moyen entre les âges 0 et 5 ans diminuait fortement passant d'une valeur un peu en deçà de  $0.08 \text{ jour}^{-1}$  à  $0.01 \text{ jour}^{-1}$  en 1 an. Les dynamiques de  $W$  et  $\lambda$  suivaient des tendances opposées (Figure 3.6).

Pour chaque banc,  $\lambda_i$  dépend de  $r_{G,i}$  et de  $W_i$  selon une relation allométrique (cf. Équation 3.10). En log-transformant les variables  $\lambda$  et  $W$ , une relation linéaire était mise en évidence dont les paramètres de régression dépendent de ceux de l'accroissement de von Bertalanffy (i.e. une pente proche de  $-1/b$  et une ordonnée à l'origine dépendante de  $r_G$  et donc indirectement de l'efficacité de prédation).

Pour l'exemple du merlan (Figure 3.7), une relation allométrique entre le poids et le taux de renouvellement isotopique, a été ajustée par modèle de régression linéaire sur les valeurs de la cohorte moyennées par âge et log-transformées en base 10 – uniquement après l'âge seuil. Cette droite ajustée (Figure 3.7) se positionnait au-dessus de la droite moyenne théorique (estimée pour un individu moyen appartenant à l'espèce du merlan avec comme paramètres de von

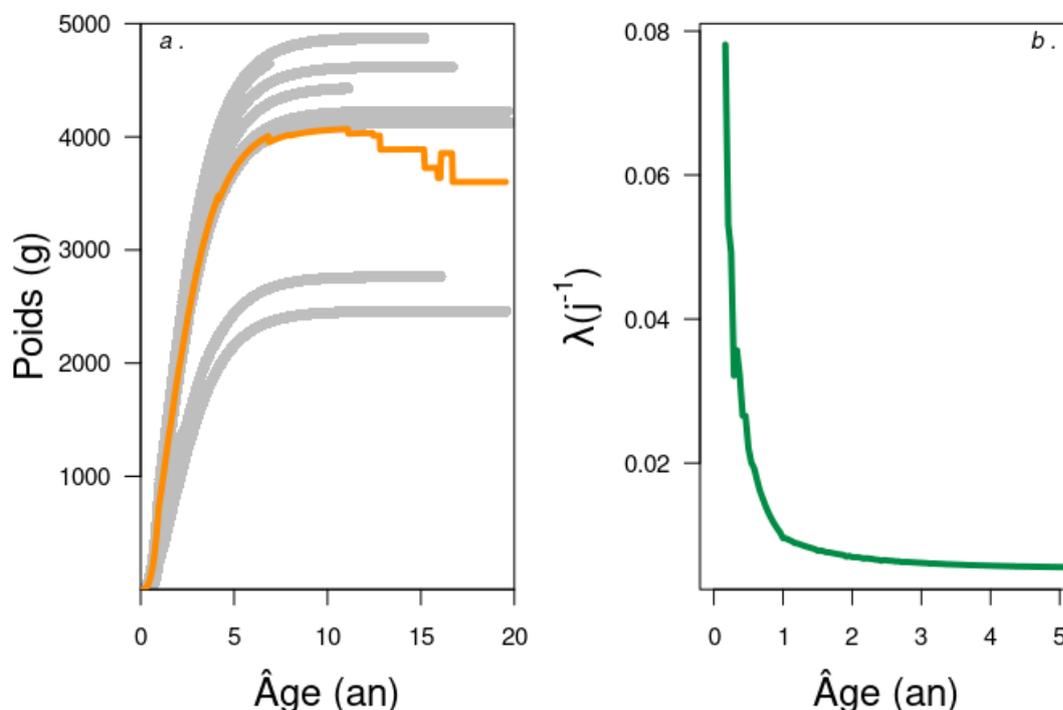


FIGURE 3.6 – Représentation graphique (a.) du poids moyen en gramme (en orange) et des poids des super-individus (en gris) pour la cohorte du merlan sur 20 ans, ainsi que (b.) du taux de renouvellement isotopique moyen (en vert) en  $\text{jour}^{-1}$  en fonction des âges entre 0.17 et 5 ans.

Bertalanffy :  $L_{\infty} = 40.24 \text{ cm}$ ,  $K = 0.63 \text{ année}^{-1}$ ,  $c = 0.00621 \text{ g.cm}^{-3}$  et  $b = 3.103$ ), et en-dessous de celle qui avait été estimée pour un poids théorique maximal (i.e. pour un individu ayant toujours eu une efficacité de prédation maximale et donc une croissance maximale). Ceci signifiait que les bancs de merlan avaient un fort succès de prédation et étaient plus gros que l'individu moyen modélisé pour lequel les paramètres de l'espèce sont renseignés.

Le taux de renouvellement isotopique ( $\lambda$ ) est une variable clé résultant de la croissance d'une espèce modulée par son efficacité de prédation.  $\lambda$  a été représenté sous forme de boîtes à moustaches pour illustrer la distribution de cette variable pour l'ensemble des 14 espèces (Figure 3.8). Les boîtes à moustaches ont été construites sur les valeurs moyennes de  $\lambda$  par âge au sein d'une cohorte. Seules les valeurs des 5 premiers âges ont été utilisées, comme pour la

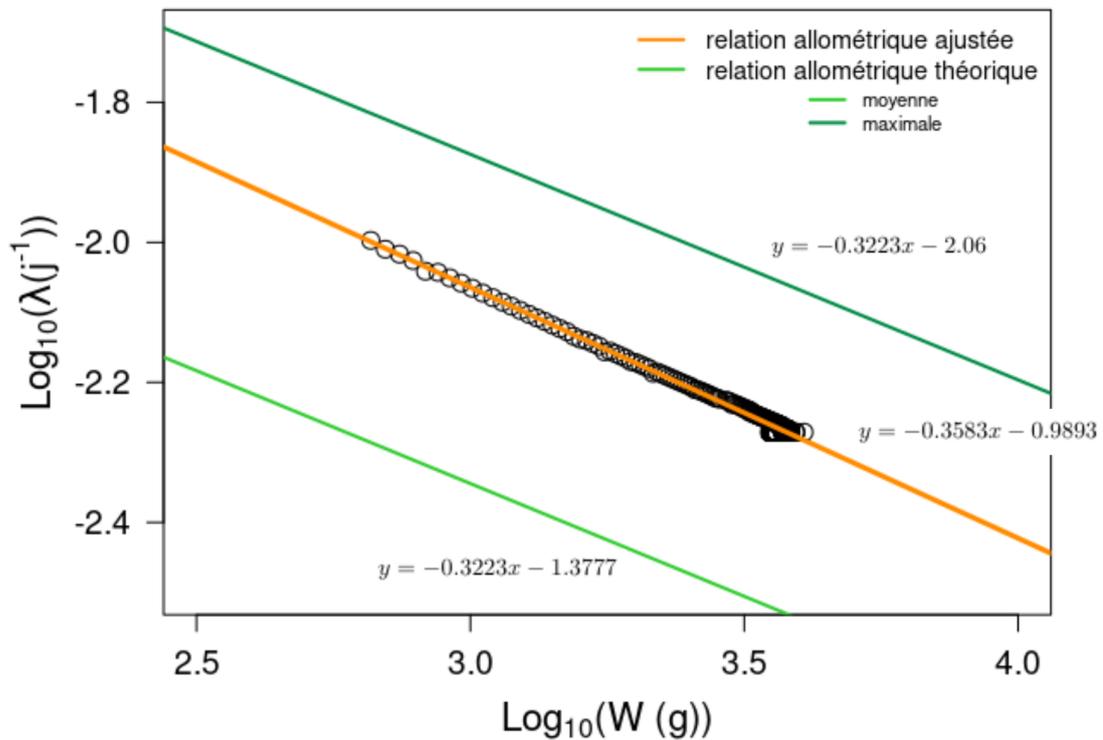


FIGURE 3.7 – Représentation graphique en log de base 10 pour les deux variables, qui correspondent au taux de renouvellement isotopique moyen ( $\lambda$  en  $j^{-1}$ ) par âge en fonction du poids moyen ( $W$  en g) par âge pour la cohorte de merlan. L'ensemble des cercles noirs représentent les valeurs de  $\lambda$  et  $W_i$  pour les bancs appartenant à la cohorte entre 1 an (correspondant à l'âge seuil de von Bertalanffy pour le merlan) et 20 ans. La droite orange est une régression linéaire ajustée sur ces valeurs et les droites vertes représentent les droites théoriques exprimant la relation allométrique entre  $\lambda$  et  $W$  pour l'individu moyen (en vert clair) et l'individu à la croissance maximale (en vert foncé) modélisés dans IsoDyn-OSMOSE.

Figure 3.6.b, et log-transformées en base 10 (Figure 3.8).

Les valeurs du taux de renouvellement isotopique ( $\lambda$ ) pour l'ensemble des 14 espèces HTLs étaient comprises entre -2.6 et -0.8 en log de base 10 (Figure 3.8), ce qui correspond à un  $\lambda$  variant entre  $0.0025 j^{-1}$  et  $0.15 j^{-1}$ . Les outliers (représentés par les cercles, Figure 3.8) se situaient pour toutes les espèces sur la droite de chacune des boîtes à moustaches, cela signifiait que les distributions

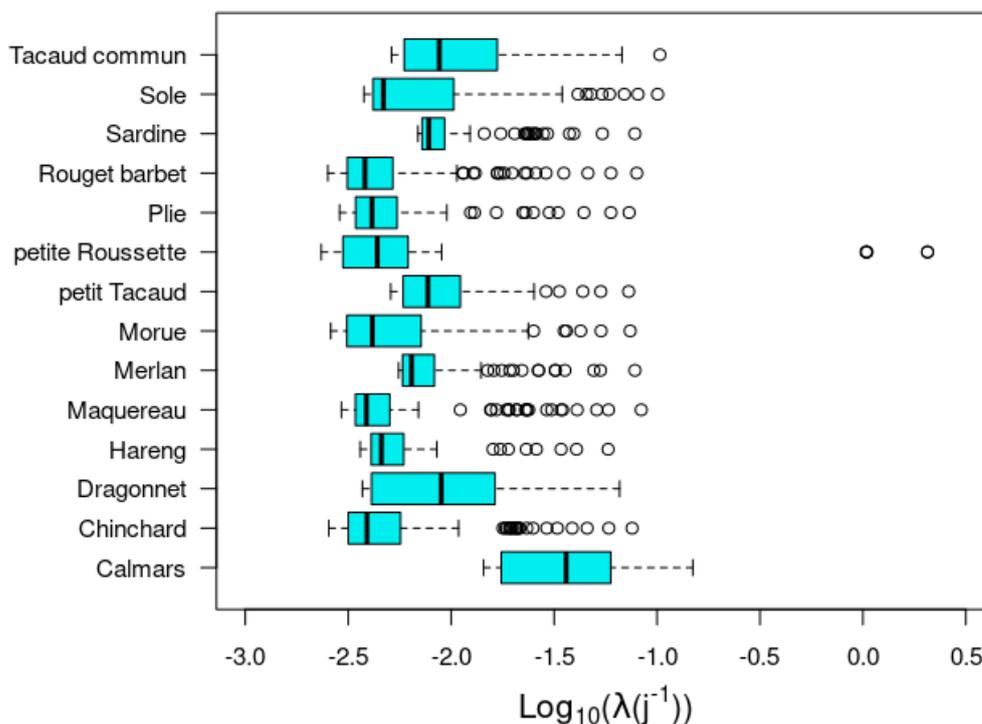


FIGURE 3.8 – Distribution des valeurs log-transformées en base 10 du taux de renouvellement isotopique ( $\lambda$ ) moyennées par âge, en  $\text{jour}^{-1}$  sur les 5 premiers âges (entre 0.17 et 5 ans), pour toutes les cohortes sélectionnées.

de  $\lambda$  n'étaient pas symétriques et qu'un grand nombre de faibles valeurs composaient cette distribution. Puisque la variable  $\lambda$  diminuait rapidement avec l'augmentation de l'âge (Figure 3.6.b), les seules valeurs fortes correspondaient aux très jeunes individus constituant les outliers de la Figure 3.8. Autrement dit, les valeurs de  $\lambda$  les plus fortes étaient observées pour les individus les plus jeunes (Figure 3.6.b). Un autre phénomène pouvait expliquer les *outliers*, notamment pour celui très éloigné de sa boîte à moustaches, concernant la petite roussette. En effet, le problème d'intégration numérique des variables isotopiques rencontré pour les premiers âges, se manifestait encore pour certaines espèces dont le taux d'accroissement était très fort, et c'était le cas pour la petite roussette qui possédait des valeurs de  $\lambda$  supérieures à  $1 \text{ j}^{-1}$ , dont les outliers dépassaient  $3 \text{ j}^{-1}$  (i.e. 0.47 en log de base 10) et n'ont pas été représentés sur ce graphique (Figure 3.8). Les médianes de  $\lambda$  variaient entre -1.4 et -2.4 en  $\log_{10}$  pour les 14

espèces, avec la plus forte valeur pour les calmars à -1.4. Les valeurs qui étaient positionnées autour de -2 en  $\log_{10}$  correspondaient à des valeurs de  $\lambda$  de l'ordre de  $10^{-2}$  jour<sup>-1</sup>. En terme de similitudes, les espèces se groupaient de la façon suivante : le tacaud commun, la sardine, le petit tacaud, le merlan et le dragonnet étaient légèrement en deçà de -2.0, et la sole, le rouget-barbet, la plie, la petite roussette, la morue, le maquereau, le hareng et le chinchard avaient les valeurs médianes les plus faibles proches de -2.5. Les boîtes à moustaches les plus petites avaient été observées pour la sardine, le merlan, le maquereau et le hareng et les plus larges pour le tacaud commun, la sole, le dragonnet et les calmars. Cela signifiait que la distribution des  $\lambda$  était étroite sur les 5 premiers âges et donc que la variabilité intra-spécifique (i.e. au sein de la cohorte, ou entre les bancs et entre les âges découpés en pas de temps) était faible pour la sardine, le merlan, le maquereau et le hareng. Alors que le tacaud commun, la sole, le dragonnet et les calmars avaient une forte variabilité dans les valeurs de  $\lambda$  pour les 5 premiers âges. Pour la majorité des espèces (hormis la petite roussette, le dragonnet et les calmars), la médiane se situait dans la partie gauche de la boîte à moustaches (distribution asymétrique des  $\lambda$ ), signifiant qu'il y avait une majorité de valeurs de  $\lambda$  faibles et donc que  $\lambda$  décroît très vite avec les premiers âges (Figure 3.6.b et Figure 3.8), puisque lorsque l'individu grandit  $\lambda$  diminue immédiatement et très fortement.

### Les valeurs isotopiques par espèce HTL

Les impacts cumulés de la saisonnalité des proies à la base du réseau trophique et du métabolisme des espèces (ontogénie et efficacité de prédation), combinés aux interactions trophiques entre espèces peuvent être illustrés par les valeurs isotopiques simulées des consommateurs par le modèle comme propriétés émergentes. En effet, les valeurs isotopiques des consommateurs intègrent plus ou moins rapidement la signature de leurs sources de nourriture. Comme  $\lambda$  diminue fortement et rapidement les stades adultes présentent des  $\lambda$  faibles, ce qui augmente le temps d'intégration des valeurs isotopiques des proies consommées dans les tissus des prédateurs. Les différences de valeurs isotopiques entre  $\delta^{15}\text{N}$  (la valeur du consommateur, Équation 3.9) et  $\delta^{15}\text{N}$  instantané (la valeur du

bol alimentaire corrigée du fractionnement, Équation 3.6) nous permettent de mesurer cette vitesse d'intégration.

Dans un premier temps, nous avons étudié trois espèces contrastées. Ces trois espèces diffèrent de par leur comportement de prédation (voir Table 3 sur la matrice des coefficients d'accessibilité entre prédateur et proie dans TRAVERS-TROLET et al. (2019)) et leur croissance (voir Table 1 pour les paramètres de croissance et de conditions des espèces modélisées dans TRAVERS-TROLET et al. (2019)). Il s'agit de la sardine (petit pélagique à forte croissance), de la sole (espèce benthique à faible croissance) et du merlan (espèce démersale à faible croissance).

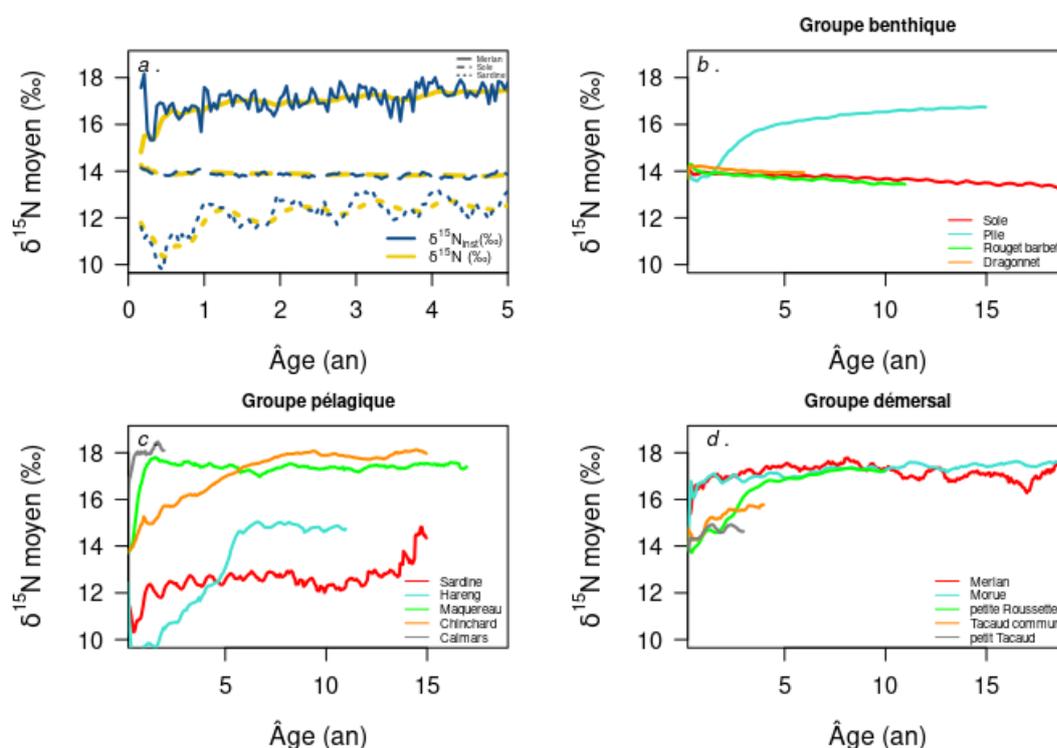


FIGURE 3.9 – Profils de  $\delta^{15}\text{N}$  en fonction de l'âge pour (a.) le merlan, la sole et la sardine (de haut en bas) entre les âges 0.17 et 5 ans. Chaque courbe représente la dynamique isotopique moyenne de la cohorte de l'espèce concernée, avec en jaune la variable  $\delta^{15}\text{N}$  et en bleu  $\delta^{15}\text{N}_{inst}$  ainsi que les valeurs moyennes par âge des  $\delta^{15}\text{N}$  de toutes les espèces HTL sur leur durée de vie et par groupes trophiques : (b.) benthique, (c.) pélagique et (d.) démersal.

Les valeurs moyennes en  $\delta^{15}\text{N}$  pour les 3 espèces sélectionnées parmi les 14 espèces HTLs possédaient des patrons particuliers (Figure 3.9.a). Les valeurs pour la sardine avaient présenté une variabilité saisonnière avec des oscillations marquées entre 10 et 13‰, ainsi qu'un motif se répétant tous les ans (diminution observée au début de l'année, en hiver et une augmentation forte à la fin de l'année en automne). Un patron stable de valeurs isotopiques autour de 14‰ chez la sole a été observé sur les cinq années présentées. Le troisième patron pour le merlan montrait des fluctuations plus chaotiques dont les valeurs isotopiques fluctuaient entre 16 et 18‰ (Figure 3.9.a). Pour chacune des trois espèces, les valeurs isotopiques instantanées étaient plus variables que les valeurs isotopiques du consommateur (tenant compte de  $\lambda$ ), avec un décalage marqué sur la droite des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  par rapport aux valeurs de  $\delta^{15}\text{N}_{inst}$  chez la sardine (Figure 3.9.a). La comparaison de ces trois espèces avec l'ensemble des espèces a été effectuée par groupe trophique (Figure 3.9.b, 9.c et 9.d). Le groupe pélagique (Figure 3.9.c) présentait de légères oscillations saisonnières à l'instar de la sardine mais qui s'estompaient complètement lorsque le niveau trophique des espèces augmentait (e.g. maquereau et chinchard). Le groupe benthique (Figure 3.9.b) présentait des signatures plutôt stables dans le temps à l'exception de la plie qui présentait un changement ontogénique d'accessibilité aux proies. Enfin, le groupe démersal (Figure 3.9.d), présentait une situation intermédiaire et des signatures relativement homogènes entre les espèces, oscillant avec une amplitude de 2‰.

### 3.3.3 Les estimations de TL pour toutes les espèces

À partir des valeurs isotopiques pour l'azote, les TLs ont été estimés, puis comparés à ceux provenant du modèle OSMOSE ( $\text{TL}_{\text{OSMOSE}}$ ) calculés à partir des matrices alimentaires par pas de temps. Les estimations de TL isotopiques notés  $\text{TL}_{\delta^{15}\text{N}}$  ont été estimés à partir des moyennes en  $\delta^{15}\text{N}$  des cohortes par âge pour chaque espèce (Équation 3.12). La représentation graphique des estimations par cohorte a été représentée en fonction du  $\text{TL}_{\text{OSMOSE}}$  afin de représenter la dualité entre les deux métriques en comparaison avec une estimation identique représentée par la courbe théorique 1 : 1 (Figure 3.10).

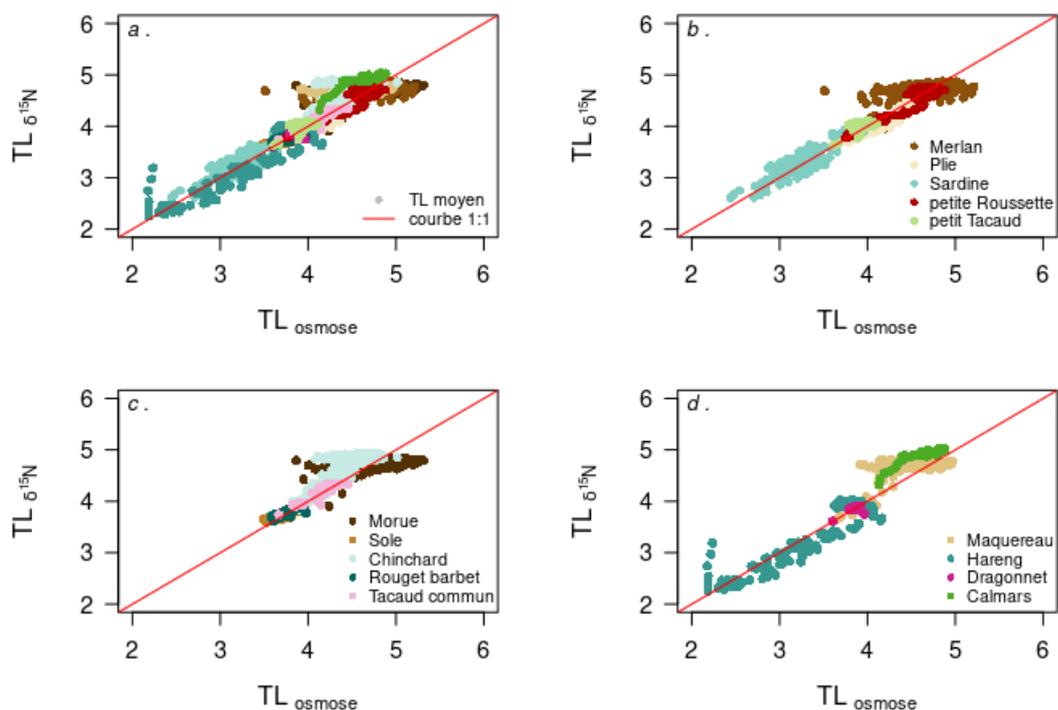


FIGURE 3.10 – Dualité graphique entre les TLs estimés via les isotopes stables (moyenne de  $\delta^{15}\text{N}$  de chaque cohorte par âge :  $\text{TL}_{\delta^{15}\text{N}}$ ) et ceux calculés dans le modèle OSMOSE via les matrices de régime alimentaire ( $\text{TL}_{\text{OSMOSE}}$ ), (a.) pour les 14 espèces HTLs modélisées, puis (b.) pour un premier groupe d'espèces (merlan, plie, sardine, petite roussette, petit tacaud), (c.) un second groupe (morue, sole, chinchard, rouget-barbet, tacaud commun) et enfin (c.) le troisième groupe (maquereau, hareng, dragonnet, calmars) afin d'avoir le moins de chevauchement possible. La courbe théorique 1 : 1 est représentée en rouge sur l'ensemble des graphiques.

L'ensemble des points se rapprochaient de la courbe 1 : 1 montrant, dans la majorité des cas, une bonne estimation des TLs par la méthode isotopique en comparaison avec les matrices alimentaires (proximité à la droite 1 : 1 en rouge, Figure 3.10). Le TL estimé dans les deux cas était indicateur de la métrique souhaitée, en particulier pour la sardine (Figure 3.10.b) avec un alignement sur la courbe 1 : 1, ainsi que pour le tacaud commun, ou encore la sole et le rouget barbet (Figure 3.10.c). Les deux petits pélagiques, sardine et hareng, présentaient de fortes étendues de valeurs de TL allant de 1.5 à 2 en TL (Figure 3.10.b et

d). Un léger décalage d'ordonnée à l'origine était décelable pour les calmars (Figure 3.10.d). Cependant, certaines espèces (merlan, morue, chinchard et maquereau) situées au-dessus de 4 en  $TL_{OSMOSE}$  s'éloignaient de la courbe 1 : 1 en présentant une pente plus faible (Figure 3.10.b-d). Par exemple, la valeur du  $TL_{\delta^{15}N}$  de la morue était sur-estimée de l'ordre de 0.5 pour des  $TL_{OSMOSE}$  de 4 et était sous-estimée de 0.5 environ pour des  $TL_{OSMOSE}$  de 5 (Figure 3.10.c). Le maquereau présentait le même patron (Figure 3.10.d).

Afin d'illustrer ces différences, les valeurs isotopiques de  $\delta^{15}N$  et  $\delta^{15}N_{inst}$  ont été comparées par espèce, puisque la première tient compte de la croissance (et est donc liée à  $TL_{\delta^{15}N}$ ) et la seconde uniquement du régime alimentaire (et donc indicatrice de  $TL_{OSMOSE}$ ). Cette comparaison a été présentée sous forme de boîtes à moustaches par espèce, mettant en évidence la différence entre les signatures isotopiques moyennes par âge pour les cohortes sélectionnées pour chaque espèce (Figure 3.11).

Pour l'ensemble des 14 espèces de HTL, les médianes étaient très proches de zéro et la différence avec zéro n'était parfois visible qu'avec l'utilisation de trois chiffres significatifs (e.g. le petit tacaud dont la médiane était de -0.009‰, voir Tableau 3.2). Les moustaches s'étendaient de manière assez symétrique pour l'ensemble des valeurs avec pour bornes du graphique -3 à 3‰ de différence isotopique. Ces médianes indiquent que la différence entre les valeurs des deux variables  $\delta^{15}N$  et  $\delta^{15}N_{inst}$  était très faible pour toutes les espèces (Figure 3.11). La morue, le merlan, le maquereau et le hareng avaient les plus grandes distributions de différence isotopique pour l'azote (Figure 3.11), alors que le chinchard et la sardine avaient des étendues de valeurs intermédiaires. Les autres espèces (tacaud commun, sole, rouget-barbet, plie, petite roussette, petit tacaud, dragonnet, et calmars) avaient une distribution des différences peu étendue avec des boîtes à moustaches les plus étroites, et en particulier pour les espèces benthiques (Figure 3.11). Les écarts – résultant de la Figure 3.10 pour les TLs et illustrés en Figure 3.11 pour les valeurs isotopiques de l'azote – semblaient plus élevés en termes de TL qu'en termes de valeur isotopique. Afin de vérifier que les TLs estimés étaient indicateurs de la même information trophique ( $OSMOSE$  vs. Isotopes), les modèles linéaires à effet mixte ont été explorés.

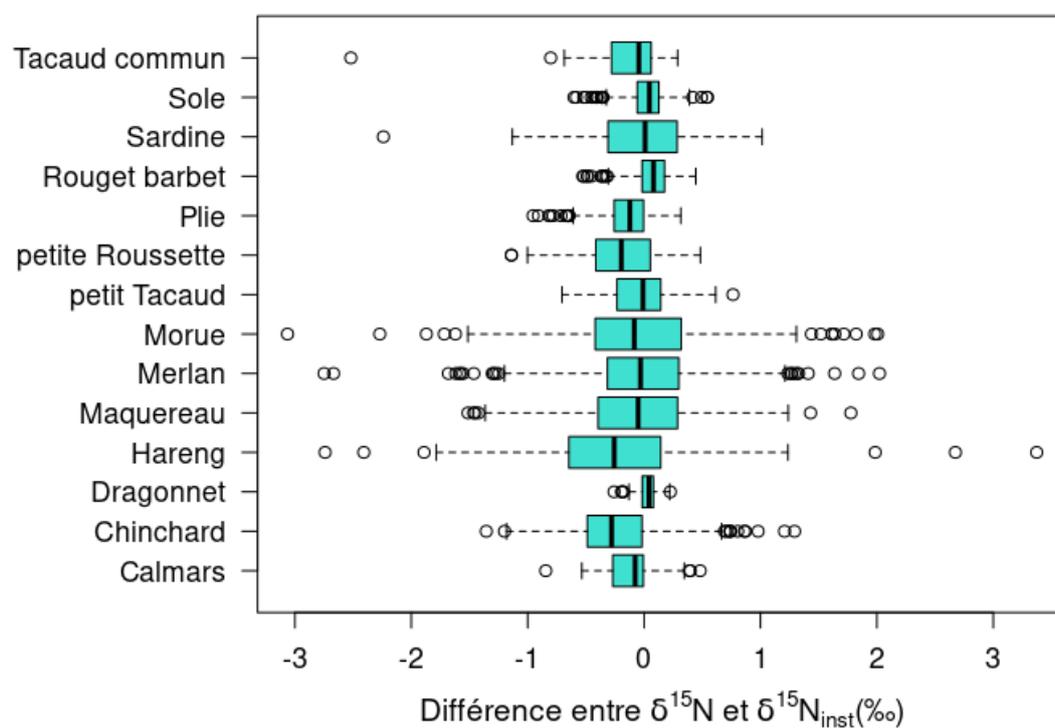


FIGURE 3.11 – Distribution en boîte à moustaches des différences entre  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{15}\text{N}_{inst}$  moyens par âge, pour les cohortes sélectionnées pour toutes les espèces modélisées.

TABLEAU 3.2 – Résultats des modèles à effets mixtes et valeurs médianes pour l'ensemble des 14 espèces HTL. Les résultats représentés sont l'ordonnée à l'origine, la pente, le numéro du modèle retenu, la valeur AIC et la statistique F pour les modèles linéaires avec effet aléatoire. Seuls les modèles significatifs ayant convergé sont présentés. Les médianes des variables de  $\lambda$  (en jour<sup>-1</sup>), de la différence isotopique entre  $\delta^{15}N$  et  $\delta^{15}N_{inst}$  (en ‰, notée Différence  $\delta^{15}N$ ) ainsi que la contribution de la ligne de base benthique ( $\alpha_{benth}$ , notée Contrib. benth.) sont représentées pour chaque espèce modélisée, afin de les associer aux paramètres de leur modèle linéaire à effets mixtes.

Espèce	Ordonnée	Pente	Modèle	AIC	Valeur F	$\lambda$ médian	Différence $\delta^{15}N$	Contrib. benth.
Morue	4.45	0.06	n°4	-5,834	42.30	0.004	-0.084	0.44
Merlan	3.92	0.16	n°4	-3,964	304.39	0.006	-0.031	0.42
Sole	3.43	0.09	n°4	-121,881	584.28	0.005	0.046	0.97
Maquereau	4.17	0.13	n°4	-2,713	29.53	0.004	-0.051	0.11
Plie	2.87	0.35	n°3	-13,694	834.44	0.004	-0.122	0.94
Chinchard	3.98	0.17	n°4	-1,472	96.98	0.004	-0.279	0.05
Sardine	1.81	0.43	n°3	-955	126.88	0.008	0.009	0.01
Hareng	2.15	0.39	n°4	917	121.81	0.005	-0.257	0.05
Rouget barbet	3.50	0.07	n°4	-35,106	91.58	0.004	0.081	0.94
petite Roussette	4.06	0.10	n°4	-62,122	298.52	0.004	-0.196	0.65
Dragonnet	3.41	0.11	n°4	-29,027	276.00	0.009	0.042	0.92
Tacaud commun	3.18	0.23	n°4	-6,215	140.40	0.009	-0.045	0.72
petit Tacaud	3.41	0.15	n°4	-6,689	237.09	0.008	-0.009	0.67
Calmars	3.38	0.33	n°3	-800	249.81	0.036	-0.077	0.13

Pour l'ensemble des espèces HTL modélisées, les quatre modèles linéaires ont été testés et seuls les modèles n°3 et 4 tenant compte des effets aléatoires pour l'individu et pour l'âge sur la pente et/ou sur l'ordonnée à l'origine ont été présentés (Tableau 3.2), car ils montraient le meilleur indice AIC et la meilleure significativité pour la valeur de la statistique F associée. La gamme de valeurs des ordonnées à l'origine s'étendait de 1.81 pour la sardine à 4.45 pour la morue. La totalité des pentes des modèles linéaires à effets mixtes étaient inférieures à 0.5 indiquant un décalage entre  $TL_{\delta^{15}N}$  et  $TL_{OSMOSE}$  estimés, avec pour valeur minimale 0.06 pour la morue et pour valeur maximale 0.43 pour la sardine. Autrement dit, les TLs qui avaient été estimés via les  $\delta^{15}N$  des bancs de chaque espèce sur- ou sous-estimaient ceux estimés via les matrices de régime alimentaire. Pour la majorité des espèces, le modèle n°4 avait été retenu, à part pour la plie, la sardine et les calmars qui n'avait pu converger et dont le modèle n°3 s'était révélé significatif. Les médianes de différence entre  $\delta^{15}N$  et  $\delta^{15}N_{inst}$  étaient les plus faibles pour les plus fortes valeurs de  $\lambda$  chez les poissons, avec  $\lambda = 0.008 \text{ j}^{-1}$  et la différence était de 0.009 pour la sardine et -0.009 pour le petit tacaud. La valeur de  $\lambda$  la plus élevée était celle des calmars avec  $0.036 \text{ j}^{-1}$  dont l'espèce possède un cycle de vie très court. Les petits pélagiques composés de la sardine et du hareng avaient les pentes les plus élevées (0.43, 0.39) avec les calmars (0.33), tandis que les espèces benthiques – sole, plie, rouget barbet, dragonnet ( $\alpha_{benth} > 0.9$ ) – avaient les pentes les plus faibles du système (0.09, 0.07, 0.11) à l'exception de la plie (0.35). Un autre facteur peut expliquer également ces pentes, à savoir la contribution benthique. Les espèces benthodémersales avec des valeurs de  $\alpha_{benth}$  comprises entre 0.42 et 0.72 comprenaient la morue, le merlan, la petite roussette, le tacaud commun et le petit tacaud. Ces espèces présentaient des valeurs de pente intermédiaires autour de 0.10 et 0.23 exceptée pour la morue qui possédait une pente faible de 0.06 associée à un faible  $\lambda$  ( $0.004 \text{ j}^{-1}$ ).

### 3.4 Discussion

L'estimation des niveaux trophiques (TL : *Trophic Level*) est primordiale pour comprendre la structure et le fonctionnement des écosystèmes (LAYMAN et al., 2012). En écologie marine pour connaître les TLs des espèces, la valeur isoto-

pique en azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) est employée comme traceur de la prédation et mise en application dans la méthode d'inférence de Post (2002). Afin de tester la fiabilité de l'utilisation du  $\delta^{15}\text{N}$  comme proxy pour l'estimation du TL, nous avons développé un cadre de travail mécaniste nommé IsoDyn-OSMOSE. L'objectif était de comparer les sorties du modèle – résultant des propriétés émergentes de la prédation opportuniste d'une part et de l'incorporation isotopique dynamique d'autre part – entre les TLs provenant des matrices des régimes alimentaires et ceux estimés via les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  simulées. D'après nos résultats, les estimations de TL via  $\delta^{15}\text{N}$  semblent refléter correctement le TL des matrices alimentaires pour la plupart des organismes. Cependant, ces résultats reposent sur plusieurs hypothèses : valeurs isotopiques des sources constantes dans le temps et dans l'espace, facteur de discrimination constant, identique et connu pour toutes les espèces, niveau trophique des lignes de base connu. Nous discuterons de l'outil développé pour tester le proxy et la méthode d'inférence, puis le facteur de variabilité supposé impacter fortement les estimations de TL (i.e.  $\lambda$  : le taux de renouvellement isotopique), ainsi que les composantes de l'équation d'inférence du TL comme le facteur d'enrichissement (TEF : *Trophic Enrichment Factor*) et la ligne de base (*baseline*) comme référence du réseau trophique (FW : *Food Web*). Enfin, nous formulerons des recommandations pour l'application de cette méthode à partir de données échantillonnées sur le terrain.

### 3.4.1 Implémentation des propriétés isotopiques dans un modèle écosystémique

En écologie trophique, l'outil isotopique est largement utilisé pour inférer les interactions trophiques (BOECKLEN et al., 2011). Cependant, la mise en application de ces méthodes inférentielles repose sur une hypothèse d'équilibre isotopique, qui néglige l'importance du temps d'intégration des isotopes stables relatif au taux de renouvellement isotopique (BALLUTAUD et al., 2022; HERTZ et al., 2016)). Pour tester à grande échelle (i.e. celle de la communauté des poissons), la pertinence de la déduction du TL à partir du  $\delta^{15}\text{N}$ , nous avons intégré un modèle d'incorporation isotopique (nommé IsoDyn) dans le modèle écosystémique OSMOSE, afin d'obtenir pour la première fois un modèle écosystémique

permettant de simuler explicitement le processus d'incorporation isotopique. L'avantage d'IsoDyn par rapport à d'autres modèles d'incorporation isotopique – comme le *time model* (HESSLEIN et al., 1993) ou le *mass model* (MARTÍNEZ DEL RIO & CARLETON, 2012) – est qu'il est construit avec un lien explicite entre la croissance (via l'accroissement en poids) et l'incorporation isotopique (via les taux métaboliques liés à l'assimilation et l'excrétion), produisant ainsi des valeurs de taux de renouvellement isotopique ( $\lambda$ ) et de ratios isotopiques ( $\delta$ ), tous deux dynamiques (LEFEBVRE et al., 2021).

Le second avantage de notre modèle réside dans l'émergence des TLs via la prédation opportuniste d'OSMOSE (SHIN & CURY, 2004). En comparaison à d'autres modèles écosystémiques, qui sont basés sur l'espèce et/ou structurés en âge avec comme pré-requis des matrices de préférences alimentaires (CHRISTENSEN & PAULY, 1992; FULTON et al., 2011; POLOVINA, 1984), OSMOSE est basé sur l'individu et est structuré en taille avec comme pré-requis les ratios de taille prédateur-proie (PETHYBRIDGE et al., 2018). Cette structuration en taille dépend de mécanismes connus (JENNINGS et al., 2002a) avec des relations liées à la morphologie des espèces (ALBOUY et al., 2011). Comparativement aux autres modèles écosystémiques, notre modèle est modérément paramétré, au vu de sa complexité spatio-temporelle et de la finesse de la résolution des sorties (par individu et par pas de temps dans notre version). À l'image des travaux de FLYNN et al. (2018) notre modèle permet de tester les impacts des facteurs utilisés en inférence dans un cadre mécaniste. Parmi l'ensemble des facteurs de variabilité susceptibles d'être pris en compte, nous nous sommes ici concentrés sur l'impact de  $\lambda$ .

Le choix d'un modèle isotopique autre qu'IsoDyn n'aurait pas permis de concilier l'interaction entre la discrimination isotopique et le taux de renouvellement, ainsi que leurs dynamiques respectives (LEFEBVRE et al., 2021). Les mécanismes isotopiques issus d'IsoDyn à l'échelle d'un organisme tiennent compte de la grande complexité des processus métaboliques. Seule une version bioénergétique aurait pu tenir compte plus finement du métabolisme (i.e. le modèle DIB de PECQUERIE et al. (2010)) en ayant recours à une version bio-énergétique d'OSMOSE (i.e. le modèle Bioen-OSMOSE en cours de développement de MORELL et al. (p. d.)). Dans un second temps, le choix d'un autre modèle trophique

qu'OSMOSE (e.g. Ecopath) aurait demandé des données empiriques sur l'alimentation des espèces modélisées provenant le plus souvent d'analyse des contenus stomacaux (MACKINSON & DASKALOV, 2007; PETHYBRIDGE et al., 2018). Pour implémenter les processus isotopiques provenant d'IsoDyn à OSMOSE, les seuls pré-requis sont la modélisation explicite du processus de croissance (accroissement de von Bertalanffy) et la proportion de proies consommées, fournie par la prédation opportuniste. Jusqu'à présent, les valeurs isotopiques provenant de mesures de terrain ont été comparées avec les métriques trophiques fournies par les modèles trophiques (DU et al., 2020; PEDERSEN, 2022; TRAVERS-TROLET et al., 2019) et leur utilité pour améliorer les outils de modélisation a été démontrée (McCORMACK et al., 2019; PETHYBRIDGE et al., 2018). Néanmoins, notre étude est pionnière dans l'implémentation des mécanismes isotopiques à cette échelle, celle de l'écosystème et des communautés de poisson.

Les résultats obtenus avec le modèle IsoDyn-OSMOSE sont des valeurs isotopiques émergentes du système, pour lesquelles une validation qualitative avec les données de terrain de KOPP et al. (2015) nous permet d'affirmer que notre cadre de travail fonctionne raisonnablement, donne des valeurs pour les espèces modélisées cohérentes avec celles de la littérature et que les mécanismes implémentés sont robustes. Cette version IsoDyn-OSMOSE et son application fournissent des informations nouvelles sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème de Manche orientale, et plus spécifiquement sur les variables biologiques, trophiques et isotopiques sur toute la vie d'un individu, pour tous les individus, les populations et les communautés de poisson modélisées. Les valeurs isotopiques obtenues étaient cohérentes et décrivaient l'habitat et le comportement alimentaire des espèces, avec des valeurs isotopiques faibles en  $\delta^{15}\text{N}$  pour les petits pélagiques (autour de 10 et 12‰ pour le hareng et la sardine) et des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  plus élevées (autour de 17‰) pour les espèces top-prédatrices comme le merlan, la morue et les calmars. De plus la variabilité inter-réplicats étant faible, les valeurs isotopiques sont représentatives de chaque espèce et résultent de processus structurant de l'écosystème. Grâce aux processus aléatoires du mouvement et de la mortalité (via la marche aléatoire et l'ordre d'intervention des mortalités) dans OSMOSE, la variabilité issue de la stochasticité dans nos résultats les rend plus représentatifs des phénomènes

naturels et des patrons observés au sein des communautés (SHOEMAKER et al., 2020).

Le scénario dit de référence pour l'ensemble des résultats obtenus utilise uniquement des valeurs d'entrée constantes pour les  $\delta$  des proies (LTL : *Low Trophic Level*) et le facteur de discrimination (TEF : *Trophic Enrichment Factor*). L'intérêt n'est pas d'avoir le cadre le plus réaliste ou le plus complexe mais de pouvoir tester dans un cadre maîtrisé, l'impact de  $\lambda$  sur l'inférence des TLs. Dans le même esprit que FLYNN et al. (2018), nous avons voulu tester la capacité du  $\delta^{15}\text{N}$  à prédire le TL en utilisant un système dynamique, non pas en ciblant le TEF qui est déjà très étudié et discuté (CAUT et al., 2009; HUSSEY et al., 2014; VANDERKLIFT & PONSARD, 2003) mais  $\lambda$ , ce qui ne peut être fait de manière empirique. IsoDyn-OSMOSE nous permet d'explorer les dynamiques de toutes les variables émergentes isotopiques et trophiques (i.e.  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  ainsi que leurs homologues instantanés, les matrices alimentaires, le TL estimé par OSMOSE et la valeur de  $\lambda$  pour chaque banc de poissons), ainsi que de tester les composantes de l'équation d'inférence du TL dans un cadre robuste. Les sorties émergentes du modèle, reposant sur les mécanismes connus de prédation opportuniste et d'incorporation isotopique, permettent aussi de comprendre quels sont les facteurs sous-jacents de nature à modifier la relation entre TL et  $\delta^{15}\text{N}$ .

### 3.4.2 Taux de renouvellement isotopique : distribution et effet du métabolisme

Le postulat de départ était que le taux de renouvellement isotopique ( $\lambda$ ) implique un temps de retard dans l'intégration par les consommateurs des isotopes stables issus de leurs proies (BALLUTAUD et al., 2022; HERTZ et al., 2016), dû à l'assimilation et la croissance. L'hypothèse était que la considération de  $\lambda$  améliore les estimations des métriques trophiques (BALLUTAUD et al., 2022; CARTER et al., 2019; YEAKEL et al., 2016) et une différence était attendue entre les estimations de TL. IsoDyn-OSMOSE étant un cadre de travail propice pour tester ce postulat, et parce que cela n'a pas été réalisé à l'échelle de la communauté, nous avons comparé les TLs estimés via  $\delta^{15}\text{N}$  ( $\text{TL}_{\delta^{15}\text{N}}$ ) et via les matrices des

régimes alimentaires provenant d'OSMOSE ( $TL_{OSMOSE}$ ). L'effet de  $\lambda$  sur les  $TL_{\delta^{15}N}$  s'est avéré significatif bien que modeste, puisque les différences entre  $TL_{OSMOSE}$  et  $TL_{\delta^{15}N}$  ne dépassaient pas une unité de TL de différence en réalité. Par ailleurs, la comparaison des valeurs isotopiques du bol alimentaire ( $\delta^{15}N_{inst}$ ) et celles des individus ( $\delta^{15}N$ , tenant compte de la croissance) montrait aussi des différences significatives mais faibles; avec d'une part les médianes des différences isotopiques proches de zéro (Figure 3.11), et d'autre part une étendue de ces différences jusqu'à trois unités isotopiques. Cette variabilité entre  $\delta^{15}N_{inst}$  et  $\delta^{15}N$  s'avérait forte en un temps donné pour certaines espèces (les moustaches étaient ainsi étendues pour la morue, le merlan, le maquereau et le hareng dans la Figure 3.11). Cependant, si le  $TL_{OSMOSE}$  et  $TL_{\delta^{15}N}$  étaient peu différents, il convient de préciser que le cadre de modélisation était idéal. Ainsi, toutes les proies consommées étaient connues (via les matrices alimentaires émergentes d'OSMOSE) et les valeurs des  $\delta^{15}N$  des sources planctoniques et benthiques étaient constantes dans le temps (pas de saisonnalité sur les valeurs isotopiques des forçages) et l'espace (pas de gradient côte-large). Ces différences pourraient être beaucoup plus importantes au regard de la complexité d'un écosystème réel. De plus, la connaissance des matrices de régimes alimentaires sur le terrain est difficile quand les prédateurs changent très fréquemment de proie et quand les proies sont digérées et difficilement identifiables (JENNINGS & van der MOLEN, 2015).

Connaître  $\lambda$  permet de déduire le temps d'intégration des isotopes stables, mais aussi de mieux comprendre la physiologie de l'organisme étudié (WEIDEL et al., 2011; YEAKEL et al., 2016).  $\lambda$  décroît très vite lorsque le poids d'un individu augmente. Cet effet est démultiplié à l'échelle d'une population qui se compose d'une multitude d'individus possédant chacun une valeur de  $\lambda$  qui dépend de son poids et de son état physiologique. Dans IsoDyn-OSMOSE pour notre configuration OSMOSE-EEC, la distribution des valeurs de  $\lambda$  pour l'ensemble des bancs de poissons, était comprise entre  $10^{-1}$  et  $10^{-2.5}$  jour<sup>-1</sup>. Les valeurs de  $\lambda$  obtenues se situaient dans la partie basse de la gamme des valeurs issues de la littérature (THOMAS & CROWTHER, 2015). Il s'agit des valeurs qui correspondent au muscle et aux organismes ectothermes (THOMAS & CROWTHER, 2015), confortant notre construction du modèle. Les valeurs médianes de  $\lambda$  étaient autour de

$10^{-2}$  jour<sup>-1</sup>. Une telle valeur implique une fenêtre d'intégration des sources sur 138 jours (soit 4,5 mois) en suivant la recommandation de BALLUTAUD et al. (2022) pour limiter les biais d'estimation des régimes alimentaires, et ainsi moyenner la variabilité des sources pour tenir compte du métabolisme de l'individu.

En utilisant la relation allométrique entre  $\lambda$  et le poids d'un organisme (MARTÍNEZ DEL RIO & CARLETON, 2012), ou en se servant des méta-analyses sur  $\lambda$  qui varie avec les tissus et les taxons (VANDER ZANDEN et al., 2015) ou encore avec la température (THOMAS & CROWTHER, 2015), il est possible d'estimer le temps d'intégration des isotopes. Cependant, la connaissance de cette relation allométrique ne permet pas d'estimer les valeurs de  $\lambda$  pour une multitude d'organismes interagissant dans un écosystème marin. Une solution serait d'utiliser les sorties du modèle IsoDyn-OSMOSE pour estimer les valeurs de  $\lambda$  à l'échelle d'une communauté, d'une population, ou d'un banc de poissons. Car notre modèle tient compte des interactions entre les organismes et de leurs paramètres de croissance, mais aussi de la variabilité liée à la prédation et aux diverses pressions subies par l'écosystème (e.g. la pêche, le changement climatique, (DURANTE et al., 2022)). Les valeurs ainsi simulées numériquement pourraient, à fin de validation, être comparées à des données issues d'expériences en milieu contrôlé, et utilisées pour estimer les paramètres des relations allométriques. Les paramètres des relations allométriques étant variables, des modèles mécanistes intégrant le renouvellement isotopique (CARTER et al., 2019) permettent de comprendre les processus déterminant cette allométrie, ainsi que les mécanismes d'intégration des isotopes stables. IsoDyn-OSMOSE permet 1) de mesurer l'impact du temps de retard sur les inférences (comme le TL), mais aussi 2) d'avoir un aperçu de l'ensemble des valeurs de  $\lambda$  au cours de la vie d'un organisme, d'une population, d'une communauté ou encore d'un écosystème. L'importance de mieux prendre en compte les dynamiques temporelles dans les interprétations des études isotopiques en écologie est rappelée par beaucoup d'auteurs (DAVIS & PINEDA-MUNOZ, 2016; HERTZ et al., 2016; O'REILLY et al., 2002; PHILLIPS et al., 2014).  $\lambda$  est donc bien une variable dont la connaissance est essentielle à une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes marins. La distribution des  $\lambda$  pour les communautés de poisson est un résultat marquant, puisque dans les études expérimentales réalisées en milieu contrôlé, ce paramètre ne peut être mesuré

que pour les petits organismes à croissance rapide ou, pour les autres, à leur stade juvénile (en particulier pour les poissons, HERZKA (2005)). Or, ce sont souvent les organismes les plus gros et les plus âgés qui sont capturés par la pêche. Toutefois  $\lambda$  n'est pas le seul facteur pouvant modifier la relation entre  $\delta^{15}\text{N}$  et TL, et la différence, même modeste, entre  $\text{TL}_{\text{OSMOSE}}$  et  $\text{TL}_{\delta^{15}\text{N}}$  peut provenir de la définition de la baseline ou de la valeur du TEF.

### 3.4.3 Ligne de base et facteur d'enrichissement trophique : effets et recommandations

L'estimation de la baseline comme référence isotopique pour les LTLs du réseau trophique peut s'avérer complexe et nous avons fait le choix d'utiliser les deux traceurs isotopiques du carbone et de l'azote via un modèle de mélange, afin d'être le plus précis possible sur la contribution des voies benthiques et pélagiques pour l'écosystème de la Manche orientale. Sachant que la méthode d'inférence du TL est sensible au choix de la baseline (POSSAMAÏ et al., 2021) et que les valeurs isotopiques varient temporellement et spatialement (MATICH et al., 2021) les valeurs isotopiques des proies ont été considérées constantes par simplicité. En effet le couplage benthopélagique est très étudié en Manche orientale et deux voies se dessinent dans les valeurs isotopiques mesurées pour cet écosystème (KOPP et al., 2015). L'importance de connaître la contribution de chacune des voies trophiques dans l'estimation du TL du consommateur réside dans le fait que son niveau trophique est relatif à une référence (i.e. la baseline), que l'on suppose être à la base du réseau trophique. Une mauvaise estimation de la baseline aurait pour conséquence une interprétation faussée du système et de son fonctionnement (dont l'incertitude dans les estimations se propagerait vers les hauts niveaux trophiques). Cette dépendance des estimations de TL par rapport à la baseline est accentuée par l'incrément isotopique (TEF) utilisé pour estimer le TL et le positionnement de chaque espèce dans le réseau, le TEF étant aussi un facteur critique dans les études trophiques (Bond & Diamond, 2011 ; Lefebvre & Dubois, 2016) et dont l'interaction avec  $\lambda$  est souvent oubliée.

La prise en compte de la dimension temporelle, dont l'importance a déjà été évoquée dans la sous-section précédente (cf. 2. Taux de renouvellement iso-

topique : distribution et effet du métabolisme) est également nécessaire pour déterminer la baseline, et elle est primordiale pour estimer les TLs (O'REILLY et al., 2002). POSSAMAI et al. (2021) a montré que la méthode appelée « délai » définissant la baseline était la meilleure pour estimer les TLs. La méthode « délai » moyenne les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  des sources sur la saison antérieure aux valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  des prédateurs. Sans consensus pour déterminer quelle était la taille de fenêtre à choisir, plusieurs méthodes ont été testées révélant que la méthode considérant une fenêtre de quelques mois précédant les échantillonnages des prédateurs était la meilleure (POSSAMAI et al., 2021), ce qui concorde avec les résultats trouvés par BALLUTAUD et al. (2022). Ce résultat est également cohérent avec la recommandation de cette étude de prendre une fenêtre de 4.5 mois sur la base du  $\lambda$  moyen estimé pour les 14 espèces modélisées, dont la gamme de taille de fenêtre s'étend de 14 à 438 jours (correspondant à des  $\lambda$  de  $10^{-1}$  et  $10^{-2.5}$  jour<sup>-1</sup>, respectivement). Autrement dit, l'échantillonnage des proies doit avoir lieu *a minima* 15 jours avant celui des prédateurs, voire jusqu'à plus d'un 1 an d'intervalle en fonction du prédateur (pour le tissu du muscle). La variabilité spatiale de la baseline n'étant pas à négliger (MATICH et al., 2021), l'une des perspectives de ce travail est de pouvoir implémenter un gradient côte-large des valeurs isotopiques en fonction des apports de matière organique, qui pourrait aussi être couplé à une variation saisonnière des valeurs isotopiques en fonction des efflorescences planctoniques. En résumé, pour tenir compte de la variabilité temporelle de la baseline, nous recommandons d'utiliser la distribution des valeurs de  $\lambda$  fournie par IsoDyn-OSMOSE pour construire une fenêtre d'intégration objective et dépendante de chaque prédateur.

Pour ce qui est de la valeur du TEF qui varie entre les organismes, les espèces, en fonction de leur régime alimentaire (CAUT et al., 2009) et de leur physiologie (RODDE et al., 2020), celle-ci pourrait être testée dans un cadre mécaniste à l'image des travaux de FLYNN et al. (2018). Dans cette version d'IsoDyn-OSMOSE, le TEF est décomposé en deux paramètres par espèce et par élément isotopique, afin de représenter les mécanismes du fractionnement isotopique liés aux processus biogéochimiques qui ont lieu à l'assimilation et l'excrétion (LEFEBVRE et al., 2021), qui créent un enrichissement en  $\delta^{15}\text{N}$  le long de la chaîne alimentaire. Cet enrichissement n'est pas linéaire le long de la chaîne alimentaire. Autrement

dit, la valeur de TEF n'est pas constante entre chaque TL, puisque TEF diminue lorsque les TLs augmentent au sein d'un réseau trophique composé de très hauts niveaux trophiques (HUSSEY et al., 2014). Cet enrichissement en  $\delta^{15}\text{N}$  ou facteur de discrimination a fait l'objet d'une revue (CAUT et al., 2009) qui a été très critiquée (AUERSWALD et al., 2010; PERGA & GREY, 2010) avec remise en question de la méthode expérimentale et mathématique. Cependant, seuls les aspects directement liés au TEF sont envisagés pour expliquer sa variabilité ou les facteurs l'impactant; comme la valeur isotopique du régime alimentaire, le taux de protéine ou d'acide aminé dans la nourriture, ainsi que le routage isotopique, ou encore la physiologie, mais aucun aspect concernant la dynamique isotopique. Alors que derrière le terme « physiologie » se profile la croissance et la dynamique qu'elle suscite avec le taux de renouvellement isotopique. Toutefois, une revue récente (CANSECO et al., 2022) met en évidence l'effet de la température sur le TEF et suggère qu'il peut s'agir de la conséquence des mécanismes sous-jacents liés au métabolisme. De plus, CANSECO et al. (2022) recommande de s'assurer que l'état d'équilibre isotopique soit atteint en expérimentation avant de procéder à l'estimation du TEF, en ayant conscience de la nécessité de comprendre la dynamique isotopique entre différentes espèces et différents tissus. Les interactions émergentes de notre modèle et la relation avec  $\lambda$ , pourraient fournir des valeurs de TEF dynamiques pour toutes les espèces et leurs différents stades de vie en lien direct avec leur physiologie et leur métabolisme. Même si le TEF a été beaucoup étudié et depuis longtemps (CAUT et al., 2009; MINAGAWA & WADA, 1984; POST, 2002; VANDERKLIFT & PONSARD, 2003), le simple fait d'utiliser des tissus à renouvellement isotopique rapide améliore les estimations de TL (JACOBI et al., 2020). La variation des TLs est par ailleurs mieux expliquée en prenant en considération la taille des organismes (JACOBI et al., 2020), ce qui conforte notre idée de vouloir explorer l'effet de  $\lambda$  dans des scénarios intégrant la variation spatiale et/ou temporelle de la ligne de base et du TEF. De plus, le TEF dépendant du type de source consommée (BASTOS et al., 2017), il est important d'estimer précisément leur contribution respective au régime alimentaire du consommateur. En effet, l'assimilation liée au type de source diffère et la contribution des voies trophiques impacte la dynamique des flux de biomasse dans l'écosystème (DUFFILL TELSNIG et al., 2019).

Dans notre simulation de référence, TEF était constant et  $\lambda$  était estimé en sortie de modèle. Les résultats des modèles linéaires à effet mixte ont montré un effet couplé entre la contribution de la voie benthique (ou pélagique, par opposition) et de  $\lambda$  dans la comparaison de  $TL_{OSMOSE}$  et  $TL_{\delta^{15}N}$ . Les trois facteurs susmentionnés – TEF,  $\lambda$  et contribution benthique – doivent impérativement être pris en compte pour améliorer les inférences de TL et comprendre la structure des réseaux trophiques, car ce sont des indicateurs indispensables à la gestion et à la compréhension des écosystèmes marins (LAYMAN et al., 2012). Ceci explique probablement l'engouement pour le développement de nouvelles méthodes ou packages pour estimer la métrique TL à partir des isotopes stables (BORSTEIN, 2020; KJELDGAARD et al., 2021; VANDER ZANDEN et al., 1999), jusqu'à l'utilisation de l'inférence Bayésienne (QUEZADA-ROMEGIALLI et al., 2018). L'effort pour améliorer les estimations de TL demeure néanmoins sur l'estimation du TEF (BASTOS et al., 2017; HEALY et al., 2018). La célèbre valeur d'enrichissement en azote entre deux TLs de 3.4‰ connue de tous les « isotopistes » en écologie trophique, pourrait être alors considérée comme une variable dont la dynamique temporelle est interconnectée à  $\lambda$ .

### 3.5 Conclusion et perspectives

Les isotopes stables sont des intégrateurs temporels des processus comme la prédation (BOECKLEN et al., 2011; FRY, 2006; WEST et al., 2006) et sont utilisés comme traceurs dans les études trophiques. Néanmoins, les dynamiques temporelles du taux de renouvellement isotopique ne sont pas prises en compte dans les équations d'inférence du niveau trophique. L'utilisation de l'isotope stable de l'azote comme proxy du TL est très discutée pour la structure des réseaux trophiques (HOEINGHAUS & ZEUG, 2008; LAYMAN & POST, 2008; LAYMAN et al., 2007) mais aussi pour la niche trophique (HETTE-TRONQUART, 2019; SHEPPARD et al., 2018), confortant l'idée de vouloir explorer les mécanismes sous-jacents à l'origine de l'intégration et l'enrichissement en isotope des organismes. Le cadre mécaniste développé ici permet d'explorer ce questionnement mais peut aussi être utilisé à d'autres fins. Notre étude a montré que les isotopes sont de bonnes métriques pour décrire les niveaux trophiques en moyenne, car les

isotopes sont des intégrateurs temporels des processus de prédation et d'assimilation. Cependant, l'échantillonnage en snapshot ainsi qu'une mauvaise définition de la baseline faussent la représentation du TL à partir de la mesure en  $\delta^{15}\text{N}$ . L'outil IsoDyn-OSMOSE peut être utilisé afin de répondre à des questions de compréhension de l'écosystème et plus indirectement en améliorer leur gestion. La complexité de l'écosystème étant en partie modélisée, ce modèle permettrait d'évaluer les effets de scénarios de gestion sur les variables émergentes de l'écosystème, en s'appuyant sur des descripteurs chiffrés comme le TL (en tant qu'indicateur). En effet, le TL définit la structure et le fonctionnement d'un écosystème par le positionnement et les interactions entre espèces et les transferts de matière ou de contaminants (WON et al., 2020). Une autre perspective s'inscrivant dans l'étude des effets du changement climatique, serait soit d'implémenter les isotopiques stables comme éléments des modèles biogéochimiques, soit indirectement de modifier les forçages, produisant ainsi les dynamiques spatio-temporelles des signatures isotopiques des proies, comme ce qui est disponible pour leurs abondances. En outre, les sorties du modèle peuvent être confrontées avec les données empiriques de terrain ou issues de la littérature. Notre approche renforcera la pertinence du modèle OSMOSE, en rapprochant les résultats des simulations des données empiriques des isotopes, sans avoir recours à l'inférence du TL. Cependant, nos résultats d'estimation de TL proviennent uniquement des moyennes de cohorte par espèce alors que la variabilité individuelle peut entraîner des différences significatives entre les TL estimés. Une autre voie de recherche serait donc d'estimer quelle taille d'échantillon est suffisante pour permettre à la fois de diminuer l'incertitude sur l'estimation du TL et de représenter l'espèce, la population, ou la communauté étudiée.

## Discussion générale de thèse

L'écologie trophique (via les interactions de prédation) est un bon moyen d'appréhender le fonctionnement des écosystèmes au sein de la biocénose interconnectée au biotope. De nombreux outils permettent de quantifier ces interactions trophiques, comme les isotopes stables qui sont naturellement présents dans la biosphère. L'objectif de cette thèse est d'améliorer les inférences isotopiques en écologie trophique afin de mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes. Cela passe par une évaluation de l'utilisation des métriques isotopiques comme indicateurs des interactions trophiques. La méthode développée dans cette thèse consiste à mettre en œuvre un cadre de modélisation mécaniste et dynamique afin de tester la justesse des inférences isotopiques, ainsi que leurs limites, et ce aux échelles de l'individu ou de la communauté. Cette thèse innove par l'intégration de la dynamique isotopique dans les inférences en tenant compte du métabolisme des consommateurs ainsi que des mécanismes responsables de cette dynamique. Ceci a pour conséquence de modifier notre vision des interactions trophiques et nous permet de compléter les approches écosystémiques mises en œuvre et d'apporter d'autres réponses aux questions de biodiversité et de fonctionnement des écosystèmes soumis aux changements globaux.

Il s'agit dans ce dernier chapitre du manuscrit de proposer une synthèse critique des travaux menés au cours de la thèse et de proposer des perspectives de recherches futures. Dans un premier temps les résultats marquants des deux

chapitres de thèse précédents ont été connectés et synthétisés, afin que leurs perspectives spécifiques puissent être présentées dans un second temps. Dans un troisième temps, la perspective de transférer la méthode générale à une autre échelle biologique sera discutée, pour aborder la niche trophique. Et enfin, les perspectives concernant l'utilisation des propriétés isotopiques pour les modèles écosystémiques seront abordées pour clore ce chapitre.

## 4.1 Les résultats marquants de l'individu à la communauté

Le **Chapitre 2** a permis d'améliorer les inférences du régime alimentaire en tenant compte de la dynamique du taux de renouvellement isotopique ( $\lambda$ ) selon deux axes : *i*) en améliorant les modèles de mélange classiques à l'aide d'une fenêtre d'intégration des valeurs isotopiques des sources de nourriture égale à deux fois la demi-vie isotopique sur un régime alimentaire moyen, ou *ii*) en appliquant un modèle de mélange dynamique complet (i.e.  $\lambda$  et signatures isotopiques dynamiques). Le métabolisme de l'individu a été pris en compte et permet d'améliorer le modèle de mélange via les mécanismes d'incorporation isotopique. Le **Chapitre 3** a permis de tester, à l'échelle de l'écosystème de Manche orientale, la méthode d'inférence de la métrique du niveau trophique (*Trophic Level* noté TL) à partir de la valeur en ratio isotopique pour l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ), via le couplage de modèles écosystémique, de mélange et d'incorporation isotopique dynamiques. La comparaison des métriques de niveaux trophiques, qu'elles proviennent des matrices des régimes alimentaires du modèle écosystémique OSMOSE ou du  $\delta^{15}\text{N}$ , étaient dans l'ensemble similaires dans ce cadre de modélisation maîtrisé. La structuration en taille de la prédation opportuniste (provenant d'OSMOSE) combinée à l'utilisation d'équations inférentielles permettant la considération de sources benthiques et pélagiques (développées dans le chapitre 3) offraient en effet les conditions idéales à une estimation précise du TL à partir du  $\delta^{15}\text{N}$ . Malgré ces conditions de modélisation connues et maîtrisées, des différences entre ces métriques de TL ont été observées.

### 4.1.1 Chapitre 2 : modèle de mélange, individu et régime alimentaire

La philosophie générale de cette thèse est de développer un cadre de modélisation mécaniste pour pouvoir évaluer les métriques isotopiques utilisées en écologie trophique. Le résultat le plus marquant à l'échelle individuelle est la nécessité d'adopter une vision dynamique en isotopie, afin d'estimer de façon juste et rigoureuse le régime alimentaire d'un consommateur, pour qu'il soit le plus proche possible de la réalité. Le développement d'un modèle de mélange dynamique (*Dynamic Mixing Model* : DMM) est le cadre de travail propice pour tester l'hypothèse d'équilibre isotopique et mettre en évidence le décalage temporel entre les valeurs isotopiques du consommateur et de ses sources. Ce décalage, induit par  $\lambda$ , implique des estimations de régime alimentaire biaisées lorsque ce paramètre est négligé. Le chapitre 2 du manuscrit illustre la variabilité dans l'estimation du régime alimentaire à l'échelle individuelle, dans un cadre contraint comprenant un consommateur, deux sources de nourriture et un élément isotopique stable. La prise en compte de la dynamique de  $\lambda$ , mais aussi de la dynamique de manière générale (i.e. la variabilité temporelle des ratios isotopiques des sources de nourriture et les changements de régime alimentaire entre ces différentes sources) permet d'obtenir une estimation dynamique dans le temps et non biaisée du régime alimentaire. L'application de modèles de mélange statiques classiquement utilisés en écologie trophique repose sur l'hypothèse d'équilibre isotopique et entraîne un biais pouvant atteindre 50 % pour une approche en « *snapshot* » (i.e. mesure au même moment des valeurs isotopiques des sources de nourriture et du consommateur) et 15 % en considérant une vision intégratrice des sources dans le temps, mais qui nécessite une estimation de  $\lambda$ . Puisque le régime alimentaire est une fonction du comportement de prédation du consommateur et que les isotopes sont des intégrateurs de l'information trophique, les inférences se doivent d'être dynamiques. La prise en compte de la dynamique de  $\lambda$  apparaît comme la meilleure solution, puisqu'elle permet d'intégrer le métabolisme du consommateur, d'identifier son comportement de changement d'alimentation et de détecter la saisonnalité isotopique des sources ou proies. Cependant, cette méthode nécessite un important effort d'échantillon-

nage des sources et du consommateur, ainsi qu'une estimation précise de son  $\lambda$ . Une autre solution, dont la résolution temporelle est moins fine, est d'intégrer les sources de nourriture sur une fenêtre de temps proportionnelle à deux fois la demi-vie isotopique ( $t_{1/2}$ ) en les moyennant, mais l'estimation du régime alimentaire du consommateur n'est alors qu'une vision moyenne intégrée sur une période de temps. L'amélioration de l'inférence isotopique pour l'estimation du régime alimentaire réside dans la prise en compte de  $\lambda$  dont les mécanismes sont connus et décrits dans les modèles d'incorporation isotopique tel que le modèle IsoDyn (signifiant *Isotopic Dynamics*).

#### 4.1.2 Chapitre 3 : modèle écosystémique, communauté et niveau trophique

Avec la même approche, mais en changeant d'échelle d'organisation biologique, le cadre de modélisation mécaniste offre la possibilité de tester un autre indicateur, celui du niveau trophique. Lorsqu'on s'intéresse à l'échelle de la communauté, comme un assemblage de poissons de différentes espèces, il est nécessaire de connaître la dynamique de population pour chacune des espèces. Le modèle OSMOSE permet de modéliser le cycle de vie de plusieurs espèces de poissons en interaction au sein d'un réseau trophique pour l'écosystème étudié. En intégrant le DMM au niveau du processus de prédation d'une part, et IsoDyn au niveau de la croissance d'autre part, on obtient un modèle écosystémique avec des propriétés isotopiques émergentes, idéal pour évaluer le niveau trophique (TL) des communautés de poisson. Le résultat marquant du chapitre 3 de cette thèse est que le TL estimé par le  $\delta^{15}\text{N}$  est un bon indicateur du TL moyen de l'espèce, à condition de connaître précisément les variables impliquées dans l'inférence isotopique. En effet, il est nécessaire de connaître les lignes de base du réseau trophique (*baseline*) benthique et pélagique, et de suivre leurs dynamiques dans le temps. Dans les conditions de notre cadre de travail IsoDyn-OSMOSE, les espèces de bas niveau trophique comme les petits pélagiques (e.g. sardine et hareng) montraient des fluctuations saisonnières dans leur signature isotopique résultant principalement d'un changement saisonnier dans la consommation des proies disponibles. Il est donc facilement envisageable d'estimer un TL sai-

sonnier pour les petits pélagiques. Cependant, ces fluctuations saisonnières ne sont pas facilement décelables pour les prédateurs supérieurs (e.g. morue et merlan) dont les valeurs de  $\lambda$  sont plus faibles. Il en résulte que la variation isotopique de leurs proies est intégrée sur une période plus longue. De plus, la prédation opportuniste modélisée dans OSMOSE leur confère un comportement de généraliste et nécessite d'identifier correctement la contribution des baselines benthique et pélagique en plus du suivi temporel. Ces conditions de modélisation -forçages connus et paramètres constants - permettent de connaître précisément les variables impliquées dans l'inférence isotopique et d'appliquer l'équation la plus complexe pour estimer le TL à partir de deux baselines et deux traceurs isotopiques. Cependant une différence d'1 TL dans les estimations a pu être observée pour les top-prédateurs et s'avère probablement plus élevée en réalité, venant biaiser la perception du réseau trophique réel. Pour s'assurer d'avoir une bonne représentation de la structure du réseau trophique et des interactions trophiques au sein de celui-ci, il faut adopter une vision dynamique des relations prédateurs-proies et la transcrire dans les inférences isotopiques. Une telle vision demande un effort d'échantillonnage important et la manipulation de jeux de données de grande ampleur. Le recours à la modélisation se présente comme un outil conciliateur des contraintes de terrain et intégrateur des mécanismes décrits expérimentalement, mais trop souvent de manière indépendante les uns des autres.

### 4.1.3 Perspectives spécifiques aux chapitres de thèse

Le développement d'un modèle de mélange dynamique dans un cadre contraint (cf. DMM du chapitre 2) peut comporter comme première perspective spécifique l'ajout de traceurs isotopiques à commencer par l'azote. L'ajout de traceurs permet de pouvoir prendre en compte un plus grand nombre de sources de nourriture. En effet, les solutions des modèles de mélange sont contraintes si le nombre d'isotopes est égal au nombre de sources plus un. Le nombre de traceurs peut être étoffé par l'ajout d'autres types de traceurs de la prédation comme les acides gras, les contaminants (BALLUTAUD et al., 2019) ou l'ADN environnemental (WHITAKER et al., 2019). D'autres informations issues de la littérature

et des analyses de contenus stomacaux peuvent compléter celles issues des traceurs (HERNVANN et al., 2022). La seconde perspective spécifique repose sur le cadre inférentiel qui peut être Bayésien (PARNELL et al., 2013). L'utilisation de la statistique Bayésienne n'a pas seulement l'avantage d'apporter de l'information *a priori* sur les paramètres biologiques du système, mais permet surtout de calculer l'incertitude autour des valeurs estimées. Les valeurs du régime alimentaire sont des distributions *a posteriori* caractérisées par une moyenne et un écart-type. Finalement, un modèle de mélange dynamique multi-traceur et Bayésien pourrait être intégré dans un package R, de manière à en faciliter son accès et son utilisation. Par ailleurs, la variable  $\lambda$  implémentée dans le DMM, est un bon descripteur des composantes anabolique et catabolique du métabolisme. Néanmoins,  $\lambda$  ne tient pas compte du métabolisme complet du consommateur. Toutefois, ces composantes métaboliques peuvent s'exprimer aussi dans la dynamique du facteur de discrimination trophique (*Trophic Discrimination Factor* : TDF) qui n'est pas prise en compte à ce jour : ni dans le DMM, ni dans les autres modèles de mélange. Or, la dynamique du TDF est affectée par les fractionnements isotopiques intervenant dans l'assimilation et l'excrétion, et elle est connectée à celle de  $\lambda$ . En d'autres termes, il manque la connexion avec l'incorporation isotopique dynamique décrite par IsoDyn qui provient de la bioénergie et décrit les flux métaboliques complets d'un organisme.

De plus, en considérant le consommateur ou le prédateur comme unité de modélisation, il faut aussi prendre en compte les intrants ou forçages du modèle, ainsi que les interactions entre les individus modélisés qui sont autant de facteurs pouvant modifier l'inférence isotopique. OSMOSE est l'outil idéal pour implémenter les mécanismes isotopiques décrits et modélisés à l'échelle individuelle en tenant compte 1) des forçages qui sont les biomasses des proies résultant des variables physico-chimiques de l'environnement des espèces considérées, et 2) des interactions trophiques qui résultent des ratios de taille constituant la prédation opportuniste. Les variables physico-chimiques de l'environnement proviennent de scénarios climatiques et sont utilisés dans les modèles biogéochimiques fournissant les forçages à OSMOSE. Les premières perspectives spécifiques du chapitre 3 consisteraient à tester d'autres scénarios de simulation pour le modèle IsoDyn-OSMOSE, afin d'évaluer l'impact des valeurs du TDF, ainsi que

sa dynamique, c'est-à-dire la connexion entre  $\lambda$  et TDF pour exploiter le plein potentiel d'IsoDyn (TDF et  $\lambda$  seraient tous deux dynamiques avec un taux isotopique lié au catabolisme différent de zéro). Les autres scénarios de simulation pourraient aussi permettre d'explorer les variations temporelles et spatiales des forçages de bas niveaux trophiques sur l'estimation du niveau trophique, puisque ces forçages ont été considérés comme constants. Ces forçages pourraient donc être rendus plus dynamiques en implémentant directement les isotopes stables comme propriétés émergentes dans les modèles biogéochimiques, tels que ECO-MARS 3D ou ERSEM. Les sorties isotopiques des modèles biogéochimiques seraient alors utilisés comme forçages du modèle IsoDyn-OSMOSE, à l'image des biomasses (les valeurs isotopiques des proies seraient définies par pas de temps de simulation et par cellule de la grille spatiale). Ceci permettrait de décrire avec plus de précision les variabilités spatiale et temporelle des sources.

Malgré leurs limites d'utilisation, les deux approches de modélisation ont permis de mettre en évidence l'importance de prendre en compte  $\lambda$  et la dynamique temporelle des variables pouvant impacter les interactions trophiques. Le biais dans les estimations de régime alimentaire quantifié à l'échelle individuelle peut être replacé à l'échelle de la communauté. Par exemple, le merlan est une espèce démersale, top-prédatrice au comportement généraliste, sa fréquence de changement de régime alimentaire ( $\omega$ ) est élevée. Le merlan est une espèce à durée de vie relativement plus longue que les petits pélagiques comme la sardine, et voit sa valeur de  $\lambda$  diminuer avec sa croissance. Ces caractéristiques le placent sur un ratio  $\omega/\lambda$  moyen supérieur à 1 avec un biais de 50 % pour l'estimation du régime alimentaire (cf. chapitre 2), correspondant à une différence entre les estimations basées sur les matrices de proies consommées et celles calculées via l'inférence isotopique qui peut atteindre une unité de niveau trophique à l'échelle de la communauté (cf. chapitre 3).

## 4.2 La perspective de niche à l'échelle de la population

Compte tenu du biais généré par les inférences statiques à l'échelle individuelle, une hypothèse de travail envisagée ici est que le biais dans l'estimation de métriques trophiques à partir d'inférences isotopiques peut être amplifié par le changement d'échelle biologique. Ceci conduit à se questionner sur la niche isotopique et ses indices. Il existe plusieurs types de niche possédant des significations écologiques différentes. Concernant la niche isotopique, il s'agit de l'espace isotopique occupé par une population dont les statistiques de distribution (moyenne, écart-type et forme de l'ellipse) permettent de faire de la comparaison inter-populationnelle. La population se compose de différents individus de différents âges avec une variabilité inter-individu liée à chaque trajectoire de vie mais aussi intra-individuelle liée aux variations biologiques – au sens génétique – de chaque individu (i.e. chaque individu est unique et possède son histoire et l'ensemble de ces individus composent la population). La niche isotopique correspond donc au nuage de points composé des valeurs isotopiques des individus d'une même espèce dans l'espace isotopique (à  $n$  dimensions pour  $n$  traceurs).  $\lambda$  crée un décalage temporel entre la signature isotopique des sources de nourriture ou proies ingérées et celle des proies assimilées par les tissus du consommateur ou prédateur. On peut alors se questionner sur la représentation statique de la niche isotopique et se demander dans quelle mesure elle est représentative de la niche trophique (BEARHOP et al., 2004; FINK et al., 2012; NEWSOME et al., 2007; SHEPPARD et al., 2018). Selon YEAKEL et al. (2016), la variabilité de la niche est exprimée par la variance de l'ellipse isotopique à l'échelle d'un consommateur et évolue en fonction du métabolisme (ou de la physiologie) et du comportement de prédation (ou de recherche de nourriture). Cependant, HETTE-TRONQUART (2019) recommande de prêter attention à la signification de la variabilité isotopique et de définir la mesure du taux de recouvrement isotopique des niches, qui ne sont pas finement établis et peuvent conduire à une mauvaise interprétation de la niche (HETTE-TRONQUART, 2019). Le biais individuel dans la justesse de l'inférence trophique par les modèles de mélange classiques

est fonction du comportement de prédation ( $\omega$ , fréquence de changement de régime alimentaire) par rapport au métabolisme du consommateur (via  $\lambda$ ). Il convient donc d'identifier au sein des communautés de poissons les catégories de top-prédateurs au comportement généraliste et les prédateurs intermédiaires (comme les petits pélagiques) spécialistes. Le biais identifié dans l'estimation des régimes alimentaires va se retranscrire dans la variance de la niche à l'échelle de la population. YEAKEL et al. (2016) ont montré que la variance est la plus élevée quand une population de consommateurs se trouve en transition entre deux sources de nourriture, c'est-à-dire quand s'opère un changement de source ou de proie. Cette variance dépend donc de  $\lambda$  et elle augmente quand  $\lambda$  diminue ou plus exactement quand le ratio  $\omega/\lambda$  augmente. Il est donc intéressant d'explorer les inférences isotopiques en termes de niches et d'indices dynamiques.

Les espèces telles que les petits pélagiques, spécialistes, prédateurs intermédiaires se nourrissant sur des proies dont la disponibilité varie saisonnièrement doivent avoir des niches isotopiques très variables en fonction de la saison mais certainement de faible étendue au sein de chaque saison. Au contraire les top-prédateurs, tels que les poissons démersaux de haut niveau trophique doivent avoir une niche possédant une large étendue mais une plus faible variabilité temporelle. Les variances et dynamiques de niches doivent probablement être fonction du ratio  $\omega/\lambda$  et leur variabilité intra-niche doit être une métrique relative à la composition de la population et ainsi de leur dynamique. Les juvéniles possédant des valeurs de  $\lambda$  plus élevées que les adultes doivent avoir une niche isotopique très proche de leur niche trophique, et ce de manière quasi-instantanée. À l'inverse, les espèces à faible  $\lambda$  et cycle de vie long ou les stades adultes, doivent avoir une niche isotopique éloignée de leur niche trophique en vision instantanée (*snapshot*), mais la proximité entre les deux métriques doit être plus forte en moyenne et d'autant plus forte que le prédateur adopte un comportement opportuniste. Ces spéculations résultent des conclusions des deux chapitres précédents lorsqu'on observe les phénomènes qui ont lieu à l'échelle de l'individu et de la communauté. L'exploration de la variabilité populationnelle de la niche via le modèle IsoDyn-OSMOSE peut être accompagnée d'une validation annuelle et saisonnière par les données de campagne en mer, ou encore de données commerciales (e.g. campagne scientifique *Channel Ground Fish Survey* :

CGFS, données commerciales issues du programme national d'observation de la mer : ObsMer, BOURDAUD et al. (2017)). Cette validation requiert un nombre important de données et un effort d'échantillonnage conséquent.

### **4.3 Une vision dynamique pour l'échantillonnage et la modélisation**

Mes travaux de thèse ont montré une implication plus ou moins forte du taux de renouvellement isotopique sur les estimations de régime alimentaire ou celles des niveaux trophiques, que ce soit pour l'individu ou la communauté. La prise en compte de la dynamique isotopique devrait entraîner un changement d'approches dans l'échantillonnage et l'interprétation des outils isotopiques. Par exemple, les top-prédateurs interviennent comme des indicateurs à part entière, i.e. des espèces sentinelles, du fonctionnement des écosystèmes marins, puisqu'ils sont sensibles aux variations d'abondance et à la qualité nutritive de leurs proies, petits pélagiques et autres espèces fourrages (CURY et al., 2011 ; GULKA et al., 2017)). GULKA et al. (2017) ont étudié la réponse de top-prédateurs (oiseaux, mammifères marins) à des variations saisonnières de l'abondance des proies en couplant deux métriques, niche et niveau trophique, afin d'obtenir une vision globale de la structure trophique de la population à la communauté. L'échantillonnage a été pensé de manière à couvrir la période de changement de l'abondance des proies (GULKA et al., 2017) ce qui ressemble à un modèle statique intégrée. Toutefois les inférences demeurent statiques aux deux échelles biologiques. Les variations des proies sont intégrées par les prédateurs sur le long terme du fait de leurs valeurs de  $\lambda$  faibles, et un changement ponctuel de proie passera inaperçu. Bien que les variations isotopiques soient faibles pour les top-prédateurs, comme les poissons démersaux, et que les estimations moyennes des métriques trophiques soient satisfaisantes, la dynamique isotopique des lignes de base ne doit pas être négligée. Dans un contexte de changement global et d'événements extrêmes, il est probablement plus judicieux de considérer l'ensemble de la dynamique du réseau trophique – passant par un échantillonnage temporel et régulier des sources de nourriture et des

consommateurs, des bas niveaux trophiques vers les hauts niveaux trophiques, de l'individu à la communauté pour adopter une vision holistique du fonctionnement des écosystèmes. En réalité, les dynamiques isotopiques seront plus fortes à la base du réseau trophique qu'à l'apex de ce réseau, ce qui devrait motiver des fréquences d'échantillonnage contrastées. IsoDyn-OSMOSE pourrait en ce sens permettre d'établir et de quantifier en amont l'effort d'échantillonnage nécessaire à la bonne représentativité des métriques trophiques. De même, il convient d'ajuster le choix des espèces suivies en fonction de leurs dynamiques isotopiques (conséquence de leur comportement alimentaire et de leur âge) au regard des perturbations naturelles ou anthropiques dont l'impact sera mesuré. Ainsi, un impact aiguë sera plus aisément documenté par le suivi isotopique d'espèces ou d'individus à taux de renouvellement fort.

Pour conclure, les modèles de réseau trophique explicitant le cycle de vie des espèces (comme IsoDyn-OSMOSE) peuvent servir à estimer les paramètres isotopiques tels que le facteur de discrimination trophique ou le taux de renouvellement isotopique en conditions naturelles pour des espèces qui ne peuvent être placées en conditions expérimentales. L'estimation a posteriori des paramètres isotopiques via les modèles écosystémiques est aussi un moyen d'améliorer les inférences isotopiques par les modèles de mélange. L'implémentation dans un modèle écosystémique des mécanismes et de la dynamique isotopique permet d'harmoniser et compléter les observations expérimentales décrites, les phénomènes biologiques expliqués et l'utilisation des inférences appliquées à partir des isotopes stables. Il convient cependant de préciser que les modèles d'inférences appliqués au cours de cette thèse représentent une version imparfaite et simplifiée des processus biologiques étudiés. Ainsi, l'interprétation des isotopes stables en écologie trophique à partir de ces modèles doit être réalisée en connaissant *a minima* le système étudié (HETTE-TRONQUART, 2019; PHILLIPS et al., 2014). Ces précautions d'usage ne remettent nullement en cause l'utilisation des isotopes stables et de leurs métriques en écologie trophique (BOECKLEN et al., 2011; LAYMAN et al., 2012), mais devraient orienter les recherches futures vers une modélisation encore plus mécaniste des interactions trophiques (« toward a mechanistic modelling » inspirée de FLYNN et al. (2018) et LEFEBVRE *comm. Pers.*)



# Bibliographie

- ALBOUY, C., GUILHAUMON, F., VILLÉGER, S., MOUCHET, M., MERCIER, L., CULIOLI, J., TOMASINI, J., LE LOC'H, F. & MOUILLOT, D. (2011). Predicting trophic guild and diet overlap from functional traits : statistics, opportunities and limitations for marine ecology. *Mar Ecol Prog Ser*, 436, 17-28. <https://doi.org/10.3354/meps09240>
- ANKJÆRØ, T., CHRISTENSEN, J. T. & GRØNKJÆR, P. (2012). Tissue-specific turnover rates and trophic enrichment of stable n and c isotopes in juvenile atlantic cod *Gadus morhua* fed three different diets. *Mar Ecol Prog Ser*, 461, 197-209. <https://doi.org/10.3354/meps09871>
- ARAÚJO, M. S., BOLNICK, D. I., MACHADO, G., GIARETTA, A. A. & DOS REIS, S. F. (2007). Using  $\delta^{13}C$  stable isotopes to quantify individual-level diet variation. *Oecologia*, 152(4), 643-654. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0687-1>
- AUERSWALD, K., WITTMER, M. H. O. M., ZAZZO, A., SCHÄUFELE, R. & SCHNYDER, H. (2010). Biases in the analysis of stable isotope discrimination in food webs : stable isotope discrimination in food webs. *J Appl Ecol*, 47(4), 936-941. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01764.x>
- BALLUTAUD, M., DROUINEAU, H., CARASSOU, L., MUNOZ, G., CHEVILLOT, X., LABADIE, P., BUDZINSKI, H. & LOBRY, J. (2019). ESTimating contaminants tRansfers over complex food webs (ESCROC) : an innovative bayesian method for estimating POP's biomagnification in aquatic food webs. *Sci Total Environ*, 658, 638-649. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.058>
- BALLUTAUD, M., TRAVERS-TROLET, M., MARCHAL, P., DUBOIS, S. F., GIRALDO, C., PARNELL, A. C., NUCHE-PASCUAL, M. T. & LEFEBVRE, S. (2022). Inferences to estimate consumer's diet using stable isotopes : insights from a dynamic mixing model. *PLoS One*, 17(2), e0263454. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0263454>
- BASTOS, R. F., CORRÊA, F., WINEMILLER, K. O. & GARCIA, A. M. (2017). Are you what you eat? effects of trophic discrimination factors on estimates of food assimilation and trophic position with a new estimation method. *Ecol Indic*, 75, 234-241. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.12.007>

- BEARHOP, S., ADAMS, C. E., WALDRON, S., FULLER, R. A. & MACLEOD, H. (2004). Determining trophic niche width : a novel approach using stable isotope analysis. *J Anim Ecol*, 73(5), 1007-1012. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x>
- BEAUCHESNE, D., CAZELLES, K., ARCHAMBAULT, P., DEE, L. E. & GRAVEL, D. (2021). On the sensitivity of food webs to multiple stressors. *Ecol Lett*, 24(10), 2219-2237. <https://doi.org/10.1111/ele.13841>
- BENTZEN, T. W., FOLLMANN, E. H., AMSTRUP, S. C., YORK, G. S., WOOLLER, M. J. & O'HARA, T. M. (2007). Variation in winter diet of southern beaufort sea polar bears inferred from stable isotope analysis. *Can J Zool*, 85(5), 596-608. <https://doi.org/10.1139/Z07-036>
- BERG, T., FÜRHAUPTER, K., TEIXEIRA, H., UUSITALO, L. & ZAMPOUKAS, N. (2015). The marine strategy framework directive and the ecosystem-based approach – pitfalls and solutions. *Mar Pollut Bull*, 96(1), 18-28. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.04.050>
- BOECKLEN, W. J., YARNES, C. T., COOK, B. A. & JAMES, A. C. (2011). On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 42(1), 411-440. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726>
- BOND, A. L. & DIAMOND, A. W. (2011). Recent bayesian stable-isotope mixing models are highly sensitive to variation in discrimination factors. *Ecol Appl*, 21(4), 1017-1023. <https://doi.org/10.1890/09-2409.1>
- BORJA, A., ANDERSEN, J. H., ARVANITIDIS, C. D., BASSET, A., BUHL-MORTENSEN, L., CARVALHO, S., DAFFORN, K. A., DEVLIN, M. J., ESCOBAR-BRIONES, E. G., GRENZ, C., HARDER, T., KATSANEVAKIS, S., LIU, D., METAXAS, A., MORÁN, X. A. G., NEWTON, A., PIRODDI, C., POCHON, X., QUEIRÓS, A. M., ... TEIXEIRA, H. (2020). Past and Future Grand Challenges in Marine Ecosystem Ecology. *Front Mar Sci*, 7(362). <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00362>
- BORSTEIN, S. R. (2020). Diatr : an r package for calculating fractional trophic levels from quantitative and qualitative diet data. *Hydrobiologia*, 847(20), 4285-4294. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04417-5>
- BOURDAUD, P., TRAVERS-TROLET, M., VERMARD, Y., CORMON, X. & MARCHAL, P. (2017). Inferring the annual, seasonal, and spatial distributions of marine species from complementary research and commercial vessels' catch rates. *ICES Journal of Marine Science*, 74(9), 2415-2426. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx092>
- CANSECO, J. A., NIKLITSCHK, E. J. & HARROD, C. (2022). Variability in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  trophic discrimination factors for teleost fishes : a meta-analysis of temperature and dietary effects. *Rev Fish Biol Fisheries*, 32(2), 313-329. <https://doi.org/10.1007/s11160-021-09689-1>

- CARLETON, S. A. & MARTÍNEZ DEL RIO, C. (2005). The effect of cold-induced increased metabolic rate on the rate of  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  incorporation in house sparrows (*Passer domesticus*). *Oecologia*, 144(2), 226-232. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0066-8>
- CARTER, W. A., BAUCHINGER, U. & MCWILLIAMS, S. R. (2019). The importance of isotopic turnover for understanding key aspects of animal ecology and nutrition. *Diversity*, 11(5), 84. <https://doi.org/10.3390/d11050084>
- CAUT, S., ANGULO, E. & COURCHAMP, F. (2009). Variation in discrimination factors ( $\Delta^{15}\text{N}$  and  $\Delta^{13}\text{C}$ ) : the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *J Appl Ecol*, 46(2), 443-453. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01620.x>
- CERLING, T. E., AYLIFFE, L. K., DEARING, M. D., EHLERINGER, J. R., PASSEY, B. H., PODLESAK, D. W., TORREGROSSA, A.-M. & WEST, A. G. (2007). Determining biological tissue turnover using stable isotopes : the reaction progress variable. *Oecologia*, 151(2), 175-189. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0571-4>
- CHRISTENSEN, V. & PAULY, D. (1992). ECOPATH II — a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61(3), 169-185. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(92\)90016-8](https://doi.org/10.1016/0304-3800(92)90016-8)
- CLOERN, J. E., CANUEL, E. A. & HARRIS, D. (2002). Stable carbon and nitrogen isotope composition of aquatic and terrestrial plants of the san francisco bay estuarine system. *Limnology and Oceanography*, 47(3), 713-729. <https://doi.org/https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.3.0713>
- CURY, P. M., BOYD, I. L., BONHOMMEAU, S., ANKER-NILSSEN, T., CRAWFORD, R. J. M., FURNESS, R. W., MILLS, J. A., MURPHY, E. J., ÖSTERBLUM, H., PALECZNY, M., PIATT, J. F., ROUX, J.-P., SHANNON, L. & SYDEMAN, W. J. (2011). Global seabird response to forage fish depletion—One-third for the birds. *Science*, 334(6063), 1703-1706. <https://doi.org/10.1126/science.1212928>
- D'AGOSTINO, V. C., DEGRATI, M., SANTINELLI, N., SASTRE, V., DANS, S. L. & HOFFMEYER, M. S. (2018). The seasonal dynamics of plankton communities relative to the foraging of the southern right whale (*Eubalaena australis*) in northern patagonian gulfs, península valdés, argentina. *Continental Shelf Research*, 164, 45-57. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2018.06.003>
- DAS, S., JUDD, E. J., UVEGES, B. T., IVANY, L. C. & JUNIUM, C. K. (2021). Variation in  $\delta^{15}\text{N}$  from shell-associated organic matter in bivalves : implications for studies of modern and fossil ecosystems. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 562, 110076. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.110076>

- DAVIS, M. & PINEDA-MUNOZ, S. (2016). The temporal scale of diet and dietary proxies. *Ecology and Evolution*, 6(6), 1883-1897. <https://doi.org/10.1002/ece3.2054>
- DENIRO, M. J. & EPSTEIN, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42(5), 495-506. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(78\)90199-0](https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0)
- DU, J., MAKATIPU, P. C., TAO, L. S. R., PAULY, D., CHEUNG, W. W. L., PERISTIWADY, T., LIAO, J. & CHEN, B. (2020). Comparing trophic levels estimated from a tropical marine food web using an ecosystem model and stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 233, 106518. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106518>
- DUFFILL TELSNIG, J. I., JENNINGS, S., MILL, A. C., WALKER, N. D., PARNELL, A. C. & POLUNIN, N. V. C. (2019). Estimating contributions of pelagic and benthic pathways to consumer production in coupled marine food webs. *J Appl Ecol*, 88(3), 405-415. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12929>
- DUFFY, J. E., CARDINALE, B. J., FRANCE, K. E., MCINTYRE, P. B., THÉBAULT, E. & LOREAU, M. (2007). The functional role of biodiversity in ecosystems : incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, 10(6), 522-538. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01037.x>
- DURANTE, L., WING, S., INGRAM, T., SABADEL, A. & SHIMA, J. (2022). Changes in trophic structure of an exploited fish community at the centennial scale are linked to fisheries and climate forces. *Sci Rep*, 12(1), 4309. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-08391-x>
- EMMERY, A., LEFEBVRE, S., ALUNNO-BRUSCIA, M. & KOUIJMAN, S. A. L. M. (2011). Understanding the dynamics of  $\delta^{13}C$  and  $\delta^{15}N$  in soft tissues of the bivalve *Crassostrea gigas* facing environmental fluctuations in the context of dynamic energy budgets (DEB). *Journal of Sea Research*, 66(4), 361-371. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.08.002>
- FINK, P., REICHWALDT, E. S., HARROD, C. & ROSSBERG, A. G. (2012). Determining trophic niche width : an experimental test of the stable isotope approach. *Oikos*, 121(12), 1985-1994. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20185.x>
- FLORIN, S. T., FELICETTI, L. A. & ROBBINS, C. T. (2011). The biological basis for understanding and predicting dietary-induced variation in nitrogen and sulphur isotope ratio discrimination. *Functional Ecology*, 25(3), 519-526. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01799.x>
- FLYNN, K. J., MITRA, A. & BODE, A. (2018). Toward a mechanistic understanding of trophic structure : inferences from simulating stable isotope ratios. *Mar Biol*, 165(9), 147. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3405-0>

- FRY, B. (2006). Using stable isotope tracers. In B. FRY (Éd.), *Stable isotope ecology* (p. 40-75). New York, NY, Springer. [https://doi.org/10.1007/0-387-33745-8\\_3](https://doi.org/10.1007/0-387-33745-8_3)
- FRY, B. & ARNOLD, C. (1982). Rapid  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). *Oecologia*, 54(2), 200-204. <https://doi.org/10.1007/BF00378393>
- FULTON, E. A., LINK, J. S., KAPLAN, I. C., SAVINA-ROLLAND, M., JOHNSON, P., AINSWORTH, C., HORNE, P., GORTON, R., GAMBLE, R. J., SMITH, A. D. M. & SMITH, D. C. (2011). Lessons in modelling and management of marine ecosystems : the atlantis experience. *Fish Fish*, 12(2), 171-188. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2011.00412.x>
- FULTON, E. A., SMITH, A. D. M. & JOHNSON, C. R. (2004). Biogeochemical marine ecosystem models i : IGBEM—a model of marine bay ecosystems. *Ecological Modelling*, 174(3), 267-307. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.027>
- GAMMAGE, L. C. & JARRE, A. (2021). Scenario-Based Approaches to Change Management in Fisheries Can Address Challenges With Scale and Support the Implementation of an Ecosystem Approach to Fisheries Management. *Front Mar Sci*, 8(600150). <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.600150>
- GANNES, L. Z., del RIO, C. M. & KOCH, P. (1998). Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A : Molecular & Integrative Physiology*, 119(3), 725-737. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(98\)01016-2](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(98)01016-2)
- GARVEY, J. E. & WHILES, M. (2016, septembre 16). *Trophic Ecology* (1st Edition). Boca Raton, CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781315367804>
- GAYE-SIESSEGER, J., FOCKEN, U., MUETZEL, S., ABEL, H. & BECKER, K. (2004). Feeding level and individual metabolic rate affect  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values in carp : implications for food web studies. *Oecologia*, 138(2), 175-183. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1429-7>
- GELPI JR, C. G., FRY, B., CONDREY, R. E., FLEEGER, J. W. & DUBOIS, S. F. (2013). Using  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  to determine the migratory history of offshore louisiana blue crab spawning stocks. *Marine Ecology Progress Series*, 494, 205-218. <https://doi.org/10.3354/meps10540>
- GOROKHOVA, E. (2018). Individual growth as a non-dietary determinant of the isotopic niche metrics. *Methods Ecol Evol*, 9(2), 269-277. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12887>
- GRØNKJÆR, P., OTTOSEN, R., JOENSEN, T., REEVE, L., NIELSEN, E. E. & HEDEHOLM, R. (2020). Intra-annual variation in feeding of atlantic cod *Gadus morhua* :

- the importance of ephemeral prey bursts. *J Fish Biol*, 97(5), 1507-1519. <https://doi.org/10.1111/jfb.14520>
- GUELINCKX, J., MAES, J., DRIESSCHE, P. V. D., GEYSEN, B., DEHAIRS, F. & OLLEVIER, F. (2007). Changes in  $\delta^{13}C$  and  $\delta^{15}N$  in different tissues of juvenile sand goby *Pomatoschistus minutus* : a laboratory diet-switch experiment. *Marine Ecology Progress Series*, 341, 205-215. <https://doi.org/10.3354/meps341205>
- GUELINCKX, J., MAES, J., GEYSEN, B. & OLLEVIER, F. (2008). Estuarine recruitment of a marine goby reconstructed with an isotopic clock. *Oecologia*, 157(1), 41-52. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1045-7>
- GUERRA, M., WING, L., DAWSON, S. & RAYMENT, W. (2020). Stable isotope analyses reveal seasonal and inter-individual variation in the foraging ecology of sperm whales. *Marine Ecology Progress Series*, 638, 207-219. <https://doi.org/10.3354/meps13255>
- GULKA, J., CARVALHO, P. C., JENKINS, E., JOHNSON, K., MAYNARD, L. & DAVOREN, G. K. (2017). Dietary niche shifts of multiple marine predators under varying prey availability on the northeast Newfoundland coast. *Front. Mar. Sci.*, 4(324). <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00324>
- HALOUANI, G., BEN RAIS LASRAM, F., SHIN, Y.-J., VELEZ, L., VERLEY, P., HATTAB, T., OLIVEROS-RAMOS, R., DIAZ, F., MÉNARD, F., BAKLOUTI, M., GUYENNON, A., ROMDHANE, M. S. & LE LOC'H, F. (2016). Modelling food web structure using an end-to-end approach in the coastal ecosystem of the gulf of gabes (tunisia). *Ecological Modelling*, 339, 45-57. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.08.008>
- HALOUANI, G., LE LOC'H, F., SHIN, Y.-J., VELEZ, L., HATTAB, T., ROMDHANE, M. S. & BEN RAIS LASRAM, F. (2019). An end-to-end model to evaluate the sensitivity of ecosystem indicators to track fishing impacts. *Ecological Indicators*, 98, 121-130. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.10.061>
- HALPERN, B. S., FRAZIER, M., POTAPENKO, J., CASEY, K. S., KOENIG, K., LONGO, C., LOWNDES, J. S., ROCKWOOD, R. C., SELIG, E. R., SELKOE, K. A. & WALBRIDGE, S. (2015). Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. *Nat Commun*, 6(7615). <https://doi.org/10.1038/ncomms8615>
- HARVEY, C. J., HANSON, P. C., ESSINGTON, T. E., BROWN, P. B. & KITCHELL, J. F. (2002). Using bioenergetics models to predict stable isotope ratios in fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59(1), 115-124. <https://doi.org/10.1139/f01-203>
- HEADY, W. N. & MOORE, J. W. (2013). Tissue turnover and stable isotope clocks to quantify resource shifts in anadromous rainbow trout. *Oecologia*, 172(1), 21-34. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2483-9>

- HEALY, K., GUILLERME, T., KELLY, S. B. A., INGER, R., BEARHOP, S. & JACKSON, A. L. (2018). SIDER : an r package for predicting trophic discrimination factors of consumers based on their ecology and phylogenetic relatedness. *Ecography*, 41(8), 1393-1400. <https://doi.org/10.1111/ecog.03371>
- HERNVANN, P.-Y., GASCUEL, D., KOPP, D., ROBERT, M. & RIVOT, E. (2022). EcoDiet : a hierarchical bayesian model to combine stomach, biotracer, and literature data into diet matrix estimation. *Ecological Applications*, 32(2), e2521. <https://doi.org/10.1002/eap.2521>
- HERTZ, E., TRUDEL, M., EL-SABAAWI, R., TUCKER, S., DOWER, J. F., BEACHAM, T. D., EDWARDS, A. M. & MAZUMDER, A. (2016). Hitting the moving target : modelling ontogenetic shifts with stable isotopes reveals the importance of isotopic turnover. *J Appl Ecol*, 85(3), 681-691. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12504>
- HERZKA, S. Z. (2005). Assessing connectivity of estuarine fishes based on stable isotope ratio analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64(1), 58-69. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.02.006>
- HESLEIN, R., HALLARD, K. & RAMLAL, P. (1993). Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen in tissue of growing broad whitefish ( *Coregonus nasus* ) in response to a change in diet traced by  $\delta^{34}S$ ,  $\delta^{13}C$ , and  $\delta^{15}N$ . *Can J Fish Aquat Sci*, 50(10), 2071-2076. <https://doi.org/10.1139/f93-230>
- HETTE-TRONQUART, N. (2019). Isotopic niche is not equal to trophic niche. *Ecol Lett*, 22(11), 1987-1989. <https://doi.org/10.1111/ele.13218>
- HOEINGHAUS, D. J. & ZEUG, S. C. (2008). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? comment. *Ecology*, 89(8), 2353-2357. <https://doi.org/10.1890/07-1143.1>
- HUSSEY, N. E., MACNEIL, M. A., MCMEANS, B. C., OLIN, J. A., DUDLEY, S. F. J., CLIFF, G., WINTNER, S. P., FENNESSY, S. T. & FISK, A. T. (2014). Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecol Lett*, 17(2), 239-250. <https://doi.org/10.1111/ele.12226>
- INGER, R., RUXTON, G. D., NEWTON, J., COLHOUN, K., ROBINSON, J. A., JACKSON, A. L. & BEARHOP, S. (2006). Temporal and intrapopulation variation in prey choice of wintering geese determined by stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 75(5), 1190-1200. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01142.x>
- INGS, T. C., MONTOYA, J. M., BASCOMPTE, J., BLÜTHGEN, N., BROWN, L., DORMANN, C. F., EDWARDS, F., FIGUEROA, D., JACOB, U., JONES, J. I., LAURIDSEN, R. B., LEDGER, M. E., LEWIS, H. M., OLESEN, J. M., VEEN, F. J. F. V., WARREN, P. H. & WOODWARD, G. (2009). Review : ecological networks – beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 253-269. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01460.x>

- IVES, A. R. & CARPENTER, S. R. (2007). Stability and Diversity of Ecosystems. *Science*, 317(5834), 58-62. <https://doi.org/10.1126/science.1133258>
- JABOT, F., GIRALDO, C., LEFEBVRE, S. & DUBOIS, S. (2017). Are food web structures well represented in isotopic spaces? *Functional Ecology*, 31(10), 1975-1984. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12895>
- JACOBI, C. M., VILLAMARÍN, F., JARDINE, T. D. & MAGNUSSON, W. E. (2020). Uncertainties associated with trophic discrimination factor and body size complicate calculation of  $\delta^{15}\text{N}$ -derived trophic positions in arapaima sp. *Ecol Freshw Fish*, 29(4), 779-789. <https://doi.org/10.1111/eff.12553>
- JENNINGS, S., PINNEGAR, J., POLUNIN, N. & WARR, K. (2002a). Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure. *Mar Ecol Prog Ser*, 226, 77-85. <https://doi.org/10.3354/meps226077>
- JENNINGS, S. & van der MOLEN, J. (2015). Trophic levels of marine consumers from nitrogen stable isotope analysis : estimation and uncertainty. *ICES Journal of Marine Science*, 72(8), 2289-2300. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv120>
- JENNINGS, S., WARR, K. J. & MACKINSON, S. (2002b). Use of size-based production and stable isotope analyses to predict trophic transfer efficiencies and predator-prey body mass ratios in food webs. *Mar Ecol Prog Ser*, 240, 11-20. <https://doi.org/10.3354/meps240011>
- KAUFMAN, M. R., GRADINGER, R. R., BLUHM, B. A. & O'BRIEN, D. M. (2008). Using stable isotopes to assess carbon and nitrogen turnover in the arctic sympagic amphipod *Onisimus litoralis*. *Oecologia*, 158(1), 11-22. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1122-y>
- KEYL, F. & WOLFF, M. (2008). Environmental variability and fisheries : what can models do? *Rev Fish Biol Fisheries*, 18(3), 273-299. <https://doi.org/10.1007/s11160-007-9075-5>
- KJELDGAARD, M. K., HEWLETT, J. A. & EUBANKS, M. D. (2021). Widespread variation in stable isotope trophic position estimates : patterns, causes, and potential consequences. *Ecol Monogr*, 91(3), e01451. <https://doi.org/10.1002/ecm.1451>
- KOPP, D., LEFEBVRE, S., CACHERA, M., VILLANUEVA, M. C. & ERNANDE, B. (2015). Reorganization of a marine trophic network along an inshore-offshore gradient due to stronger pelagic-benthic coupling in coastal areas. *Progress in Oceanography*, 130, 157-171. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.11.001>
- KURLE, C. M. (2009). Interpreting temporal variation in omnivore foraging ecology via stable isotope modelling. *Functional Ecology*, 23(4), 733-744. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01553.x>

- LANARI, M., POSSAMAI, B., da SILVA COPERTINO, M. & MIRANDA GARCIA, A. (2021). Seasonal and el niño southern oscillation-driven variations in isotopic and elemental patterns among estuarine primary producers : implications for ecological studies. *Hydrobiologia*, 848(3), 593-611. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04462-0>
- LAYMAN, C. A., ARAUJO, M. S., BOUCEK, R., HAMMERSCHLAG-PEYER, C. M., HARRISON, E., JUD, Z. R., MATICH, P., ROSENBLATT, A. E., VAUDO, J. J., YEAGER, L. A., POST, D. M. & BEARHOP, S. (2012). Applying stable isotopes to examine food-web structure : an overview of analytical tools. *Biol Rev*, 87(3), 545-562. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x>
- LAYMAN, C. A., GIERY, S. T., BUHLER, S., ROSSI, R., PENLAND, T., HENSON, M. N., BOGDANOFF, A. K., COVE, M. V., IRIZARRY, A. D., SCHALK, C. M. & ARCHER, S. K. (2015). A primer on the history of food web ecology : fundamental contributions of fourteen researchers. *Food Webs*, 4, 14-24. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2015.07.001>
- LAYMAN, C. A. & POST, D. M. (2008). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? reply. *Ecology*, 89(8), 2358-2359. <https://doi.org/10.1890/08-0167.1>
- LAYMAN, C. A., QUATTROCHI, J. P., PEYER, C. M. & ALLGEIER, J. E. (2007). Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecol Lett*, 10(10), 937-944. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01087.x>
- LE GOFF, C., LAVAUD, R., CUGIER, P., JEAN, F., FLYE-SAINTE-MARIE, J., FOUCHER, E., DESROY, N., FIFAS, S. & FOVEAU, A. (2017). A coupled biophysical model for the distribution of the great scallop pecten maximus in the english channel. *Journal of Marine Systems*, 167, 55-67. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.10.013>
- LEFEBVRE, S., HARMA, C. & BLIN, J.-L. (2009). Trophic typology of coastal ecosystems based on  $\delta^{13}C$  and  $\delta^{15}N$  ratios in an opportunistic suspension feeder. *Marine Ecology Progress Series*, 390, 27-37. <https://doi.org/10.3354/meps08187>
- LEFEBVRE, S. & DUBOIS, S. (2016). The stony road to understand isotopic enrichment and turnover rates : insight into the metabolic part. *Vie Et Milieu-life And Environment*, 66(3), 305-314. Récupérée 20 novembre 2020, à partir de <https://archimer.ifremer.fr/doc/00387/49856/>
- LEFEBVRE, S., BALLUTAUD, M., NUCHE-PASCUAL, M. T., NAHON, S., LIU, R. & MARTÍNEZ DEL RIO, C. (2021, mai 28). Individual growth models support the quantification of isotope incorporation rate, trophic discrimination and their interactions. <https://doi.org/10.1101/2021.05.28.446143>

- LOBRY, J., MOUNIER, F., BALLUTAUD, M., CHEVILLOT, X., GASCUEL, D., BUDZINSKI, H., LABADIE, P. & DROUINEAU, H. (2022). ESCROPath, a bayesian mixing model to quantify diets and trophic flows in aquatic food webs. *Methods Ecol Evol*, 13(4), 894-907. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13808>
- LYNAM, C. P., UUSITALO, L., PATRÍCIO, J., PIRODDI, C., QUEIRÓS, A. M., TEIXEIRA, H., ROSSBERG, A. G., SAGARMINAGA, Y., HYDER, K., NIQUIL, N., MÖLLMANN, C., WILSON, C., CHUST, G., GALPARSORO, I., FORSTER, R., VERÍSSIMO, H., TEDESCO, L., REVILLA, M. & NEVILLE, S. (2016). Uses of Innovative Modeling Tools within the Implementation of the Marine Strategy Framework Directive. *Front Mar Sci*, 3, 182. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00182>
- MACAVOY, S. E., MACKO, S. A. & ARNESON, L. S. (2005). Growth versus metabolic tissue replacement in mouse tissues determined by stable carbon and nitrogen isotope analysis. *Can. J. Zool.*, 83(5), 631-641. <https://doi.org/10.1139/z05-038>
- MACAVOY, S. E., MACKO, S. A. & GARMAN, G. C. (2001). Isotopic turnover in aquatic predators : quantifying the exploitation of migratory prey. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(5), 923-932. <https://doi.org/10.1139/f01-045>
- MACKINSON, S. & DASKALOV, G. (2007). *An ecosystem model of the north sea to support an ecosystem approach to fisheries management : description and parameterisation* (Technical Report N° 142). Cefas Lowestoft.
- MACNEIL, M. A., SKOMAL, G. B. & FISK, A. T. (2005). Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks. *Marine Ecology Progress Series*, 302, 199-206. <https://doi.org/10.3354/meps302199>
- MAJDI, N., HETTE-TRONQUART, N., AUCLAIR, E., BEC, A., CHOUVELON, T., COGNIE, B., DANGER, M., DECOTTIGNIES, P., DESSIER, A., DESVILLETES, C., DUBOIS, S., DUPUY, C., FRITSCH, C., GAUCHEREL, C., HEDDE, M., JABOT, F., LEFEBVRE, S., MARZLOFF, M. P., PEY, B., ... PERGA, M.-E. (2018). There's no harm in having too much : a comprehensive toolbox of methods in trophic ecology. *Food Webs*, 17, e00100. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018.e00100>
- MARÍN-LEAL, J. C., DUBOIS, S., ORVAIN, F., GALOIS, R., BLIN, J.-L., ROPERT, M., BATAILLÉ, M.-P., OURRY, A. & LEFEBVRE, S. (2008). Stable isotopes ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) and modelling as tools to estimate the trophic ecology of cultivated oysters in two contrasting environments. *Mar Biol*, 153(4), 673-688. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0841-7>
- MARTÍNEZ DEL RIO, C. & CARLETON, S. A. (2012). How fast and how faithful : the dynamics of isotopic incorporation into animal tissues. *Journal of Mammalogy*, 93(2), 353-359. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-165.1>

- MARTÍNEZ DEL RIO, C., WOLF, N., CARLETON, S. A. & GANNES, L. Z. (2009). Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biol Rev*, 84(1), 91-111. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00064.x>
- MATICH, P., SHIPLEY, O. N. & WEIDELI, O. C. (2021). Quantifying spatial variation in isotopic baselines reveals size-based feeding in a model estuarine predator : implications for trophic studies in dynamic ecotones. *Mar Biol*, 168(7), 108. <https://doi.org/10.1007/s00227-021-03920-0>
- MAUREAUD, A., ANDERSEN, K. H., ZHANG, L. & LINDEGREN, M. (2020). Trait-based food web model reveals the underlying mechanisms of biodiversity–ecosystem functioning relationships. *Journal of Animal Ecology*, 89(6), 1497-1510. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1365-2656.13207>
- MCCAULEY, E., WILSON, W. G. & de Roos, A. M. (1993). Dynamics of age-structured and spatially structured predator-prey interactions : individual-based models and population-level formulations. *Am Nat*, 142(3), 412-442. <https://doi.org/10.1086/285547>
- MCCLUSKEY, S. M., SPROGIS, K. R., LONDON, J. M., BEJDER, L. & LONERAGAN, N. R. (2021). Foraging preferences of an apex marine predator revealed through stomach content and stable isotope analyses. *Global Ecology and Conservation*, 25, e01396. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01396>
- MCCORMACK, S. A., TREBILCO, R., MELBOURNE-THOMAS, J., BLANCHARD, J. L., FULTON, E. A. & CONSTABLE, A. (2019). Using stable isotope data to advance marine food web modelling. *Rev Fish Biol Fisheries*, 29(2), 277-296. <https://doi.org/10.1007/s11160-019-09552-4>
- MCCUTCHAN, J. H., LEWIS, W. M., KENDALL, C. & McGRATH, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2), 378-390. <https://doi.org/https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x>
- MCCMAHON, K. W., THORROLD, S. R., ELSDON, T. S. & MCCARTHY, M. D. (2015). Trophic discrimination of nitrogen stable isotopes in amino acids varies with diet quality in a marine fish. *Limnology and Oceanography*, 60(3), 1076-1087. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/lno.10081>
- MILLE, T., MAHÉ, K., CACHERA, M., VILLANUEVA, M. C., PONTUAL, H. d. & ERNANDE, B. (2016). Diet is correlated with otolith shape in marine fish. *Marine Ecology Progress Series*, 555, 167-184. <https://doi.org/10.3354/meps11784>
- MINAGAWA, M. & WADA, E. (1984). Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains : further evidence and the relation between  $^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48(5), 1135-1140. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90204-7](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90204-7)

- MOORE, J. W. & SEMMENS, B. X. (2008). Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters*, 11(5), 470-480. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01163.x>
- MORELL, A., SHIN, Y. -J., BARRIER, N., TRAVERS-TROLET, M., HALOUANI, G. & ERNANDE, B. (p. d.). Bioen-OSMOSE : A bioenergetic marine ecosystem model with physiological response to temperature and oxygen.
- NAHON, S., SÉITÉ, S., LEFEBVRE, S., KOLASINSKI, J., AGUIRRE, P. & GEURDEN, I. (2020). How protein quality drives incorporation rates and trophic discrimination of carbon and nitrogen stable isotope ratios in a freshwater first-feeding fish. *Freshwater Biology*, 65(11), 1870-1882. <https://doi.org/10.1111/fwb.13578>
- NEWSOME, S. D., RIO, C. M. d., BEARHOP, S. & PHILLIPS, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429-436. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/060150.1>
- OLIVE, P. J. W., PINNEGAR, J. K., POLUNIN, N. V. C., RICHARDS, G. & WELCH, R. (2003). Isotope trophic-step fractionation : a dynamic equilibrium model. *Journal of Animal Ecology*, 72(4), 608-617. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00730.x>
- OLIVEROS-RAMOS, R. & SHIN, Y.-J. (2016, mars 9). Calibrar : an R package for fitting complex ecological models. arXiv. Récupérée 14 mai 2022, à partir de <http://arxiv.org/abs/1603.03141>
- OPPEL, S. & POWELL, A. N. (2010). Carbon isotope turnover in blood as a measure of arrival time in migratory birds using isotopically distinct environments. *J Ornithol*, 151(1), 123-131. <https://doi.org/10.1007/s10336-009-0434-y>
- ORBEN, R. A., KOKUBUN, N., FLEISHMAN, A. B., WILL, A. P., YAMAMOTO, T., SHAFFER, S. A., PAREDES, R., TAKAHASHI, A. & KITAYSKY, A. S. (2018). Persistent annual migration patterns of a specialist seabird. *Marine Ecology Progress Series*, 593, 231-245. <https://doi.org/10.3354/meps12459>
- O'REILLY, C. M., HECKY, R. E., COHEN, A. S. & PLISNIER, P.-D. (2002). Interpreting stable isotopes in food webs : recognizing the role of time averaging at different trophic levels. *Limnol Oceanogr*, 47(1), 306-309. <https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.1.0306>
- PARNELL, A. C., PHILLIPS, D. L., BEARHOP, S., SEMMENS, B. X., WARD, E. J., MOORE, J. W., JACKSON, A. L., GREY, J., KELLY, D. J. & INGER, R. (2013). Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics*, 24(6), 387-399. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/env.2221>
- PECQUERIE, L., NISBET, R. M., FABLET, R., LORRAIN, A. & KOIJMAN, S. A. L. M. (2010). The impact of metabolism on stable isotope dynamics : a theoretical framework. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365(1557), 3455-3468. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0097>

- PEDERSEN, T. (2022). Comparison between trophic positions in the barents sea estimated from stable isotope data and a mass balance model. *Front Mar Sci*, 9, 813977. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.813977>
- PEREIRA, H. M., LEADLEY, P. W., PROENÇA, V., ALKEMADE, R., SCHARLEMANN, J. P. W., FERNANDEZ-MANJARRÉS, J. F., ARAÚJO, M. B., BALVANERA, P., BIGGS, R., CHEUNG, W. W. L., CHINI, L., COOPER, H. D., GILMAN, E. L., GUÉNETTE, S., HURTT, G. C., HUNTINGTON, H. P., MACE, G. M., OBERDORFF, T., REVENGA, C., ... WALPOLE, M. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, 330(6010), 1496-1501. <https://doi.org/10.1126/science.1196624>
- PERGA, M. E. & GERDEAUX, D. (2005). 'are fish what they eat' all year round? *Oecologia*, 144(4), 598-606. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0069-5>
- PERGA, M.-E. & GREY, J. (2010). Laboratory measures of isotope discrimination factors : comments on Caut, Angulo & Courchamp (2008, 2009). *J Appl Ecol*, 47(4), 942-947. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01730.x>
- PETERSON, B. J. & FRY, B. (1987). Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 293-320. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453>
- PETHYBRIDGE, H. R., CHOY, C. A., POLOVINA, J. J. & FULTON, E. A. (2018). Improving marine ecosystem models with biochemical tracers. *Ann Rev Mar Sci*, 10(1), 199-228. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121916-063256>
- PHILLIPS, D. L. & GREGG, J. W. (2003). Source partitioning using stable isotopes : Coping with too many sources. *Oecologia*, 136(2), 261-269. Récupérée 11 décembre 2020, à partir de <https://www.jstor.org/stable/4223670>
- PHILLIPS, D. L., INGER, R., BEARHOP, S., JACKSON, A. L., MOORE, J. W., PARNELL, A. C., SEMMENS, B. X. & WARD, E. J. (2014). Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Can J Zool*, 92(10), 823-835. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0127>
- PHILLIPS, D. L. & KOCH, P. L. (2002). Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia*, 130(1), 114-125. <https://doi.org/10.1007/s004420100786>
- PHILLIPS, D. L., NEWSOME, S. D. & GREGG, J. W. (2005). Combining sources in stable isotope mixing models : alternative methods. *Oecologia*, 144(4), 520-527. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1816-8>
- PIRODDI, C., AKOGLU, E., ANDONEGI, E., BENTLEY, J. W., CELÍĆ, I., COLL, M., DIMARCHOPOULOU, D., FRIEDLAND, R., de MUTSERT, K., GIRARDIN, R., GARCIA-GORRIZ, E., GRIZZETTI, B., HERNVANN, P.-Y., HEYMANS, J. J., MÜLLER-KARULIS, B., LIBRALATO, S., LYNAM, C. P., MACIAS, D., MILADINOVA, S., ... TSIKLIRAS, A. C. (2021). Effects of Nutrient Management Scenarios on Marine Food

- Webs : A Pan-European Assessment in Support of the Marine Strategy Framework Directive. *Front Mar Sci*, 8, 179. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.596797>
- PITTROFF, W. & PEDERSEN, E. K. (2005). Ecological modelling. In *eLS*. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1038/npg.els.0003270>
- POLOVINA, J. (1984). Model of a coral reef ecosystem - I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs*, 3(1), 1-11. <https://doi.org/10.1007/BF00306135>
- POSSAMAI, B., HOEINGHAUS, D. J. & GARCIA, A. M. (2021). Shifting baselines : integrating ecological and isotopic time lags improves trophic position estimates in aquatic consumers. *Mar Ecol Prog Ser*, 666, 19-30. <https://doi.org/10.3354/meps13682>
- POST, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position : models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3), 703-718. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0703:USITET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2)
- POTAPOV, A. M., BROSE, U., SCHEU, S. & TIUNOV, A. V. (2019). Trophic position of consumers and size structure of food webs across aquatic and terrestrial ecosystems. *The American Naturalist*, 194(6), 823-839. <https://doi.org/10.1086/705811>
- QUEZADA-ROMEGIALLI, C., JACKSON, A. L., HAYDEN, B., KAHILAINEN, K. K., LOPES, C. & HARROD, C. (2018). tRrophicPosition, an R package for the bayesian estimation of trophic position from consumer stable isotope ratios. *Methods Ecol Evol*, 9(6), 1592-1599. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13009>
- RODDE, C., de VERDAL, H., LEFEBVRE, S., MENNITI, C., VANDEPUTTE, M., CLOTA, F., ALLAL, F., MCKENZIE, D. J., BENZIE, J. A. H. & NAHON, S. (2020). Variations in isotope incorporation rates and trophic discrimination factors of carbon and nitrogen stable isotopes in scales from three european sea bass (*Dicentrarchus labrax*) populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 533, 151468. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151468>
- SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, J., NUNN, A. D., ADAMS, C. E. & AMUNDSEN, P.-A. (2019). Causes and consequences of ontogenetic dietary shifts : a global synthesis using fish models. *Biological Reviews*, 94(2), 539-554. <https://doi.org/10.1111/brv.12468>
- SAVOYE, N., AMINOT, A., TRÉGUER, P., FONTUGNE, M., NAULET, N. & KÉROUEL, R. (2003). Dynamics of particulate organic matter  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (bay of seine, france). *Marine Ecology Progress Series*, 255, 27-41. <https://doi.org/10.3354/meps255027>
- SHEPPARD, C. E., INGER, R., McDONALD, R. A., BARKER, S., JACKSON, A. L., THOMPSON, F. J., VITIKAINEN, E. I. K., CANT, M. A. & MARSHALL, H. H. (2018). Intra-

- group competition predicts individual foraging specialisation in a group-living mammal. *Ecol Lett*, 21(5), 665-673. <https://doi.org/10.1111/ele.12933>
- SHIN, Y.-J. & CURY, P. (2001). Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. *Aquat Living Resour*, 14(2), 65-80. [https://doi.org/10.1016/S0990-7440\(01\)01106-8](https://doi.org/10.1016/S0990-7440(01)01106-8)
- SHIN, Y.-J. & CURY, P. (2004). Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Can J Fish Aquat Sci*, 61(3), 414-431. <https://doi.org/10.1139/f03-154>
- SHIPLEY, O. N. & MATICH, P. (2020). Studying animal niches using bulk stable isotope ratios : an updated synthesis. *Oecologia*, 193(1), 27-51. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04654-4>
- SHIPLEY, O. N., NEWTON, A. L., FRISK, M. G., HENKES, G. A., LABELLE, J. S., CAMHI, M. D., HYATT, M. W., WALTERS, H. & OLIN, J. A. (2021). Telemetry-validated nitrogen stable isotope clocks identify ocean-to-estuarine habitat shifts in mobile organisms. *Methods Ecol Evol*, 12(5), 897-908. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13567>
- SHOEMAKER, L. G., SULLIVAN, L. L., DONOHUE, I., CABRAL, J. S., WILLIAMS, R. J., MAYFIELD, M. M., CHASE, J. M., CHU, C., HARPOLE, W. S., HUTH, A., HILLERIS LAMBERS, J., JAMES, A. R. M., KRAFT, N. J. B., MAY, F., MUTHUKRISHNAN, R., SATTERLEE, S., TAUBERT, F., WANG, X., WIEGAND, T., ... ABBOTT, K. C. (2020). Integrating the underlying structure of stochasticity into community ecology. *Ecology*, 101(2), e02922. <https://doi.org/10.1002/ecy.2922>
- SMIT, K. P., BERNARD, A. T. F., LOMBARD, A. T. & SINK, K. J. (2021). Assessing marine ecosystem condition : a review to support indicator choice and framework development. *Ecol Indic*, 121(107148). <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107148>
- SMITH, M., FULTON, E., DAY, R., SHANNON, L. & SHIN, Y.-J. (2015). Ecosystem modelling in the southern Benguela : comparisons of Atlantis, Ecopath with Ecosim, and OSMOSE under fishing scenarios. *Afr J Mar Sci*, 37(1), 65-78. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2015.1013501>
- SOETAERT, K., PETZOLDT, T. & SETZER, R. W. (2010). Solving differential equations in r : package deSolve [Number : 1]. *Journal of Statistical Software*, 33(9), 1-25. <https://doi.org/10.18637/jss.v033.i09>
- STOCK, B. C. & SEMMENS, B. X. (2016). Unifying error structures in commonly used biotracer mixing models. *Ecology*, 97(10), 2562-2569. <https://doi.org/10.1002/ecy.1517>
- SWAN, G. J. F., BEARHOP, S., REDPATH, S. M., SILK, M. J., GOODWIN, C. E. D., INGER, R. & McDONALD, R. A. (2019). Evaluating bayesian stable isotope mixing

- models of wild animal diet and the effects of trophic discrimination factors and informative priors. *Methods Ecol Evol*, 11(1), 139-149. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/2041-210X.13311>
- THOMAS, S. M. & CROWTHER, T. W. (2015). Predicting rates of isotopic turnover across the animal kingdom : a synthesis of existing data. *J Appl Ecol*, 84(3), 861-870. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12326>
- THUSS, S. J., VENKITESWARAN, J. J. & SCHIFF, S. L. (2014). Proper interpretation of dissolved nitrous oxide isotopes, production pathways, and emissions requires a modelling approach. *PLoS ONE*, 9(3), e90641. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090641>
- TIESZEN, L. L., BOUTTON, T. W., TESDAHL, K. G. & SLADE, N. A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues : implications for  $\delta^{13}C$  analysis of diet. *Oecologia*, 57(1), 32-37. <https://doi.org/10.1007/BF00379558>
- TIMMERMAN, C.-A., GIRALDO, C., CRESSON, P., ERNANDE, B., TRAVERS-TROLET, M., ROUQUETTE, M., DENAMIEL, M. & LEFEBVRE, S. (2021). Plasticity of trophic interactions in fish assemblages results in temporal stability of benthic-pelagic couplings. *Marine Environmental Research*, 170, 105412. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105412>
- TRAVERS, M., SHIN, Y. -J., JENNINGS, S., MACHU, E., HUGGETT, J. A., FIELD, J. G. & CURY, P. M. (2009). Two-way coupling versus one-way forcing of plankton and fish models to predict ecosystem changes in the benguela. *Ecological Modelling*, 220(21), 3089-3099. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.08.016>
- TRAVERS-TROLET, M., COPPIN, F., CRESSON, P., CUGIER, P., OLIVEROS-RAMOS, R. & VERLEY, P. (2019). Emergence of negative trophic level-size relationships from a size-based, individual-based multispecies fish model. *Ecological Modelling*, 410, 108800. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108800>
- TRUEMAN, C. N., JACKSON, A. L., CHADWICK, K. S., COOMBS, E. J., FEYRER, L. J., MAGOZZI, S., SABIN, R. C. & COOPER, N. (2019). Combining simulation modeling and stable isotope analyses to reconstruct the last known movements of one of nature's giants. *PeerJ*, 7, e7912. <https://doi.org/10.7717/peerj.7912>
- VANDER ZANDEN, J. M., CLAYTON, M. K., MOODY, E. K., SOLOMON, C. T. & WEIDEL, B. C. (2015). Stable isotope turnover and half-life in animal tissues : a literature synthesis. *PLoS One*, 10(1), e0116182. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116182>
- VANDER ZANDEN, J. M. & RASMUSSEN, J. B. (2001). Variation in  $\delta^{15}N$  and  $\delta^{13}C$  trophic fractionation : Implications for aquatic food web studies. *Limno-*

- logy and Oceanography*, 46, 2061-2066. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.8.2061>
- VANDER ZANDEN, M. J., CASSELMAN, J. M. & RASMUSSEN, J. B. (1999). Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature*, 401(6752), 464-467. <https://doi.org/10.1038/46762>
- VANDERKLIFT, M. A. & PONSARD, S. (2003). Sources of variation in consumer-diet  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment : a meta-analysis. *Oecologia*, 136(2), 169-182. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1270-z>
- WEIDEL, B. C., CARPENTER, S. R., KITCHELL, J. F. & VANDER ZANDEN, J. M. (2011). Rates and components of carbon turnover in fish muscle : insights from bioenergetics models and a whole-lake  $^{13}\text{C}$  addition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68(3), 387-400. <https://doi.org/10.1139/F10-158>
- WEST, J. B., BOWEN, G. J., CERLING, T. E. & EHLERINGER, J. R. (2006). Stable isotopes as one of nature's ecological recorders. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(7), 408-414. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.04.002>
- WHITAKER, M. R. L., BAKER, C. C. M., SALZMAN, S. M., MARTINS, D. J. & PIERCE, N. E. (2019). Combining stable isotope analysis with DNA metabarcoding improves inferences of trophic ecology. *PLOS ONE*, 14(7), e0219070. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219070>
- WOLF, N., CARLETON, S. A. & MARTÍNEZ DEL RIO, C. (2009). Ten years of experimental animal isotopic ecology. *Functional Ecology*, 23(1), 17-26. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01529.x>
- WON, E.-J., CHOI, B., LEE, C. H., HONG, S., LEE, J.-H. & SHIN, K.-H. (2020). Variability of trophic magnification factors as an effect of estimated trophic position : application of compound-specific nitrogen isotope analysis of amino acids. *Environment International*, 135, 105361. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2019.105361>
- YAKEL, J. D., BHAT, U., ELLIOTT SMITH, E. A. & NEWSOME, S. D. (2016). Exploring the isotopic niche : isotopic variance, physiological incorporation, and the temporal dynamics of foraging. *Front. Ecol. Evol.*, 4(1), 1-16. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00001>
- YOUNG, B. G. & FERGUSON, S. H. (2014). Using stable isotopes to understand changes in ringed seal foraging ecology as a response to a warming environment. *Marine Mammal Science*, 30(2), 706-725. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/mms.12075>

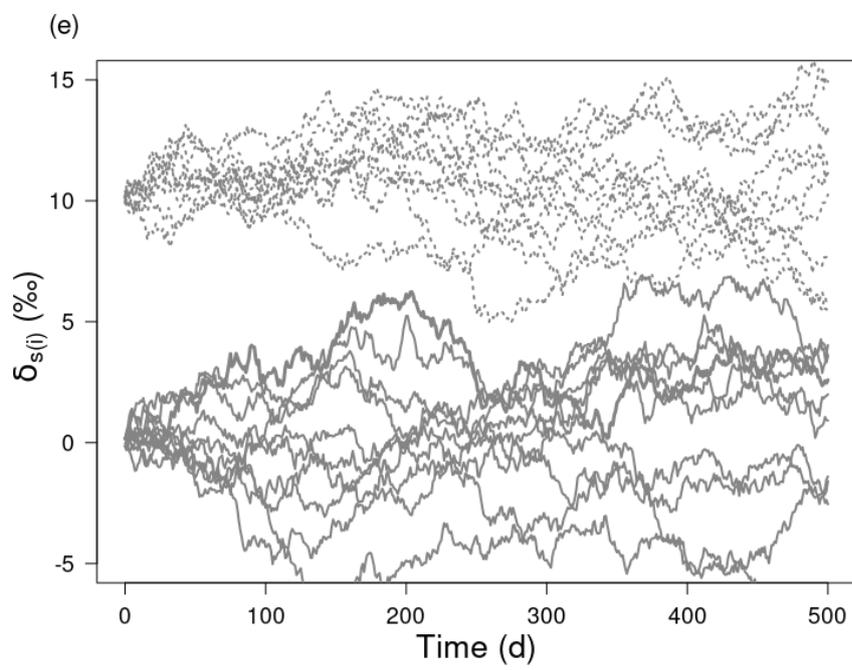
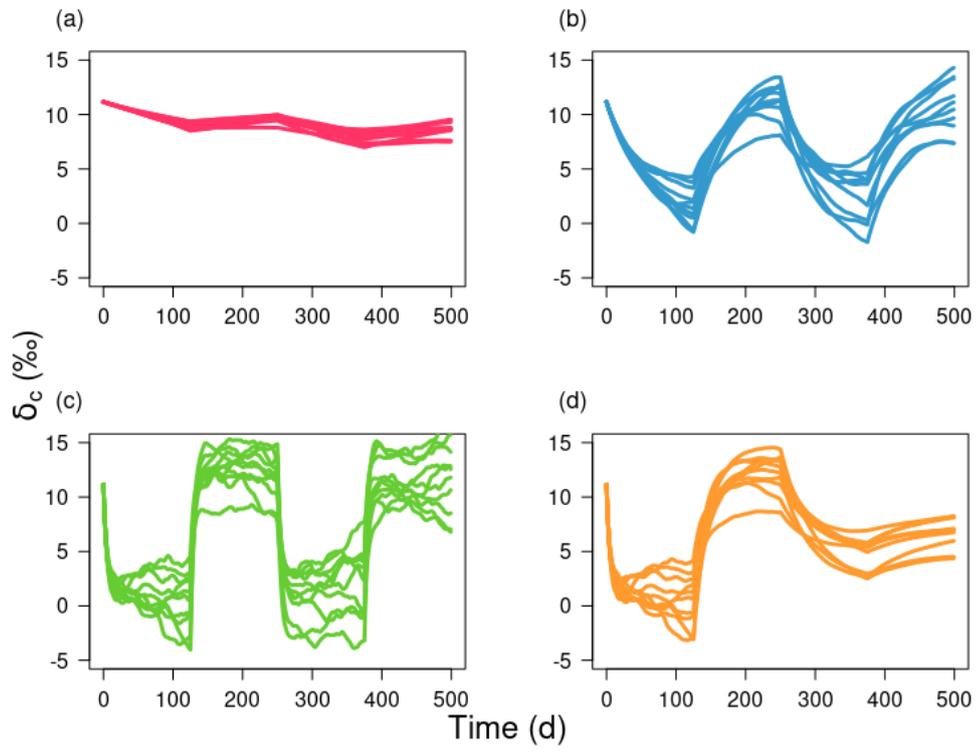


## Annexes du chapitre 2

### A.1 S1-chapitre 2

**S1 Appendix.** Patterns of simulated isotope values of consumer for different scenarios of  $\lambda$  values remain valid for different Brownian trajectories of food sources signatures.

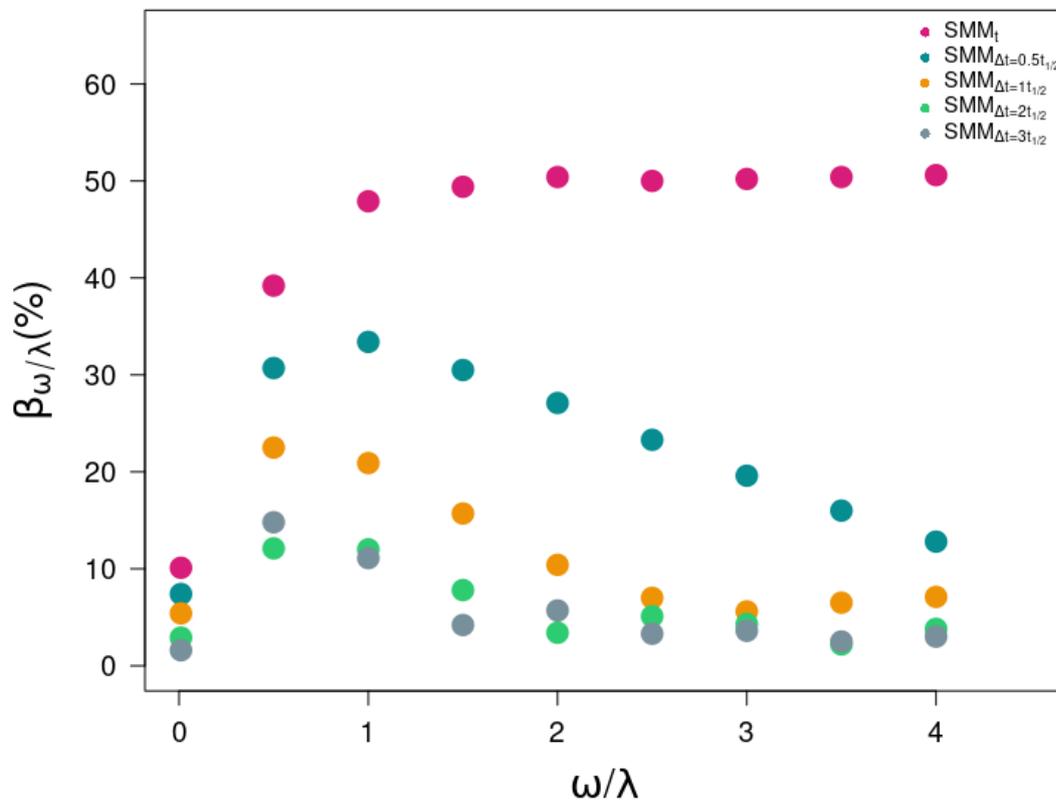
Trajectories of simulated consumer ( $\delta_c$ ) over time for the 4 scenarios of isotopic turnover rate ( $\lambda$  in  $\text{d}^{-1}$ ) : low  $\lambda$  (red line, a), medium  $\lambda$  (blue line, b), high  $\lambda$  (green line, c), ontogenetic  $\lambda$  (orange line, d) and  $\omega = 0.008 \text{ d}^{-1}$  (equivalent to 4 diet-switches) from 10 first Brownian sources simulations among 100 simulations (e) for both food sources : source a (solid line) and source b (dashed line). Whatever the pair  $\{\delta_{s(a)}; \delta_{s(b)}\}$  used in DMM forcing, the same patterns are observed in  $\delta_c$  for each given scenario of  $\{\omega; \lambda\}$  in our *in-silico* experiment.



## A.2 S2-chapitre 2

**S2 Appendix.** Choice of integration window length for the integrated static mixing model.

Representation of bias estimates ( $\beta_{\omega/\lambda}$ ) as a function of the  $\omega/\lambda$  ratio for the instantaneous ( $\text{SMM}_t$ ) and integrated ( $\text{SMM}_{\Delta t}$ ) methods. For  $\text{SMM}_{\Delta t}$ , four lengths of integration window ( $\Delta t$ ) were tested, such as  $\Delta t$  equals to half a time, once, twice, three times the half-life (i.e.,  $0.5 \times t_{1/2}$ ,  $1 \times t_{1/2}$ ,  $2 \times t_{1/2}$ ,  $3 \times t_{1/2}$ ). The most appropriated  $\Delta t$  to improve the diet estimates by integration method corresponds to the best compromise to reduce  $\beta_{\omega/\lambda}$ . The selected  $\Delta t$  for the manuscript is  $\Delta t = 2 \times t_{1/2}$ .



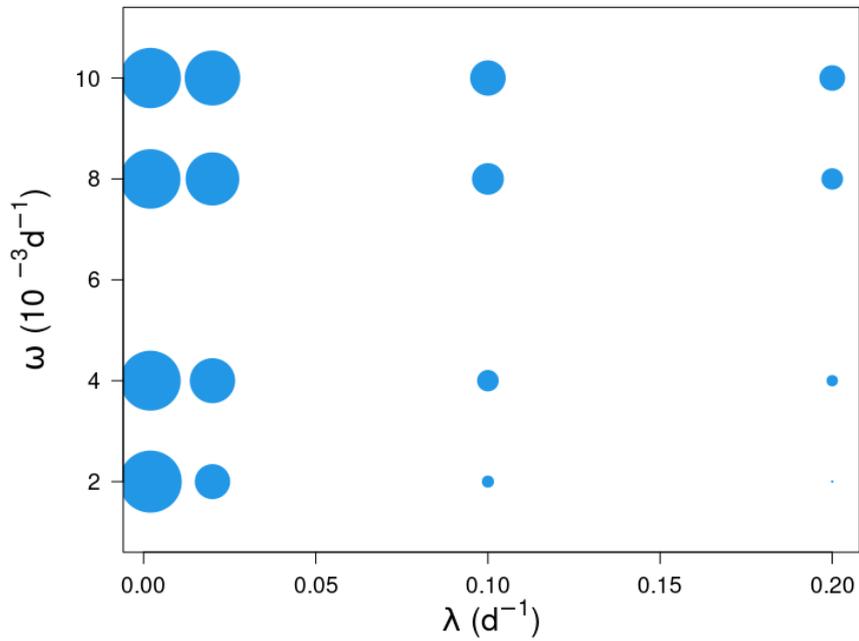
## A.3 S3-chapitre 2

**S3 Appendix.** Exploring the bias estimates ( $\beta_{\omega/\lambda}$ ) for different combinations of  $\omega$  and  $\lambda$ .

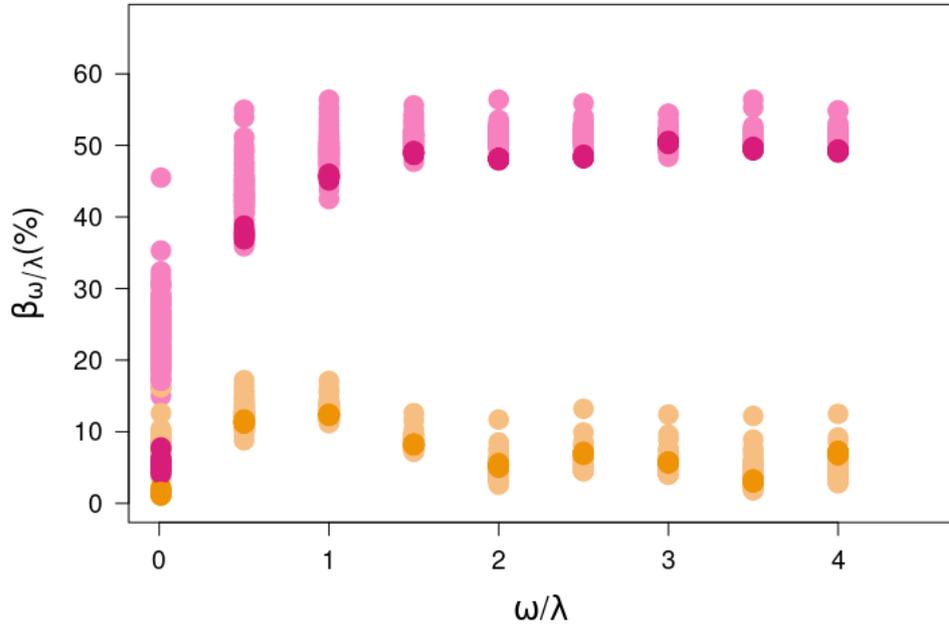
Additional frequency of diet switch ( $\omega$ ) and turnover rate ( $\lambda$ ) values (in the Table S3.A) are used to provide different scenarios of simulated isotopic value of consumer ( $\delta_c$ ). From  $\delta_c$  different methods of static mixing model (SMM) are applied and the bias estimates ( $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$ ) allow to compare them. Before the use of the metric  $\omega/\lambda$  a preliminary test is carried out to explore the respective effects of  $\omega$  and  $\lambda$  on  $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$ , using a bubble plot (see the first graph S3.B). The bubble plot is applied only on instantaneous static mixing model (SMM<sub>t</sub>) with constant food sources ( $\delta_s$ ) over time. To explore also the impact of dynamic  $\delta_s$  over time and the integrated static mixing model (SMM <sub>$\Delta t$</sub> ) method a pseudo-sensitivity analysis is conducted (in the second graph S3.C).

TABLEAU A.1 – S3.A Table of collected data ( $\omega$ ,  $\lambda$ ,  $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$ ) used to build the bubble plot to explore the independent effects of  $\omega$  and  $\lambda$  on  $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$  estimates.

$\omega$	$\lambda$	$\omega/\lambda$	$\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$
0.002	0.002	1.00	63.3
0.004	0.002	2.00	54.9
0.008	0.002	4.00	53.4
0.010	0.002	5.00	56.2
0.002	0.020	0.10	10.1
0.004	0.020	0.20	19.8
0.008	0.020	0.40	34.6
0.010	0.020	0.50	39.2
0.002	0.100	0.02	2.1
0.004	0.100	0.04	4.0
0.008	0.100	0.08	8.0
0.010	0.100	0.10	10.3
0.002	0.200	0.01	1.1
0.004	0.200	0.02	2.0
0.008	0.200	0.04	4.0
0.010	0.200	0.05	5.3



S3.B Bubble plot representing the bias ( $\beta_{\omega/\lambda}$ ) of SMM<sub>t</sub> application. The size of the bubble is proportional to the value of  $\beta_{\omega/\lambda}$  estimates.



S3.C Pseudo-sensitivity analysis for  $\beta_{\omega/\lambda}$  related to the ratio  $\omega/\lambda$  – used as metric to explore the different SMM methods – with dynamic  $\delta_s$  as Brownian

trajectories and the two methods :  $SMM_t$  (pink colors) and  $SMM_{\Delta t}$  (orange colors) with  $\Delta t = 2 \times t_{1/2}$ . For simplicity and practicality, two  $\lambda$  values are used,  $\lambda = 0.1 \text{ d}^{-1}$  (dark color) and  $\lambda = 0.01 \text{ d}^{-1}$  (light color) for the 100 Brownian trajectories. Each point represent one scenario  $\{\omega; \lambda; \delta_s\}$  and so one  $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$  estimation.

The variance of  $\beta_{\frac{\omega}{\lambda}}$  for different combination of  $\{\omega; \lambda\}$  is lower than the variance with Brownian sources for the same value of  $\lambda$ . Nevertheless, the variance is amplified by the coupling of low  $\lambda$  value and Brownian sources. The low variance induced by different combinations of  $\omega, \lambda$  values – compared to that induced by the Brownian motion in food sources – justifies the choice of the metric ratio  $\omega/\lambda$ .

# Annexe **B**

## Annexes du chapitre 3

### **B.1 S0-chapitre 3**

**Annexe S.0** : Publication scientifique du modèle d'incorporation isotopique (IsoDyn).

## **Individual growth models support the quantification of isotope incorporation rate, trophic discrimination and their interactions**

5 Sébastien Lefebvre<sup>1,\*</sup>, Marine Ballutaud<sup>1</sup>, M. Teresa Nuche-Pascual<sup>1</sup>, Sarah Nahon<sup>2</sup>,  
Rongsong Liu<sup>3</sup>, Carlos Martinez Del Rio<sup>4</sup>

<sup>1</sup>University of Lille, CNRS, ULCO, UMR 8187 LOG (Laboratory of Oceanography and Geosciences), Station marine de Wimereux, F-59000 Lille, France.

<sup>2</sup>INRAE, UPPA, UMR 1419, Nutrition, Métabolisme, Aquaculture, Université de Pau et des Pays de l'Adour, Saint Pée sur Nivelle, France

10 <sup>3</sup>Department of mathematics and statistics, University of Wyoming, Laramie, WY 82070, US

<sup>4</sup>Department of zoology and physiology, University of Wyoming, Laramie, WY 82070, US

\* [sebastien.lefebvre@univ-lille.fr](mailto:sebastien.lefebvre@univ-lille.fr)

15

20

25

30 Authors Contribution: SL, RL and CMR conceived and designed the study. SL, MB, and SN performed the results. All authors analyzed the results and wrote the manuscript.

## Abstract

Two large but independent bodies of literature exist on two essential components of the  
35 dynamics of isotopic incorporation: the isotopic incorporation rate ( $\lambda$ ) and the trophic  
discrimination factor ( $\Delta$ ). Understanding the magnitude of these two parameters and the  
factors that shape them is fundamental to interpret the results of ecological studies that rely on  
stable isotopes.  $\lambda$  scales allometrically with body mass among species and depends on growth  
within species. Both are often assumed to be constant and independent of each other but  
40 evidence accumulates that might be linked and to vary with growth. We built and analyzed a  
model (IsoDyn) that connects individual growth and isotopic incorporation of nitrogen into  
whole body and muscle tissues. The model can assume a variety of individual growth patterns  
including exponential or asymptotic growths.  $\lambda$  depends on the rate of body mass gains which  
scales allometrically with body mass.  $\Delta$  is a dynamic response variable that depends partly on  
45 the ratio between fluxes of gains and losses and covaries negatively with  $\lambda$ . The model can be  
parameterized either from existing large databases of animal growth models or directly from  
experimental results. The model was applied to experimental results on three ectotherms and  
one endotherm and compared to the results of the simpler and widely used time model.  
IsoDyn model gave a better fit with relatively little calibration. IsoDyn clarifies and expands  
50 the interpretation of isotopic incorporation data.

Key words : Stable isotopes; isotopic turnover rate; nitrogen; animal, trophic ecology

## 55 **Introduction**

Animal ecologists rely on stable isotope analysis (SIA) of carbon, nitrogen, and sulfur, to trace the pathways of organic matter through food webs, to estimate trophic position, to examine intra- and inter-species trophic relationships (i.e. niche properties), to track origins and migration of animals, and to reconstruct animals' diets (reviewed by Boecklen et al. 2011, Glibert et al. 2018 or Shipley and Matich 2020). Most of these applications hinge on the observation that the isotopic value of animal tissues resembles that of their diet with a small difference (De Niro and Epstein 1978) called trophic discrimination factor (Healy et al. 2018) and denoted by a  $\Delta$  with ‰ units (see Table 1 for a list of symbols and their definitions).  
60  
65 However, many applications of SIA in trophic ecology depend on an additional observation: the incorporation of the value of resources into consumer's tissues after a diet change is not instantaneous, but obeys predictable temporal dynamics (Martinez del Rio and Carleton 2012). The isotopic incorporation rate ( $\lambda$  with units of  $\text{time}^{-1}$ ) is construed as the instantaneous rate of isotopic incorporation with the interpretation of  $1/\lambda$  as the average retention time of an element in a tissue, and  $\ln(2)/\lambda$  as its half-life (Thomas et al. 2015; Vander Zanden et al. 2015).  
70

Ecologists and physiologists have conducted large numbers of experiments that describe the temporal changes of the isotopic values in consumer's tissues after animals shift between diets of different isotopic composition (the so-called diet switching experiments, DSE, Fry and Arnold 1982, Thomas et al. 2015; Vander Zanden et al. 2015). Often, these experiments have the dual objective of estimating both  $\lambda$  and  $\Delta$ . The results of these experiments are interpreted by fitting a family of 2 to 3 parameter models that assumes one-compartment, first order-kinetics and exponential growth of the consumers under study (e.g. Fry and Arnold 1982; Tieszen et al. 1983; Hesslein et al. 1993 and later on Carleton and Martinez Del Rio 2010). These models (referred here as isotope incorporation models, DIIM) have many virtues: they are simple, their parameters can be easily estimated and readily interpreted, and they provide an excellent fit to the temporal changes in the isotopic values of animals that follow a diet change. For instance, the widely applied time model (Tieszen et al. 1983)  
80  
85 follows:

$$\delta_t = \delta_\infty - (\delta_\infty - \delta_0)e^{-\lambda t} \quad \text{Eq(1)}$$

Where  $\delta_t$  is the isotopic composition of the consumer's tissues over time after a diet switch,  $\delta_\infty$  is the asymptotic value when tissues have reached steady state with the new diet ( $\delta_d$  i.e. isotopic equilibrium) for a given incorporation rate ( $\lambda$ ), and  $\delta_0$  is the isotopic composition of the consumer's tissues at the beginning of the DSE.  $\Delta$  is often estimated as a by-product of the estimation of  $\delta_\infty$ :

$$\delta_\infty = \delta_d + \Delta \quad \text{Eq(2)}$$

The value of  $\lambda$  can be partitioned into two components (Heisslein et al. 1993): the mass-specific growth rate ( $k_g$ ) that corresponds to the contribution of tissue addition due to growth and evaluated by an exponential model (with  $W$  the body mass, and  $W_0$  the initial body mass), and the catabolic turnover rate ( $k_c$ ) that corresponds to the replacement of existing tissue.

$$\lambda = k_g + k_c \quad \text{Eq(3)}$$

$$W_t = W_0 e^{k_g t} \quad \text{Eq(4)}$$

Equation 3 may not evaluate properly the contribution of  $k_g$  and  $k_c$  to  $\lambda$  when animal's growth does follow an exponential pattern. For instance, MacAvoy et al. (2005) experimented on young adult mice approaching their asymptotic body mass. They observed a steady decrease in  $k_g$  along the course of one DSE and estimated different  $k_g$  values at different times. This problem can be solved by recognizing that most animals follow common asymptotic growth patterns (Kearney 2020) such as described by the von Bertalanffy growth model (von Bertalanffy 1957), the DEB theory (Kooijman, 2010) or the ontogenetic growth model (West et al. 2001) in which true exponential growth occurs only during early life stages.

Many applications of SIA in trophic ecology assume both (1) an isotopic equilibrium between the isotopic values of consumers' tissues and its food sources (i.e. that  $\lambda$  is large at the time of measurement but see Marin Leal et al. 2008 and reference therein) and (2) a constant value of  $\Delta$  among individuals of a population and even among different species (Phillips et al. 2014).

These assumptions allows to a widely use of sophisticated user-friendly algorithms to solve mixing models that attempt to resolve a consumer's diet composition from the isotopic values of its tissues (e.g. Parnell et al.'s (2010) Bayesian mixing model, SIAR). The importance of  $\Delta$  values for the interpretation of ecological isotopic data, via mixing models, has led to compilation of large data sets of values and new methods to predict them (Healy et al. 2018).

Although some tantalizing patterns between tissue type (and thus amino acid composition and

isotopic incorporation), form of nitrogen excretion, nutritional status, and phylogeny have been documented (McCutchan et al. 2003; Vanderkluft and Ponsard 2003; Healy et al., 2018), some of the drivers of differences in  $\Delta$  remain elusive (Caut et al. 2009).

125 More recently,  $\lambda$  has received new attention (as reviewed by Carter et al. 2019). The estimation of  $\lambda$  is crucial to determine the time window over which diet could be reconstructed (Dalerum and Angerbjorn 2005; Phillips et al. 2014) or to model ontogenetic diet shift (Hertz et al. 2016). Incorporation rate is also a component explaining part of the isotopic variance used to evaluate the trophic niche (Fink et al. 2012; Yeakel et al. 2016). In  
130 fact,  $\lambda$  is a function of the body size and is expected to vary allometrically within species (Martinez Del Rio et al. 2009). This expectation has been proven to be correct between species (Thomas et al. 2015; Vander Zanden et al. 2015), even though the relationship between  $\lambda$  and body mass has large residual variation that remains unexplained. Assuming isotopic equilibrium and a constant  $\Delta$  in isotopic ecology are possibly the result of our still  
135 incomplete understanding of the factors that shape their values: these strong assumptions should be relaxed.

Isotope ecologists have compiled large data sets of  $\lambda$  and  $\Delta$  values estimated using DSE interpreted with first-order one-compartment models (Eq 1, 2 and 3), and assuming that these two parameters are independent and constant over the course of one DSE. Nonetheless,  
140 theoretical and empirical evidences suggest  $\lambda$  and  $\Delta$  are dynamic and linked. On the empirical side, Lefebvre and Dubois (2016) and Gorokhova (2018) documented strong negative relationships between  $\Delta^{15}\text{N}$  and  $k_g$  (which is the dominant determinant factor of  $\lambda$  in rapidly growing organism, Hesslein et al. 1993) in exponentially growing animals. Villamarin et al. (2018) documented a negative relationship between  $\Delta^{15}\text{N}$  of crocodiles and their  $k_g$  that could  
145 not be accounted for a change in diet. On the theoretical side, the models of Olive et al. (2003) and Martinez del Rio and Wolf (2005) suggest a decreasing relationship between  $\Delta^{15}\text{N}$  and  $\lambda$ . The generality of this result is unknown because both Olive et al. (1999) and Martinez del Rio and Wolf (2005) modelled only the special case of animals growing exponentially. Pecquerie et al. (2010) constructed a more general approach (which is called Dynamic  
150 Isotopic budgets DIB) that assume asymptotic growth. This approach combines an accounting of the fate of different elements on the body compartments defined by the dynamic energy budget theory (DEB, Kooijman 2010). Emmery et al. (2011) applied Pecquerie et al. (2010)'s DIB approach to Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) and found that  $\Delta^{15}\text{N}$  declined from 5 to 2

‰ with increasing  $k_g$ . Like DEB-dependent growth models, DIB models are species-specific  
155 and each case requires calibration with a high number of parameters (over 22 in the case of  
Emmery et al.'s (2011) application), although DEB models can be potentially parameterized  
with values from a huge database (Marques et al., 2018). Moreover, their application involves  
computationally intensive calibration and expertise in DEB that is not common among  
ecologists. We venture that for this reason, Pecquerie et al.'s (2010) model has not been  
160 applied widely. As far as we know, Emmery et al. (2011)'s study is its only empirical  
application to stable isotope studies.

Our purpose is to construct a relatively simple mathematical model that allows researching  
the interplay between growth,  $\Delta$  and  $\lambda$  at the whole body and element levels while including  
165 other previous conventional models as special cases (Fig. 1). Our model permits exploring the  
hypothesis that  $\lambda$  and  $\Delta$  are neither constant nor species specific, but predictably variable  
among individuals and dynamically linked. We hypothesize that such model would be more  
accurate in describing incorporation dynamics than conventional models particularly when  
consumer growth deviates from pure exponential trajectories (early life stages). The dual  
170 assumption of constancy and independence between  $\lambda$  and  $\Delta$  precludes inferring their values  
for different life stages than the ones observed and estimated in DSEs. Another consequence  
of assuming static  $\Delta$  and  $\lambda$  within the course of DSEs would be an improper estimation of  
their values and potentially the contribution of  $k_g$  and  $k_c$  to  $\lambda$ . The relative simplicity of our  
model facilitates its parameterization. By constructing a model that can incorporate the many  
175 ways in which animal growth has been described (for example by the ontogenetic growth  
model (West et al. 2001; Hou et al, 2011), von Bertalanffy growth model (von Bertalanffy  
1957) and DEB theory (Kooijman 2010)), our model offers a new and dynamic perspective to  
interpret DSEs, but also provide a tool to help explain the still unexplained variation in  $\Delta$  and  
 $\lambda$ , and in doing so provide a conceptual link between trophic isotopic ecology and the study of  
180 animal growth and life histories.

## Methods

### IsoDyn as a new model of isotopic incorporation

185 Although our model is general enough to be used by all of the stable isotopes commonly used  
in ecological research (C, N, S, H, and O), we will focus on nitrogen (N). The isotopic value

of this element ( $\delta^{15}\text{N}$ ) and its trophic discrimination factor ( $\Delta^{15}\text{N}$ ) are used to estimate trophic position, and thus  $\Delta^{15}\text{N}$  has been relatively well studied (Post 2002; Glibert et al. 2019).

Further, dietary protein is assumed to be the main driver of  $\delta^{15}\text{N}$  incorporation rate and  $\Delta^{15}\text{N}$  is less sensitive to isotopic routing than  $\Delta^{13}\text{C}$  (Martinez Del Rio et al., 2009).

We assume here that body mass dynamics ( $W_t$ ) of a consumer follows an asymptotic growth pattern (see supplementary material 1 for details), giving:

$$W_t = \left\{ W_\infty^{1-\beta} + \left( W_0^{1-\beta} - W_\infty^{1-\beta} \right) e^{-r_o(1-\beta)t} \right\}^{\frac{1}{1-\beta}} \quad \text{Eq(5)}$$

with

$$\lim_{t \rightarrow \infty} W_t = W_\infty = \left( \frac{r_i}{r_o} \right)^{\frac{1}{1-\beta}} \quad \text{Eq(6)}$$

and with

$$k_g = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt} = r_i W_t^{1-\beta} - r_o \quad \text{Eq(7)}$$

where  $r_i$  and  $r_o$  are rates of gains and losses respectively (assimilation and excretion in the case of N),  $\beta$  the allometric coefficient and  $W_\infty$  is the asymptotic body mass.

Under these body mass dynamics,  $\delta^{15}\text{N}$  values in a consumer tissues follows (see supplementary material 1 for details) :

$$\frac{d\delta^{15}\text{N}}{dt} = r_i W^{\beta-1} (\delta^{15}\text{N}_d - \delta^{15}\text{N} + \Delta_i) - \Delta_o r_o \quad \text{Eq(8)}$$

where  $\Delta_i$  and  $\Delta_o$  are discrimination factors on gains and losses respectively.

Eq(8) is a linear differential equation without a general analytical solution when  $\beta$  is lower than 1 (i.e. for asymptotic growth models such as the von Bertalanffy model). However, a discrete approximation can be done for small  $dt$ :

$$\delta^{15}\text{N}_{t+1} = \delta^{15}\text{N}_\infty - (\delta^{15}\text{N}_\infty - \delta^{15}\text{N}_t) e^{-r_i W_t^{\beta-1} dt} \quad \text{Eq(9)}$$

This approximation of Eq(8) then parallels the time model in Eq(1), most commonly used to describe and interpret isotopic incorporation data in DSEs, but with  $\delta^{15}\text{N}_\infty$  and  $\lambda$  depending on the body mass at time  $t$ :

$$\delta^{15}N_{\infty} = \delta^{15}N_d + \Delta^{15}N_t \text{ with } \Delta^{15}N_t = \Delta_i - \frac{\Delta_o r_o}{r_i W_t^{\beta-1}} \quad \text{Eq(10)}$$

and

$$\lambda_t = r_i W_t^{\beta-1} = k_g + r_o \quad \text{Eq(11)}$$

Eq(10) and eq(1) differ between them in that the terms equivalent to  $\delta^{15}N_{\infty}$  and  $\lambda$  (eq(2) and eq(3) vs eq(10) and eq(11) respectively) vary with time. Another difference is that partitioning between growth and catabolism is variable in eq(11) because  $k_g$  is variable while it was constant in eq(3) due to the assumption of exponential growth (eq 4). Note that  $r_o$  is equivalent to  $k_c$  or  $m$  in eq(3). These equations highlight the predictable dependence of  $\lambda$  and  $\Delta^{15}N$  on the parameters that shape growth ( $\beta$ ,  $r_i$  and  $r_o$ ). A large number of studies report values for these parameters (see e.g. West et al. 2001 for the ontogenetic growth model; and Kooijman 2010 for von Bertalanffy 1957). Eq(8) also means that the isotopic incorporation rate for N can be estimated from the dynamics of body mass as long as the proportion of N in the body mass ( $p_N$ ) is constant (see supplementary material 1 for explanations). This important feature applies to any pool of element as for instance carbon or sulfur in the absence of isotopic routing.

### Simulations and parameter estimations

One of the major advantages of our model is that it can be parameterized and fitted readily with available information data or data that can be gathered in DSE. Describing dynamics of body mass require three parameters that are  $r_i$ ,  $r_o$  and  $\beta$ , and only two parameters if we consider  $\beta$  following a common framework (e.g.  $\beta=2/3$  in the case of the von Bertalanffy growth model). Two additional parameters are needed,  $\Delta_i$  and  $\Delta_o$ , for simulating the incorporation dynamics of stable isotopes. Simulations presented here, were generated following a numerical integration algorithm under R software v.4.0.3 (2019) using the package DeSolve (Soetaert et al. 2010) to solve eq (8). Because fitting the four parameters ( $r_i$ ,  $r_o$ ,  $\Delta_i$  and  $\Delta_o$ ) from data on isotope incorporation alone ( $\delta^{15}N$  values over time) is not possible, the parameters can be estimated in two ways which can be called simultaneous and sequential and by using dynamics of body mass in parallel.

In simultaneous estimation, the parametrization of the four main parameters ( $r_i$ ,  $r_o$ ,  $\Delta_i$  and  $\Delta_o$ ) can be done using both the dynamics of body mass and stable isotopes incorporation. For simplicity, we chose to perform the calibration considering that  $\Delta_i$  and  $\Delta_o$  as opposite values

but equal in absolute value ( $\Delta_i = -\Delta_o$ ). This means that the same isotopic discrimination was  
250 applied to gains and losses, an assumption also done by Flynn et al (2018) in a mechanistic  
simulation model. Parameter estimations were performed using the Nelder Mead function of  
the lme4 package which allows to set boundaries for the parameters ( $r_i$  and  $r_o$  must be  
positive). The function minimizes the sum of two symmetric bounded loss functions  
(hereafter named the cost function) which accounts for the difference between predictions and  
255 observations for dynamics of body mass and stable isotopes respectively. This cost function is  
ideally suited to fit several models to several dataset (Marques et al. 2019). Local minima can  
be found during the optimization process. In order to ensure to detect the global minimum, the  
initial starting values of the parameters were randomly selected and the procedure is  
performed twice first (N=2). Then, the process continues (up to N=20) until the value of the  
260 cost function for the last set of parameters is lower than the best set by 5%. Parameter sets in  
which some parameters stuck to the boundaries were systematically deleted. Interval  
estimates of parameters were evaluated using a bootstrap method (N=500) by adding log-  
normally distributed scatter (mean coefficient of variations of observations) to the predictions  
with replacement of the original data sets (Marques et al. 2019). We then compare the  
265 parameters of the IsoDyn model with the time model partitioning  $\lambda$  into  $k_g$  and  $k_c$  (eq 1, 2, 3  
and 4). The time and exponential models were fitted with the nls2 package. Goodness of fit of  
all the models was assessed by the relative error (RE) as calculated by Marques et al. (2019):

$$RE = \sum_{i=1}^N \frac{|p_i - d_i|}{|d_i|} \quad \text{Eq(12)}$$

where  $p_i$  and  $d_i$  are prediction and observation, respectively, for a given data point  $i$  and  $N$  is  
270 the total number of data points.

The sequential estimation consists first in obtaining estimates for  $r_i$  and  $r_o$ , which allows  
estimating body mass over time as well as  $\lambda$ . This can be done either by conducting  
experiments and fitting the parameters of von Bertalanffy (1957) or West et al. (2001)'s  
275 equations. In the absence of sufficient experimental data,  $r_i$  and  $r_o$  can be obtained from data  
bases developed from DEB theory such as “Add my Pet” (Marques et al., 2018) or the  
ontogenetic growth model (West et al. 2001; Hou et al. 2011) or studies on the selected  
species. Then, the estimation of  $\Delta_i$  and  $\Delta_o$  were done in a second step by implementing the  
values of the three previous parameters in Eq (8).

280 R code for all analyses, figures and tables is available from GitHub

(<https://github.com/Sebastien-Lefebvre/IsoDyn>)

## Data sets

For our model to be calibrated or validated, dynamics of body mass in parallel to dynamics of nitrogen stable isotope incorporation are needed and these combinations are not often reported in experimental studies. Our predictions apply to the whole organism. However, it is generally assumed that muscle tissue and other structural tissues form the majority of an organism's body mass and that consequently isotopic dynamics of the whole organism can be approximated by the ones of muscle tissues (Thomas and Crowther 2015). We have then selected four studies to highlight the different ways to estimate parameters in the context of DSEs. The first study applied on young adult mouse (*Mus musculus*) approaching the maximum body mass (MacAvoy et al., 2005). Stable isotope incorporation dynamics were measured over 112 days DSE on skeletal muscle ( $\delta^{15}\text{N}_m$ ) using an experimental diet. *Mus musculus* is a small endotherm species with a maximum body mass of ca 25 g. In the second study, Pacific yellowtail (*Seriola lalandi*) juveniles were used for a 98 days DSE in which incorporation dynamics of stable isotope ratios of nitrogen of dorsal muscle ( $\delta^{15}\text{N}_m$ ) were measured (Nuche -Pascual et al. 2018). Fish were fed with a commercial diet. *Seriola lalandi* is a large ectotherm species with a maximum body mass of ca 193 kg. In the third study, sand goby (*Pomatoschistus minutus*) late juveniles were used for a 90 days DSE and  $\delta^{15}\text{N}_m$  values were measured (Guelinckx et al. 2007). Fish were fed with a commercial diet. *Pomatoschistus minutus* is a small ectotherm species with a maximum body mass of ca 7 g. These three first studies were calibrated following the simultaneous estimation. In the fourth and last study, the growth rate of common carp (*Cyprinus carpio*) was manipulated by changing food availability providing four different diet switching experiments lasting eight weeks (Gaye - Siesseger et al. 2004). Only start and end values of body mass and  $\delta^{15}\text{N}$  values of the whole body ( $\delta^{15}\text{N}_b$ ) were originally provided for this study. *Cyprinus carpio* is a medium ectotherm species with a maximum body mass of ca 40 kg. This last study was calibrated using the sequential method for estimates of  $r_i$  and  $r_o$  of this species as described by the DEB theory (ESM 2).

310

## **Results**

Although our model shares a variety of characteristics with previous models, it has specific ones. In this section we highlight two of those: 1) IsoDyn model makes explicit links between

315 growth and isotopic incorporations patterns; 2) the model allows parameterizing and fitting  
existing patterns on the dynamics of isotopic incorporation particularly when consumer  
growth deviates from pure exponential trajectories. Before considering our analyses on the  
four case studies, we considered a few general traits of our model that distinguishes it from  
previous ones.

320

### Growth and isotopic incorporation patterns are predictably linked

Our model predicts that the relationships between body mass and the isotopic value of tissues  
as a function of time are shaped by a set of common parameters (i.e.  $r_i$ ,  $r_o$  and  $\beta$ ). Examples of  
325 such relationships and their effects on body mass,  $\lambda$  and  $\delta^{15}\text{N}$  dynamics are given in Fig. 2 for  
three virtual species characterized by different values and ratios of  $r_i$  and  $r_o$ , a common  $\beta=2/3$   
and initial body mass  $W_0=0.1$  g. Species 1 (Sp1) and species 2 (Sp2) have the same  
asymptotic body mass ( $W_{\max}=64$  g eq(7)) but differ in their mass gains and losses rates by  
half ( $r_{i1} = 0.2 \text{ g}^{1/3} \text{ d}^{-1}$ ,  $r_{o1} = 0.05 \text{ d}^{-1}$ ,  $r_{i2} = 0.1 \text{ g}^{1/3} \text{ d}^{-1}$ ,  $r_{o2} = 0.025 \text{ d}^{-1}$ ). As rate of losses ( $r_o$ )  
330 governs the steepness at which  $W_{\max}$  is reached, Sp1 reached its  $W_{\max}$  faster (Fig. 2A).  
Species 3 has higher  $r_{i3}=0.6 \text{ g}^{1/3} \text{ d}^{-1}$  and  $r_{o3}=0.2 \text{ d}^{-1}$  but lower  $W_{\max} = 27\text{g}$ . Dynamics of  
isotopic incorporation are then explained by two components,  $\lambda$  and  $\delta^{15}\text{N}_{\infty}$  value which are  
both dynamic in our model (see equation 10 and 11).

335 Typically,  $\lambda$  decreases over time along with body mass. On a ln/ln scale, the slope is negative  
and equals  $\beta-1$ , and the intercept is  $\ln(r_i)$  (Fig. 2B);  $r_i$  and thus  $\lambda$  are higher in Sp3 than Sp1  
and Sp2. The range of  $\lambda$  displayed by one species depends on the difference between  $W_0$  and  
 $W_{\max}$ , which is lower for Sp3. As  $\lambda$  and  $k_g$  decrease,  $\delta^{15}\text{N}$  difference between body and diet  
( $\delta^{15}\text{N}_b - \delta^{15}\text{N}_d$ ) increases (Fig. 2C). When growth approaches zero,  $\delta^{15}\text{N}$  dynamics are  
340 dominated by flux of body mass losses (i.e. excretion) and  $\delta^{15}\text{N}_b - \delta^{15}\text{N}_d$  reaches its maximum  
(i.e.  $\Delta_i - \Delta_o = 4\%$ ). On the opposite, when growth tends to its maximal value,  $\delta^{15}\text{N}_b - \delta^{15}\text{N}_d$   
approaches  $\delta^{15}\text{N}_d$  (here set at 0) and  $\delta^{15}\text{N}$  dynamics are dominated by the flux of mass gains  
(i.e. assimilation). The inflexion characterizes the trade-off between fluxes of gains and losses  
dominance in  $\delta^{15}\text{N}$  dynamics. Then, the range of these values depends on the extent of  $k_g$   
345 performed by the species between initial body mass (i.e. birth  $W_0$ ) and  $W_{\max}$ .

These results suggest that the  $\delta^{15}\text{N}$  dynamics obtained in DSE will depend on the stage of  
growth at which experiments are done. Typical DSEs were performed using features of the

three species above at two life stages (juveniles i.e. from  $W_0$  and adult at  $W_{max}$ ). As our analysis of special cases indicates,  $\delta^{15}N_b - \delta^{15}N_d$  values will be lower in experiments involving  
350 organisms growing in the early, quasi-exponential, phases of body growth than in animals of the same species that have reached or are close to the asymptotic body mass.

In Sp1 and Sp3, adults reach the asymptotic isotopic composition faster, because  $\lambda$  (which equals  $r_0$  in adults) remains quite high even for adult while  $\delta^{15}N_b - \delta^{15}N_d$  is maximum (Fig. 3).  
355 For the young of these species, although  $\lambda$  is even higher than for adults,  $\delta^{15}N_b - \delta^{15}N_d$  is still increasing and this prevents from reaching fully the asymptote for juveniles of Sp1. The pattern is a bit different for Sp2 (Fig. 3). As juveniles of Sp2 are still performing high  $k_g$ , then  $\lambda$  remains high and the  $\delta^{15}N_b - \delta^{15}N_d$  although increasing, is still low: asymptotic isotopic composition remains a moving target and cannot be fully reached. In Sp2 adults,  $\lambda$  is twice  
360 lower than for Sp1, and its value does not reach the asymptotic value within the 100 days of the experiment.

#### Case study: calibration using the simultaneous parameter estimation

The three species studied are an endotherm (the house mouse *Mus musculus*) and two  
365 ectotherms (the two fish species Pacific yellowtail, *Seriola lalandi* and sand goby, *Pomatoschistus minutus*), at different life stages and as a consequence, in different growth situations at the time of DSE. The young adult mice approached their asymptotic body mass so that their growth rate gradually decreased during the experiment. The mouse body mass gain was about 25% (Fig. 4). Individuals of both fish species were juveniles and showed a  
370 linear body mass increase for Pacific yellowtail and an exponential increase for sand goby with a body mass gain of 600% and 100% respectively (Fig. 4).

A comparison between the conventional isotopic incorporation time model and IsoDyn model was done. Both models displayed very good and comparable goodness of fit concerning  $\delta^{15}N$   
375 values (as estimated by the RE Table 2). However, the two models differed strongly in the prediction of body mass dynamics for two species (mouse and Pacific yellowtail) which did not follow exponential growth patterns. In these two cases, the exponential model fitted poorly to the data whereas IsoDyn model fitted better. Both models displayed a very good fit for sand goby growing exponentially. Therefore, IsoDyn model performed better than the

380 time model regarding simultaneously the body mass and  $\delta^{15}\text{N}$  dynamics (mean RE Table 2)  
when body mass dynamics did not follow an exponential pattern.

The estimated parameters were of the same order of magnitude for both models but in some cases they differed substantially, especially for  $\lambda$ ,  $k_g$  and  $k_c$  (Table 2). The estimates of  $\Delta$   
385 values were roughly the same in both models, although slightly higher in the case of IsoDyn  
model (10 to 20% for sand goby and Pacific yellowtail, respectively).  $k_g$  were identical in the  
case of sand goby and smaller for the two other species which body mass dynamics deviated  
from the exponential pattern.  $\lambda$  estimates were comparable for the first two species (mouse  
and Pacific yellowtail) but it was 60% smaller using IsoDyn model compared to the time  
390 model for the sand goby. As a result, the proportion of  $k_g$  explaining  $\lambda$  differed noticeably  
from one case to another. In mouse and Pacific yellowtail,  $k_g/\lambda$  ratios were 10 to 20% lower  
respectively in IsoDyn estimates, whereas it was 60% higher for the sand goby. As for the  
specific estimates of the IsoDyn model,  $r_i$  ranked according to the maximum body mass of the  
species (Pacific yellowtail > mouse > sand goby) and  $r_o$  was higher for mouse (endotherm  
395 species). The predicted maximum body masses (as calculated with eq(7)) were 331.5 g, 23.5 g  
and 15.5 g for Pacific yellowtail, mouse and sand goby respectively. Isotopic discrimination  
on assimilation or excretion rates ( $\Delta_i$  and  $\Delta_o$  respectively) ranged from 0.8 to 2.1 ‰. The  
strong interplay of growth and isotopic incorporation dynamics in IsoDyn model offer new  
perspectives in the interpretation of  $\lambda$  and  $\Delta$  and a more consistent evaluation of the  
400 contribution of growth and catabolic rates in  $\lambda$ .

#### Case study: calibration using the sequential parameter estimation

To determine the suitability of IsoDyn model when intra-specific variations of  $r_i$  and  $r_o$  occurs  
due to different ration levels, we re-analyzed the data from Gaye Siesseger et al. (2004). In  
405 this DSE, the growth of Common carp (*Cyprinus carpio*) was manipulated by changing food  
availability through different feeding levels. We estimated parameters in a sequential  
approach because dynamics of body mass were restricted to start and end values preventing a  
reliable calibration of  $r_i$  and  $r_o$ . First, we used parameters from the DEB “Add My Pet” data  
set to calibrate the model (see supplementary material 2 for more details), and then adjusted  
410 the scaled functional response ( $f$ ), an Holling type II function ranging from 0 to 1, that  
controls the rates of body mass gains ( $r_i$ ) and of body mass losses ( $r_o$ ) to fit the observations of

body mass change over time (Fig. 5). The  $f$  values were estimated to be 0.16, 0.29, 0.53, 0.82 from the lowest feeding ration levels to the highest ones (Table 2). This allowed estimating values of  $r_i$  and  $r_o$  for the four treatments according to ESM2 (Table 3). Then, independent values of  $\Delta_i$  and  $\Delta_o$  were simultaneously fitted using  $\delta^{15}\text{N}_b$ -  $\delta^{15}\text{N}_d$  values and giving  $\Delta_i =$  415 1.08‰ and  $\Delta_o = -1.32$ ‰. The model not only predicted the qualitative decrease of  $\delta^{15}\text{N}_b$ - $\delta^{15}\text{N}_d$  values with  $k_g$  (Fig. 5) but, in addition, it yielded a very good quantitative fit to the data.

## Discussion

420

### The IsoDyn model links growth and dynamics of isotopes incorporation

Existing dynamic models of isotope incorporation (DIIM) can be ranked in a continuum that spans from simple phenomenological models with few parameters (e.g. Fry and Arnold 1982; 425 Tieszen et al., 1983) to complex mechanistic models with many parameters (e.g. Pecquerie et al. 2010; Poupin et al. 2014). The first models developed were function of either body mass (Fry et al., 1982) or time (Tieszen et al., 1983). Each of these models was then improved later (Carleton and Martinez del Rio, 2010, Heisslein et al., 1993 respectively) in order to partition the  $\lambda$  into two components,  $k_g$  and  $k_c$ . As these improved models need an independent 430 estimation of  $k_g$ , they do not explicitly connect the underlying mechanisms common to both isotopes and body mass dynamics such as rate of mass gains ( $r_i$ ) and rate of mass losses ( $r_o$ ). Further, parameters from previous models are constant with time and body mass dynamics are restricted to the exponential or the steady state cases. However, they are simple to use and describe experimental available data sets well in most cases, and have interpretable 435 parameters but they are limited in that they can hide important details of the factors that shape the process of isotope incorporation in a dynamic way.

IsoDyn model renders  $\lambda$  dynamic by considering common and explicit parameters ( $r_i$ ,  $r_o$  and  $\beta$ ) to both  $\delta^{15}\text{N}$  and body mass dynamics, and offers the possibility to reproduce different 440 growth patterns over the organism life span. This highlights a first important feature of the new model over the previous ones. A second important property of IsoDyn is the possible temporally variable trophic discrimination factor ( $\Delta^{15}\text{N}$ ) due to its interaction with growth. Our model allows for this interaction thanks to two fluxes of which the flux of gains is allometrically related to body mass, plus that each of the fluxes being associated with a

445 discrimination value. Actually,  $\Delta^{15}\text{N}$  varies over time along with growth only if the  
discrimination linked to body mass losses ( $\Delta_o$ ) is different from zero (and most probably  
below zero). Interaction between  $\Delta^{15}\text{N}$  and growth was evidenced in experimental results (e.g.  
Lefebvre and Dubois 2016; Gorokhova 2018) and predicted by earlier mechanistic models but  
for the exponential case only (Olive et al. 2003; Martinez Del Rio et al. 2005). This  
450 interaction is absent in the conventional models developed earlier. IsoDyn model has the time  
model as a special case (i.e. when  $\lambda$  and  $\Delta^{15}\text{N}$  are constants,  $\beta=1$  and  $\Delta_o=0$ ) and shares with it  
ease of computation and analytical tractability.

Our model provides also a new link between models that describe isotopic incorporation  
455 phenomenologically and those that incorporate more mechanistic details. Pecquerie et al.  
(2010) and Emmery et al. (2011) applied dynamic energy budget theory (DEB) to clarify the  
processes that determine both  $\lambda$  and  $\Delta^{15}\text{N}$  values in an approach called Dynamic Isotope  
Budget modeling (DIB). Unlike our model, DIB models cannot be summarized simply as they  
are assumption-rich (Pecquerie et al. 2010). DIB recognizes the dynamic dependence of  
460 isotope incorporation dynamics on body mass and growth (Emmery et al. 2011). The results  
of DIB are consistent with our simpler mechanistic model. However, DIB is a two sequential  
compartments and three fluxes model at least, and then  $\Delta^{15}\text{N}$  is not only explained by the  
isotopic discrimination on fluxes but the proportion of the two sequential compartments that  
account for the body mass of organisms (i.e. reserve and structure compartments, Pecquerie et  
465 al. 2010; Lefebvre and Dubois 2016). In another approach, Poupin et al. (2014) developed a  
detailed mechanistic multi-compartment model of nitrogen pool and fluxes (21 compartments  
and 49 fluxes) on adult rat. They showed for instance a deviation from optima in food quality  
or quantity led to an increase of  $\Delta^{15}\text{N}$  at the whole body scale. Unlike IsoDyn model, DIB and  
the multi-compartment model demand detailed parameterization. The model that we describe  
470 shares some of the powerful characteristics of DIB or the multi-compartmental model while  
making it consistent with the mass-balance models more widely used by isotopic ecologists.

#### Parameterizing the model and the experiments that we need

475 Because growth is a central feature of an animal's ecological traits, IsoDyn model allows  
linking patterns of isotopic incorporation and trophic discrimination factor with the biology of  
animal life histories. This true link between growth and isotope incorporation offers several

possibilities regarding the parametrization of our model in simultaneous and sequential estimations: calibration of body mass dynamics and of dynamics of isotope incorporation  
480 could insight from each other.

The simultaneous approach allows strengthening the parametrization by coupling body mass dynamics and isotope incorporation dynamics into a single calibration procedure. The limit of this procedure stands in the number of parameters to be estimated since the higher the number  
485 of parameters, the bigger the problem of multiple local minima in the minimisation of the cost function. Specifying some parameters is then necessary to relax this problem. This was performed by assuming a known  $\beta$  (here  $\beta=2/3$ ), and that the two isotopic discrimination were equal in absolute values ( $\Delta_i=-\Delta_o$ ). Fittings were then very good. The rate of body mass gains ( $r_i$ ) ranked with maximal body size and this is coherent with metabolic theories (West et al.  
490 2001; Kooijman 2010). Estimates of  $r_i$  and  $r_o$  allow to predict the maximum body masses that can be reached by the three species using eq(6). The maximal body mass was correctly estimated for mouse (23.5 g vs 25 g) and sand goby 15.5 g vs 7 g) but was underestimated for Pacific yellow tail (331.5 g vs 193 kg) probably due to sub-optimal experimental conditions for this large and migratory fish species.

495 One way to improve the estimation of IsoDyn model parameters in the simultaneous estimation is to perform DSE with different conditions of growth for the same species fed with the same diet with measurement of body mass dynamics in parallel. It can be done performing either DSEs at different life stages of the same species with the same diet to  
500 satiation, or DSEs at different food rations at one life stage when growth is still significant. To our best knowledge, the first case has not been reported yet in literature. The second one is rare and the body mass dynamics with an adequate time resolution were not reported (e.g. Gaye Siesseger et al. 2004; Lefebvre and Dubois 2016; Gorokhova 2018;). Unfortunately, most of DSEs reporting both body mass and  $\delta^{15}\text{N}$  dynamics used diets that differ in quality  
505 and are fed to satiation (Nahon et al. 2020), and this leads to different growth rates but possibly confounding results with additional sources of  $\lambda$  and  $\Delta^{15}\text{N}$  variations (e.g. diet type, mode of nitrogen excretion, etc...).

In the sequential parameter estimation, the model's simplicity allows ready parameterization  
510 with available estimates of  $r_i$ ,  $r_o$  and  $\beta$  (Common carp case study). Because our new model

incorporates widely used individual growth models , it links isotopic ecology with large bodies of data (Ontogenetic growth model, West et al. 2001; Hou et al. 2011, von Bertalanffy models, including DEB's "Add My Pet" data base and other growth rate data available for a large number of animals, Marques et al. 2018). The two approaches can explore the effect of food restrictions on body mass dynamics (Kearney 2020). Once the individual growth model is parameterized, calibrations of isotopic discriminations on flux of body mass gains and losses ( $\Delta_i$  and  $\Delta_o$  respectively) can be easily performed. Results from the Common carp case study have emphasized that  $\Delta_i$  was a bit lower than  $\Delta_o$ . The latter is probably the main driver of  $\Delta^{15}\text{N}$  enrichment in animal tissues (Poupin et al. 2014).

The range of values of  $\Delta_i$  and  $\Delta_o$  can be predicted from the relationship between  $\Delta^{15}\text{N}$  and  $k_g$ : When  $k_g$  is high for a given species  $\Delta^{15}\text{N}$  is mostly explained by  $\Delta_i$  whereas when  $k_g$  approaches 0,  $\Delta^{15}\text{N}$  equals  $\Delta_i - \Delta_o$ . For example,  $\Delta^{15}\text{N}$  varied between 2 and 4‰ depending on  $k_g$  in mysids (Gorokhova 2018), from 3 to 9‰ in invertebrates (Lefebvre and Dubois 2016), from 2 to 5‰ in a bivalve (Emmery et al., 2011) from 1 to 1.7‰ in the Common carp case study (Gaye-Siesseger et al. 2004). From these ranges, one can predict that the  $\Delta_o$  values are probably higher than  $\Delta_i$  values in general. Generalizing the calibration of IsoDyn model on DSEs would help determine the range of the  $\Delta_o$  and  $\Delta_i$  values using meta-analyses on some particular taxons. Finally, a common problem in the interpretation of isotopic data from studies is that the family of eq(1) needs a DSE data set with a clear shift and a clear asymptote to relax as much as possible the co-variation of  $\lambda$  and the asymptotic value ( $\delta_\infty$  needed to estimate  $\Delta^{15}\text{N}$ ) and their uncertainties. Our model relaxes the necessity of perfect DSEs since the calibration can be sequential. DSEs (e.g. Logan and Lutcavage 2010) that provide limited information for  $\lambda$  and  $\Delta^{15}\text{N}$  could be then exploited with the IsoDyn model used as an alternative.

535

### Implications of the IsoDyn model for isotopic ecology

With all its simplifying assumptions, the IsoDyn model represents significant progress. In particular, it offers new perspectives in understanding the variabilities of  $\lambda$  and  $\Delta^{15}\text{N}$  values, two critical variables for the interpretation of isotopic data (Martinez del Rio et al. 2012). Vander Zanden et al (2015) or Thomas et al. (2015) constructed allometric relationships that relate  $\lambda$  values with body size and several authors have summarized data on  $\Delta^{15}\text{N}$  and searched for the potential causes for its variation (Vanderklift and Ponsard 2003; Caut et al.

540

2009; Healy et al. 2018). The allometric studies of Vander Zanden et al. (2015) and Thomas  
545 et al. (2015) verified the prediction that  $\lambda$  varies as an allometric function of body mass  
(Martinez del Rio et al., 2009). Although these relationships are in broad agreement with  
predictions, they have large residual variation that limits precise estimation. We hypothesize  
that some of this variation can be explained by growth, the factor identified by IsoDyn model  
as a major determinant of  $\lambda$  and  $\Delta^{15}\text{N}$ .

550

By necessity, these large comparative data sets gloss over the characteristics of the animals  
that might generate variation in  $\lambda$  and  $\Delta^{15}\text{N}$  due to growth. For example, the vast majority of  
the estimates of  $\lambda$  and  $\Delta^{15}\text{N}$  on endotherms with determinate growth like birds and mammals  
are done on fully-grown adults. The same is the case of measurements of small invertebrates  
555 that reach asymptotic body mass in a short time. In contrast, experiments on ectotherms with  
indeterminate growth such as fish, amphibians, and reptiles are done in growing juvenile  
animals. This growth effect may explain why  $\Delta^{15}\text{N}$  mean values in ectotherms are slightly  
lower than the ones on endotherms (Caut et al. 2009). Re-analysing results of these meta-  
analyses using the IsoDyn model would be an interesting perspective. Further, we identified  
560 areas in which its application can solve long-standing questions to merge isotopic ecology and  
trophic ecology more seamlessly: the reconstruction of diet, the interpretation of “isotopic  
niches” and the determination of trophic level and food web structure.

Stable isotopes are very often used within mixing models to estimate the proportions of  
565 dietary items with contrasting isotopic values into animal diets at species (Layman et al.  
2012) and food web level (see Kadoya et al. 2012). Indeed the use of mixing models to  
estimate diet proportions has increased exponentially over the last years (as referred to in the  
citation dynamics of Parnell et al. 2010 paper). The mixing models used for this purpose  
require estimates of  $\Delta^{15}\text{N}$  and assumed isotopic equilibrium between diet and consumers.  
570 Relaxing the isotopic equilibrium assumption has been the concern of several studies with  
different prospects but in which the Isodyn model may help to quantify the parameter values.  
Phillips et al. (2014) recommended to carefully consider the time period over which the  
putative food sources have to be sampled to back calculate diet using mixing-models.  
Actually, this time period relies on  $\lambda$ (Thomas and Crowther 2015). Stock and Semmens  
575 (2016) integrated a new component in their mixing models by accounting for the variation in

consumption rate between individuals of a population. The rate of body mass gains ( $r_i$ ) is a proxy of this consumption rate.

580 Hertz et al. (2016) evidenced that  $\lambda$  is a critical parameter when modelling ontogenetic diet shifts. They typically modified a growth incorporation model in which  $\lambda$  vary with the body mass increase (Fry and Arnold 1982), but they kept constant the contribution of  $k_g$  and  $k_c$  while it is variable in the IsoDyn model. Finally, many ecologists analyse muscle for large species or whole body for small species, those working on endotherms use blood, and paleontologists are constrained to the analysis of bone and collagen. These tissues have  
585 widely different  $\lambda$  values (Thomas and Crowther 2015) and can have different  $\Delta^{15}\text{N}$  within an organism (Vanderklift and Ponsard 2003). A multi-compartment extension of the Isodyn model might allow predicting the magnitude of  $\Delta^{15}\text{N}$  values among tissues and the effect of growth on these values. Building a multi-compartment extension of the IsoDyn model has both computational and empirical challenges. Martínez del Río and Andreson-Sprecher  
590 (2008) described how to arrange several compartments in parallel or sequentially (or a mix of both as in DIB for adults) but the model used assumes steady state or exponential growth and like all conventional models it assumes no dynamic pattern for  $\lambda$  and  $\Delta^{15}\text{N}$ . Unlike Poupin et al.'s (2014) model which assumes that the animals are not growing and hence allows using a system of linear differential equations, the multi-compartment Isodyn model is non-linear and  
595 hence is computationally more complex. Furthermore, the model requires empirical data of changes in fluxes among compartments that can vary in relative size during development or not. Challenging as they will be, these models are needed to estimate observed differences in both  $\lambda$  and  $\Delta^{15}\text{N}$  in different organs.

600 Our model suggests that differences in  $k_g$  can distort the geometry of isotopic niches beyond the frequency of diet change (Yeakel et al. 2016). The characteristics of the space occupied by individuals, populations, and by species assemblages in isotopic space are often used to interpret trophic structure (Shipley and Matich 2020). For example, the area of standard ellipses (and other metrics of extent of occupancy of isotopic space, Layman et al. 2012) is  
605 often used to assess variation in resource use (Parnell et al. 2013). Gorokhova (2018) demonstrated experimentally that the characteristics (as assessed by commonly used metrics) of the “isotopic niches” were dependent on growth (and hence on feeding regime) in Mysid shrimp (*Neomysis integer*) fed on the same food but different rations. In accordance with the

610 results of IsoDyn model, she found lower  $\Delta^{15}\text{N}$  in animals fed at high rations and hence growing more rapidly. Through its effects on  $\lambda$  and  $\Delta^{15}\text{N}$ ,  $k_g$  can change the position and variance (as measured by area occupied in isotopic space) of isotopic niches all the more so as growth is time dependent. The interpretation of isotopic patterns must be informed by the mechanisms that shape them, including growth rate.

615 The value of  $\Delta^{15}\text{N}$  is not only used in mixing models applied to determine diet composition. It is also often used to estimate an animal's trophic position in a food web (Post 2002; Quezada-Romegialli et al. 2018). An extension of this application is the use of the interspecific range of  $\Delta^{15}\text{N}$  values in assemblages of consumers to estimate the length of a food chain (Vander Zanden and Fetzer 2007). The prediction of our model adds a note of caution to the  
620 interpretation of the use of stable isotopes as estimates of trophic position and food-chain length, but opens the opportunity to make these measurements more accurate. Villamarin et al. (2018) identified a clear mismatch between trophic position estimated from  $\Delta^{15}\text{N}$  measurements and diet in crocodiles. This mismatch was largely explained by a decrease in  $\Delta^{15}\text{N}$  with  $k_g$  consistent with the predictions of the IsoDyn model (Villamarín et al. 2018).

625 The often reported positive correlation between  $\Delta^{15}\text{N}$  and body size in fishes (e.g. Nakazawa et al. 2010) that is attributed to upwards shifts in trophic position might have to be reconsidered in light of declining growth rates (and hence  $\Delta^{15}\text{N}$  values) with size predicted by our model. This could also have additional unsuspected consequences when scaling  $\delta^{15}\text{N}$  values and trophic level (Hussey et al. 2014).

630

So far, patterns of occupancy in isotopic space are used to infer the ecological characteristics of individuals, populations, and food web structure. Our model suggests that patterns in measured isotopic values are not only the result of a one-way translation of resource use into isotopic value. They are the dynamic outcome of not only how animals use resources, but of  
635 the tempo and fidelity of isotopic incorporation. These are shaped by the mechanisms by which animals incorporate and dispose materials into their tissues. We believe that incorporating these mechanisms into dynamic models can transform isotopic ecology from a descriptive into a more dynamic process-based discipline. Recent studies advocated for the use of simulation modelling to predict stable isotope ratios using mechanistic processes (e.g. Flynn et al. 2018; Trueman et al. 2019). Isodyn model can be an element of these models, and  
640 hence can be a further step in the direction of a mechanistic process-based isotopic ecology.

## **Declaration**

645 Funding: This study is part of the ISIT-U project which was supported by the French government through the Programme Investissement d’Avenir (I-SITE ULNE / ANR-16-IDEX-0004 ULNE) managed by the Agence Nationale de la Recherche and the métropole Européenne de Lille.

Code and data availability: R code for all analyses, figures and tables is available from

650 GitHub (<https://github.com/Sebastien-Lefebvre/IsoDyn>)

Conflict of interest: The authors declare that they have no conflict of interest

Ethical approval: This article does not contain any studies with human participants or animals performed by any of the authors

655

## References

- Boecklen WJ, Yarnes CT, Cook BA, James AC (2011) On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 42:411-440. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726
- 660 Carleton SA, Martinez del Rio C (2010) Growth and catabolism in isotopic incorporation: a new formulation and experimental data. *Funct Ecol* 24:805-812. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01700.x
- Carter WA, Bauchinger U, McWilliams SR (2019) The importance of isotopic turnover for understanding key aspects of animal ecology and nutrition. *Diversity* 11. doi: 10.3390/d11050084
- 665 Caut S, Angulo E, Courchamp F (2009) Variation in discrimination factors ( $\Delta^{15}\text{N}$  and  $\Delta^{13}\text{C}$ ): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *J Appl Ecol* 46:443-453. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01620.x
- Dalerum F, Angerbjorn A (2005) Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia* 144:647-658. doi: 10.1007/s00442-005-0118-0
- 670 De Niro MJ, Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim Cosmochim Acta* 42:495-506. doi: doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0
- Emmery A, Lefebvre S, Alunno-Bruscia M, Kooijman SALM (2011) Understanding the dynamics of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  in soft tissues of the bivalve *Crassostrea gigas* facing environmental fluctuations in the context of Dynamic Energy Budgets (DEB). *J Sea Res* 66:361-371. doi: 10.1016/j.seares.2011.08.002
- 675 Fink P, Reichwaldt ES, Harrod C, Rossberg AG (2012) Determining trophic niche width: an experimental test of the stable isotope approach. *Oikos* 121:1985-1994. doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20185.x
- 680 Flynn KJ, Mitra A, Bode A (2018) Toward a mechanistic understanding of trophic structure: inferences from simulating stable isotope ratios. *Mar Biol* 165:147. doi: 10.1007/s00227-018-3405-0
- Fry B, Arnold C (1982) Rapid C-13/C-12 turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). *Oecologia* 54:200-204. doi: 10.1007/bf00378393
- Gaye-Siessegger J, Focken U, Muetzel S, Abel H, Becker K (2004) Feeding level and individual metabolic rate affect  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values in carp: implications for food web studies. *Oecologia* 138:175-183. doi: 10.1007/s00442-003-1429-7
- 685 Glibert PM, Middelburg JJ, McClelland JW, Jake Vander Zanden M (2018) Stable isotope tracers: Enriching our perspectives and questions on sources, fates, rates, and pathways of major elements in aquatic systems. *Limnol Oceanogr* 64:950-981. doi: 10.1002/lno.11087
- 690 Gorokhova E (2018) Individual growth as a non-dietary determinant of the isotopic niche metrics. *Methods Ecol Evol* 9:269-277. doi: 10.1111/2041-210x.12887
- Guelinckx J, Maes J, Van Den Driessche P, Geysen B, Dehairs F, Ollevier F (2007) Changes in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  in different tissues of juvenile sand goby *Pomatoschistus minutus*: a laboratory diet-switch experiment. *Mar Ecol Prog Ser* 341:205-215
- 695 Healy K, Guillerme T, Kelly SBA, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2018) SIDER: an R package for predicting trophic discrimination factors of consumers based on their ecology and phylogenetic relatedness. *Ecography* 41:1393-1400. doi: 10.1111/ecog.03371
- Hertz E et al. (2016) Hitting the moving target: modelling ontogenetic shifts with stable isotopes reveals the importance of isotopic turnover. *J Anim Ecol* 85:681-691. doi: 10.1111/1365-2656.12504
- 700 Hesslein RH, Hallard KA, Ramlal P (1993) Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by  $\delta^{34}\text{S}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ , and  $\delta^{15}\text{N}$ . *Can J Fish Aquat Sci* 50:2071-2076. doi: 10.1139/f93-230
- 705 Hou C, Bolt KM, Bergman A (2011) A general model for ontogenetic growth under food restriction. *Proc R Soc B-Biol Sci* 278:2881-2890. doi: 10.1098/rspb.2011.0047

- Hussey NE et al. (2014) Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecol Lett* 17:239-250. doi: 10.1111/ele.12226
- Kadoya T, Osada Y, Takimoto G (2012) IsoWeb: a Bayesian isotope mixing model for diet analysis of the whole food web. *PLoS One* 7:e41057. doi: 10.1371/journal.pone.0041057
- 710 Kearney MR (2020) What is the status of metabolic theory one century after Putter invented the von Bertalanffy growth curve? *Biol Rev Camb Philos Soc.* doi: 10.1111/brv.12668
- Kooijman SALM (2010) *Dynamic energy budget theory for metabolic organisation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Layman CA et al. (2012) Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biol Rev* 87:545-562. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x
- 715 Lefebvre S, Dubois SF (2016) The stony road to understand isotopic enrichment and turnover rates: insight into the metabolic part. *Vie Milieu* 66:305-314
- Logan JM, Lutcavage ME (2010) Stable isotope dynamics in elasmobranch fishes. *Hydrobiologia* 644:231-244. doi: 10.1007/s10750-010-0120-3
- 720 MacAvoy SE, Macko SA, Arneson LS (2005) Growth versus metabolic tissue replacement in mouse tissues determined by stable carbon and nitrogen isotope analysis. *Can J Zool* 83:631-641. doi: 10.1139/z05-038
- Marín Leal JC et al. (2008) Stable isotopes ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) and modelling as tools to estimate the trophic ecology of cultivated oysters in two contrasting environments. *Mar Biol* 153:673-688. doi: 10.1007/s00227-007-0841-7
- 725 Marques GM, Augustine S, Lika K, Pecquerie L, Domingos T, Kooijman SALM (2018) The AmP project: Comparing species on the basis of dynamic energy budget parameters. *PLoS Comput Biol* 14:e1006100. doi: 10.1371/journal.pcbi.1006100
- Marques GM, Lika K, Augustine S, Pecquerie L, Kooijman SALM (2019) Fitting multiple models to multiple data sets. *J Sea Res* 143:48-56. doi: 10.1016/j.seares.2018.07.004
- 730 Martínez Del Río C, Anderson-Sprecher R (2008) Beyond the reaction progress variable: the meaning and significance of isotopic incorporation data. *Oecologia* 156:765-772. doi: 10.1007/s00442-008-1040-z
- Martínez del Río C, Carleton SA (2012) How fast and how faithful: the dynamics of isotopic incorporation into animal tissues. *J Mammal* 93:353-359. doi: 10.1644/11-mamm-s-165.1
- Martínez del Río C, Wolf BO (2005) Mass-balance models for animal isotopic ecology. In: Starck JM, Wang T (eds) *Physiological and Ecological Adaptations to Feeding In Vertebrates*. Science publishers, Enfield, New Hampshire, pp 141-174
- Martínez del Río C, Wolf N, Carleton SA, Gannes LZ (2009) Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biol Rev* 84:91-111. doi: 10.1111/j.1469-185X.2008.00064.x
- 740 McCutchan JH, Lewis WM, Kendall C, McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102:378-390. doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x
- Nahon S, Séité S, Lefebvre S, Kolasinski J, Aguirre P, Geurden I (2020) How protein quality drives incorporation rates and trophic discrimination of carbon and nitrogen stable isotope ratios in a freshwater first-feeding fish. *Freshw Biol* 65:1870-1882. doi: 10.1111/fwb.13578
- Nakazawa T et al. (2010) Is the relationship between body size and trophic niche position time-invariant in a predatory fish? First stable isotope evidence. *Plos One* 5:e0009120. doi: 10.1371/journal.pone.0009120
- 750 Nucho-Pascual MT, Lazo JP, Ruiz-Cooley RI, Herzka SZ (2018) Amino acid-specific  $\delta^{15}\text{N}$  trophic enrichment factors in fish fed with formulated diets varying in protein quantity and quality. *Ecol Evol* 8:9192-9217. doi: 10.1002/ece3.4295
- Olive PJW, Pinnegar JK, Polunin NVC, Richards G, Welch R (2003) Isotope trophic-step fractionation: a dynamic equilibrium model. *J Anim Ecol* 72:608-617. doi: 10.1046/j.1365-2656.2003.00730.x
- 755 Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2010) Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation. *Plos One* 5. doi: 10.1371/journal.pone.0009672

- Parnell AC et al. (2013) Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics* 24:387-399. doi: 10.1002/env.2221
- 760 Pecquerie L, Nisbet RM, Fablet R, Lorrain A, Kooijman SA (2010) The impact of metabolism on stable isotope dynamics: a theoretical framework. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci* 365:3455-3468. doi: 10.1098/rstb.2010.0097
- Phillips DL et al. (2014) Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Can J Zool* 92:823-835. doi: 10.1139/cjz-2014-0127
- 765 Post DM (2002) The long and short of food-chain length. *Trends Ecol Evol* 17:269-277. doi: 10.1016/s0169-5347(02)02455-2
- Poupin N, Mariotti F, Huneau JF, Hermier D, Fouillet H (2014) Natural isotopic signatures of variations in body nitrogen fluxes: a compartmental model analysis. *PLoS Comput Biol* 10:e1003865. doi: 10.1371/journal.pcbi.1003865
- 770 Quezada-Romegialli C et al. (2018) tRophicPosition, an R package for the Bayesian estimation of trophic position from consumer stable isotope ratios. *Methods Ecol Evol* 9:1592-1599. doi: 10.1111/2041-210x.13009
- Shipley ON, Matich P (2020) Studying animal niches using bulk stable isotope ratios: an updated synthesis. *Oecologia* 193:27-51. doi: 10.1007/s00442-020-04654-4
- 775 Soetaert K, Petzoldt T, Setzer RW (2010) Solving differential equations in R. *The R Journal* 2:5-15
- Stock BC, Semmens BX (2016) Unifying error structures in commonly used biotracer mixing models. *Ecology* 97:2562-2569
- Thomas SM, Crowther TW (2015) Predicting rates of isotopic turnover across the animal kingdom: a synthesis of existing data. *J Anim Ecol* 84:861-870. doi: 10.1111/1365-2656.12326
- 780 Tieszen LL, Boutton TW, Tesdahl KG, Slade NA (1983) Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for  $\delta^{13}\text{C}$  analysis of diet. *Oecologia* 57:32-37. doi: 10.1007/bf00379558
- Trueman CN et al. (2019) Combining simulation modeling and stable isotope analyses to reconstruct the last known movements of one of Nature's giants. *PeerJ* 7:e7912. doi: 10.7717/peerj.7912
- 785 Vander Zanden JM, Fetzer W (2007) Global patterns of aquatic food chain length. *Oikos* 116:1378-1388. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.16036.x
- Vander Zanden MJ, Clayton MK, Moody EK, Solomon CT, Weidel BC (2015) Stable isotope turnover and half-life in animal tissues: a literature synthesis. *PLoS One* 10:e0116182. doi: 10.1371/journal.pone.0116182
- 790 Vander Zanden MJ, Rasmussen JB (2001) Variation in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnol Oceanogr* 46:2061-2066
- Vanderkluft MA, Ponsard S (2003) Sources of variation in consumer-diet  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* 136:169-182. doi: 10.1007/s00442-003-1270-z
- 795 Villamarin F, Jardine TD, Bunn SE, Marioni B, Magnusson WE (2018) Body size is more important than diet in determining stable-isotope estimates of trophic position in crocodylians. *Sci Rep* 8:2020. doi: 10.1038/s41598-018-19918-6
- Von Bertalanffy L (1957) Quantitative laws in metabolism and growth. *Q Rev Biol* 32:217-231. doi: 10.1086/401873
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (2001) A general model for ontogenetic growth. *Nature* 413:628-631. doi: 10.1038/35098076
- 800 Yeakel JD, Bhat U, Elliott Smith EA, Newsome SD (2016) Exploring the isotopic niche: isotopic Variance, physiological incorporation, and the temporal dynamics of foraging. *Front Ecol Evol* 4. doi: 10.3389/fevo.2016.00001

Table 1 List of abbreviations and symbols used throughout the manuscript

Abbreviation or symbol	Unit	Definition
$\delta$ or $\delta^{\text{H}}\text{X}$	‰	The ratio of heavy (H) to light isotope in element X in $\delta$ notation Noted $\delta$ for sake of simplicity in some occasion
$\Delta$ or $\Delta^{\text{H}}\text{X}$	‰	The trophic discrimination factor i.e. the difference in $\delta$ value between the $\delta$ value of the consumer and the $\delta$ value its diet Received a variety of names depending on the application including trophic shift (e.g. McCutchan et al. 2003), trophic fractionation (Vander Zanden and Rasmussen 2001), trophic enrichment factor (Post 2002) diet to tissue discrimination factor (Hussey et al. 2014). Noted $\Delta$ for sake of simplicity in some occasion
$\lambda$	$\text{d}^{-1}$	The isotopic incorporation rate also named the isotopic turnover rate with the interpretation of $1/\lambda$ as the average retention time of an element in a tissue, and $\ln(2)/\lambda$ as its half-life (Thomas et al. 2015; Vander Zanden et al. 2015)
$\delta_{\infty}$	‰	Asymptotic value of $\delta$ in the time model of isotopic incorporation needed to calculate $\Delta$
$k_{\text{g}}$	$\text{d}^{-1}$	The specific growth rate in an exponential model (also noted k). Net addition of new tissues
$k_{\text{c}}$	$\text{d}^{-1}$	Catabolic turnover rate also noted k or m and named metabolic turnover rate. Renewal of old tissues
W	g	Body mass or wet weight
$W_{\infty}$	g	Asymptotic body mass
$r_{\text{i}}$	$\text{g}^{1-\beta} \text{d}^{-1}$	Rate of body mass gains (or inputs). Named anabolic rate in von Bertalanffy growth model or Ontogenetic growth model and assimilation rate in DEB Theory. Note that underlying mechanisms may differ (Kearney 2020).
$r_{\text{o}}$	$\text{d}^{-1}$	Rate of body mass losses (or outputs). Named catabolic rate in von Bertalanffy growth model and maintenance rate in DEB Theory or Ontogenetic growth model. Note that underlying mechanisms may differ (Kearney 2020)
$\beta$	-	Allometric coefficient
$\Delta_{\text{i}}$	‰	Isotopic discrimination on the flux of body mass gains
$\Delta_{\text{o}}$	‰	Isotopic discrimination on the flux of body mass losses
DIIM		Models of the dynamics of isotope incorporation in consumer tissues as a function of time or body mass. Usually one compartment first order kinetics assuming exponential growth of the consumer of which the time model (Tieszen et al. 1983; Heisslein et al. 1993) or the mass model (Carleton and Martinez Del Rio 2010)
DSE	-	Diet switch(ing) experiment. A controlled experiment in which a switch in diet is provoked while $\delta$ values of the consumers are measured over time and potentially body mass dynamics
RE	%	Relative error. Used to assess the goodness of fit of the models

810 Table 2 Parameter estimation (best estimates and interval estimates) of the two isotopic incorporation approaches: (1) the time model assuming exponential growth, TIM; (2) the IsoDyn model assuming asymptotic growth patterns with an allometric coefficient  $\beta=2/3$  for the three case studies. Interval estimates are 95% confidence interval for TIM, and 2.5% and 97.5% quantiles for Isodyn as parameter interval density distribution did not follow a normal distribution. Relative Error (RE, %) between observations and predictions for the body mass and the  $\delta^{15}\text{N}$  values, and the mean RE between the two latter. Specific parameters of Isodyn model are  $r_i$  (rate of gains or assimilation),  $r_o$  (rate of losses or excretion equivalent to the catabolic rate  $k_c$ ),  $\Delta_i$  and  $\Delta_o$  (isotopic discrimination on gains and losses respectively) related to eq(8). In Isodyn model, the isotopic incorporation rate ( $\lambda$ ), the specific growth rate ( $k_g$ ) and the asymptotic trophic discrimination factor ( $\Delta^{15}\text{N}$ ) are calculated following eq (7), eq (10), and as  $\Delta_i - \Delta_o$  respectively. Specific parameters of the time model are  $\lambda$ ,  $\Delta^{15}\text{N}$ ,  $k_g$  and  $k_c$  related to eq (1 to 4). Standard propagation of error formulae were used to estimate interval of parameters not directly estimated from the fitting methods

820

Study	Parameter	Units	Estimates (interval)	
			IsoDyn model	Time model
<b><u>Pacific yellowtail</u></b> Nuche et al. (2018)	RE body mass	%	12.5	19.1
	RE $\delta^{15}\text{N}$	%	1.1	1.2
	Mean RE	%	6.8	10.1
	$r_i$	$\text{g}^{1/3} \text{d}^{-1}$	21.03 (15.70 - 26.86) $10^{-2}$	-
	$r_o$ or $k_c$	$\text{d}^{-1}$	3.04 (1.88 - 4.27) $10^{-2}$	3.04 (1.90 - 4.17) $10^{-2}$
	$k_g$	$\text{d}^{-1}$	1.83 (1.65 - 1.99) $10^{-2}$	2.18 (2.14 - 2.22) $10^{-2}$
	$\Delta_i = -\Delta_o$	‰	1.28 (1.16 - 1.43)	-
	$\lambda$	$\text{d}^{-1}$	4.87 (3.58 - 6.24) $10^{-2}$	5.21 (3.09 - 7.34) $10^{-2}$
	$\Delta^{15}\text{N}$	‰	2.55 (2.33 - 2.85)	2.12 (1.94 - 2.29)
	$k_g/\lambda$	%	37.5	41.8
<b><u>Adult mouse</u></b> MacAvoy et al. (2005)	RE body mass	%	2.0	3.4
	RE $\delta^{15}\text{N}$	%	0.9	1.0
	Mean RE	%	1.5	2.2
	$r_i$	$\text{g}^{1/3} \text{d}^{-1}$	11.16 (4.77 - 50.0) $10^{-2}$	-
	$r_o$ or $k_c$	$\text{d}^{-1}$	3.86 (1.57 - 18.0) $10^{-2}$	3.03 (1.76 - 4.30) $10^{-2}$
	$k_g$	$\text{d}^{-1}$	0.24 (0.14 - 0.32) $10^{-2}$	0.27 (0.21 - 0.33) $10^{-2}$
	$\Delta_i = -\Delta_o$	‰	1.32 (1.05 - 1.94)	-
	$\lambda$	$\text{d}^{-1}$	4.10 (1.75 - 18.34) $10^{-2}$	3.27 (1.57 - 5.03) $10^{-2}$
	$\Delta^{15}\text{N}$	‰	2.64 (2.11 - 3.88)	1.70 (1.29 - 2.11)
	$k_g/\lambda$	%	5.9	8.3
<b><u>Sand goby</u></b> Guelinkx et al. (2007)	RE body mass	%	9.3	9.4
	RE $\delta^{15}\text{N}$	%	1.8	1.7
	Mean RE	%	5.5	5.6
	$r_i$	$\text{g}^{1/3} \text{d}^{-1}$	1.77 (1.27-8.07) $10^{-2}$	-
	$r_o$ or $k_c$	$\text{d}^{-1}$	0.71 (0.57-6.16) $10^{-2}$	1.59 (0.81-2.36) $10^{-2}$
	$k_g$	$\text{d}^{-1}$	0.87 (0.53-1.27) $10^{-2}$	0.87 (0.77-0.96) $10^{-2}$
	$\Delta_i = -\Delta_o$	‰	2.05 (1.41-2.63)	-
	$\lambda$	$\text{d}^{-1}$	1.58 (1.11-7.19) $10^{-2}$	2.45 (1.25 - 3.65) $10^{-2}$
	$\Delta^{15}\text{N}$	‰	4.10 (2.82 - 5.26)	3.73 (2.94 - 4.52)
	$k_g/\lambda$	%	55.0	35.5

825 Table 3 Estimates of scaled functional response ( $f$ ), a Holling type II functional response ranging from 0 to 1, of the von Bertalanffy model as predicted by DEB theory (see supplementary material 2 for details) and related  $r_i$  (rate of gains i.e. assimilation) and  $r_o$  (rate of losses i.e. excretion) values from the Common carp case study (Gaye-Siesseger et al. 2004). Fish were fed at four feeding ration levels (L) from the lowest feeding ration levels to the highest ones (1 to 4)

Feeding ration level	$f$ (unitless)	$r_i$ ( $\text{g}^{1/3} \text{d}^{-1}$ )	$r_o$ ( $\text{d}^{-1}$ )
L 1	0.16	$7.39 \cdot 10^{-2}$	$2.27 \cdot 10^{-2}$
L 2	0.29	$9.62 \cdot 10^{-2}$	$1.37 \cdot 10^{-2}$
L 3	0.53	$12.34 \cdot 10^{-2}$	$0.78 \cdot 10^{-2}$
L 4	0.82	$14.47 \cdot 10^{-2}$	$0.52 \cdot 10^{-2}$

## Figure Legends

Fig. 1 Main features of the IsoDyn model compared to the conventional time model of isotope incorporation (Hesslein et al. 1993). IsoDyn model accounts for many growth forms and offers new perspective in the interpretation of diet switch experiments (DSE) and dynamics of isotope incorporation into animal tissues in general

Fig. 2 General patterns of the IsoDyn model over time for three virtual species (see text for details) with an allometric coefficient  $\beta = 2/3$ . The same parameters that shape growth also shape isotopic incorporation. A) Body mass over time B) Range of values of isotopic incorporation rate  $\ln(\lambda) = \ln(r_i) + (\beta - 1) \ln(W)$ , C)  $\delta^{15}\text{N}$  difference between body and diet as a function of specific growth rate ( $k_g$ ) with  $\Delta_i = 2\text{‰}$ ,  $\Delta_o = -2\text{‰}$  and  $\delta^{15}\text{N}_d = 0\text{‰}$ .  $k_g$  was calculated following eq(15)

Fig. 3 Typical 100-day Diet Switch Experiment for three species with different growth patterns (described in text and Fig. 2) and comparing patterns for juveniles and adults. Figures describe changes in  $\delta^{15}\text{N}_b$  of whole body over time for Sp1, Sp2, and Sp3. In each species, the experiment for juveniles starts at  $W_0$ . For adults, experiments start at  $W_{\max}$ . The dash line represents  $\delta^{15}\text{N}_d$  value of the new diet

Fig. 4 Changes in body mass (in g; left column) and  $\delta^{15}\text{N}_m$  values of muscle tissue (in ‰; right column) in three species (young adult mouse *Mus musculus* data from MacAvoy et al. 2005; Pacific yellowtail juvenile fish *Seriola lalandi* data from Nuche-Pascual et al. 2018; sand goby juvenile fish *Pomatoschistus minutus* data from Guelinckx et al. 2007). Open circles are observations (mean  $\pm$  sd), solid lines are predictions from Isodyn model (eq 6 and 13), dotted lines are predictions from the time model (eq 1 and 4). Colored envelopes are 2.5 and 97.5 quantiles of IsoDyn model predictions. Grey dashed lines are  $\delta^{15}\text{N}_d$  of the new diet

Fig. 5 Changes in body mass (A) and  $\delta^{15}\text{N}_b$  values of whole body minus  $\delta^{15}\text{N}_d$  values of the diet (B) in common carp (*Cyprinus carpio*) diet-shifted to a new diet and fed four different feeding ration levels (L1, L2, L3, L4; Gaye-Siesseger et al. 2004). Closed circles are observations and lines are predictions. C) represents  $\delta^{15}\text{N}_b - \delta^{15}\text{N}_d$  for each diet and hence for each mass specific growth rates

Fig. 1

865

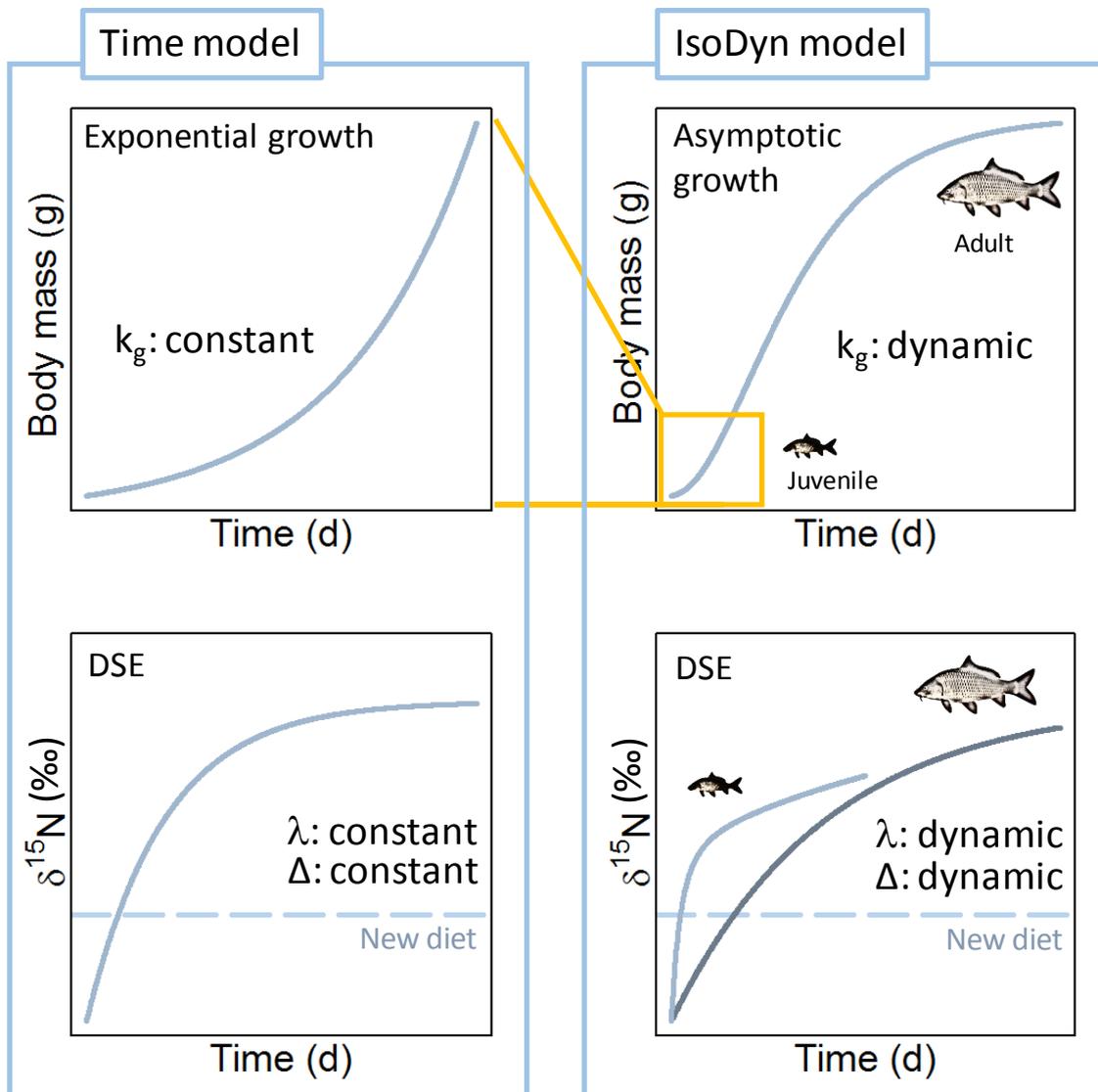
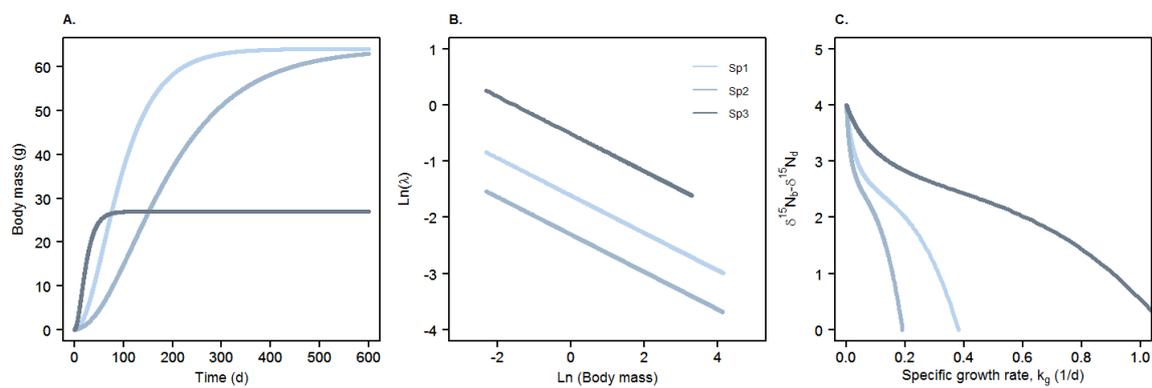
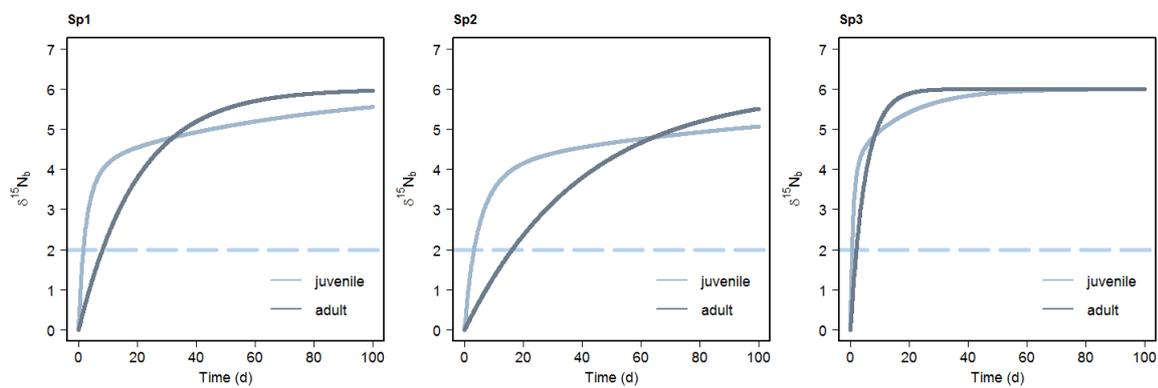


Fig. 2



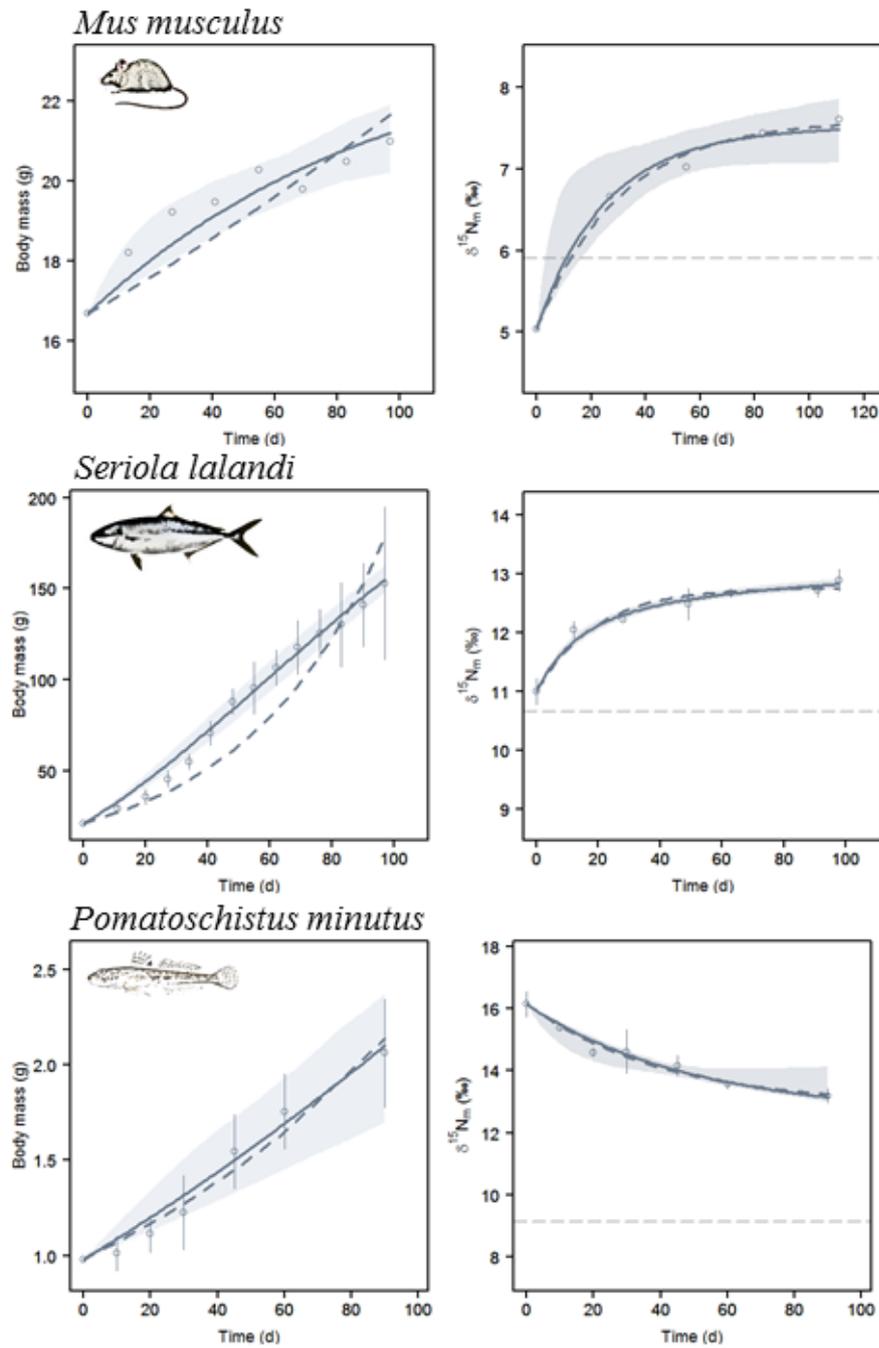
870

Fig. 3

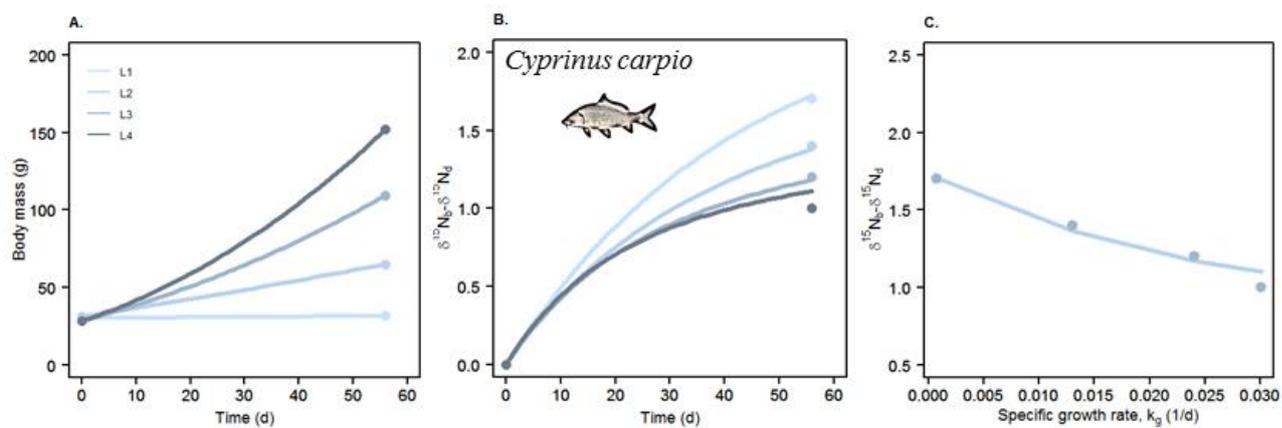


875

Fig. 4



880 Fig. 5



## B.2 S1-chapitre 3

**Annexe S.1** : Démonstration mathématique de l'implémentation de la dynamique d'incorporation isotopique (IsoDyn) dans un modèle écosystémique (OSMOSE)

*(english version)*

How to implement IsoDyn into OSMOSE ?

### B.2.1 The Von Bertalanffy growth model (VBGM) using either body mass or length

According to Von Bertalanffy and using a body mass framework, the fish growth follows :

$$\frac{dW}{dt} = r_G W^\beta - r_L W \quad (\text{B.1})$$

with the analytical solution :

$$W(t) = (W_\infty^{1-\beta} + (W_0^{1-\beta} - W_\infty^{1-\beta})e^{-r_L(1-\beta)t})^{\frac{1}{1-\beta}} \quad (\text{B.2})$$

and with

$$\lim_{t \rightarrow \infty} W(t) = W_\infty = \left(\frac{r_G}{r_L}\right)^{\frac{1}{1-\beta}} \quad (\text{B.3})$$

with  $0.5 < \beta < 1$ .

In OSMOSE :

$$\beta = \frac{b-1}{b} \quad (\text{B.4})$$

then

$$W(t) = (W_\infty^{\frac{1}{b}} + (W_0^{\frac{1}{b}} - W_\infty^{\frac{1}{b}})e^{-\frac{r_L}{b}t})^b \quad (\text{B.5})$$

The relationship between body mass and length follows :

$$W = cL^b \quad (\text{B.6})$$

or

$$L = \frac{W^{\frac{1}{b}}}{c^{\frac{1}{b}}} \quad (\text{B.7})$$

Hence, combining eq B.5 and eq B.6.

$$cL(t)^b = (W_{\infty}^{\frac{1}{b}} + (W_0^{\frac{1}{b}} - W_{\infty}^{\frac{1}{b}})e^{-\frac{r_L}{b}t})^b \quad (\text{B.8})$$

Applying a power  $\frac{1}{b}$  to both sides gives :

$$c^{\frac{1}{b}}L(t) = W_{\infty}^{\frac{1}{b}} + (W_0^{\frac{1}{b}} - W_{\infty}^{\frac{1}{b}})e^{-\frac{r_L}{b}t} \quad (\text{B.9})$$

and

$$L(t) = \frac{W_{\infty}^{\frac{1}{b}}}{c^{\frac{1}{b}}} + \left( \frac{W_0^{\frac{1}{b}}}{c^{\frac{1}{b}}} - \frac{W_{\infty}^{\frac{1}{b}}}{c^{\frac{1}{b}}} \right) e^{-\frac{r_L}{b}t} \quad (\text{B.10})$$

Then combining with eq B.7

$$L(t) = L_{\infty} + (L_0 - L_{\infty})e^{-\frac{r_L}{b}t} \quad (\text{B.11})$$

with

$$K = \frac{r_L}{b} \quad (\text{B.12})$$

According to Ogle and Iserman (2017), eq B.5 and B.11 can also be written as follows :

$$W(t) = (W_{\infty}^{\frac{1}{b}}(1 - e^{-\frac{r_L}{b}(t-t_0)}))^b \quad (\text{B.13})$$

$$L(t) = L_{\infty}(1 - e^{-\frac{r_L}{b}(t-t_0)}) \quad (\text{B.14})$$

Now, let's find the relationship for  $r_G$

Recall that

$$W_{\infty} = \left( \frac{r_G}{r_L} \right)^b \quad (\text{B.15})$$

and

$$W_{\infty} = cL_{\infty}^b \quad (\text{B.16})$$

combining eq B.14 with eq B.15, this gives

$$\left(\frac{r_G}{r_L}\right)^b = cL_\infty^b \quad (\text{B.17})$$

or

$$\frac{r_G}{r_L} = c^{\frac{1}{b}}L_\infty \quad (\text{B.18})$$

Further combining with eq B.12,

$$r_G = c^{\frac{1}{b}}bKL_\infty \quad (\text{B.19})$$

and from eq B.12 we also have

$$r_L = bK \quad (\text{B.20})$$

At the average individual level,

$$\overline{L_{t+\Delta t}} = \overline{L}_t + \overline{\Delta L}_t \Delta t = \overline{L}_t + K(L_\infty - \overline{L}_t)\Delta t \quad (\text{B.21})$$

At the individual level,

$$L_{i,t+\Delta t} = L_{i,t} + \Delta L_{i,t} \Delta t \quad (\text{B.22})$$

With

$$\Delta L_{i,t} = \text{MAX}(0, 2\overline{\Delta L}_t f(\epsilon)) \quad (\text{B.23})$$

with

$$f(\epsilon) = \frac{\epsilon_i - \epsilon_{crit}}{1 - \epsilon_{crit}} \quad (\text{B.24})$$

The aim is now to find an expression for  $r_{G,i}$  and  $r_{L,i}$  Recall that

$$L_{i,t+\Delta t} = L_{i,t} + 2K(L_\infty - \overline{L}_t)f(\epsilon)\Delta t \quad (\text{B.25})$$

Replacing L by W gives

$$\frac{W_{i,t+\Delta t}^{\frac{1}{b}}}{c^{\frac{1}{b}}} = \frac{W_{i,t}^{\frac{1}{b}}}{c^{\frac{1}{b}}} + 2K\left(\frac{W_\infty^{\frac{1}{b}}}{c^{\frac{1}{b}}} - \frac{\overline{W}_t^{\frac{1}{b}}}{c^{\frac{1}{b}}}\right)f(\epsilon)\Delta t \quad (\text{B.26})$$

and

$$W_{i,t+\Delta t}^{\frac{1}{b}} = W_{i,t}^{\frac{1}{b}} + 2K(W_\infty^{\frac{1}{b}} - \overline{W}_t^{\frac{1}{b}})f(\epsilon)\Delta t \quad (\text{B.27})$$

or

$$W_{i,t+\Delta t} = \left( W_{i,t}^{\frac{1}{b}} + 2K(W_{\infty}^{\frac{1}{b}} - \overline{W_t^{\frac{1}{b}}})f(\epsilon)\Delta t \right)^b \quad (\text{B.28})$$

Considering that

$$W_{i,t+\Delta t} = W_{i,t} + \Delta W_{i,t}\Delta t \quad (\text{B.29})$$

The body mass gain at the individual level is

$$\Delta W_{i,t} = \frac{W_{i,t+\Delta t} - W_{i,t}}{\Delta t} \quad (\text{B.30})$$

Using eq B.28, we have

$$\Delta W_{i,t} = \frac{\left( W_{i,t}^{\frac{1}{b}} + 2K(W_{\infty}^{\frac{1}{b}} - \overline{W_t^{\frac{1}{b}}})f(\epsilon)\Delta t \right)^b - W_{i,t}}{\Delta t} \quad (\text{B.31})$$

Now, the point is to find the values of  $r_{Gi}$  and  $r_{Li}$  at the individual level. According to eq B.1 but at the individual level, we have :

$$\frac{dW_i}{dt} = r_{Gi}W_{i,t}^{\frac{b-1}{b}} - r_{Li}W_{i,t} \quad (\text{B.32})$$

and

$$\frac{dW_i}{dt} = \Delta W_{i,t} \quad (\text{B.33})$$

Then combining eq B.32 with B.33, we then have

$$r_{G,i,t} = \text{MAX} \left( 0, \frac{\Delta W_{i,t} + r_{Li}W_{i,t}}{W_{i,t}^{\frac{b-1}{b}}} \right) \quad (\text{B.34})$$

Here, we have to consider that all individuals have the same  $r_L$  but differ in  $r_{G,i,t}$  giving

$$r_{G,i,t} = \text{MAX} \left( 0, \frac{\Delta W_{i,t} + r_L W_{i,t}}{W_{i,t}^{\frac{b-1}{b}}} \right) \quad (\text{B.35})$$

with

$$r_{L,i,t} = r_L = bK \quad (\text{B.36})$$

## B.2.2 Isotope dynamics

At the average individual, the Isodyn equation remains the same but accounting for  $r_{G,i,t}$

The quantity of heavy isotopes in the body over time,  $X_h$ , is the result of assimilation and excretion processes but related to the average individual and follows

$$\frac{dX_h}{dt} = (f_d + \Delta_G)r_{G,i,t}W_{i,t}^{\frac{b-1}{b}} - (f_b + \Delta_L)r_L W_{i,t} \quad (\text{B.37})$$

with the fraction of heavy isotope in the body  $f_b = \frac{X_h}{W_{i,t}}$  (which depends on the individual body mass) or the one of the diet  $f_d$ .  $\Delta_G$  and  $\Delta_L$  are fractionation during assimilation and excretion respectively

$$\frac{df_b}{dt} = \frac{d}{dt} \left( \frac{X_h}{W} \right) = \frac{1}{W_{i,t}} \frac{dX_h}{dt} - \frac{X_h}{W_{i,t}^2} \frac{dW}{dt} \quad (\text{B.38})$$

$$\frac{df_b}{dt} = \frac{1}{W_{i,t}} \left( \frac{dX_h}{dt} - f_b \frac{dW}{dt} \right) \quad (\text{B.39})$$

Combining eq B.32, B.37 and B.39 gives

$$\frac{df_b}{dt} = (f_d + \Delta_G)r_{G,i,t}W_{i,t}^{\frac{-1}{b}} - (f_b + \Delta_L)r_L - f_b r_{G,i,t}W_{i,t}^{\frac{-1}{b}} + f_b r_L \quad (\text{B.40})$$

$$\frac{df_b}{dt} = (f_d - f_b + \Delta_G)r_{G,i,t}W_{i,t}^{\frac{-1}{b}} - \Delta_L r_L \quad (\text{B.41})$$

or in  $\delta$  notation

$$\frac{d\delta X}{dt} = (\delta X_d - \delta X + \Delta_G)r_{G,i,t}W_{i,t}^{\frac{-1}{b}} - \Delta_L r_L \quad (\text{B.42})$$

with the isotopic turnover rate ( $\lambda$ ) equal to

$$\lambda_{i,t} = r_{G,i,t}W_{i,t}^{\frac{-1}{b}} \quad (\text{B.43})$$

and the trophic discrimination factor at steady state (TDF) (when  $\frac{d\delta X}{dt} = 0$ )

$$TDFX_{i,t} = \Delta_G - \frac{r_L}{r_{G,i,t}W_{i,t}^{\frac{-1}{b}}} \Delta_L \quad (\text{B.44})$$

All individuals should have different isotopic incorporation dynamics Finally,

$$\delta X_{i,t+\Delta t} = \delta X_{i,t} + \Delta \delta X_{i,t} \Delta t \quad (\text{B.45})$$

### B.2.3 Special case when $a$ is lower than $a_{thres}$

Between  $a=0$  and  $a=a_{thres}$ , the growth in length does not follow a VBGM but rather a linear trend.

$$L(a) = L_{egg} + (L_{thres} - L_{egg}) \left( \frac{a}{a_{thres}} \right) \quad (B.46)$$

The derivative is :

$$\frac{dL}{da} = \frac{L_{thres} - L_{egg}}{a_{thres}} \quad (B.47)$$

For body mass  $W$ , the derivative of  $W$  over  $a$  can be decomposed in two components

$$\frac{dW}{da} = \frac{dW}{dL} \frac{dL}{da} \quad (B.48)$$

with

$$\frac{dW}{dL} = \frac{d}{dL} (cL^b) = cbL^{b-1} \quad (B.49)$$

Combining eq B.47, B.48, B.49 gives

$$\frac{dW}{da} = cbL^{b-1} \left( \frac{L_{thres} - L_{egg}}{a_{thres}} \right) \quad (B.50)$$

with (using eq B.7)

$$L^{b-1} = \frac{W^{\frac{b-1}{b}}}{c^{\frac{b-1}{b}}} \quad (B.51)$$

giving

$$\frac{dW}{da} = c^{\frac{1}{b}} b W^{\frac{b-1}{b}} \left( \frac{L_{thres} - L_{egg}}{a_{thres}} \right) \quad (B.52)$$

or

$$\frac{dW}{da} = \left( \frac{c^{\frac{1}{b}} b L_{thres}}{a_{thres}} \right) W^{\frac{b-1}{b}} - \left( \frac{c^{\frac{1}{b}} b L_{egg}}{a_{thres}} \right) W^{\frac{b-1}{b}} \quad (B.53)$$

with

$$r_G = \left( \frac{c^{\frac{1}{b}} b L_{thres}}{a_{thres}} \right) \quad (B.54)$$

and

$$r_L = \left( \frac{c^{\frac{1}{b}} b L_{egg}}{a_{thres}} \right) \quad (B.55)$$

Let's find the value at the individual level. Following the same reasoning than for the general case, we have

$$W_{i,t+\Delta t} = \left( W_{i,t}^{\frac{1}{b}} + 2c^{\frac{1}{b}} \left( \frac{L_{thres} - L_{egg}}{a_{thres}} \right) f(\epsilon) \Delta t \right)^b \quad (B.56)$$

or

$$\Delta W_{i,t} = \frac{\left( W_{i,t}^{\frac{1}{b}} + 2c^{\frac{1}{b}} \left( \frac{L_{thres} - L_{egg}}{a_{thres}} \right) f(\epsilon) \Delta t \right)^b - W_{i,t}}{\Delta t} \quad (B.57)$$

and

$$\frac{dW_i}{dt} = r_{Gi} W_{i,t}^{\frac{b-1}{b}} - r_{Li} W_{i,t}^{\frac{b-1}{b}} \quad (B.58)$$

giving (using eq B.33)

$$r_{G,i,t} = \text{MAX} \left( 0, \frac{\Delta W_{i,t}}{W_{i,t}^{\frac{b-1}{b}}} + r_L \right) \quad (B.59)$$

with

$$r_{L,i,t} = r_L = \left( \frac{c^{\frac{1}{b}} b L_{egg}}{a_{thres}} \right) \quad (B.60)$$

Again, all individuals have the same  $r_L$  but differ in  $r_{G,i,t}$

In this special case, the difference with VBGM is that the allometry of the "catabolic" process is below 1 in equation 57. The consequence is that IsoDyn must be reformulated completely.

Equation B.37 is now :

$$\frac{dX_h}{dt} = (f_d + \Delta_G) r_{G,i,t} W_{i,t}^{\frac{b-1}{b}} - (f_b + \Delta_L) r_L W_{i,t}^{\frac{b-1}{b}} \quad (B.61)$$

Using equation B.38, and combining eq B.58 with B.61, we now have

$$\frac{df_b}{dt} = (f_d + \Delta_G)r_{G,i,t}W_{i,t}^{-\frac{1}{b}} - (f_b + \Delta_L)r_LW_{i,t}^{-\frac{1}{b}} - f_b r_{G,i,t}W_{i,t}^{-\frac{1}{b}} + f_b r_LW_{i,t}^{-\frac{1}{b}} \quad (\text{B.62})$$

Giving

$$\frac{df_b}{dt} = (f_d - f_b + \Delta_G)r_{G,i,t}W_{i,t}^{-\frac{1}{b}} - \Delta_L r_LW_{i,t}^{-\frac{1}{b}} \quad (\text{B.63})$$

Or

$$\frac{df_b}{dt} = W_{i,t}^{-\frac{1}{b}} ((f_d - f_b + \Delta_G)r_{G,i,t} - \Delta_L r_L) \quad (\text{B.64})$$

or in delta notation

$$\frac{d\delta X}{dt} = W_{i,t}^{-\frac{1}{b}} ((\delta X_d - \delta X + \Delta_G)r_{G,i,t} - \Delta_L r_L) \quad (\text{B.65})$$

The isotopic turnover rate ( $\lambda$ ) and TDF have the same expression than for the general case.

### B.3 S2-chapitre 3

**Annexe (S.2) :** Seuil numérique pour la dynamique isotopique implémentée dans OSMOSE

#### Problème d'intégration d'Euler pouvant entraîner des artefacts pour les signatures isotopiques

IsoDyn permet de simuler la dynamique d'incorporation isotopique à l'échelle d'un organisme et a été initialement conçu pour un pas de temps en jour. Il s'agit d'une équation différentielle dont l'intégration numérique est réalisée à fine échelle de temps (utilisant la méthode d'intégration de Runge Kutta). L'implémentation d'IsoDyn dans OSMOSE (modèle IsoDyn-OSMOSE) génère un problème d'intégration numérique pour résoudre les équations, et donc simuler les signatures isotopiques des individus. Car l'intégration numérique dans OSMOSE utilise la méthode d'Euler et le pas de temps est en année, ce qui peut entraîner des artefacts dans les valeurs isotopiques. Il est donc nécessaire de définir un seuil d'intégration numérique pour palier à ce problème de résolution d'équation différentielle, les variables isotopiques individuelles (cas de l'azote dans l'équation B.66, idem pour le carbone) sont seuillées. La valeur seuil cor-

respond au paramètre nommé incrément isotopique maximal et noté  $\Delta X_{max}$ . L'utilisation d'une valeur seuil permet :

1. de ne pas changer le pas de temps d'OSMOSE (dt=1/24 an soient 15 jours)
2. d'utiliser le modèle OSMOSE-EEC paramétré pour la Manche-Est
3. de conserver la calibration pour OSMOSE-EEC (Travers-Trolet et al., 2019)

L'incrément isotopique maximal correspond à l'amplitude maximale de la variation isotopique du consommateur (pour les 14 espèces de haut niveau trophique (High Trophic Level, HTL) dans OSMOSE-EEC, voir Travers-Trolet et al., 2019) entre deux pas de temps, autrement dit pour un incrément temporel de 1/24 an (i.e., le pas de temps d'OSMOSE).

$$\delta^{15}N_i(t + \Delta t) = \delta^{15}N_i(t) + \Delta\delta^{15}N_i(t) \times \Delta t$$

avec  $\Delta\delta^{15}N_i(t) = \min(\mathcal{F}, \Delta\delta^{15}N_{max})$

si  $a < a_{th}$

$$\mathcal{F} = \{W_i(t)^{-1/b}(r_{G,i}(t)(\delta^{15}N_{diet,i}(t) - \delta^{15}N_i(t) + \Delta_G^{15}N) - r_{L,lin} \times \Delta_L^{15}N)\}$$

sinon  $a \geq a_{th}$

$$\mathcal{F} = \{r_{G,i}(t) \times W_i(t)^{-1/b}(\delta^{15}N_{diet,i}(t) - \delta^{15}N_i(t) + \Delta_G^{15}N) - r_{L,vb} \times \Delta_L^{15}N\}$$

(B.66)

### Ce que devrait être la signature isotopique sans seuil

Pour déterminer l'amplitude maximale de la variation isotopique du consommateur dans OSMOSE-EEC entre deux pas de temps OSMOSE, il faut déterminer quel isotope est susceptible d'avoir la plus forte variation, pour quelle espèce HTL et sur quel stade de vie, afin de fixer une valeur qui fonctionne pour tous les cas de figure (carbone et azote, toutes les espèces modélisées et tous les âges – i.e. tous les types de croissance – du cycle de vie des espèces).

Pour tester la valeur du seuil isotopique d'intégration numérique ( $\Delta X_{max}$ ), le cas le plus critique est défini afin d'utiliser cette même valeur pour toutes les espèces et tous les éléments isotopiques. L'azote est choisi par rapport au carbone, au vu de l'amplitude du facteur d'enrichissement trophique en azote de 3.4‰ par rapport à celui du carbone de 1.5‰ (2.5 à 4.5‰ pour le  $\delta^{15}N$  versus 1-2‰ pour le  $\delta^{13}C$  : valeurs extraites de Kopp et al., 2015 issues de Minagawa & Wada, 1984; Post, 2002 et De Niro & Epstein, 1978; Wada et al., 1991). Nous cherchons donc à déterminer la valeur de  $\Delta\delta^{15}N_{max}$ .

Le choix de l'espèce repose sur celle qui a le taux de croissance le plus élevé (i.e., intégration numérique élevée par pas de temps). Car l'augmentation rapide de la valeur isotopique individuelle correspond à une prise de signature

isotopique forte et concorde avec un taux de croissance fort. Le problème d'intégration numérique est donc sensible au taux de croissance et d'autant plus sensible que la croissance est forte (i.e., premiers stades de vie et incrément de longueur maximale élevé). La croissance aux premiers stades de vie est étant modélisée de manière linéaire avant l'âge seuil dans OSMOSE, la pente de cette courbe est calculée pour toutes les espèces HTL, comme suivant :

$$slope = \frac{L_{th} - L_{egg}}{a_{th} - a_{egg}} \quad (B.67)$$

où l'incrément en taille correspond à la pente (*slope*) et  $L_{th}$  est la taille correspondant à  $a_{th}$  l'âge seuil,  $L_{egg}$  est la taille de l'œuf et  $a_{egg}$  âge des œufs suivant l'ajustement de von Bertalanffy. L'espèce choisie est la sole, qui possède l'incrément de longueur moyen le plus fort, soit la pente la plus élevée. L'incrément en longueur étant maximale lorsque la prédation est satisfaisante, ainsi l'efficacité de prédation est fixée à 1. Pour résumer, nous utilisons le  $\delta^{15}N$ , avec les paramètres de croissance spécifiques de la sole, sur sa période de croissance linéaire (jusqu'à son âge seuil), avec une efficacité de prédation maximale (i.e.,  $\xi_i=1$ ) pour réaliser nos tests de fixation du seuil isotopique.

### Tester des valeurs pour définir un seuil qui soit le meilleur compromis

En parallèle du modèle IsoDyn-OSMOSE, les équations de croissance et de la dynamique isotopique sont reportées sous R, avec et sans le paramètre de seuil (i.e.,  $\Delta\delta^{15}N = \mathcal{F}$  dans l'équation B.66). Pour déterminer ce que devrait être la dynamique isotopique provenant de l'implémentation d'IsoDyn, l'équation sans seuil est utilisée en réduisant le pas de temps jusqu'à obtenir la dynamique d'incorporation isotopique propre à un individu avec *i*) une forte croissance (utilisation des premiers âges), *ii*) la valeur isotopique du régime alimentaire constante et *iii*) la valeur isotopique initiale différente de celle de son régime alimentaire. Le pas de temps choisi est de  $10^{-4}$  an (Figure B.1).

La valeur initiale correspond à celle des larves de poisson utilisée dans les forçages ( $\delta^{15}N(t=0)=12.89\text{‰}$ ) et la valeur du bol alimentaire correspond à la valeur du premier groupe LTL ( $\delta^{15}N_{diet}=4.84\text{‰}$ ).

La valeur de 1‰ est fixée comme point de départ à partir de l'équation avec seuil, puisque  $\Delta\delta^{15}N_{max}$  peut être calculé pour le premier pas de temps à partir des paramètres initiaux de l'espèce choisie (ici la sole) comme suivant :  $\Delta\delta^{15}N_{max} = W(0)^{(b-1)/b} * (r_G(0) * (\delta^{15}N_{diet} - \delta^{15}N(0) + TDF_i) = -0.89\text{‰}$ , cette valeur est arrondie à l'entier supérieur. Puis les valeurs de 10 et 100 sont testées pour trouver l'ordre de grandeur et enfin les valeurs intermédiaires, jusqu'à obtenir la meilleure (Figure B.1).

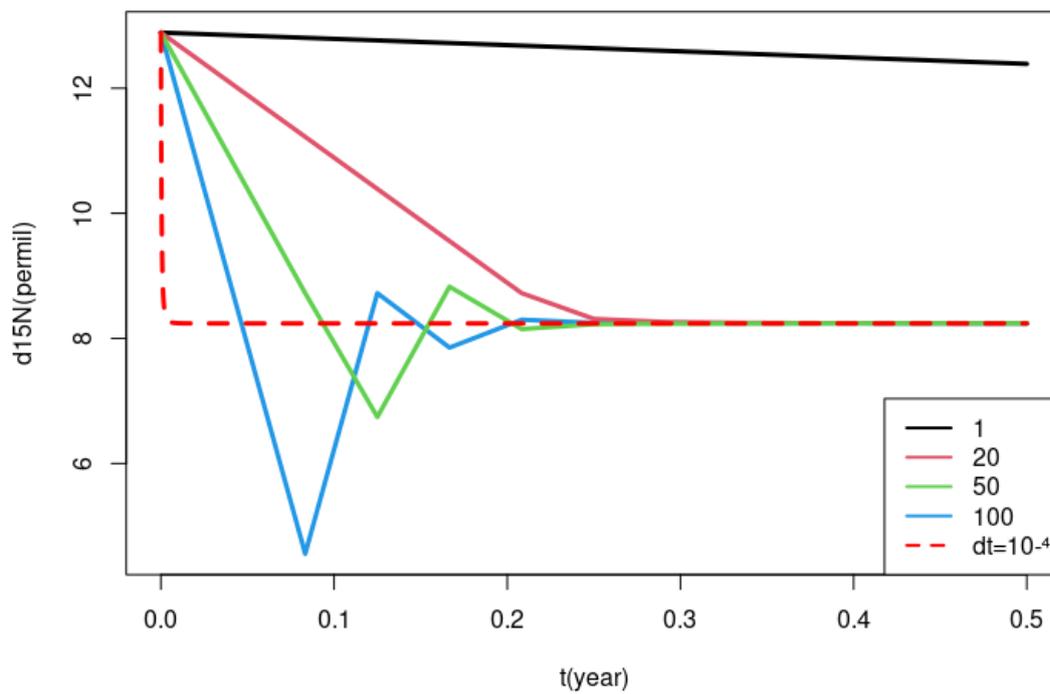


FIGURE B.1 – Dynamique isotopique de la sole avant âge seuil, avec efficacité de prédation maximale, pour un pas de temps  $10^{-4}$  an sans seuil d'intégration numérique, et avec les valeurs des seuils testés qui sont 1, 10, 100, 50 et 20‰/dt.

Le seuil retenu est 20.

La valeur de l'incrément isotopique maximal est fixé à 20 ‰ pour un pas de temps OSMOSE, pour le carbone et l'azote.

## **B.4 S3-chapitre 3**

**Annexe (S.3) :** Dynamique spatiale des biomasses des LTLs, exemple des Diatomées

Ces cartes correspondent aux distributions spatiales des biomasses en tonnes par cellule de mer des groupes de bas niveaux trophiques pélagiques (ici, seul le groupe des Diatomées est présenté). Les biomasses sont issues du modèle biogéochimique ECO-MARS3D pour la Manche orientale. Ce sont les forçages du modèle OSMOSE et ces cartes illustrent la variation saisonnière de la disponibilité des proies.

## **B.5 S4-chapitre 3**

**Annexe (S.4) :** Les courbes de  $W$  et  $\lambda$  moyens pour les autres espèces HTL modélisées sont présentées ici.

Courbes du poids en gramme et taux de renouvellement isotopique par jour. Ces variables sont des moyennes par espèce pour les cohortes sélectionnées pour chaque espèce.

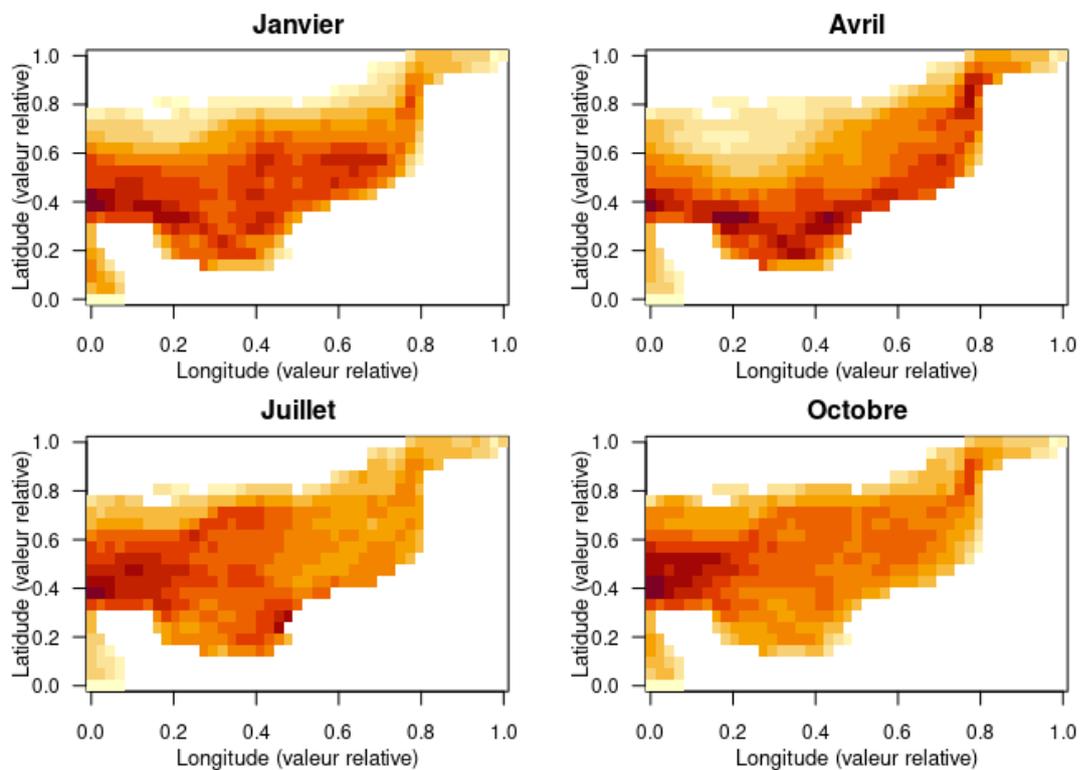


FIGURE B.2 – Exemple de la distribution spatiale des diatomées en fonction de la longitude en ordonnée et la latitude en abscisse en échelle relative, pour quatre mois de l’année (janvier, avril, juillet et octobre) d’une année type.

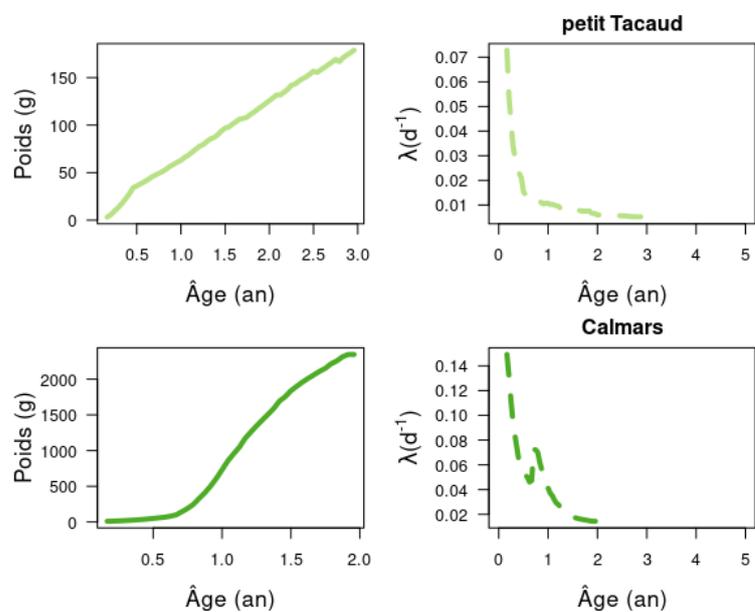


FIGURE B.3 – Poids en gramme (à gauche) et taux de renouvellement isotopique par jour (à droite), pour les espèces indiquées sur la droite (une couleur par espèce).

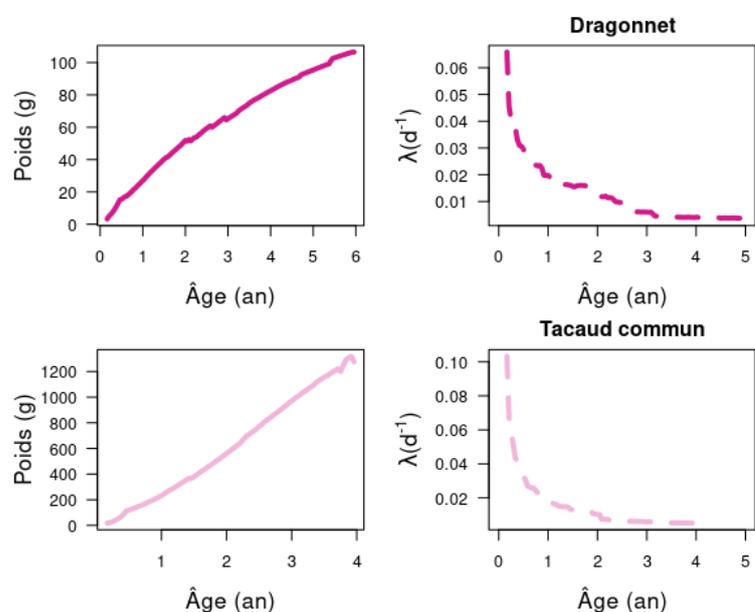


FIGURE B.4 – Poids en gramme (à gauche) et taux de renouvellement isotopique par jour (à droite), pour les espèces indiquées sur la droite (une couleur par espèce).

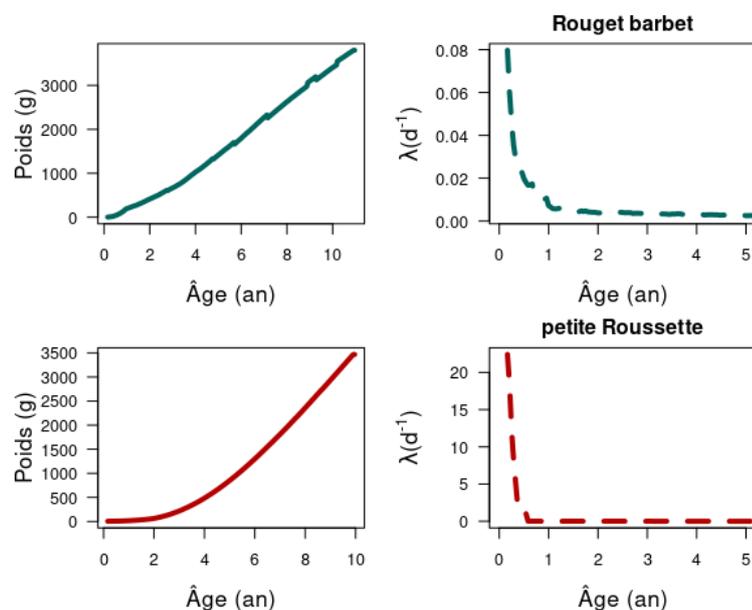


FIGURE B.5 – Poids en gramme (à gauche) et taux de renouvellement isotopique par jour (à droite), pour les espèces indiquées sur la droite (une couleur par espèce).

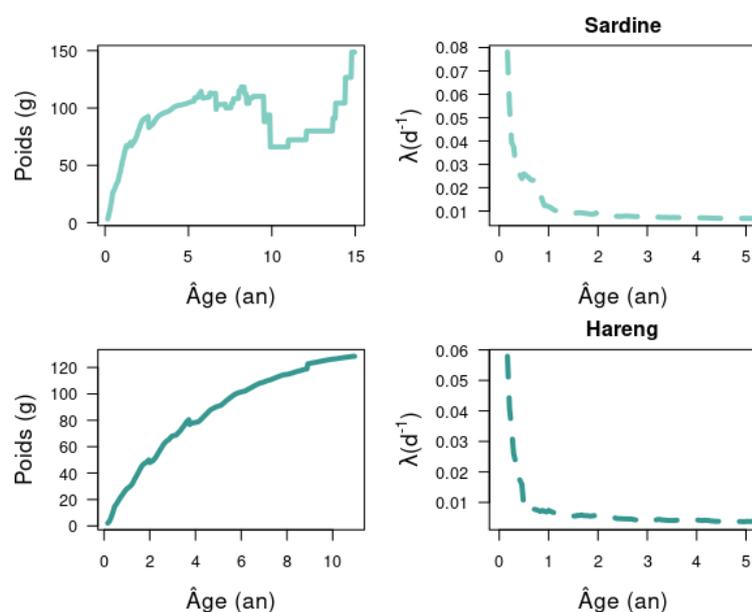


FIGURE B.6 – Poids en gramme (à gauche) et taux de renouvellement isotopique par jour (à droite), pour les espèces indiquées sur la droite (une couleur par espèce).

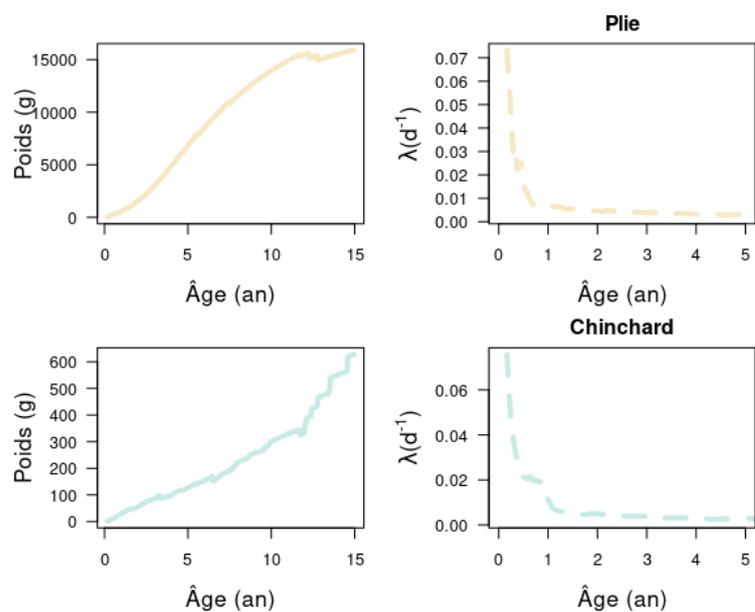


FIGURE B.7 – Poids en gramme (à gauche) et taux de renouvellement isotopique par jour (à droite), pour les espèces indiquées sur la droite (une couleur par espèce).

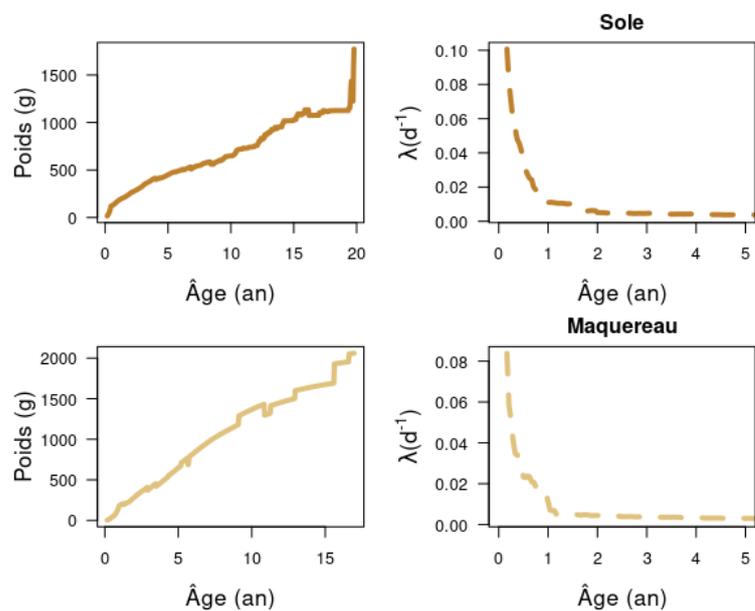


FIGURE B.8 – Poids en gramme (à gauche) et taux de renouvellement isotopique par jour (à droite), pour les espèces indiquées sur la droite (une couleur par espèce).

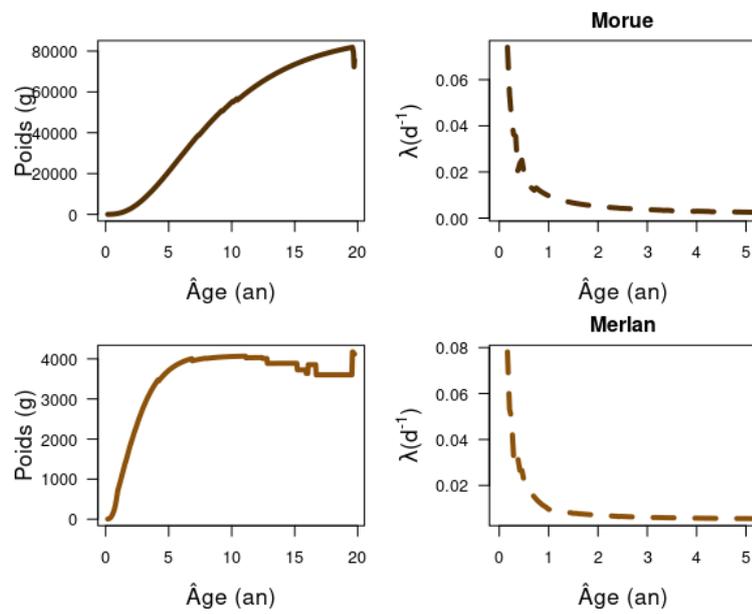


FIGURE B.9 – Poids en gramme (à gauche) et taux de renouvellement isotopique par jour (à droite), pour les espèces indiquées sur la droite (une couleur par espèce).





## Résumé

L'impact des changements globaux sur les écosystèmes marins est sans précédent. Dans un souci de préservation des écosystèmes, les métriques trophiques servent d'indicateurs de leur fonctionnement. Les interactions trophiques sont aisément déduites des isotopes stables par méthode d'inférence. Cependant, les inférences isotopiques reposent sur l'hypothèse d'équilibre isotopique. Ce travail de thèse vise à mettre en évidence la nécessité de s'affranchir de cette hypothèse, en rendant les modèles isotopiques dynamiques ; grâce au taux de renouvellement isotopique. La démarche développée a été de construire un cadre de travail mécaniste via un modèle dynamique, pour créer une expérience virtuelle qui nous permette de tester les inférences. Tout d'abord, l'élaboration d'un modèle de mélange dynamique a permis d'améliorer les estimations du régime alimentaire à l'échelle individuelle, qui étaient biaisées de 50 % avec une approche statique instantanée. Ce biais diminuait à 15 % à partir du moment où  $\lambda$  a été pris en compte, avec une approche statique intégratrice des valeurs isotopiques. Pour une estimation non biaisée et dynamique, l'application du modèle de mélange dynamique est requise, avec une estimation précise et dynamique de  $\lambda$ . Puis, l'implémentation de la dynamique isotopique aux modèles écosystémiques a permis de confirmer à l'échelle de la communauté, que l'azote reflétait de manière satisfaisante la structure moyenne du réseau trophique dans un cas de prédation opportuniste. Toutefois, la différence d'un niveau trophique a été observée pour certains top-prédateurs, entre les estimations par les matrices de régime alimentaire et celles par l'azote. L'intégration des mécanismes de la dynamique isotopique dans les inférences est une avancée majeure, puisqu'elle modifie notre vision des interactions trophiques dans les écosystèmes marins.

**Mots clés :** isotopes stables, écologie trophique, modélisation dynamique, taux de renouvellement, facteur de discrimination, échelles biologiques

---

## USING A MECHANISTIC FRAMEWORK TO IMPROVE THE STABLE ISOTOPE-BASED TOOLS IN TROPHIC ECOLOGY

### Abstract

The impact of global change on marine ecosystems is unprecedented. In order to preserve ecosystems, trophic metrics are used as indicators of their functioning. Trophic interactions are easily deduced from stable isotopes by inference. However, isotopic inferences are based on the assumption of isotopic equilibrium. This PhD thesis work aims to highlight the need to overcome this assumption by developing dynamic isotope models, thanks to the isotope turnover rate. The approach developed was to build a mechanistic framework via a dynamic model, to create a virtual experiment that allows us to assess the inferences. First, the development of a dynamic mixing model improved the individual diet estimates, which have been biased by 50 % with a static snapshot approach. This bias in diet estimates decreased to 15 % once  $\lambda$  has been taken into account, with a static approach integrating isotopic values. For an unbiased and dynamic estimation, the application of the dynamic mixing model is required with an accurate and dynamic estimation of  $\lambda$ . Secondly, the implementation of isotope dynamics to ecosystem models allowed to confirm at the community level, that nitrogen well reflected the average food web structure in a case of opportunistic predation. However, the difference of one trophic level was observed for some top predators, between the estimates by diet matrices and those by nitrogen. The integration of isotope dynamics mechanisms into inferences is a major advance, since it modifies our insight into of trophic interactions in marine ecosystems.

**Keywords:** stable isotopes, trophic ecology, dynamic modelling, turnover rate, discrimination factor, biological levels

---