

**Effets ingénieurs auto- et allogénique de l'espèce invasive
Crepidula fornicata (Linnaeus, 1758) sur la diversité structurelle et
fonctionnelle des habitats benthiques colonisés de la rade de Brest**

Vincent Vallée



Responsables du stage :

Antoine Carlier et Thibault Androuin

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes deux encadrants Antoine Carlier et Thibault Androuin. Merci de m'avoir fait confiance pour ce stage. J'ai non seulement pu faire un travail très intéressant mais j'ai aussi passé de très bons moments avec vous. Merci Thibault pour ton aide à la détermination et à tous les niveaux. Merci Antoine pour tes corrections jusque dans les moindres détails. Merci beaucoup à vous deux pour votre réactivité et vos conseils pour la rédaction du rapport et notamment vers la fin quand le timing devenait serré !

Merci à toute l'équipe du LEBCO et à son responsable, Philippe Cugier, pour l'accueil et la place réservée au sein du labo. Je remercie Claire Chevalier pour son aide à la détermination de certaines espèces et ses éclairages dans la construction de la base de données fonctionnelle. Merci également à Stan Dubois pour ses conseils sur le choix des traits biologiques et pour sa fameuse adresse qui propose du cochon nourri à la fraise, ce n'est pas des tarifs étudiants mais on peut quand même se faire plaisir de temps en temps ! Merci également à Aline Blanchet-Aurigny pour ses informations sur les traits de vie des ophiures et son aide à la détermination. Merci à Céline Cordier et Pierre Bodenes pour leur aide pour la cartographie. Merci aussi à l'équipage de l'Albert Lucas pour l'échantillonnage et à Jean Do Gaffet pour avoir trié une grande partie des prélèvements.

Merci à Lise Bacouillard, ma collègue de bureau et de paillasse pour avoir partagé les nombreuses émissions de la tête au carré pendant la digestion. Merci à Nikos Alexandridis pour sa version grecque du « Am Stram Gram » qui donne : « A beba blom, tou kithe blom, a beba blom tou kithe blom, blim blom », il me suffit d'y repenser pour rire ! Et malgré tout ce qu'on peut dire sur les grecs, tu as toujours été là quand j'avais besoin d'un euro. Merci aussi à Auriane Jones de m'avoir sortie de l'embuscade de la Saint Patrick. Même si le piège s'est refermé bien vite sur moi, tu es venu me rechercher pour me sortir de là ! Je remercie aussi Youenn Jézéquel pour sa playlist « pourrie » et par avance pour me montrer (juste) un petit coin à homards avant que je parte ! Après Arcachon, et pour la seconde année consécutive, je pense aussi à remercier notre ami Pierre Ramond qui m'a aussi aidé pour ce travail et notre précieux Julien Richirt qui a fait l'effort de traverser la France pour venir jusqu'à Brest et nous présenter son travail, entre autres.

Il me reste encore un peu de place alors j'en profite pour remercier encore une fois Thibault. J'ai été très content de participer à ta thèse. Je garderai de très bons souvenirs de tes apparitions en espadrilles, en short de bain rose, avec un casque de chantier ou tout simplement en faisant l'arroseur automatique pour me faire peur ! Bon courage avec les crépidules ! À moins d'avoir une excuse en béton, je serai là sans faute dans deux ans pour voir les résultats.

À défaut d'avoir une copine à remercier pour son « soutien infailible dans les moments les plus difficiles de la rédaction », je remercie mon colocataire Yoann pour m'avoir supporté pendant ces 6 mois passés à Brest. Même si tu es parti dans le grenier pour rédiger tranquillement pendant la dernière semaine c'était une super coloc' !

Bonne lecture !

Table des matières

1 - Introduction	1
2 - Matériel et méthodes	4
2.1 - Site d'étude	4
2.2 - Échantillonnage et traitement des prélèvements	5
2.3 - Analyse des données	5
2.3.1 - <i>Composition du jeu de données</i>	5
2.3.2 - <i>La diversité structurelle</i>	6
2.3.3 - <i>La diversité fonctionnelle</i>	6
3 - Résultats	9
3.1 - La diversité structurelle	9
3.1.1 - <i>La structuration des communautés</i>	9
3.1.2 - <i>La diversité des communautés</i>	11
3.2 - La diversité fonctionnelle	13
3.2.1 - <i>La formation des groupes fonctionnels</i>	13
3.2.2 - <i>La composition des groupes fonctionnels</i>	15
3.2.3 - <i>L'évolution des groupes fonctionnels</i>	17
4 – Discussion	19
5 - Bibliographie	25
6 - Annexe	33

1 - Introduction

Les invasions biologiques, volontaires ou accidentelles, se sont brusquement accrues au cours du XX^{ème} siècle en raison du développement des échanges et du commerce international (Brown & Sax, 2004). Après la destruction et la fragmentation des habitats, les introductions d'espèces animales et végétales sont actuellement reconnues comme la deuxième cause de perte de la biodiversité à l'échelle mondiale (Wilcove et al., 1998 ; Mack et al., 2000). Une espèce introduite dite 'invasive' ou 'envahissante' a un effet perturbateur et peut entraîner des modifications profondes sur le milieu récepteur (Mc Cann, 2000). Toutes les espèces introduites ne deviennent pas envahissantes, certaines prolifèrent sans avoir d'effet remarquable sur leur environnement tandis que la grande majorité ne s'adapte pas à leur nouveau milieu (Williamson & Fitter, 1996). Les espèces introduites en milieu marin et notamment côtier sont relativement nombreuses en raison de la capacité de dispersion des phases larvaires et des multiples vecteurs d'introductions (Bax et al., 2003).

La crépidule

Originaire de la côte Est d'Amérique du Nord (Marteil, 1963), *Crepidula fornicata* (Linnaeus, 1758) est un mollusque marin connu pour son caractère ubiquiste et considéré comme une espèce invasive en Europe (Blanchard, 1995). Contrairement à la majorité des gastéropodes, qui sont brouteurs ou prédateurs, la crépidule est un suspensivore qui se nourrit de matière en suspension. C'est une espèce hermaphrodite protandre et grégaire qui se caractérise notamment par la formation de chaînes d'individus empilés les uns sur les autres (Richard et al., 2006). Son introduction en Europe a été provoquée par plusieurs vagues depuis la fin du XIX^{ème} siècle. La première est très certainement liée aux transferts de naissains d'huîtres américaines *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) dans les années 1870 au sud de l'Angleterre (Mc Millan, 1938 ; Utting & Spencer, 1992). On observe aujourd'hui la crépidule sur toute la côte Atlantique européenne, de la Norvège à la péninsule ibérique en passant par les îles britanniques. On la retrouve jusqu'en Turquie, bien que sa distribution soit moindre sur les côtes méditerranéennes où elle reste limitée au bassin ouest (Blanchard, 2009).

Dans la rade de Brest, l'espèce est signalée pour la première fois en 1949 (Cole, 1952). Dès lors, l'abondance n'a cessé d'augmenter atteignant localement des densités de 1000 ind.m⁻² dans les années 1970 (Coum, 1979) et plus de 2000 ind.m⁻² dans les années 1990 (Chauvaud et al., 2000 ; Thouzeau et al., 2000). Cette dynamique a ainsi produit une biomasse totale de 127 000 tonnes (poids frais) dans la rade de Brest en 2000 (Guérin, 2004). Les raisons de cette expansion sont relativement bien connues et multiples. La crépidule est une espèce euryèce avec une grande tolérance aux variations des conditions environnementales. De plus, elle présente une grande fécondité, des faibles mortalités des premiers stades benthiques, un hermaphroditisme protandre, des larves pélagiques incubées et une longévité estimée à 10 ans (Le Gall, 1981 ; Richard et al., 2006). Enfin, l'absence de régulation par des prédateurs et les nombreuses activités de dragage facilitent son expansion (de Montaudouin et al., 2001 ; Guérin, 2004).

Néanmoins, il semble qu'une nouvelle dynamique soit à l'œuvre dans la rade de Brest depuis quelques années. L'originalité du site, comparé à d'autres où la crépidule est toujours en expansion (Saint Briec, Baie du Mont Saint Michel), est le déclin du stock de crépidules (Carlier, comm. pers.). Alors que de fortes densités et biomasses de crépidules sont toujours observables dans le nord de la rade, le gisement est en forte régression dans le sud, et notamment dans la baie de Roscanvel et dans l'embouchure de l'Aulne autrefois caractérisées par une intense prolifération (Guérin, 2004).

Une espèce ingénieur

La crépidule est également une espèce dite « ingénieur ». Le concept d'espèce ingénieur définit des organismes qui agissent sur leur environnement en influençant directement ou indirectement la disponibilité des ressources et/ou capable de modifier, maintenir ou créer des habitats pour la communauté (Jones et al., 1994). Du fait de ses fortes densités et de son comportement grégaire, la crépidule modifie son environnement *via* deux types d'ingénieries définies par Jones et al., (1994), l'ingénierie allogénique et autogénique. L'ingénierie allogénique concerne la capacité d'une espèce à transformer du matériel biotique ou abiotique d'un état physique à un autre. Par son mode d'alimentation suspensivore, son activité de filtration intense et non sélective, et sa production de fèces et de pseudo-fèces (Manac'h, 1995), la crépidule accentue le couplage benthopélagique. Le caractère allogénique tient à cet envasement progressif entraînant une modification du substrat (granulométrie, nature, texture, stabilité, oxygénation) et un enrichissement en matière organique du milieu (Ehrhold et al., 1998 ; Thouzeau et al., 2000). L'ingénierie autogénique concerne la capacité d'une espèce à modifier son environnement par sa propre structure physique. La matrice coquillière formé par les bancs de crépidules (mortes et vivantes) engendre une structure tridimensionnelle complexe et une modification de l'hydrodynamisme au niveau de la couche limite de fond (Moulin et al., 2007). Les habitats entièrement colonisés par la crépidule peuvent former de véritables tapis coquilliers homogènes (Sauriau et al., 1997). Au-delà de son caractère envahissant, la crépidule modifie donc les paramètres hydro-sédimentaires de son environnement en créant un substrat complexe avec l'apparition de potentielles nouvelles niches écologiques (Thouzeau et al., 2000). L'hétérogénéité due à la présence de substrat dur (ingénierie autogénique des coquilles) et de sédiments fins (ingénierie allogénique avec l'envasement) est susceptible d'abriter une faune à la fois endogée et épigée augmentant potentiellement l'abondance et la richesse spécifique à l'échelle locale (Barnes et al., 1973 ; Reynaud, 2013). Cependant, ces effets restent encore à caractériser dans différents contextes écologiques, car certains auteurs n'observent pas d'effet significatif sur la diversité structurelle macrozoobenthique (de Montaudouin et al., 1999 ; de Montaudouin & Sauriau, 1999). Au contraire, à plus large échelle, les tapis de crépidules pourraient tendre à une homogénéisation du milieu et une monotonisation des communautés (de Montaudouin & Sauriau, 1999).

L'approche fonctionnelle

Les perturbations anthropiques et naturelles croissantes conduisant à une perte globale de biodiversité ont accentué l'attention portée sur les rôles fonctionnels des espèces (Díaz & Cabido, 2001 ; Hewitt et al., 2008 ; Schleuter et al., 2010) et sur les relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (Loreau et al., 2001 ; Petchey & Gaston, 2002). L'utilisation seule de la diversité structurelle (DS), qui se focalise uniquement sur l'identité taxonomique des espèces, n'est certainement pas suffisante pour appréhender la complexité des liens entre les espèces et les processus écologiques d'un écosystème (Mouillot et al., 2006 ; Warwick & Somerfield, 2008). La diversité fonctionnelle (DF) est définie comme la distribution des fonctions biologiques d'une espèce ou d'un groupe d'espèces (Hooper et al., 2005). L'approche fonctionnelle définit les espèces comme fonctions d'un écosystème (Wright et al., 2006) et considère que leurs rôles fonctionnels sont déterminés par leurs traits biologiques (Naeem et al., 1999). La DF peut être évaluée par l'analyse des traits biologiques - Biological Traits Analysis (BTA) - (Statzner et al., 1994 ; Resh et al., 1994)

comme étant des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques des organismes qui influencent directement ou indirectement les processus écologiques (Bremner, 2005). Ainsi, l'étude de la DF, comme analyse complémentaire de la DS, permet d'avoir une approche plus intégrée pour décrire les relations complexes au sein d'un écosystème car la plupart des processus écologiques relèvent plus de la DF que de la DS (Nyström, 2006). Une bonne estimation de la DF dépend donc principalement du choix des traits biologiques pour relier la composition d'un peuplement aux processus écologiques qu'il assure (Hooper et al., 2005). L'analyse de la DF via les traits biologiques a ainsi été utilisée pour évaluer les effets de plusieurs types de perturbations anthropiques sur les écosystèmes marins benthiques et notamment l'enrichissement en matière organique (Marchini et al., 2008 ; Villnas et al., 2011), l'eutrophisation (Paganelli et al., 2012; Mistri et al., 2000), la modification des habitats (Cooper et al., 2008; Hewitt et al., 2008) ou encore la pêche aux engins traînants (De Juan et al., 2009 ; Muntadas et al., 2016). Cette approche a aussi été employée pour définir des actions de gestion des milieux côtiers comme l'encadrement du chalutage de fond (Bremner, 2008) ou la mise en place d'aires marines protégées (Jimenez et al., 2015). La BTA est une méthode novatrice et relativement simple à mettre en place pour expliquer des processus écologiques difficilement appréhendables avec d'autres méthodes (Bremner, 2005). À ce jour, très peu d'études se sont intéressées aux changements de DF d'une communauté colonisée par une espèce invasive (Michelan et al., 2010). Bien que de nombreux travaux se soient concentrés sur les effets de la crépidule sur la structuration des peuplements benthiques colonisés, aucune étude ne fait état de son effet sur la DF à l'échelle de la communauté.

L'objectif de ce travail est de mieux comprendre et décrire le rôle ingénieur de la crépidule dans la structuration des communautés benthiques colonisées dans la rade de Brest. Pour cela, cette étude se propose d'analyser conjointement l'impact de la crépidule sur la diversité structurelle et fonctionnelle des habitats colonisés et de tenter de distinguer ses effets ingénieur auto- et allogénique. Ces changements ont été étudiés en fonction d'un gradient de biomasse de crépidule et de débris coquilliers (crépidules mortes). La DS a été évaluée en prenant en compte plusieurs indices de diversité et la DF a été appréhendée par une analyse des traits biologiques (BTA) de la macrofaune benthiques et par l'identification de groupes fonctionnels.

2 - Matériel et méthodes

2.1 - Site d'étude

La rade de Brest (48°19'N, 4°25'W [figure 1]) est une baie semi-fermée de 180 km² reliée à l'ouest avec la mer d'Iroise par un goulet large de 1,8 km et d'une profondeur maximale de 50 m. Son marnage est d'environ 8 m et sa profondeur moyenne de 5 m (Guérin, 2004). La rade constitue un milieu d'échanges permanent entre les apports océaniques et continentaux. Les fleuves de l'Aulne et de l'Elorn (figure 1) sont responsables respectivement de 70% et 15% des apports totaux annuels en eau douce de la rade. Cependant, l'influence marine est dominante même en fond de baie (Mortillaro et al., 2014). Chaque cycle de marée permet un échange moyen de près d'un tiers de son volume d'eau (Trodec et Le Goff, 1997) et les forts courants qui s'exercent permettent de limiter la stratification de la colonne d'eau et de maintenir son homogénéisation (Guérin, 2004).

La rade de Brest est constituée d'une mosaïque d'habitats dont deux sont majoritaires, à savoir les bancs de maërl et les bancs de crépidules représentant respectivement 30% (Grall, 2002) et 50% (Chauvaud, 2000) de la surface de la rade (données basées sur des prélèvements). La récente cartographie effectuée au sonar dans le cadre du programme REBENT RADE fait néanmoins état d'un recouvrement de l'ordre de 15% pour les bancs de crépidules. La différence s'explique en partie par la dynamique de déclin observée dans le bassin sud mais aussi certainement par les méthodes d'estimation utilisées qui diffèrent (prélèvements vs imagerie sonar).

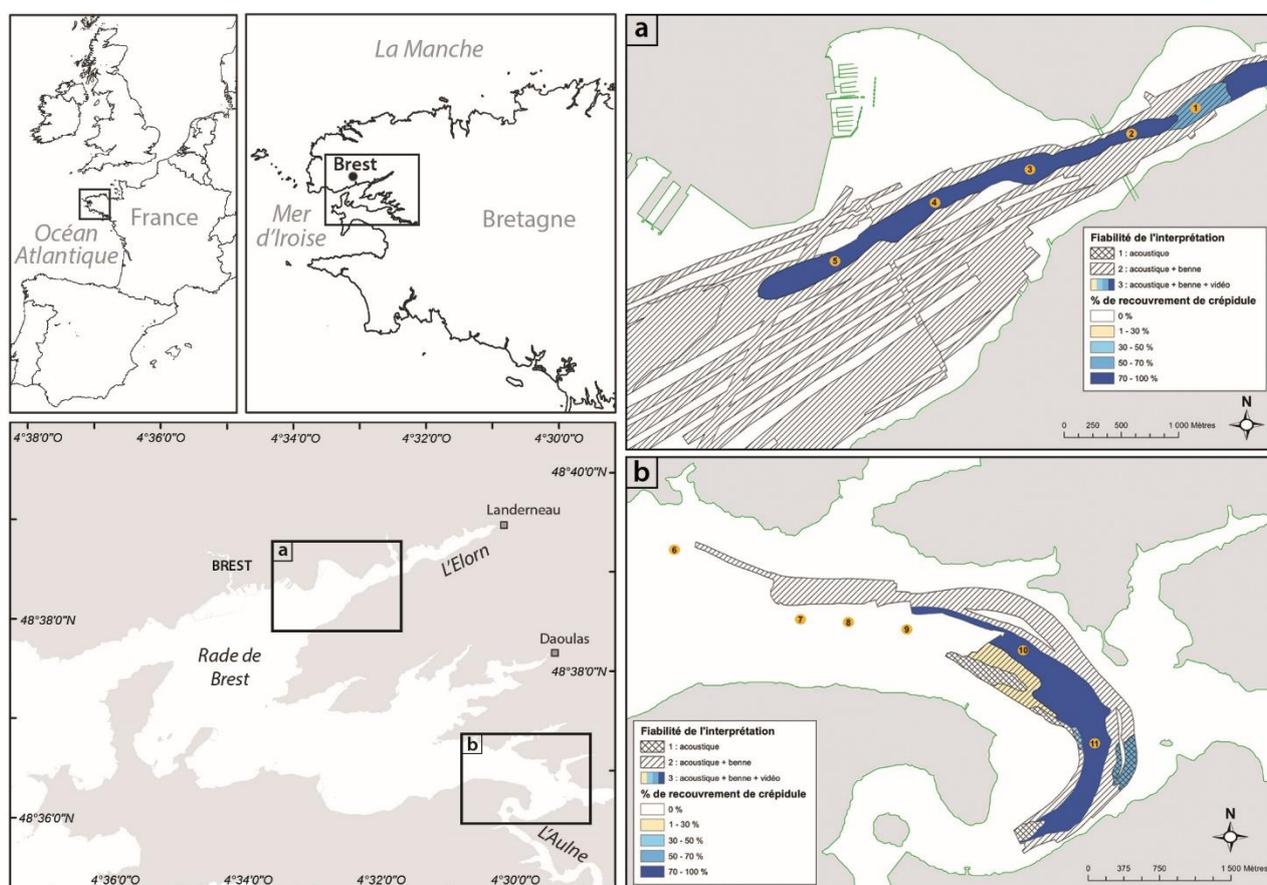


Figure 1 : Localisation des deux secteurs et des stations d'échantillonnage (numérotées de 1 à 11). **a.** Prolongement du chenal de l'Elorn avec les stations 1 à 5. **b.** Prolongement du chenal de l'Aulne avec les stations 6 à 11. Données issues du programme EC2CO « EVOCREP ».

2.2 - Échantillonnage et traitement des prélèvements

Les prélèvements ont été réalisés les 17 et 18 février 2014, à bord du navire de station *Albert Lucas*, sur les habitats vaseux de la rade de Brest plus ou moins colonisés par la crépidule. Sur la base de données acquises en 2013 concernant la distribution spatiale et l'abondance de la crépidule dans la rade de Brest (imagerie acoustique, vidéos HD et prélèvements quantitatifs des projets REBENT RADE et EVOCREP), des secteurs présentant des densités de crépidules mortes et vivantes contrastées ont été sélectionnés. Des prélèvements de macrofaune benthique ont été effectués à l'aide d'une benne Smith-McIntyre ($0,1 \text{ m}^2$) sur 11 stations (à raison de 3 réplicats par station), dont les profondeurs étaient comprises entre 6 et 16 m et réparties dans deux secteurs de la rade. Les stations 1 à 5 correspondent au prolongement du chenal de l'Elorn (figure 1.a.), tandis que les stations 6 à 11 correspondent au prolongement du chenal de l'Aulne (figure 1.b.). Chaque prélèvement a été tamisé sur une maille de 2 mm, fixé au formaldéhyde 3 %, puis conservé dans l'alcool (70°). Lors du tri, les crépidules « vivantes » (pleines) et « mortes » (vides) ont été dénombrées et pesées (poids frais avec coquille). Les analyses de cette étude ont portées sur l'endofaune et l'épifaune vagile qui représentent la faune majoritaire. Les faunes endobiontes et épibiontes n'ont pu être traitées compte-tenu du temps imparti pour ce travail. Les individus ont été identifiés au plus bas rang taxonomique possible, le plus souvent l'espèce, à l'aide des ouvrages taxonomiques de référence accompagnés des révisions bibliographiques actualisées.

La nature du fond est un facteur majeur dans la structuration des communautés benthiques (Dutertre et al., 2013). La carte de la nature des fonds actualisée de la rade de Brest n'était pas disponible avant l'échantillonnage et il s'avère que nos stations n'appartenaient pas toutes au même habitat. Afin de travailler sur une unité sédimentaire homogène pour s'affranchir au maximum du facteur édaphique et de n'avoir potentiellement plus que la crépidule comme élément structurant dominant, une sélection de stations post-échantillonnage a été réalisée. Seules les stations situées sur l'habitat de 'vase sablo-graveleuse' défini par la carte de la nature des fonds de la rade de Brest (Grégoire et al., 2016) ont été retenues. Ainsi les stations 1 et 6 ont été écartées et l'analyse a portée sur les 9 stations restantes (2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11).

2.3 - Analyse des données

2.3.1 - Composition du jeu de données

Les espèces rares, c'est-à-dire représentées par un individu dans un réplicat (singleton) ou deux individus dans deux réplicats (doubleton), représentent 94 taxons soit 48% des 195 taxons identifiés. Bien que rares, ces espèces sont susceptibles de jouer un rôle important dans le fonctionnement d'un écosystème et de représenter une fraction significative d'un groupe fonctionnel (Leitão et al., 2016). Le fait de ne pas prendre en compte ces espèces pourrait diminuer la richesse fonctionnelle des communautés (Jain et al., 2014 ; Mouillot et al., 2013). Ainsi, les espèces rares ont été conservées pour les analyses de diversité structurelle et fonctionnelle.

La biomasse de crépidules et le poids des coquilles de crépidules (exprimés en $g.0,1 \text{ m}^2$) ont été préférés à l'abondance comme facteurs explicatifs pour décrire d'éventuels changements dans la structuration des peuplements. Ce choix se justifie par le fait que certains secteurs présentent de fortes proportions de crépidules juvéniles qui peuvent biaiser les interprétations. De plus, la biomasse d'une

espèce reflète mieux son importance dans le fonctionnement d'un écosystème que son abondance. La considération d'un gradient de biomasse semble donc plus légitime pour expliquer le rôle ingénieur de la crépidule car plus représentatif de la place qu'occupe cette espèce au sein de son habitat.

Dans cette étude, il a été décidé de ne pas regrouper les répliquats par station afin de les traiter indépendamment les uns des autres. La variabilité intra-station parfois observée permet de gagner de l'information sur les gradients ce qui peut être intéressant pour détecter plus finement des seuils de réponse. Toutes les analyses présentées dans cette étude ont été réalisées avec des matrices d'abondances dont la crépidule a été exclue et considérée comme un paramètre environnemental.

2.3.2 - La diversité structurelle

Un positionnement multidimensionnel (nMDS - non-metric Multi Dimensional Scaling) basé sur une matrice de similarité utilisant la distance de Bray-Curtis, elle-même issue des données d'abondances transformées en $\log(x+1)$, a été utilisé pour projeter la variabilité inter-répliquats sur un plan à deux dimensions. Une analyse de groupement (CLUSTER) couplée à un test du profil des similarités (SIMPROF) avec un seuil de significativité de 1%, ont été appliqués pour regrouper les groupes significativement similaires du point de vue de leur composition faunistique. Afin de déterminer les relations entre les variables environnementales disponibles et la composition faunistique des répliquats, une analyse de redondance dbRDA a été réalisée. Les variables environnementales considérées sont la biomasse de crépidules (crépidules vivantes), le poids des coquilles (crépidules mortes) et le poids total de crépidules (poids des crépidules vivantes et des crépidules mortes). Les taxons responsables de la similarité des groupes identifiés par le test SIMPROF ont été déterminés avec une analyse de similarité par pourcentage (SIMPER). Ces analyses multivariées ont été réalisées avec PRIMER v6 et PERMANOVA + (Clarke & Gorley, 2006).

La diversité des communautés a également été décrite en mesurant la richesse spécifique notée S (nombre d'espèce), l'indice de diversité de Shannon (Shannon & Weaver, 1963) noté H' (log base 2), l'indice d'équitabilité de Pielou noté J' (Pielou, 1966) et l'abondance des individus noté N. Les valeurs de ces indices ont été testées avec le modèle de régression linéaire le long des gradients de biomasse de crépidules, de poids des coquilles et de poids total de crépidules.

2.3.3 - La diversité fonctionnelle

L'approche fonctionnelle a été réalisée par l'analyse des traits biologiques (BTA) proposée par Statzner et al., (1994). Le choix des traits biologiques est une étape importante dans l'approche fonctionnelle. Il est nécessaire d'identifier en amont les processus clés de l'écosystème auquel on s'intéresse pour définir judicieusement les traits les plus appropriés à notre problématique (Bremner, 2008). Bien que certaines études utilisent des traits morphologiques (Bremner et al., 2006 ; Paganelli et al., 2012), ces caractéristiques sont trop souvent reliées à la classification taxonomique et susceptibles de fausser l'approche fonctionnelle (Rigolet et al., 2014). Une longue liste de traits biologiques n'est pas nécessairement synonyme de précision et de robustesse dans l'analyse. Au contraire, et *a fortiori* en écologie benthique, la méconnaissance de certains traits biologiques peut amener à considérer ceux-ci comme constants au sein d'un même genre ou d'une même famille. Ces approximations pourraient tendre à la convergence avec les indices de diversité taxonomique (Dubois, 2013). Il est donc plus judicieux de limiter le nombre de traits et de les adapter à la problématique posée (Paganelli, 2012).

Pour cette étude, 8 traits biologiques ont été sélectionnés et renseignés (tableau 1) sur (1) le groupe trophique pour avoir des informations sur l'utilisation et la disponibilité des ressources, (2) le comportement (le type de mouvement, son habitat et sa capacité de bioturbation) afin de connaître leurs activités de déplacement, leurs manières d'occuper leur environnement et de remanier le sédiments et (3) le cycle de vie (la taille des individus, la longévité et le mode de reproduction) car ces traits traduisent la dynamique de la production secondaire (Cusson & Bourget, 2005) et la quantité de matière organique et d'énergie produit par la communauté. Comme il s'avère pertinent dans le cadre de cette étude, l'indice AMBI (AZTI's Marine Biotic Index, Borja & Muxika, 2005) a été retenu parmi les traits pour qualifier le degré de tolérance des taxons à un enrichissement en matière organique.

Tableau 1 : Traits biologiques et modalités sélectionnés pour la BTA

N°	Traits	N°	Modalités
1	Groupe trophique	1	Suspensivore..... <i>ff</i>
		2	Carnivore-omnivore..... <i>co</i>
		3	Dépositivore de surface..... <i>sdf</i>
		4	Dépositivore de sub-surface..... <i>ssdf</i>
		5	Brouleur..... <i>grz</i>
2	Mouvement	1	Nageur..... <i>swm</i>
		2	Fouisseur..... <i>brw</i>
		3	Rampeur..... <i>crw</i>
		4	Marcheur..... <i>wlk</i>
		5	Aucun..... <i>none</i>
3	Habitat	1	Tube..... <i>tdw</i>
		2	Terrier..... <i>bdw</i>
		3	Libre..... <i>free</i>
4	Bioturbation	1	Bt1..... <i>bt1</i>
		2	Bt2..... <i>bt2</i>
		3	Bt3..... <i>bt3</i>
		4	Bt4..... <i>bt4</i>
		5	Bt5..... <i>bt5</i>
5	Taille individuelle (cm)	1	Très petit [0-1]..... <i>vsm</i>
		2	Petit]1-2]..... <i>sm</i>
		3	Moyen]2-4]..... <i>med</i>
		4	Grand >4..... <i>lrg</i>
6	Longévité (année)	1	Annuelle [0-1]..... <i>an</i>
		2	Courte]1-2]..... <i>sh</i>
		3	Moyenne]2-5]..... <i>mid</i>
		4	Longue >5..... <i>lng</i>
7	Reproduction	1	Asexuée..... <i>asex</i>
		2	Directe..... <i>dir</i>
		3	Indirecte..... <i>ind</i>
8	AMBI	1	Sensible I..... <i>i</i>
		2	Indifférent II..... <i>ii</i>
		3	Tolérant III..... <i>iii</i>
		4	Opportuniste de second ordre IV... <i>iv</i>
		5	Opportuniste de premier ordre V.... <i>v</i>

Les 8 traits ont été décomposés en 34 modalités (tableau 1). Par exemple, le ‘groupe trophique’ a été décomposé en 5 modalités : ‘suspensivore’, ‘carnivore-omnivore’, ‘déposivore de surface’, ‘déposivore de sub-surface’ et ‘brouteur’. Les modalités de chaque trait biologique ont été choisies de manière à être adaptées à la problématique posée. Pour le trait ‘bioturbation’, Bt1 correspond à un potentiel de bioturbation très faible et Bt5 à un potentiel de bioturbation très fort (Queiros et al., 2013). Pour qualifier les traits de chaque taxon, plusieurs méthodes de renseignement sont possibles. L’information a ici été codée avec la méthode du « fuzzy coding » (Chevenet et al., 1994) en utilisant une notation sur une échelle de 0 à 3. Une note de 0 équivalant à une affinité nulle avec la modalité et une note de 3 équivalant à une affinité totale. Contrairement au « crisp coding » qui est un codage binaire, le « fuzzy coding » permet de pondérer le poids de certaines informations entre les modalités au sein d’un trait. Par exemple, pour le trait ‘groupe trophique’, il est possible d’attribuer la note de 3 à la modalité ‘suspensivore’ et une note de 0 aux autres modalités pour un taxon exclusivement suspensivore. Mais il est aussi possible d’attribuer la note de 2 à la modalité ‘suspensivore’ et la note de 1 à la modalité ‘déposivore de surface’ à un autre taxon dont le mode d’alimentation est mixte avec une dominance suspensivore. Cette méthode de codage permet de conserver une part de la variabilité inhérente à ces traits biologiques. Les informations ont été recueillies *via* des sources variées allant des manuels généraux aux articles scientifiques spécialisés. Des sites internet spécialisés (www.genustrait handbook.org.uk/ ; www.marlin.ac.uk/biotic/) et des bases de données déjà existantes ont également été consultés. Dans certains cas, des experts ont été sollicités (Comm. pers. Claire Chevalier et Stanislas Dubois). Lorsque l’information n’est pas disponible pour un trait donné, chaque modalité est alors codée par un 0 (représentant 6% d’information manquante dans cette étude), cela n’ayant pas d’influence sur le résultat de l’analyse (Chevenet et al., 1994).

Une matrice de 8 traits divisés en 34 modalités renseignées sur 195 taxons a ainsi été produite. Cette matrice a été traitée par une Fuzzy Correspondence Analysis (FCA) spécialement adaptée aux matrices « fuzzy coded » (Chevenet et al., 1994). En utilisant les résultats de cette analyse et la méthode de groupement de Ward (Ward, 1963) sur les distances euclidiennes (Usseglio-Polatera et al., 2000), il a été possible de définir des groupes fonctionnels homogènes comprenant des taxons avec des associations de traits biologiques similaires. Afin de présenter les profils biologiques des groupes fonctionnels identifiés, les fréquences des modalités de chaque trait a été calculée. Enfin, les évolutions des fréquences relatives des groupes fonctionnels ont été représentées en fonction du gradient de poids total de crépidules en utilisant la fonction gamLine. Les analyses ont été réalisées avec le logiciel libre R (R Development Core Team, 2008) et les packages ‘ade4’ (Thioulouse et al., 1997) et ‘car’ (Fox et al., 2011).

Durant l’élaboration de la matrice, il a été intéressant de noter que la taille maximum d’un taxon donné dans la littérature n’était pas toujours en accord avec la taille moyenne des individus observés dans les échantillons. Cependant toutes les études portant sur l’approche fonctionnelle des communautés benthiques marines et utilisant ce trait biologique se réfèrent à la taille maximum théorique des taxons. Afin de savoir si cette différence entre taille théorique et taille observée pouvait avoir dans notre cas un effet sur l’analyse fonctionnelle, le trait ‘taille individuelle’ a été renseigné de deux manières : sur la base des informations extraites de la littérature et sur les individus prélevés.

3 - Résultats

3.1 - La diversité structurelle

3.1.1 - La structuration des communautés

Les 5 groupes de réplicats similaires à 50% (A, B, C, D et E) qui ont été déterminés par le CLUSTER et le test SIMPROF sont représentés sur la nMDS (figure 2). Malgré un stress 2D plutôt élevé de 0,15, la représentation spatiale de la nMDS est acceptable et elle permet de distinguer clairement ces 5 groupes.

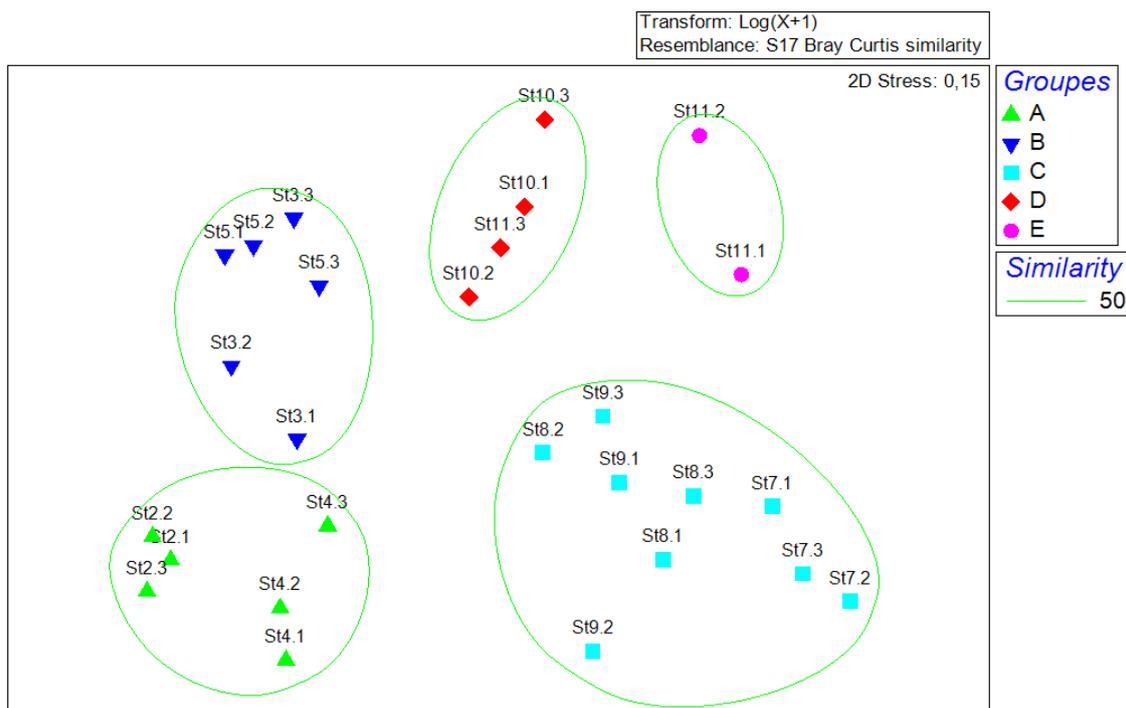


Figure 2 : Positionnement multidimensionnel (nMDS) des 27 réplicats. Les réplicats entourés représentent les 5 groupes similaires à 50 % déterminés par le CLUSTER et le test SIMPROF. Le codage « St2.1 » correspond à la station 2 et au réplicat 1.

La dbRDA (figure 3) illustre la distribution des réplicats en considérant les paramètres explicatifs disponibles à savoir : la biomasse de crépidules, le poids des coquilles et le poids total des crépidules. Les deux premiers axes de la représentation permettent d'expliquer 100% de la variation ajustée et 26,6% de la variation totale. Sur la figure 3, la taille des réplicats représente la biomasse de crépidules. La dbRDA suggère que le placement des réplicats est essentiellement guidé par le gradient de biomasse de crépidules qui permet de différencier deux grands groupes. Pour des valeurs négatives de l'axe 1, on retrouve les groupes C, D, et E caractérisés par des faibles biomasses de crépidules tandis que pour les valeurs positives de l'axe 1, on retrouve les groupes A et B caractérisés par des fortes biomasses de crépidules. Les moyennes des biomasses de crépidules pour les 5 groupes sont égales à 463 g pour le groupe A, 284 g pour le groupe B, 16 g pour le groupe C, 12 g pour le groupe D et 2g pour le groupe E et sont regroupées dans le tableau 4. Le SIMPER a été réalisé sur ces 5 groupes et les espèces responsables jusqu'à 30% des similarités entre les réplicats de chaque groupe ont été identifiées et sont présentées dans le tableau 2.

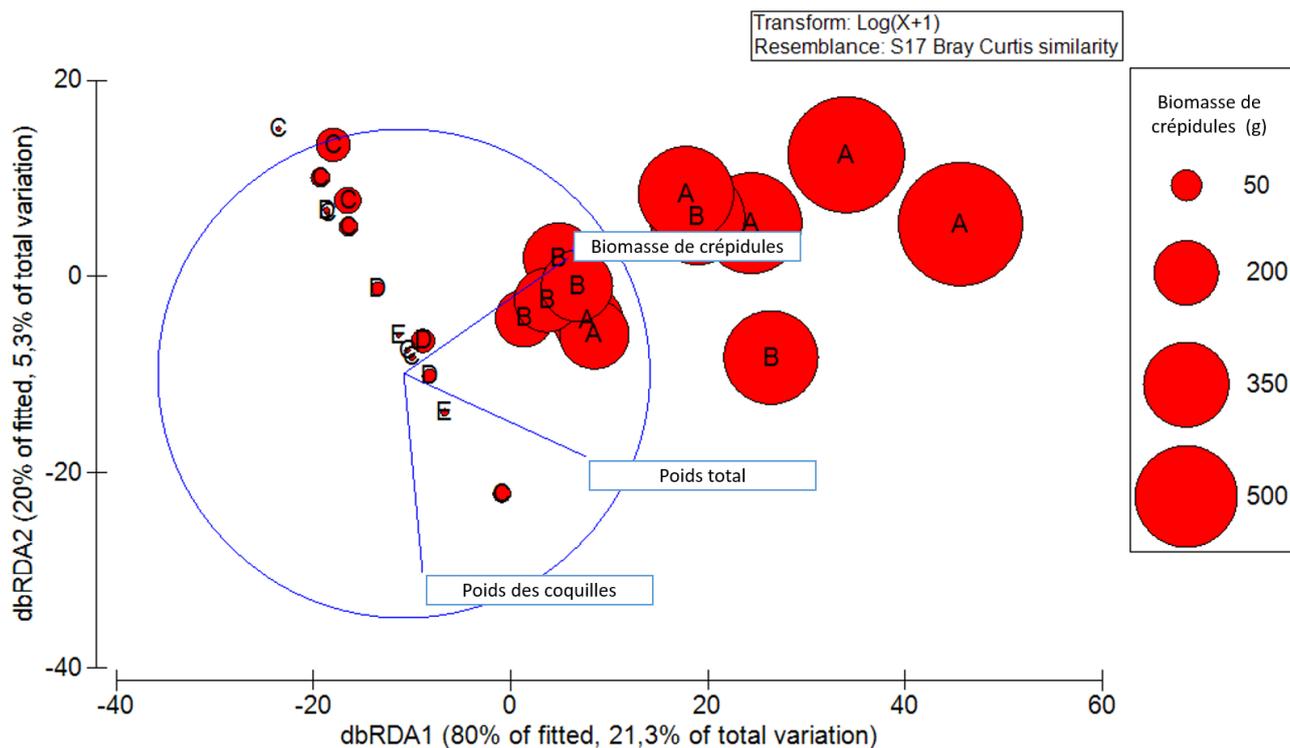


Figure 3 : Analyse de redondance (dbRDA) en considérant la biomasse de crépidules, le poids des coquilles et le poids total des crépidules comme variables explicatives. Ces variables sont exprimées en g.0,1 m².

Tableau 2 : Analyse de similarité par pourcentage (SIMPER) réalisée sur les 5 groupes identifiés par le CLUSTER et le SIMPROF. Le tableau présente les espèces responsables jusqu'à 30% des similarités entre les répliqués de chaque groupe.

Groupes	Espèces	Contribution %	Contrib. cumulée %
A	<i>Monticellina cf dorsobranchialis</i>	11,85	11,85
	<i>Notomastus latericeus</i>	8,17	20,01
	<i>Chaetozone gibber</i>	7,79	27,81
	<i>Calyptraea chinensis</i>	7,02	34,83
B	<i>Notomastus latericeus</i>	11,14	11,14
	<i>Pisidia longicornis</i>	10,78	21,92
	<i>Calyptraea chinensis</i>	10,18	32,11
C	<i>Lumbrineris cf cingulata</i>	8,72	8,72
	<i>Notomastus latericeus</i>	8,37	17,09
	<i>Terebellides stroemii</i>	6,91	24,00
	<i>Caulleriella alata</i>	6,11	30,11
D	<i>Pisidia longicornis</i>	10,49	10,49
	<i>Terebellides stroemii</i>	9,32	19,81
	<i>Notomastus latericeus</i>	8,70	28,51
	<i>Melinna palmata</i>	7,28	35,79
E	<i>Terebellides stroemii</i>	7,68	7,68
	<i>Leptochiton cancellatus</i>	6,74	14,42
	<i>Pisidia longicornis</i>	6,74	21,15
	<i>Paradoneis lyra</i>	6,24	27,39
	<i>Chaetozone gibber</i>	5,96	33,35

3.1.2 - La diversité des communautés

La richesse spécifique varie entre 29 (réplicats 5-1 et 10-3) et 59 taxons (réplicat 11-2), l'indice de Shannon varie entre 3,13 (réplicat 5-1) et 5,05 (réplicat 11-1), l'indice d'équitabilité de Pielou varie entre 0,64 (réplicat 3-3) et 0,91 (réplicat 7-1) et l'abondance des individus varie entre 90 (réplicat 8-1) et 363 individus.0,1m² (réplicat 3-3). Aucun effet significatif de la biomasse de crépidules, du poids de coquilles ou du poids total de crépidules n'a été observé sur la richesse spécifique. Une diminution significative de l'indice de Shannon H' en fonction du gradient croissant de biomasse de crépidules est notée (p-value < 0,05) (figure 4.a.). Cependant, H' n'est pas significativement différent en fonction du poids des coquilles et du poids total de crépidules. Les mêmes observations sont faites pour l'indice d'équitabilité de Pielou J' qui tend à diminuer avec le gradient de biomasse de crépidules (p-value < 0,05) (figure 4.b.) mais qui ne varie pas en fonction du poids des coquilles et du poids total de crépidules. L'abondance est significativement différente et tend à augmenter en fonction du gradient de biomasse de crépidules (p-value < 0,01) (figure 4.c.), du gradient de poids des coquilles (p-value < 0,05) (figure 4.d.) et du gradient de poids total de crépidules (p-value < 0,01). Le tableau 3 présente l'ensemble des valeurs du R² ajusté, de F et de la p-value pour les régressions linéaires testées et la figure 4 présente les régressions linéaires avec des tendances significatives. Le tableau 4 regroupe les valeurs moyennes et les écarts types des paramètres considérés pour la dbRDA et des indices de diversité pour les 5 groupes identifiés (A, B, C, D et E).

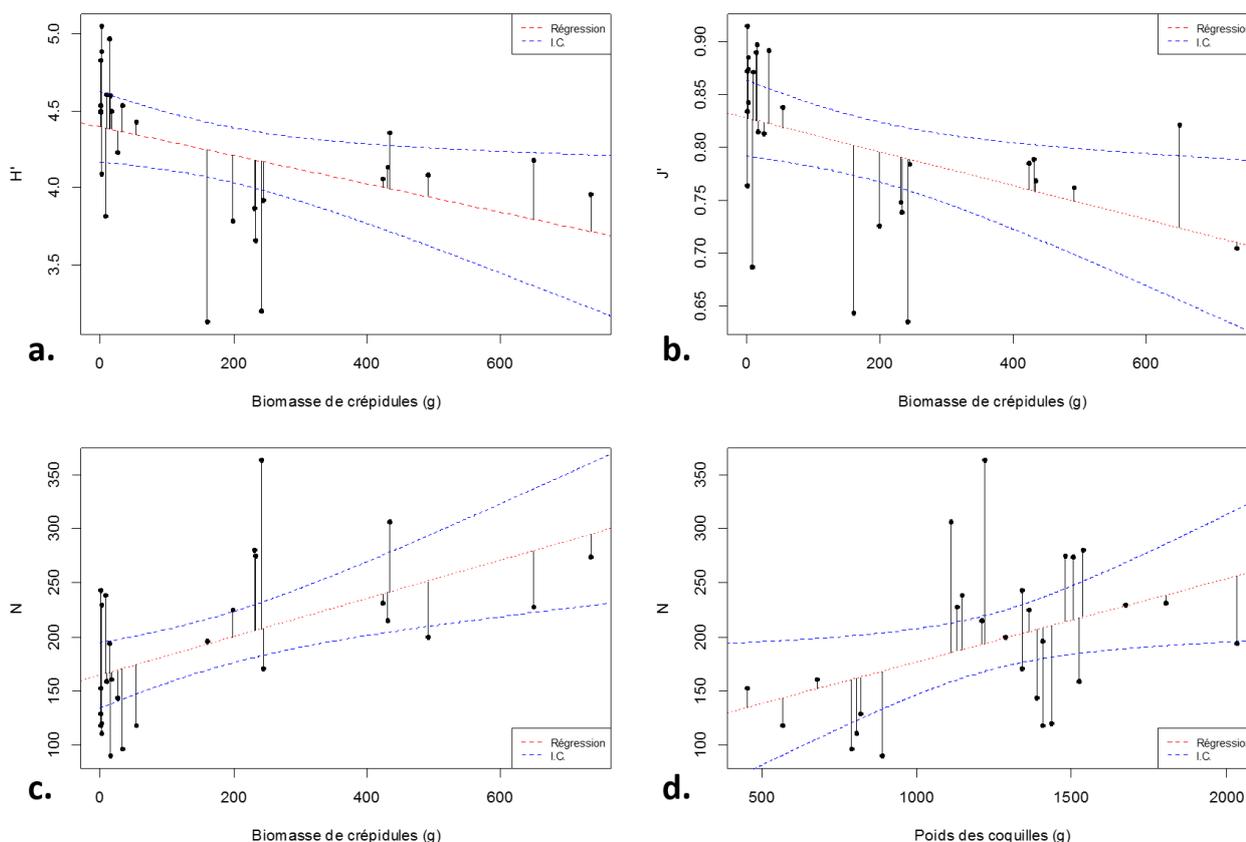


Figure 4 : Régressions linéaires illustrant les tendances significativement différentes le long des gradients considérés. Les pointillés rouges correspondent aux régressions linéaires et les pointillés bleus aux intervalles de confiance à un seuil de 95% **a.** Régression entre H' et la biomasse de crépidules. **b.** Régression entre J' et la biomasse de crépidules. **c.** et **d.** Régressions entre N et respectivement la biomasse de crépidules et le poids des coquilles. Les biomasses et les poids sont exprimés en g.0,1 m².

Tableau 3 : Valeurs du R² ajusté, de F et de la p-value pour les régressions linéaires testées.

	Crépidules	R² ajusté	F	p-value
Richesse spécifique S	Vivantes	-0,03354	0,1563	0,696
	Mortes	-0,005767	0,8509	0,3651
	Totales	-0,02803	0,291	0,5943
Shannon H'	Vivantes	0,1425	5,319	<0,05
	Mortes	-0,03875	0,0302	0,8634
	Totales	0,1023	1,269	0,2707
Pielou J'	Vivantes	0,1708	6,355	<0,05
	Mortes	-0,01709	0,5631	0,46
	Totales	0,0692	2,933	0,09917
Abondance N	Vivantes	0,2818	11,2	<0,01
	Mortes	0,1401	5,235	<0,05
	Totales	0,3151	12,96	<0,01

Tableau 4 : Valeurs moyennes et écarts types des paramètres explicatifs de la dbRDA et des indices de diversité S, H', J' et N pour les groupes identifiés par le CLUSTER et le test SIMPROF. Les biomasses et les poids sont exprimés en g,0,1m².

Groupes	Biomasse de crépidules	Poids des coquilles	Poids total des crépidules	S	H'	J'	N
A	463,0 ±	1341,7 ±	1804,7 ±	40,3 ±	4,0 ±	0,76 ±	260,5 ±
	190,4	175,8	211,2	7,5	0,20	0,035	35,5
B	284,6 ±	1390,7 ±	1674,2 ±	34,2 ±	3,7 ±	0,73 ±	233,5 ±
	105,9	198,7	253,3	3,1	0,40	0,066	61,2
C	15,7 ±	1007,4 ±	1023,1 ±	40,7 ±	4,6 ±	0,87 ±	131,1 ±
	17,0	483,6	478,6	4,8	0,19	0,032	31,0
D	11,6 ±	1215,2 ±	1226,8 ±	38,0 ±	4,2 ±	0,80 ±	163,3 ±
	9,0	273,3	278,9	6,4	0,28	0,070	47,1
E	2,1 ±	1507,2 ±	1509,2 ±	57,0 ±	4,8 ±	0,82 ±	236,5 ±
	0,60	167,3	167,9	2,0	0,28	0,055	6,5

3.2 - La diversité fonctionnelle

3.2.1 - La formation des groupes fonctionnels

Dans un premier temps, les analyses fonctionnelles ont été conduites avec deux matrices identiques qui ne diffèrent que par le codage du trait ‘taille individuelle’ pour savoir si la considération de la taille maximum de la littérature ou de la taille moyenne des organismes observés pouvait avoir un effet dans l’analyse. Les résultats ne montrent aucune différence entre les deux matrices utilisées et ont ainsi été produits avec la taille maximum des taxons issue de la littérature.

Les deux premiers axes factoriels de la Fuzzy Correspondence Analysis (FCA) expliquent respectivement 14,2% et 11,5% de l’inertie totale des 8 traits biologiques (tableau 5). Les ratios de corrélations indiquent quels traits biologiques sont les mieux expliqués par les deux premiers axes factoriels de l’analyse. Les modalités des traits ‘groupe trophique’, ‘mouvement’, ‘habitat’, ‘bioturbation’ et ‘AMBI’ sont bien séparées le long de l’axe F1, avec des variances expliquées de 39 à 70%. Hormis pour le trait ‘habitat’, les variances expliquées le long de l’axe F2 sont également bien séparées pour ces mêmes traits. En revanche, les modalités des traits ‘taille individuelle’, ‘longévité’ et ‘reproduction’ sont mieux séparées le long des axes F3 et F4 (tableau 5).

Tableau 5 : Ratios de corrélations de chaque trait biologique et inerties expliquées le long des 4 premiers axes factoriels de la Fuzzy Correspondence Analysis (FCA).

	F1	F2	F3	F4
Groupe trophique	0.695	0.560	0.091	0.152
Mouvement	0.386	0.648	0.299	0.297
Habitat	0.478	0.192	0.013	0.009
Bioturbation	0.672	0.473	0.500	0.369
Taille individuelle	0.088	0.183	0.380	0.226
Longévité	0.048	0.106	0.236	0.248
Reproduction	0.189	0.003	0.309	0.021
AMBI	0.510	0.330	0.007	0.075
<i>Inertie</i>	14,2	11,5	8,5	6,5

Les valeurs négatives de l’axe F1 (figure 5.a.) permettent de caractériser plutôt des taxons carnivores-omnivores (co), rampeurs (crw), libres (free) avec un potentiel de bioturbation relativement élevé (bt4 et bt5) et indifférents (ii) ou tolérants (iii) aux perturbations. Les valeurs positives de l’axe F1 caractérisent plutôt des taxons vivant dans des terriers (bdw) et tubicoles (tdw), avec un potentiel de bioturbation faible (bt1 et bt2) ou moyen (bt3) et sensibles (i) ou opportunistes (iv et v). Les modalités autres que ‘carnivore-omnivore’ (co) pour le groupe trophique sont mieux différenciées le long de l’axe F2, avec des valeurs positives pour les déposivores de surface (sdf) et de sub-surface (ssdf) et des valeurs plutôt négatives pour les suspensivores (ff) et les brouteurs (grz). De la même manière, pour le mouvement, les modalités autres que ‘rampeur’ (crw) sont mieux différenciées le long de l’axe F2 avec des valeurs positives pour les fouisseurs (brw) et des valeurs négatives pour les nageurs (swm), marcheurs (wlk) et immobiles (none). Les valeurs négatives de l’axe F2 permettent d’isoler les taxons sensibles aux perturbations (i).

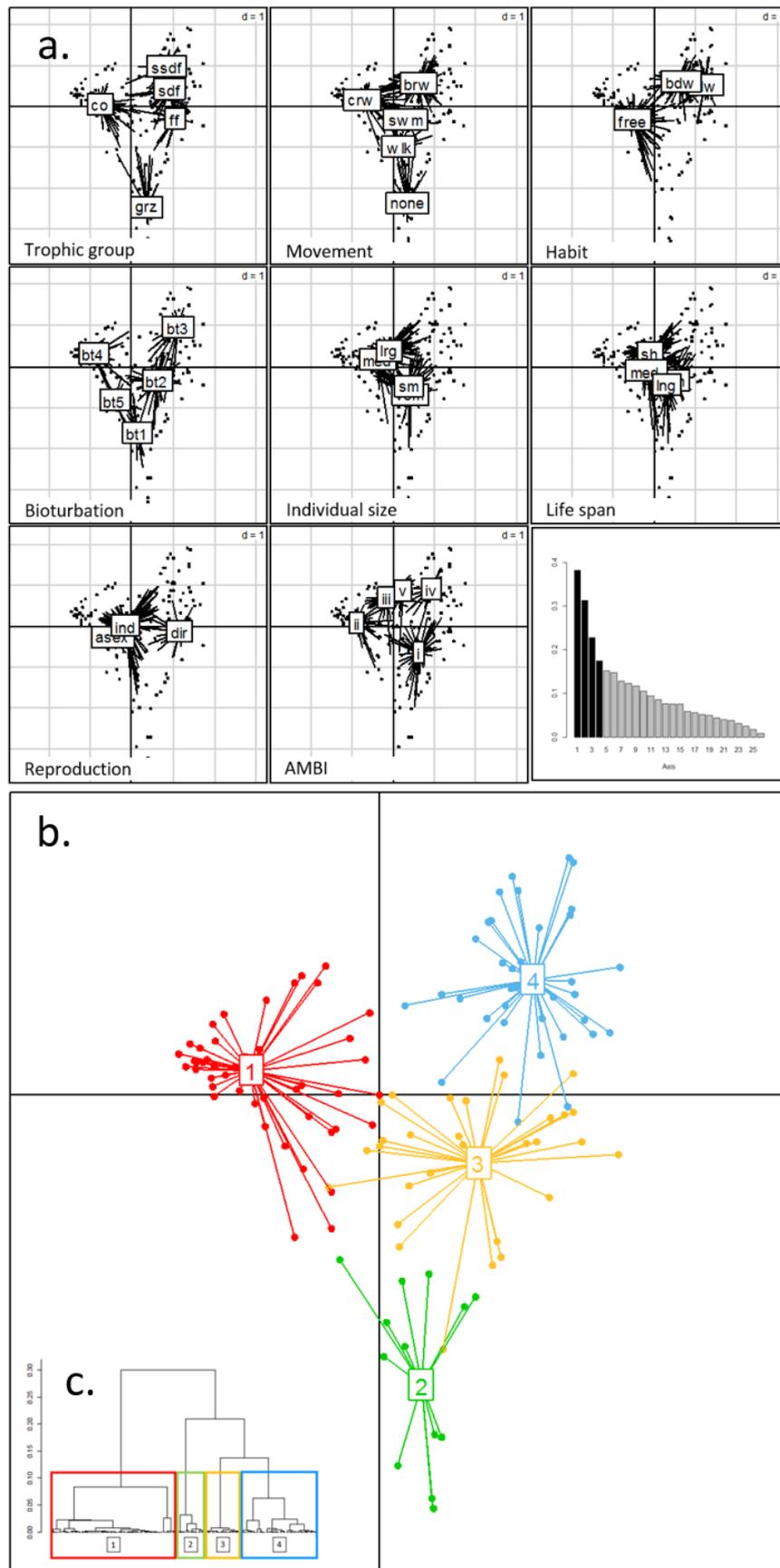


Figure 5 : **a.** Projections des taxons (points solides) et des modalités (encadrés) par trait biologique sur les deux premiers axes de l'analyse factorielle par la Fuzzy Correspondence Analysis (FCA) et histogramme des valeurs propres. **b.** Projection des taxons sur les deux premiers axes de l'analyse factorielle et formation des 4 groupes fonctionnels par la FCA. **c.** Dendrogramme de l'analyse de regroupement réalisée sur les résultats de la FCA.

3.2.2 - La composition des groupes fonctionnels

L'analyse de regroupement (figure 5.c.) réalisée sur les résultats de la FCA permet de différencier 4 groupes fonctionnels de taxons (figure 5.b.) présentant des associations de traits biologiques similaires. Ces groupes sont très bien séparés sur le plan factoriel F1-F2. Chaque groupe fonctionnel représente une association unique de traits biologiques. Par le calcul des fréquences des modalités pour chaque traits et pour chaque groupe, des profils biologiques peuvent être établis (figure 6). La composition faunistique de ces groupes est disponible dans la liste annexe.

Le groupe 1 est le groupe fonctionnel le plus représenté avec 92 taxons et le plus diversifié avec 7 embranchements différents. Il est majoritairement composé d'annélides polychètes et est caractérisé par des taxons carnivore-omnivore, libres et plutôt rampeurs. Les individus sont grands avec un potentiel de bioturbation élevé. Ils ont une longévité moyenne, un développement direct et sont majoritairement indifférents aux perturbations. Ce groupe est ainsi bien représenté par des Aphroditidae, des Phyllodocidae et des Eunicidae par exemple.

Au contraire, le groupe 2 est le moins représenté avec 17 taxons et le moins diversifié avec 2 embranchements. Il est essentiellement composé de mollusques. Il comprend surtout des organismes suspensivores et brouteurs. Les individus sont libres mais avec peu ou pas de mouvement, ils ont un potentiel de bioturbation faible, une taille variable, une longue durée de vie, un développement indirect et une grande sensibilité aux perturbations. Ce groupe est bien représenté par des gastéropodes, des bivalves et des polyplacophores.

Le groupe 3 est représenté par 40 taxons et 3 embranchements. Il est composé d'individus avec un régime trophique et un mode de déplacement variés. Leur potentiel de bioturbation est relativement faible, leur taille et leur longévité sont plutôt courtes et ils sont également sensibles aux perturbations. Ce groupe est le seul à présenter un nombre presque équivalent de taxons avec un mode de reproduction directe et indirecte. Il est en majorité composé par des arthropodes et plus particulièrement des amphipodes mais aussi par quelques échinodermes et polychètes.

Enfin, à l'image du groupe 1, le groupe fonctionnel 4 est en grande majorité représenté par des annélides polychètes. Il est représenté par 46 taxons et 3 embranchements. Ce groupe est essentiellement composé d'organismes déposivores de surface et de sub-surface et de quelques suspensivores. Les individus du groupe 4 sont majoritairement fouisseurs et vivent dans des terriers ou des tubes. Ils sont caractérisés par un potentiel de bioturbation moyen, une grande taille, une durée de vie moyenne et un développement indirect. Ce groupe est aussi bien composé d'organismes sensibles, tolérant et opportunistes. Ce groupe est bien représenté par des Cirratulidae, des Terebellidae et des Spionidae par exemple.

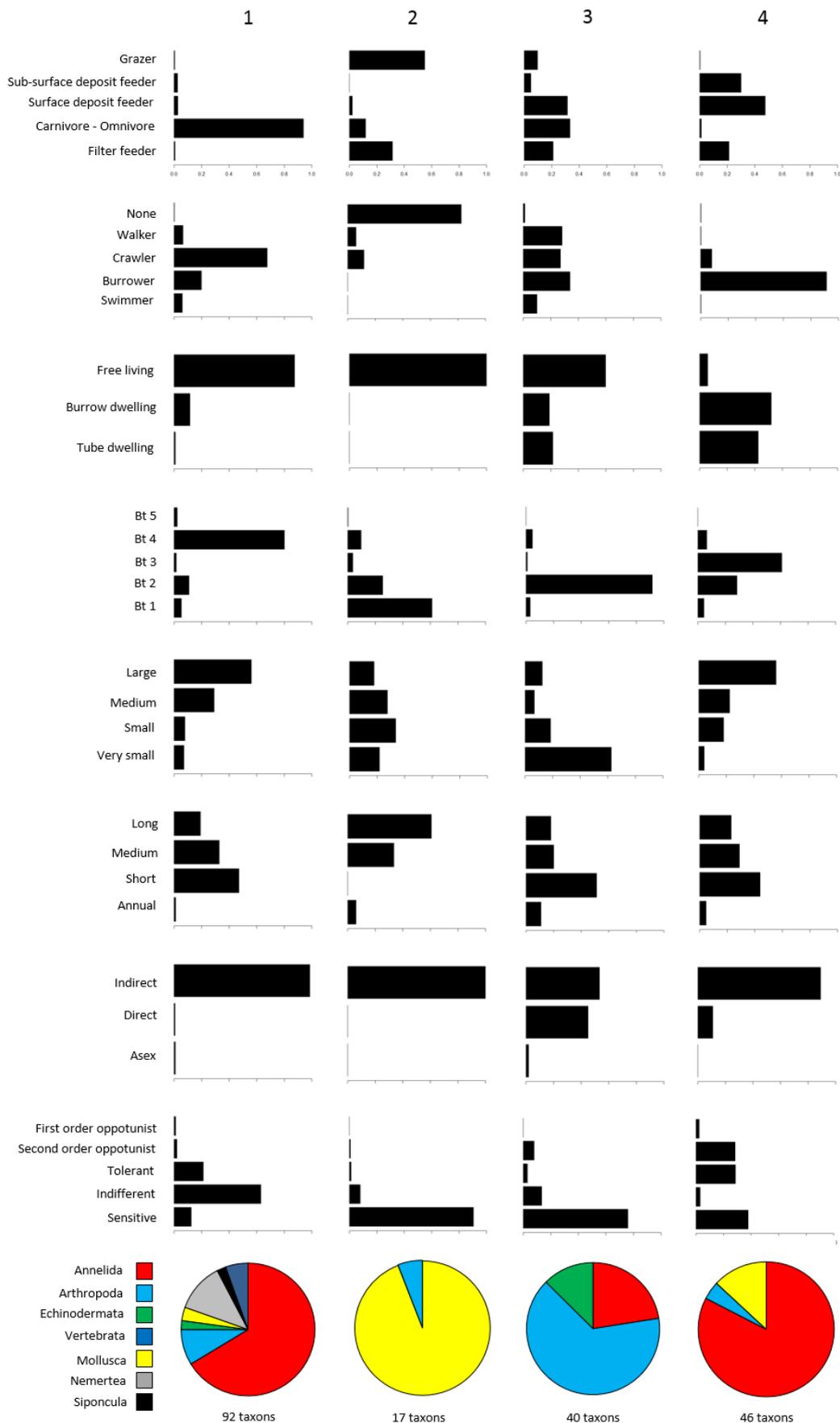


Figure 6 : Profils biologiques des 4 groupes fonctionnels (1, 2, 3 et 4) illustrant les fréquences des modalités pour chaque trait et les pourcentages des différents embranchements rencontrés.

3.2.3 - L'évolution des groupes fonctionnels

Les fréquences relatives des 4 groupes fonctionnels fluctuent de façon contrastée en fonction du gradient du poids total de crépidules (figure 7.a.). Afin de pouvoir estimer la part de la biomasse de crépidules, la figure 7.b. représente ce paramètre en fonction du même gradient de poids total de crépidules de la figure 7.a. De cette manière, les figures 7.a. et 7.b. peuvent être lues simultanément. Ainsi, l'évolution des groupes fonctionnels en fonction du gradient de poids total de crépidules peut être décomposée en deux phases.

La première phase peut être définie dans l'intervalle compris entre 500 et 1400 g.0,1 m² de crépidules totales. Cette phase 1 correspond à une augmentation du poids total de crépidules responsable à 98% par le poids des coquilles (figure 7.b.). Elle est caractérisée par une augmentation de l'hétérogénéité et de la complexité du fond dues aux coquilles de crépidules. Dans cet intervalle les fréquences relatives des groupes fonctionnels 1 et 4 ont tendance à diminuer tandis que celles des groupes 2 et 3 ont tendance à augmenter.

La seconde phase peut être définie dans l'intervalle compris entre 1400 et 2300 g.0,1 m² de crépidules totales. Cette phase 2 correspond toujours à une augmentation du poids total de crépidules. Cependant, l'hétérogénéité et la complexité du substrat ne sont plus seulement dues aux coquilles car cette phase est également caractérisée par une augmentation progressive de la biomasse de crépidules (figure 7.b.). Concomitamment, la tendance de la fréquence relative du groupe fonctionnel 1 semble se stabiliser tandis que celles des groupes fonctionnels 2, 3 et 4 tendent à s'inverser par rapport à la phase 1.

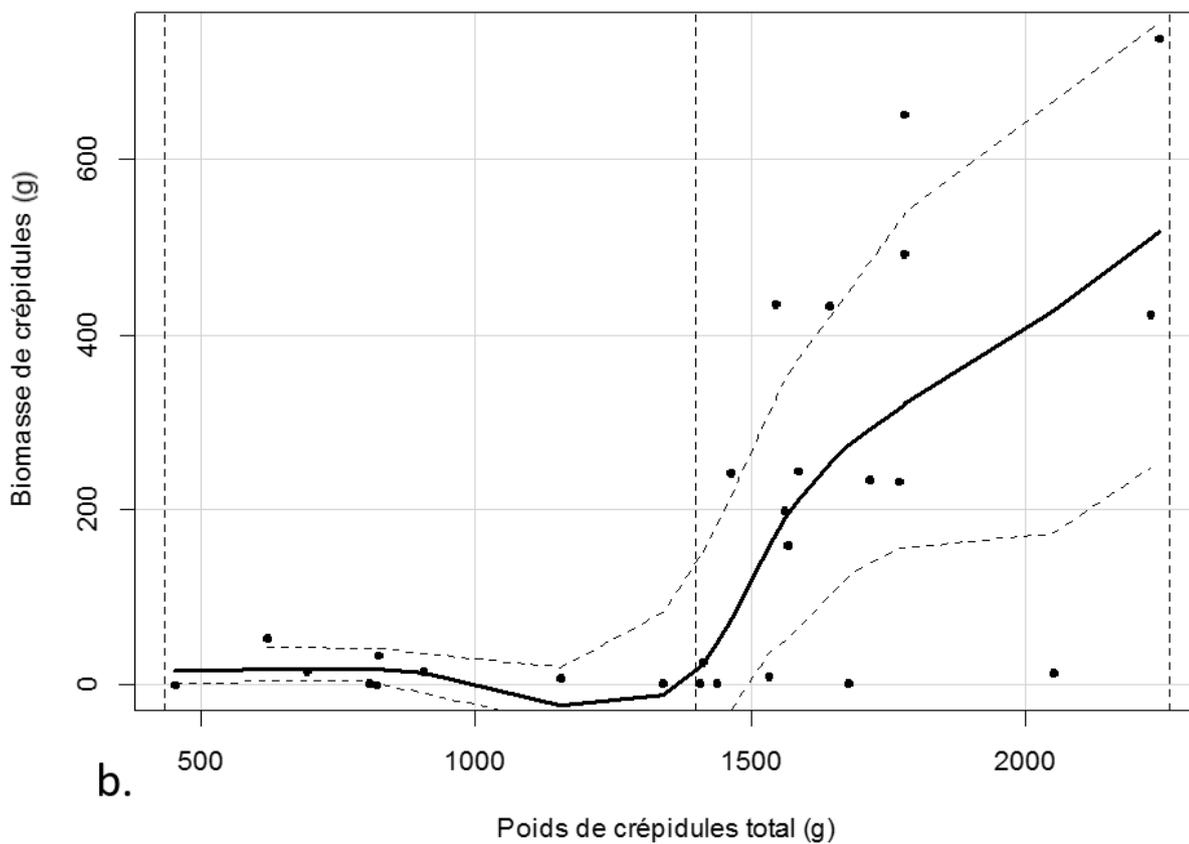
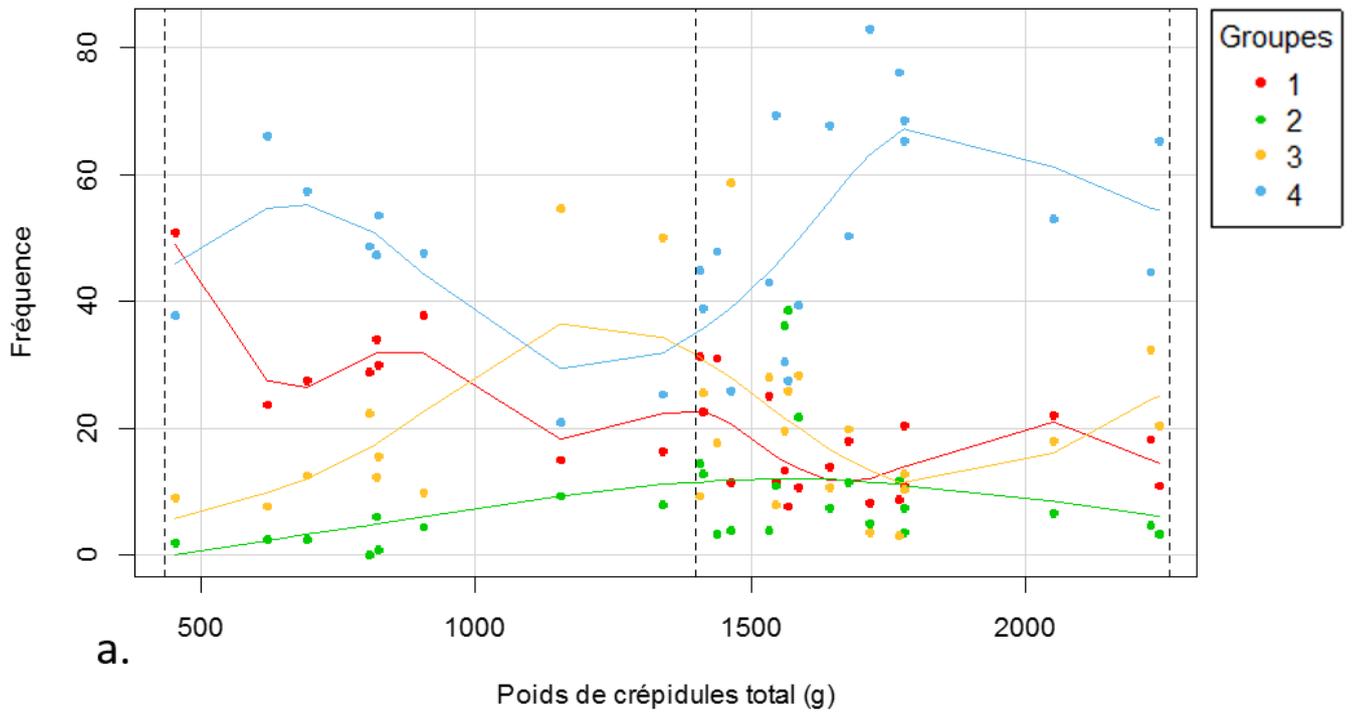


Figure 7 : **a.** Fréquences relatives des groupes fonctionnels en fonction du gradient de poids total de crépidules. **b.** Relation entre la biomasse de crépidules et le gradient de poids total de crépidules. Les traits en pointillés autour de la courbe représentent l'intervalle de confiance à un seuil de 95%. Sur **a.** et **b.**, les traits en pointillés verticaux matérialisent les phases 1 et 2. Les biomasses et les poids sont exprimés en g.0,1 m².

4 – Discussion

Le contexte

L'objectif de cette étude était de mieux comprendre le rôle ingénier de la crépidule dans la structuration et le fonctionnement des communautés benthiques colonisées. Pour cela, les analyses ont porté sur la diversité structurelle et fonctionnelle en tentant de discerner les effets ingénieurs auto- et allogénique de la crépidule sur les communautés associées à son habitat.

L'échantillonnage ayant été réalisé dans deux secteurs différents de la rade, il était nécessaire de s'assurer qu'ils étaient bien comparables du point de vue des facteurs environnementaux (autres que la crépidule) susceptibles d'influencer la structure et le fonctionnement des communautés benthiques. Des études ont clairement démontré un fort hydrodynamisme de la rade de Brest et une bonne homogénéisation de la colonne d'eau qui caractérisent son influence océanique même en fond de baie (Salomon & Breton, 1991 ; Mortillaro et al., 2014). Les deux secteurs se situent dans des chenaux présentant la même gamme de profondeur (entre 6 et 16 m) et ont un même substrat caractérisé par une granulométrie fine associée à des débris coquilliers (Grégoire et al., 2016) qui reflètent leur passé de colonisation marquée (Guérin, 2004). Bien que l'Aulne ait un débit 5 fois plus élevé que celui de l'Elorn, la matière organique d'origine terrestre n'influence pas la structuration du réseau trophique dans ces deux secteurs (Androuin, 2014). Ces observations préliminaires permettent d'autoriser la comparaison entre les deux zones d'échantillonnage en considérant la crépidule comme étant le principal facteur structurant des communautés benthiques.

La diversité structurelle

Les analyses multivariées illustrent que parmi les facteurs pris en compte, la biomasse de crépidules est le facteur le plus explicatif dans la formation des 5 groupes présentant 50% de similarité sur leur composition faunistique (figures 3). Bien que moins explicatif que la biomasse de crépidules, le poids des coquilles joue aussi un très rôle important dans la structuration des communautés benthiques. Les coquilles de mollusques sont des structures biogènes qui permettent la formation de nouvelles niches écologiques et qui structurent les assemblages benthiques (Gutierrez et al., 2003 ; Sandrini-Neto & da Cunha Lana, 2014). En effet, pour la crépidule, l'accumulation de vase entre la coquille et le septum multiplie les microhabitats au sein desquels de nombreuses espèces endobiontes peuvent s'installer (Reynaud, 2013). De plus, les coquilles fournissent un substrat dur pour la fixation des espèces épibiontes (Barnes, 1973).

Aucun effet significatif des trois paramètres, à savoir la biomasse des crépidules, le poids des coquilles et le poids total des crépidules, n'a été observé sur la richesse spécifique (tableau 3). En revanche, on note des augmentations significatives de l'abondance de la macrofaune associée aux crépidules pour les 3 paramètres. Cela traduit l'augmentation de l'hétérogénéité de l'habitat qui tend à augmenter sa capacité d'accueil (Bell et al., 1991 ; Beck et al., 2000). On observe également une diminution significative de l'indice de Shannon et de l'équitabilité de Piéluou en fonction du gradient croissant de biomasse de crépidules. Ces résultats traduisent des peuplements qui tendent à être dominés par une ou plusieurs espèces le long de ce gradient. En effet, on observe que les groupes A et B, caractérisés par les plus fortes biomasses de crépidules (tableau 4), sont dominés par des espèces telles que *Monticellina cf dorsobranchialis* (Cirratulidae) ou *Notomastus latericeus* (Capitellidae)

(tableau 2). Ces espèces, et les familles qu'elles représentent, sont caractéristiques des sédiments envasés avec un enrichissement en matière organique qui correspondent à la signature de la présence de crépidules vivantes.

Étant donné que dans le cadre de cette étude nous travaillons sur un même type d'habitat, les variations éventuelles des indices de diversité le long des gradients des 3 paramètres considérés sont donc plus fines que celles que l'on pourrait mettre en évidence si l'on comparait deux ou plusieurs habitats benthiques distincts. L'endofaune et l'épifaune sont majoritaires dans l'habitat à crépidules et représentent certainement la majeure partie de la réponse des communautés colonisées. Il sera néanmoins intéressant d'intégrer aux analyses les données des faunes endobiontes et épibiontes d'autant plus dans un environnement hétérogène avec de multiples microhabitats (Reynaud, 2013).

Sur des habitats sableux et vaseux de la baie de Marennes-Oléron, de Montaudouin et Sauriau (1999) ont étudié l'effet potentiel de la crépidule sur les communautés benthiques associées à leur habitat. Pour cela, les auteurs se sont basés sur la notion de présence / absence de l'espèce. Bien que la richesse spécifique, la biomasse et l'abondance de la macrofaune étaient systématiquement plus élevées en présence de crépidules, les différences non significatives ne permettaient pas de conclure à un effet majeur de l'espèce invasive sur ces indices de diversité. De la même manière, de Montaudouin et al., (1999) ne montrent pas d'effet significatif de la présence de la crépidule sur la macrofaune associée à son habitat dans le bassin d'Arcachon. Cependant, ces études étant toutes les deux basées sur la notion de présence / absence de l'espèce, il aurait été intéressant d'analyser ces résultats en prenant aussi en compte un gradient de biomasse de crépidules. Ces travaux ne prenaient en compte que les crépidules vivantes. Or, on l'a vu, la présence de coquilles de crépidules mortes est aussi un élément structurant des communautés benthiques (Gutierrez et al., 2003). De plus, ce facteur peut avoir des influences contrastées sur des sites présentant des stocks et des dynamiques de colonisation différentes comme le bassin d'Arcachon et la baie de Marennes-Oléron (de Montaudouin et al., 2001 ; Sauriau et al., 1997).

Les différentes études dédiées aux habitats à crépidules illustrent une augmentation de la diversité alpha (Barnes, 1973 ; de Montaudouin & Sauriau 1999 ; Reynaud, 2013) rendue possible par la structure tridimensionnelle complexe du substrat (O'Connor, 1991) et la multiplication des microhabitats (Gosselin & Chia, 1995). Par exemple, le passage d'un habitat vaseux à un habitat à crépidules a tendance à augmenter localement la diversité (REBENT RADE, données non publiées). En revanche, les bancs de crépidules formés à plus large échelle pourraient tendre à une homogénéisation des habitats et une monotonisation des communautés (de Montaudouin & Sauriau 1999). Par exemple, la colonisation par les crépidules d'une mosaïque d'habitats hétérogènes composée de bancs de maërl et d'habitats vaseux (Hamon & Blanchard, 1994) pourrait progressivement homogénéiser l'ensemble, entraînant au passage la mort du maërl et engendrer à terme une baisse de la diversité (Grall & Hall Spencer, 2003). Ce phénomène peut provoquer une baisse de la résilience d'un écosystème et le rendre plus vulnérable à d'autres perturbations ou invasions biologiques menant à un « invasion meltdown » (Simberloff & Von Holle, 1999 ; Green et al., 2011). Cependant, dans la rade de Brest, les données à long terme indiquent que la crépidule ne semble pas trouver un terrain favorable à sa prolifération sur les bancs de maërl (Chauvaud, 1998).

Une comparaison peut être faite entre ces deux habitats qui sont souvent contigus dans la rade de Brest : les bancs de crépidules et les bancs de maërl. Le maërl désigne des algues calcaires corallinacées libres s'accumulant sur les fonds meubles subtidiaux (Cabioch, 1968). Comme la crépidule, le maërl peut s'accumuler localement, formant des bancs et un habitat à part entière (Steller et al. 2003). Il présente aussi une structure tridimensionnelle offrant de nombreuses niches écologiques (Kamenos et al., 2004). À l'image des bancs de crépidules, les bancs de maërl sont des habitats présentant une hétérogénéité entre substrat meuble et dur (Grall, 2006) et pouvant ainsi abriter une très forte diversité d'organismes (Bárbara et al., 2003). En effet, le maërl est un des habitats marins les plus diversifiés d'Europe (Grall, 2002). Bien que les deux habitats aient beaucoup de points communs, les bancs de maërl sont plus riches en termes de richesse spécifique (Chauvaud, 1998). Avec une technique de prélèvement identique la richesse spécifique des bancs de crépidules peut varier entre 29 et 66 espèces (pour 0,1 m² dans le cadre de cette étude) tandis qu'elle dépasse bien souvent une soixantaine d'espèces (pour 0,1 m² ; Grall, 2002) pour le maërl de la rade de Brest. L'habitat à crépidules reste néanmoins un habitat avec une forte richesse spécifique en comparaison avec un habitat de vase nue (REBENT RADE, données non publiées).

Un parallèle intéressant peut être fait avec une autre espèce suspensivore et invasive emblématique d'Amérique du Nord, la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*). À l'image de la crépidule, la moule zébrée est une espèce ingénieur qui augmente la complexité physique (ingénierie autogénique) et le taux de matière organique (ingénierie allogénique) de son habitat (Botts et al., 1996). Outre l'effet de ce bivalve en tant qu'espèce structurante (Ricciardi et al., 1997 ; Zaiko et al., 2009), des études se sont intéressées à dissocier les caractères auto- et allogénique de cette espèce ingénieur (Botts et al., 1996). Il a été montré que la richesse spécifique, la biomasse et l'abondance de la macrofaune étaient accrues en présence de moules zébrées (Ricciardi et al., 1997 ; Burlakova, 2011). Les changements observés dans les communautés sont surtout dus à l'effet autogénique des coquilles (Botts et al., 1996 ; Karatayev, 2002), qui peuvent rester structurantes même après la mort des moules (Gutierrez et al., 2003). Elles s'accumulent et fournissent un substrat dur propice à la fixation d'autres organismes sessiles et une complexité tridimensionnelle favorable à l'augmentation de la diversité par la multiplication des microhabitats (Burlakova, 2011). Les changements observés sont également provoqués par l'effet allogénique des moules zébrées. Leur activité de filtration et la production de fèces et de pseudo-fèces augmentent le taux de matière organique particulaire du milieu et favorisent le développement des dépositivores (Stewart et al., 1998). De plus, il a été observé que les coquilles de moules étaient aussi un support pour le développement de communautés algales et bactériennes (Makarevich et al., 2008). L'augmentation de l'activité microbienne tend à une reminéralisation active des nutriments issus des fèces et pseudo-fèces des moules et accroît ainsi la concentration et la disponibilité des nutriments dans le milieu (Lohner, 2007). Ces différents aspects contribuent à une complexité croissante de la structure physique et trophique de l'habitat et sont responsables d'une richesse taxonomique et d'une abondance accrues en présence de *Dreissena polymorpha* (Burlakova, 2011).

La diversité fonctionnelle

Dans le cadre de la problématique posée et avec les traits biologiques sélectionnés, les résultats de notre étude suggèrent l'identification de 4 groupes fonctionnels distincts associés aux bancs de crépidules de la rade de Brest. L'analyse des fréquences relatives de ces groupes en fonction du gradient de poids total de crépidules tente de décrire ses effets ingénieur auto- et allogénique. Il a été proposé pour cela d'analyser ces résultats en considérant ces événements en deux phases (figure 7).

La phase 1 correspondant à une augmentation de l'hétérogénéité de l'habitat uniquement due à l'accumulation progressive des coquilles permet de caractériser l'effet autogénique des crépidules (Gutierrez et al., 2003 ; Sandrini-Neto & da Cunha Lana, 2014). Au cours de cette phase, la surface de substrat dur des coquilles tend à augmenter provoquant ainsi une baisse de l'accessibilité au substrat meuble. Cela peut expliquer la diminution de la fréquence relative du groupe fonctionnel 4 qui comprend des organismes plutôt déposivores, fousseurs, tubicoles et bioturbateurs et dépendant donc directement d'un accès au substrat meuble. La même tendance est observée pour le groupe fonctionnel 1 et pourrait être expliquée de deux manières dissociées ou en association. Le groupe 1 est caractérisé par des organismes avec un fort potentiel de bioturbation. Cela n'est pas une exigence écologique en soit mais plutôt une conséquence de leur mouvement. En revanche, cela traduit un comportement en lien étroit avec des fonds meubles (Queiros et al., 2013). On pourrait aussi expliquer cela par leur régime alimentaire carnivore-omnivore. On pourrait effectivement penser que la diminution de la fréquence relative du groupe 1 est liée à la diminution de la fréquence relative de leurs proies potentielles qui pourraient être représentées par le groupe 4 à défaut de pouvoir se nourrir des individus des groupes 2 et 3.

Parallèlement, les fréquences relatives des groupes 2 et 3 tendent à augmenter. Contrairement aux groupes 1 et 4, les groupes 2 et 3 sont représentés par des organismes avec un plus faible potentiel de bioturbation et généralement de plus petites tailles. Ils ne sont donc pas lésés par le manque d'accessibilité au substrat meuble et sont favorisés par la disponibilité des microhabitats offerts par les coquilles de crépidules (Gosselin & Chia, 1995). La diversité des groupes trophiques et des modes de déplacements représentés au sein du groupe 3 lui permet certainement de s'adapter au changement de substrat. Le groupe 2 est quant à lui essentiellement caractérisé par des brouteurs et quelques filtreurs sans mouvement et généralement fixés. Ainsi, l'augmentation des coquilles de crépidules mortes est susceptible de fournir un substrat dur propice à leur fixation (Barnes, 1973 ; Gutierrez et al., 2003). De plus, comme les coquilles de moules zébrées (Makarevich et al., 2008), les coquilles de crépidules pourraient être un support au développement du microphytobenthos et de biofilms bactériens sources de nourritures pour les brouteurs (Ni Longphuir et al., 2007 ; Comm. pers. Androuin).

De la même manière que pour la phase 1, la phase 2 correspond toujours à une augmentation de l'hétérogénéité du substrat mais plus seulement due aux coquilles de crépidules mortes car elle est également caractérisée par une augmentation progressive de la biomasse de crépidules (figure 7.b.). Au cours de cette phase, l'hétérogénéité est d'autant plus accentuée que les crépidules vivantes n'offrent pas une qualité de substrat dur équivalente aux coquilles de crépidules mortes. De plus, les crépidules vivantes tendent à un envasement et un enrichissement en matière organique du milieu par l'accumulation de fèces et de pseudo-fèces (Manac'h, 1995). Cette phase peut alors servir de support pour caractériser les effets ingénieurs auto- et allogénique combinés des crépidules.

On observe des tendances inverses à la phase 1 pour les groupes fonctionnels 2, 3 et 4. Les diminutions des fréquences relatives des groupes fonctionnels 2 et 3 sont très certainement dues à leur forte proportion de taxons sensibles aux perturbations (Borja & Muxika, 2005) qui subissent l'enrichissement en matière organique (figure 6). Cela est d'autant plus vrai pour le groupe 3 qui regroupe tous les amphipodes (liste annexe), des organismes sensibles aux perturbations connus pour être des bio-indicateurs (Dauvin & Ruellet, 2007). La même tendance observée pour le groupe 2 pourrait aussi être expliquée par le fait que ce groupe soit composé de suspensivores qui pourraient entrer potentiellement en compétition trophique avec la crépidule. Bien que le groupe 4 soit également composé de taxons sensibles, on observe une augmentation de sa fréquence relative. En effet, ce groupe est aussi composé de taxons tolérants et opportunistes, avec une stratégie de type 'r', susceptibles de proliférer rapidement dans de telles conditions et d'augmenter la fréquence du groupe 4. On retrouve effectivement dans ce groupe des taxons appartenant à des familles qualifiées d'opportunistes et caractéristiques des sédiments envasés et riches en matière organique comme des Cirratulidae, des Capitellidae et des Spionidae (liste annexe). La tendance du groupe 4 peut également être expliquée par l'envasement du milieu. Ce groupe est constitué de déposivores de surface et de sub-surface (de Montaudouin & Sauriau, 1999), de bioturbateurs et de fousseurs dépendant donc directement d'un substrat meuble.

Dans notre cas d'étude, il apparaît que les changements d'habitats représentés par l'augmentation du poids de coquilles et de la biomasse de crépidules correspondent à des changements de la diversité fonctionnelle (Donadi et al., 2015). La première phase caractérise l'effet autogénique tandis que la deuxième phase caractérise les effets auto- et allogénique combinés de la crépidule. Les deux réponses diffèrent selon la présence et la biomasse de crépidules qui au vu de nos résultats précédents apparaît comme le facteur le plus explicatif dans la composition structurelle et fonctionnelle des communautés associées aux habitats de crépidules.

L'approche fonctionnelle peut être discutée sur certains points. Elle considère par exemple les traits biologiques indépendants les uns des autres. Or, il paraît évident qu'il existe des liens entre le mouvement et la bioturbation ou entre le groupe trophique et l'habitat (Dubois, 2013). D'autre part, la construction même de la matrice est dépendante de la fiabilité et de la disponibilité de l'information (Gayraud et al., 2003). Contrairement à certains domaines d'applications des recherches sur la diversité fonctionnelle, tels que les communautés végétales (Díaz & Cabido, 2001) ou les communautés de poissons (Mouillot et al., 2013) pour lesquels les bases de données existantes sont conséquentes, les informations concernant certains taxons encore peu étudiés des communautés benthiques sont plus limitées.

Cependant l'analyse des traits fonctionnels mérite d'être considérée et développée car elle peut être un outil intéressant pour réaliser des diagnostics écologiques dans une problématique de gestion (Bremner et al., 2006 ; Frid et al., 2008) et notamment dans le cadre de programmes de surveillance. Des travaux ont proposés des indices de diversité fonctionnelle, analogues à ceux de la diversité structurelle, tels que la richesse fonctionnelle, l'équitabilité fonctionnelle et la divergence fonctionnelle (Mason et al., 2005 ; Villéger et al., 2008 ; Laliberté & Legendre, 2010) qui pourraient être utiles de développer et d'appliquer à ce genre de problématique et aussi dans notre cas d'étude.

Les espèces invasives ingénieurs

La présence d'une espèce allochtone devenue envahissante peut entraîner des modifications profondes sur l'écosystème colonisé (Mc Cann, 2000). De nombreux exemples mettent en avant les effets néfastes des espèces introduites sur les peuplements autochtones (Wilcove et al. 1998 ; Bax et al., 2003). Cependant les espèces introduites peuvent aussi être sources de bénéfices pour les espèces natives et les écosystèmes colonisés. Des études suggèrent que les espèces ingénieurs invasives qui développent la complexité et l'hétérogénéité du milieu tendent à augmenter la richesse spécifique et/ou l'abondance des communautés (Bell et al., 1991 ; Beck et al., 2000 ; Crooks, 2002).

La réponse d'un écosystème à la présence d'une espèce ingénieur invasive dépend aussi de l'échelle spatiale considérée. Comme la moule zébrée *Dreissena polymorpha*, la moule *Musculista senhousia* forme des structures physiques complexes (Crooks & Khim, 1999). Les études portant sur cette espèce invasive ont montré que les réponses étaient différentes en fonction de la taille des espèces associées. Les abondances des petits invertébrés vivant dans la matrice de byssus sont plus importantes que celles des substrats sans moules (Crooks, 1998). En revanche, les tapis de moules empêchent le développement d'autres espèces suspensivores et/ou de grandes tailles, certainement à cause de la compétition spatiale et trophique (Crooks, 2001), et limitent localement l'extension des herbiers de *Zostera marina* (Reusch & Williams, 1998). Néanmoins, ces habitats sont distribués de manière éparse et forment une mosaïque d'habitats avec et sans tapis de moules qui augmentent la diversité des habitats à grande échelle.

De la même manière, les bancs de crépidules, les bancs de maërl, les sables coquillers et les autres faciès de la rade, forment une mosaïque d'habitats augmentant leur diversité à l'échelle de la rade de Brest. Les coquilles de crépidules peuvent notamment influencer la dynamique sédimentaire. Les bancs de crépidules entraînent une modification globale des zones d'érosion et de dépôt de sédiments dans la rade de Brest (Beudin, 2013). Par comparaison à leur impact hydrodynamique, le caractère ingénieur allogénique des crépidules joue un rôle secondaire sur la dynamique sédimentaire par rapport au caractère ingénieur autogénique. De plus, malgré une biomasse relativement élevée, la crépidule vivante ne semble pas modifier fondamentalement la structure trophique globale de la rade (Androuin, 2014).

Le déclin du stock de crépidules constaté laisse penser que sa population est vieillissante dans la rade de Brest. Ce constat peut être mis en parallèle avec d'autres changements récemment mis en évidence au sein du compartiment benthique dans la rade, par exemple la prolifération de l'ophiure noire, *Ophiocomina nigra*, dont la biomasse a été multipliée par 5 en 20 ans (Blanchet-Aurigny et al., 2012). A ce jour, aucune régulation naturelle de la crépidule n'a encore été mise en évidence. La diminution constatée du stock pourrait aussi correspondre à une phase d'acclimatation à long terme de la crépidule dans la rade qui caractérise l'installation pérenne d'une espèce allochtone dans son milieu récepteur.

L'effet ingénieur de la crépidule est remarquable dans la structuration des habitats benthiques de la rade de Brest. Bien que les effets auto- et allogénique de la crépidules soient structurant, l'effet autogénique apparaît comme dominant. En effet, l'effet allogénique est soumis à la dynamique de la population et peut être limité dans le temps. En revanche, l'effet autogénique n'est pas seulement soumis à la dynamique de la population car les coquilles de crépidules restent structurantes de nombreuses années après la mort des organismes et sont un héritage à long terme pour l'écosystème benthique de la rade de Brest.

5 - Bibliographie

- Androuin, T., 2014. Impact du gastéropode invasif *Crepidula fornicata* (Linnaeus, 1758) sur la diversité et la fonctionnalité trophiques des peuplements benthiques de la rade de Brest. *Mémoire de stage de Master 2 - UPMC*, 34 pp.
- Bárbara, C. et al., 2003. Conservation and management of northeast Atlantic and Mediterranean maërl beds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **13**: 65-76.
- Barnes, R.S.K., Coughlan, J., Holmes, N.J., 1973. A preliminary survey of the macroscopic bottom fauna of the solent, with particular reference to *Crepidula fornicata* and *Ostrea edulis*. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, **40**: 253-275.
- Bax, N., Williamson, A., Agüero, M., Gonzalez, E., Geeves, W., 2003. Marine invasive species: a threat to global biodiversity. *Marine Policy*, **27**: 313-323.
- Beck, M.W., 2000. Separating the elements of habitat structure: independent effects of habitat complexity and structural components on rocky intertidal gastropods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **249**: 29-49.
- Bell, S.S., McCoy, E.D., Mushinsky, H.R., 1991. Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space. *Chapman & Hall, London*.
- Beudin, A., 2013. Dynamique et échanges sédimentaires en rade de Brest impactés par l'invasion de crépidules. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, 211pp.
- Blanchard, M., 1995. Origine et état de la population de *Crepidula fornicata* sur le littoral français. *Haliotis*, **24**: 75-86.
- Blanchard, M., 2009. Recent expansion of the slipper limpet population (*Crepidula fornicata*) in the Bay of Mont-Saint-Michel (Western Channel, France). *Aquat. Living Resour.*, **22**: 11-19.
- Blanchet-Aurigny, A., Dubois, S.F., Hily, C., Rochette, S., Le Goaster, E., Guillou, M., 2012. Multi-decadal changes in two co-occurring ophiuroid populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **460**: 79-90.
- Borja, A., Muxika, I., 2005. Guidelines for the use of AMBI (AZTI's Marine Biotic Index) in the assessment of the benthic ecological quality. *Marine Pollution Bulletin*, **50**: 787-789.
- Botts, P. S., Patterson, B. A., 1996. Zebra mussel effects on benthic invertebrates: physical or biotic? *Journal of the North American Benthological Society*, **15**: 179-184.
- Bremner, J., 2005. Assessing ecological functioning in marine benthic communities. Ph.D. Thesis University of Newcastle, 211pp.
- Bremner, J. et al., 2006. Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA). *Ecol. Indic.*, **6**: 609-622.
- Bremner, J., 2008. Species' traits and ecological functioning in marine conservation and management. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **366**: 37-47.
- Brown, J.H., Sax, D.F., 2004. An essay on some topics concerning invasive species. *Austral Ecol.*, **29**: 530-536.

- Burlakova, L.E., Karatayev, A.Y., Karatayev, V.A., 2011. Invasive mussels induce community changes by increasing habitat complexity. *Hydrobiologia*, **685**: 121-134.
- Cabioch, L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cah. Biol. Mar.*, **9**: 493-720.
- Chauvaud, L., 1998. La coquille Saint-Jacques en rade de Brest: un modèle biologique d'étude des réponses de la faune benthique aux fluctuations de l'environnement. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, 240pp.
- Chauvaud, L., Jean, F., Ragueneau, O., Thouzeau, G., 2000. Long-term variation of the Bay of Brest ecosystem: benthic-pelagic coupling revisited. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **200**: 35-48.
- Chevenet, F., Dolédec, S., Chessel, D., 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, **31**: 295-309.
- Cole, H.A., 1952. The American slipper limpet (*Crepidula fornicata*) on Cornish oyster beds. *Fish. Invest. ser. 2*, **17**: 1-13.
- Cooper, K.M., Barrio Froján, C.R.S., Defew, E., Curtis, M., Fleddum, A., Brooks, L., Paterson, D.M., 2008. Assessment of ecosystem function following marine aggregate dredging. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **366**: 82-91.
- Coum, A., 1979. La population de crépidules (*Crepidula fornicata* L. 1758) en rade de Brest. Ecologie et dynamique. Thèse Université de Bretagne Occidentale, Brest. 133 pp.
- Crooks, J. A. 1998. Habitat alteration and community-level effects of an exotic mussel, *Musculista senhousia*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **162**: 137-152.
- Crooks, J. A. and Khim, H. S. 1999. Architectural vs. biological effects of a habitat-altering, exotic mussel, *Musculista senhousia*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **240**: 53-75.
- Crooks, J.A., 2001. Assessing invader effects within changing ecosystems: historical and experimental perspectives on the role of an exotic mussel in an urbanized lagoon. *Biol. Invasions*, **3**: 23-36.
- Crooks, J.A., 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, **97**: 153-166.
- Cusson, M., Bourget, E., 2005. Global patterns of macroinvertebrate production in marine benthic habitats. *Marine Ecology Progress Series*, **297**: 1-14.
- Dauvin, J.C., Ruellet, T., 2007. Polychaete / amphipod ratio revisited. *Marine Pollution Bulletin*, **55**: 215-224.
- Díaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 646-655.
- Donadi, S., et al., 2015. Multi-scale habitat modification by coexisting ecosystem engineers drives spatial separation of macrobenthic functional groups. *Oikos*, **124**: 1502-1510.

- Dubois, S.F., 2013. Rôles des espèces ingénieurs dans la structure et le fonctionnement des habitats benthiques côtiers. HDR, Université de Bretagne Occidentale, IUEM, 118pp.
- Dutertre, M., Hamon, D., Chevalier, C., Ehrhold, A., 2013. The use of the relationships between environmental factors and benthic macrofaunal distribution in the establishment of a baseline for coastal management. *ICES Journal of Marine Science*, **70**: 294-308.
- Ehrhold, A., Blanchard, M., Auffret, J.P., Garlan, T., 1998. Conséquences de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) sur l'évolution sédimentaire de la baie du Mont-Saint-Michel (France). *Compte rendu l'Académie des Sciences de Paris*, **327**: 583-588.
- Fox, J., S. Weisberg, 2011. An R Companion to Applied Regression, Second Edition, *Sage*, 472pp.
- Frid, C.L.J. et al., 2008. Incorporating ecological functioning into the designation and management of marine protected areas. *Hydrobiologia*, **606**: 69-79.
- Gayraud, S., Statzner, B., Bady, P., Haybachp, A., Scholl, F., Usseglio-Polatera, P., Bacchi, M., 2003. Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of alternative metrics. *Freshwater Biology*, **48**: 2045-2064.
- Gosselin, L.A., Chia, F.S., 1995. Distribution and dispersal of early juvenile snails: effectiveness of intertidal microhabitats as refuges and food sources. *Marine Ecology Progress Series*, **128**: 213-223.
- Grall, J., 2002. Biodiversité spécifique et fonctionnelle du maërl : réponses à la variabilité de l'environnement côtier. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, 302pp.
- Grall, J., Hall Spencer, J., 2003. Problems facing maërl conservation in Brittany. *Aquat. Conserv. Mar. Fresh. Ecosyst.*, **13**: 55-64.
- Grall, J., Le Loc'h, F., Guyonnet, B., Riera, P., 2006. Community structure and food web based on stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) analysis of a North Eastern Atlantic maërl bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **338**: 1-15.
- Green, P.T., et al., 2011. Invasional meltdown: Invader-invader mutualism facilitates a secondary invasion. *Ecology*, **92**: 1758-1768.
- Gregoire, G., Ehrhold, A., Le Roy, P., Jouet, G., Garlan, T., 2016. Modern morpho-sedimentological patterns in a tide-dominated estuary system: the Bay of Brest (west Brittany, France). *Journal of Maps*.
- Guérin, L., 2004. La crépidule en rade de Brest: un modèle biologique d'espèce proliférante en réponse aux fluctuations de l'environnement. Thèse Dr. Université de Bretagne Occidentale, 302 pp.
- Gutierrez, J.L., Jones, C.G., Strayer, D.L., Iribarne, O.O., 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*, **101**: 79-90.
- Hamon, D., Blanchard, M., 1994. Etat de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Saint Brieuc. Rapport Ifremer.
- Hewitt, J.E., Trush, S.F., Dayton, P.D., 2008. Habitat variation, species diversity and ecological functioning in a marine system. *Journal of Experimental Marine Biology*, **366**: 116-122.

- Hooper, D.U., et al., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**(1): 3-35.
- Jain, M., et al., 2014. The importance of rare species: a trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies. *Ecology and Evolution*, **4**: 104-112.
- Jimenez, H., Dumas, P., Mouillot, D., Bigot, L., Ferraris, J., 2015. Harvesting effects on functional structure and composition of tropical invertebrate assemblages. *ICES Journal of Marine Science*.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, **69**: 373-386.
- Juan, de S., Demestre, M., Trush, S., 2009. Defining ecological indicators of trawling disturbance when everywhere that can be fished is fished: A Mediterranean case study. *Marine Policy*, **33**: 472-478.
- Kamenos, N.A., Moore, P.G., Hall-Spencer, J. M., 2004. Nursery-area function of maërl grounds for juvenile queen scallops *Aequipecten opercularis* and other invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **274**: 183-189.
- Karatayev, A.Y., Burlakova, L.E., Padilla, D.K., 2002. Impacts of zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers. *Invasive aquatic species of Europe - distribution, impact and management*. Kluwer, Dordrecht, 433-446.
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**(1): 299-305.
- Le Gall, S., 1981. Etude expérimentale du facteur morphogénétique contrôlant la différenciation du tractus génital mâle externe chez *Crepidula fornicata*. *General and comparative endocrinology*, **43**: 51-62.
- Leitão, R.P., Zuanon, J., Villéger, S., Williams, S.E., Baraloto, C., Fortunel, C., Mendonca, F.P., Mouillot, D., 2016. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proc. R. Soc. B*, **283**: 20160084.
- Lohner, R., Sigler, V., Mayer, C., Balogh, C., 2007. A comparison of the benthic bacterial communities within and surrounding *Dreissena* clusters in lakes. *Microbial Ecology*, **54**: 469-477.
- Loreau, M., et al., 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, **294**: 804-808.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F.A., 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*, **10**: 689-710.
- Makarevich, T.A., Mastitsky, S.E., Savich, Y.V., 2008. Phytoperiphyton on the shells of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in Lake Naroch. *Aquatic Invasions*, **3**: 283-295.
- Manac'h, N., 1995. La biodéposition de la crépidule (*Crepidula fornicata*). Impact sur l'écosystème de la rade de Brest. Mémoire de maîtrise, UBO - Brest, 54 pp.

- Marchini, A., Munari, C., Mistri, M., 2008. Functions and ecological status of eight Italian lagoons examined through Biological Traits Analysis (BTA). *Marine Pollution Bulletin*, **56**: 1076-1085.
- Marteil, L., 1963. La crépidule en France. *Science et pêche*, **121**: 6 pp.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, **111**:112-118.
- Mc Cann, K.S., 2000. The diversity-stability debate. *Nature*, **405**, 228-233.
- Mc Millan, N.F., 1938. Early records of *Crepidula fornicata* in English waters. *Proc. Malac. Soc. London*, **23**: 236 pp.
- Michelan, T.S., et al., 2010. Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biology*, **55**: 1315-1326.
- Mistri, M., Fano, E.A., Rossi, G., Caselli, K., Rossi, R., 2000. Variability in macrobenthos communities in the Valli di Comacchio, northern Italy, a hypereutrophized lagoon ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **51**: 599–611.
- Montaudouin, X. de, Audemard, C., Labourg, P.J., 1999. Does the slipper limpet (*Crepidula fornicata*, L.) impair oyster growth and zoobenthos biodiversity? A revisited hypothesis. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.*, **235**: 105-124.
- Montaudouin, X. de, Sauriau, P.G., 1999. The proliferating Gastropoda *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **79**: 1069-1077.
- Montaudouin, X. de, Labarraque, D., Giraud, K., Bachelet, G., 2001. Why does the introduced gastropod *Crepidula fornicata* fail to invade Arcachon Bay? *J. Mar. Biol. Ass. UK*, **81**: 97-104.
- Mortillaro, J.M., Schaal, G., Grall, J., Nerot, C., Brind'Amour, A., Marchais, V., Perdriau, M., Le Bris, H., 2014. Comparative study of isotopic trends in two coastal ecosystems of North Biscay: A multitrophic spatial gradient approach. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **136**: 149-156.
- Mouillot, D., et al., 2006. Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities. *Aquatic Conserv Mar. Freshw. Ecosyst.*, **16**: 469-482.
- Mouillot, D., et al., 2013. Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS Biology*, **11**: e1001569.
- Moulin, F.Y., Guizien, K., Thouzeau, G., Chapalain, G., Mülleners, K., Bourg, C., 2007. Impact of an invasive species, *Crepidula fornicata*, on the hydrodynamics and transport properties of the benthic boundary layer. *Aquat. Living Resour.*, **20**: 15–31.
- Muntadas, A., Juan de, S., Demestre, M., 2016. Assessing functional redundancy in chronically trawled benthic communities. *Ecological Indicators*, **61**: 882-892.
- Naeem, S., Tjossem, S.F., Byers, D., Bristow, C., Li, S.B., 1999. Plant neighbourhood diversity and production. *Ecoscience*, **6**: 355-365.

- Ni Longphuir, S., et al., 2007. Primary production and spatial distribution of subtidal microphytobenthos in a temperate coastal system, the Bay of Brest, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **74**: 367-380.
- Nyström, M., 2006. Redundancy and response diversity of functional groups: Implications for the resilience of coral reefs. *Ambio*, **35**: 30-35.
- O'Connor, N.A., 1991. The effects of habitat complexity on macroinvertebrate colonization of wood substrates in a lowland stream. *Oecologia*, **85**: 504-512.
- Paganelli, D., Marchini, A., Occhipinti-Ambrogi, A., 2012. Functional structure of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA): a study along the Emilia-Romagna coastline (Italy, North-West Adriatic Sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **96**: 245-256.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community. *Ecology letters*, **5**: 402-411.
- Pielou, E.C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. theor. Biol.*, **13**: 131-144.
- Queirós, A.M., et al., 2013. A bioturbation classification of European marine infaunal invertebrates. *Ecology and Evolution*, **3**(11): 3958- 3985.
- Resh, V. H., Hildrew, A.G., Statzner, B., Townsend, C.R., 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: a synthesis of long-term ecological research on the Upper Rhône River in the context of concurrently developed ecological theory. *Freshwater Biology*, **31**: 539-554.
- Reusch, T.B.H., Williams, S.L. 1998. Variable responses of native eelgrass *Zostera marina* to a non-indigenous bivalve *Musculista senhousia*. *Oecologia*, **113**: 428-441.
- Reynaud, M., 2013. Influence de la prolifération du mollusque gastéropode *Crepidula fornicata* sur la diversité biologique et la structuration des peuplements d'invertébrés benthiques. *Mémoire de stage de Master 2 - UBO*, 31 pp.
- Ricciardi, A., Whoriskey, F.G., Rasmussen, J.B., 1997. The role of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities of hard substrata. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**: 2596-2608.
- Richard, J., Huet, M., Thouzeau, G., Paulet, Y.M., 2006. Reproduction of the invasive slipper limpet, *Crepidula fornicata*, in the Bay of Brest, France. *Mar. Biol.*, **149**: 789-801.
- Rigolet, C., Dubois, S.F., Thiébaud, E., 2014. Benthic control freaks: Effects of the tubicolous amphipod *Haploops nirae* on the specific diversity and functional structure of benthic communities. *Journal of Sea Research*, **85**: 413-427.
- Salomon, J.C., Breton, M., 1991. Numerical study of the dispersive capacity of the Bay of Brest, France, towards dissolved substances. *Environmental Hydraulics, Balkema, Rotterdam*, 459-464.
- Sandrini-Neto, L., Cunha Lana da, P., 2014. Does mollusc shell debris determine patterns of macrofaunal recolonisation on a tidal flat? Experimental evidence from reciprocal transplantations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **452**: 9-21.

- Sauriau, P.G., Pichocki-Seyfried, C., Walker, P., Montaudouin, X. de, Palud, C., Héral, M., 1997. *Crepidula fornicata* en baie de Marennes-Oléron: cartographie des fonds par sonar à balayage latéral et estimation du stock. *Oceanologica acta*, **2**: 352-362.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., Argillier, C., 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, **80**: 469-484.
- Simberloff, D., Von Holle, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown. *Biol. Invasions*, **1**: 21-32.
- Statzner, B., Resh, V. H., Dolédec, S., 1994. Ecology of the Upper Rhône River: A test of habitat templet theories. *Freshwater Biology*, **31**: 253-263.
- Steller, D.L., Riosmena-Rodríguez, R., Foster, M.S., Roberts, C.A., 2003. Rhodolith bed diversity in the Gulf of California: the importance of rhodolith structure and consequences of disturbance. *Aquat. Conserv. Mar. Fresh. Ecosyst.*, **13**: 5-20.
- Stewart, T.W., Miner, J.G., Lowe, R.L., 1998. Quantifying mechanisms for zebra mussel effects on benthic macroinvertebrates: Organic matter production and shell-generated habitat. *Journal of the North American Benthological Society*, **17**: 81-94.
- Shannon, C.E., Weaver, W., 1963. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Chicago.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S., Olivier, J.M., 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, **7**: 75-83.
- Thouzeau, G., Chauvaud, L., Grall, J., Guérin, L., 2000. Rôle des interactions biotiques sur le devenir du pré-recrutement et la croissance de *Pecten maximus* (L.) en rade de Brest. *Comptes rendus l'Académie des Sciences - Série III – Sciences de la vie*, **323**: 815-825.
- Trodec, P., Le Goff, R.C., 1997. Etat des lieux et des milieux de la rade de Brest et de son bassin versant. Phase préliminaire du Contrat de Baie de la rade de Brest. Communauté Urbaine de Brest 335 pp.
- Usseglio-Polatera, P., Bournaud, M., Richoux, P., Tachet, H., 2000. Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of group with similar traits. *Freshwater Biology*, **43**: 175-205.
- Utting, S.D., Spencer, B.E., 1992. Introductions of marine bivalve molluscs into the United Kingdom for commercial culture, case histories. *ICES Mar. Sci. Symp.*, **194**: 84-91.
- Villéger, S., Mason, N., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, **89**: 2290-2301.
- Villnäs, A., Perus, J., Bonsdorff, E., 2011. Structural and functional shifts in zoobenthos induced by organic enrichment: implications for community recovery potential. *Journal of Sea Research*, **65**: 8-18.
- Ward, J.H., 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*, **58**: 236-244.

- Warwick, R.M., Somerfield, P.J., 2008. All animals are equal, but some animals are more equal than others. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **366**: 184-186.
- Wilcove, D.S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., Losos, E., 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, **48**: 607-615.
- Williamson, M., Fitter, A., 1996. The varying success of invaders. *Ecology*, **77**: 1661-1666.
- Wright, J.P., Naeem, S., Hector, A., Lehman, C., Reich, P.B., Schmid, B., Tilman, D., 2006. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters*, **9**: 111-120.
- Zaiko, A., Daunys, D., Olenin, S., 2009. Habitat engineering by the invasive zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas) in a boreal coastal lagoon: impact on biodiversity. *Helgol Mar Res.*, **63**: 85-94.

6 - Annexe

Liste annexe : Compositions faunistiques des 4 groupes fonctionnels identifiés.

Groupe 1
<i>Arabella_iricolor</i>
<i>Carcinus_maenas</i>
<i>Centrolabrus_exoletus</i>
<i>Ctenolabrus_rupestris</i>
<i>Diplecogaster_bimaculata_bimaculata</i>
<i>Drilonereis_sp.</i>
<i>Eteone_longa</i>
<i>Eteone_sp.</i>
<i>Eualus_pusiolus</i>
<i>Eulalia_aurea</i>
<i>Eulalia_expusilla</i>
<i>Eulalia_sp.</i>
<i>Eumida_bahusiensis</i>
<i>Eumida_sanguinea</i>
<i>Eunice_pennata</i>
<i>Eunice_vittata</i>
<i>Eurynome_aspera</i>
<i>Exogone_naidina</i>
<i>Exogoninae</i>
<i>Galathea_intermedia</i>
<i>Gattyana_cirrhosa</i>
<i>Glycera_sp.</i>
<i>Glycera_tridactyla</i>
<i>Glycera_unicornis</i>
<i>Gobiidae</i>
<i>Golfingia_Golfingia_elongata</i>
<i>Golfingia_Golfingia_vulgaris_vulgaris</i>
<i>Harmothoe_antilopes</i>
<i>Harmothoe_clavigera</i>
<i>Harmothoe_extenuata</i>
<i>Harmothoe_imbricata</i>
<i>Harmothoe_impar</i>
<i>Harmothoe_sp.</i>
<i>Harmothoe_spinifera</i>
<i>Hesione_sp.</i>
<i>Leodice_harassii</i>
<i>Lepidonotus_squamatus</i>
<i>Liocarcinus_navigator</i>
<i>Lumbrineris_cf_cingulata</i>
<i>Lumbrineris_cf_latreillii</i>
<i>Lysidice_unicornis</i>
<i>Malmgrenia_andreapolis</i>

<i>Malmgrenia_arenicolae</i>
<i>Malmgrenia_darbouxi</i>
<i>Malmgrenia_ljungmani</i>
<i>Malmgrenia_sp.</i>
<i>Marphysa_bellii</i>
<i>Marphysa_cf_fallax</i>
<i>Marphysa_sanguinea</i>
<i>Munida_rugosa</i>
<i>Nassarius_incrassatus</i>
<i>Nassarius_reticulatus</i>
<i>Nemerte_sp1</i>
<i>Nemerte_sp10</i>
<i>Nemerte_sp11</i>
<i>Nemerte_sp12</i>
<i>Nemerte_sp2</i>
<i>Nemerte_sp3</i>
<i>Nemerte_sp4</i>
<i>Nemerte_sp5</i>
<i>Nemerte_sp7</i>
<i>Nemerte_sp8</i>
<i>Nemerte_sp9</i>
<i>Nephtys_hombergii</i>
<i>Nephtys_kersivalensis</i>
<i>Nereidae</i>
<i>Ocenebra_erinaceus</i>
<i>Odontosyllis_gibba</i>
<i>Oligochaeta</i>
<i>Ophiura_albida</i>
<i>Ophiura_ophiura</i>
<i>Oxydromus_flexuosus</i>
<i>Pagurus_bernhardus</i>
<i>Pagurus_cuanensis</i>
<i>Parexogone_hebes</i>
<i>Pettibonesia_furcosetosa</i>
<i>Phyllodoce_cf_mucosa</i>
<i>Phyllodoce_laminosa</i>
<i>Phyllodoce_sp1</i>
<i>Phyllodoce_sp2</i>
<i>Phyllodocidae</i>
<i>Pilargis_verrucosa</i>
<i>Platynereis_dumerilii</i>
<i>Polychaeta_indet.</i>
<i>Polynoe_scolopendrina</i>
<i>Pomatoschistus_sp.</i>
<i>Schistomeringos_rudolphi</i>
<i>Sige_fusigera</i>

Sthenelais_boa

Syllidae

Syllidia_armata

Syllis_sp.

Groupe 2

Acanthochitona_cf_fascicularis

Acanthochitona_sp.

Anapagurus_hyndmanni

Callochiton_sp.

Calyptraea_chinensis

Clelandella_miliaris

Diodora_graeca

Emarginula_rosea

Gibbomodiola_adriatica

Gibbula_sp.

Leptochiton_asellus

Leptochiton_cancellatus

Mimachlamys_varia

Modiolus_barbatus

Nudibranchia_sp.

Ostrea_edulis

Tectura_virginea

Groupe 3

Achelia_echinata

Achelia_hispida

Ampelisca_armoricana

Ampelisca_diadema

Ampelisca_sp.

Ampelisca_spinipes

Ampelisca_typica

Amphipholis_squamata

Anthura_gracilis

Apomatus_similis

Apseudes_talpa

Aricidea_Acmira_catherinae

Aricidea_Acmira_cerrutii

Athanas_nitescens

Autolytus_sp.

Cossura_pygodactylata

Eualus_cranchii

Euphrosine_borealis

Eurydice_affinis

Gammarus_oceanicus

<i>Gnathia_maxillaris</i>
<i>Gnathia_sp.</i>
<i>Gnathia_vorax</i>
<i>Leptosynapta_inhaerens</i>
<i>Leucothoe_richiardii</i>
<i>Leucothoe_spinicarpa</i>
<i>Maera_grossimana</i>
<i>Metaphoxus_simplex</i>
<i>Ophiothrix_fragilis</i>
<i>Othomaera_othonis</i>
<i>Pholoe_assimilis</i>
<i>Pholoe_inornata</i>
<i>Pilumnus_hirtellus</i>
<i>Pisidia_longicornis</i>
<i>Pseudocaprella_phasma</i>
<i>Sphaerosyllis_sp.</i>
<i>Tanaopsis_graciloides</i>
<i>Thyone_cf_inermis</i>
<i>Thyone_fusus</i>
<i>Unciola_crenatipalma</i>

Groupe 4

<i>Abra_alba</i>
<i>Ampharete_lindstroemi</i>
<i>Ampharete_sp.</i>
<i>Ampharetidae</i>
<i>Amphicteis_midas</i>
<i>Aonides_oxycephala</i>
<i>Aphelochaeta_cf_marioni</i>
<i>Caulleriella_alata</i>
<i>Chaetozone_gibber</i>
<i>Cirratulidae</i>
<i>Cirriformia_tentaculata</i>
<i>Euclymene_cf_oerstedii</i>
<i>Eupolymnia_nebulosa</i>
<i>Eupolymnia_nesidensis</i>
<i>Heteromastus_filiformis</i>
<i>Kurtiella_bidentata</i>
<i>Lagis_koreni</i>
<i>Mediomastus_fragilis</i>
<i>Megalomma_vesiculosum</i>
<i>Melinna_palmata</i>
<i>Monticellina_cf_dorsobranchialis</i>
<i>Neoamphitrite_edwardsi</i>
<i>Neoamphitrite_figulus</i>

<i>Notomastus_latericeus</i>
<i>Nucula_sp.</i>
<i>Orbinia_sertulata</i>
<i>Paradoneis_lyra</i>
<i>Pherusa_sp.</i>
<i>Piromis_eruca</i>
<i>Pista_cf_cristata</i>
<i>Pista_mediterranea</i>
<i>Poecilochaetus_serpens</i>
<i>Polycirrus_medusa</i>
<i>Polycirrus_sp.</i>
<i>Prionospio_cirrifera</i>
<i>Prionospio_fallax</i>
<i>Prionospio_sp.</i>
<i>Scalibregma_celticum</i>
<i>Solen_marginatus</i>
<i>Terebellidae</i>
<i>Terebellides_stroemii</i>
<i>Thyasira_flexuosa</i>
<i>Tubificoides_sp.</i>
<i>Upogebia_deltaura</i>
<i>Upogebia_stellata</i>
<i>Venus_verrucosa</i>

Effets ingénieurs auto- et allogénique de l'espèce invasive *Crepidula fornicata* (Linnaeus, 1758) sur la diversité structurelle et fonctionnelle des habitats benthiques colonisés de la rade de Brest

Résumé :

L'espèce invasive *Crepidula fornicata* (Linnaeus, 1758) a proliféré dans la rade de Brest au cours des années 1990. Ce gastéropode suspensivore est rapidement devenu une espèce dominante de la rade, tant du point de vue de sa densité ($> 2000 \text{ ind.m}^{-2}$) que de sa biomasse (127 000 t de poids frais en 2000). La crépidule est aussi une espèce ingénieur qui modifie durablement son habitat par la présence de ses coquilles, qui augmentent la complexité du substrat (ingénierie autogénique), et par l'accumulation de ses fèces et pseudo-fèces, qui génèrent un envasement et un enrichissement en matière organique du milieu (ingénierie allogénique). Dans cette étude, nous avons étudié l'impact de la crépidule sur la diversité structurelle et fonctionnelle des communautés benthiques colonisées en distinguant ses effets ingénieur auto- et allogénique. Ces changements ont entre autres été étudiés le long d'un gradient de poids total de crépidules (vivantes et mortes). Les 3 indices de la diversité structurelle (richesse spécifique, indice de Shannon et indice de Piélou) ne montrent pas de tendance significative le long du gradient de poids total de crépidules. En revanche, une relation croissante et significative est notée avec l'abondance de la macrofaune associée aux habitats à crépidules. La diversité fonctionnelle a été caractérisée par l'analyse des traits biologiques des espèces (Biological Traits Analysis). Nos résultats suggèrent la formation de 4 groupes fonctionnels distincts. L'analyse des fréquences relatives de ces groupes le long d'un gradient de poids total de crépidules a permis de décrire l'effet autogénique seul et les effets auto- et allogénique combinés de la crépidule sur les communautés benthiques associées à son habitat. Nous mettons ainsi en évidence que les changements sont plus marqués au niveau de la diversité fonctionnelle qu'au niveau de la diversité structurelle et que l'effet autogénique est dominant par rapport à l'effet allogénique.

Mots clés : *Crepidula fornicata*, espèce ingénieur, diversité structurelle, diversité fonctionnelle, analyse des traits biologiques, rade de Brest

Auto- and allogenic engineering by the invasive slipper limpet *Crepidula fornicata* (Linnaeus, 1758) in the bay of Brest, impact on structural and functional diversity

Abstract:

The non-native slipper limpet *Crepidula fornicata* (Linnaeus, 1758) has proliferated in the Bay of Brest during the 90s. This suspension-feeding gastropod has become a dominant species both in terms of density ($> 2000 \text{ ind.m}^{-2}$) and biomass (127 000 t fresh weight in 2000). *C. fornicata* is also an ecosystem engineer that modifies its habitat by the presence of its own shell (autogenic engineering) and by biodeposition of faeces and pseudo-faeces (allogenic engineering). Here, we tested the effects of *C. fornicata* on the colonized communities' structural and functional diversity by distinguishing his auto- and allogenic engineering effects. One way these changes were studied along a gradient characterized by the total weight of slipper limpet (dead and alive). The structural diversity indexes (specific diversity, Shannon index and Pielou index) don't show any significant trend along the gradient of the total weight of slipper limpet. However, a significant and increasing relationship is evidenced regarding the macrofaunal abundance along the gradient. The functional diversity was described through the use of biological traits analysis (BTA). Our results suggest the formation of 4 distinct functional groups. Frequencies analysis of these groups along a gradient characterized by the total weight of slipper limpet allowed us to describe the autogenic effect alone and the combined auto- and allogenic effects of the slipper limpet on the associated benthic communities. Our work highlights that changes regarding functional diversity are greater than the ones affecting structural diversity and that autogenic effects are dominant in comparison with allogenic ones.

Key words: *Crepidula fornicata*, ecosystem engineer, structural diversity, functional diversity, biological traits analysis, bay of Brest